

ПРОВ 68

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПРОВ 2010

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ
СТАНЦИИ

Том X



Севастопольская
Биологическая станция
Библиотека
№ 13251

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1958

М. Н. ЛЕБЕДЕВА

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

До недавнего времени большинство исследований численности микроорганизмов в морских водоемах было построено на методе счета колоний бактерий на чашках и на методе разведений. Но так как первый метод позволяет вести учет лишь сапрофитных бактерий, растущих на МПА и суслоагаре, а второй метод сводится к учету лишь отдельных физиологических групп бактерий, то все исследования, основанные на применении этих методов, не дают нам правильного представления об общем числе бактерий в водоемах. Полученные цифры очень далеки от истины (Буткевич, 1932; Beneske, 1933). Методы культивирования в силу указанных недостатков не могли служить для выяснения закономерностей распределения бактериальной жизни в зависимости от тех или других экологических факторов. Именно поэтому все попытки такого рода со стороны многих исследователей водоемов, в том числе и Цобелла (ZoBell, 1946), в сущности не увенчались успехом.

Заслугой наших соотечественников (Виноградский, 1924; Холодный, 1929, 1930; Разумов, 1932; Буткевич, 1932; Исаченко, 1933) явилось открытие и широкое применение прямых методов микроскопирования, что дало возможность получить представление об общей численности микроорганизмов в природе — почве, воде, воздухе. Что касается морей, то до 1950 г. были предприняты лишь единичные попытки определения количества бактерий прямым микроскопическим методом.

Данные о содержании бактерий в Черном море были получены Ф. И. Коппом (1941) только для двух горизонтов и поэтому не могут характеризовать численность микробного населения Черного моря.

Мы воспользовались методами прямых микроскопических наблюдений для выяснения закономерности распределения микроорганизмов Черного моря в зависимости от ряда экологических факторов. Нашей целью было установить, как изменяется распределение микроорганизмов в Черном море по мере удаления от берега; как сказывается влияние Днепра с Бугом, Днестра и Дуная на численность микробных форм в море; каков характер распределения бактериального населения по вертикали (в зависимости от глубины); как влияет наличие донной растительности; каковы взаимоотношения микроорганизмов и планктона; как колеблется численность микроорганизмов в Черном море в течение суток и в разные сезоны года — летнее и зимнее время, а также как действуют на содержание бактерий в море температура, солнечный свет и сероводород.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Изучение закономерностей распределения бактериального населения в Черном море проводилось на основании прямого микроскопирования проб воды, полученных с различных горизонтов водной толщи Черного моря во время экспедиционных работ 1950 и 1951 гг. (рис. 1). Разрез, сделанный в июне 1950 г. от Ялты на 60 миль в открытое море, характеризовал микробное население центральной части Черного моря — распределение микроорганизмов на различных глубинах и разном расстоянии от берега.

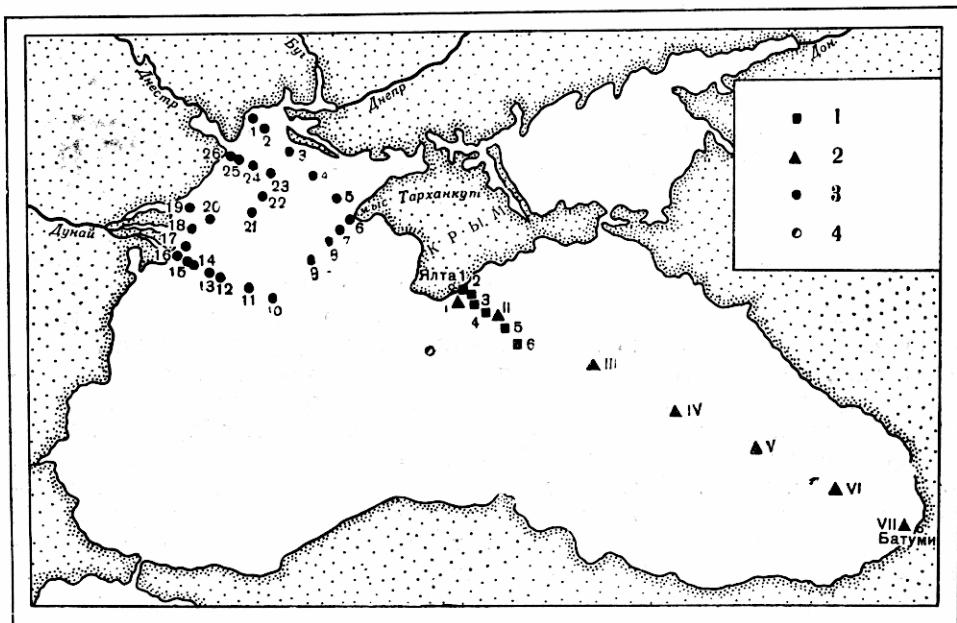


Рис. 1. Карта Черного моря с нанесенными станциями экспедиционных работ, проведенных в 1950, 1951 и 1952 гг.

1 — июнь 1950 г.; 2 — февраль 1951 г.; 3 — август 1951 г.; 4 — декабрь 1952 г.

Для изучения бактериального населения восточной части Черного моря в феврале 1951 г. были проведены работы на 7 станциях, расположенных в направлении от Ялты на Батуми. Станции I и II (2 и 38 миль от Ялты) по координатам почти совпали со станциями 2 и 5 (2 и 30 миль от Ялты) разреза Ялта — 60 миль. Материалы этих станций дали возможность изучить сезонные колебания численности микроорганизмов. Остальные станции разреза Ялта — Батуми отстояли друг от друга примерно на 60—80 миль. II, III, IV, V и VI станции, приходящиеся на центральную часть восточной половины Черного моря, имели глубины, превышающие 1750—2000 м. Эти станции дали материалы для изучения характера, вертикального распределения микроорганизмов как в кислородной, так и в сероводородной зоне открытых, далеко расположенных от берегов районах моря.

Станция III — двухсуточная — единственный в мире пример, когда в течение столь длительного времени удалось провести широкий комплекс научных работ в открытом море в зимних условиях. В результате получены материалы для изучения суточных колебаний численности микроорганизмов, так как пробы брались через каждые 6 часов со всех стандартных го-

ризонтов до глубины 150 м. На станциях III (двухсуточной) и V (полуторасуточной), наряду с батометрическими, брались сетяные пробы для изучения планктоносферы.

Сборы в августе 1951 г. в северо-западной части моря дали возможность выяснить влияние берега (разрез от самой западной оконечности Крымского полуострова — мыс Тарханкут на 75 миль в открытое море в юго-западном направлении станции 6, 7, 8, 9, 10) и влияние речного стока (Дуная, Днестра и Днепра с Бугом) на количественное распределение микробных форм (станции 1, 2, 3, 4, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 24, 25, 26). 3 станции (4, 21, 22), взятые в районе филлофорного поля, позволили характеризовать вертикальное распределение микроорганизмов в этом районе. Всего в северо-западной части Черного моря сделано 26 станций на следующих разрезах: Мыс Тарханкут — 75 миль в юго-западном направлении; Дунай — 75 миль и Днестр — 22 мили в юго-восточном направлении; Придунайский район, район филлофорного поля и частично Днепро-Бугского лимана.

Отбор и обработка проб осуществлялись методами, описанными в работе А. Е. Крисс, М. Н. Лебедевой, Е. А. Рукиной (1952). Изучение численности микроорганизмов проводилось посредством прямого наблюдения на фильтрах.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАССТОЯНИЯ ДО СУШИ

Для выяснения вопроса, каким образом близость берега сказывается на распределении численности микроорганизмов, было сделано два разреза: Ялта — 60 миль и мыс Тарханкут — 75 миль. Оба разреза — в открытое море. Так как юго-западный угол Крымского полуострова очень беден реками и отличается сухостью климата в летнее время года, то береговой сток в этом районе летом практически не оказывает влияния на прибрежные воды. Поэтому разрез мыс Тарханкут — 75 миль (август 1951) наиболее показателен для выяснения влияния суши на численность бактериального населения.

Оказалось, что содержание микроорганизмов в воде в непосредственной близости от суши (0,5 мили) не только не превышает, но даже уступает числу их на более удаленных станциях (табл. 1).

На рис. 2 в разрезе представлен характер распределения численности микроорганизмов по мере удаления от берега посредством нанесения изобактерин методом математического интерполирования¹.

Некоторое увеличение численности микроорганизмов на станциях, значительно удаленных от суши (17, 21 и 31 мили) по сравнению с прибрежной станцией, заставляет предположить, что в этих районах микроорганизмы располагали большим количеством питательных веществ, вероятно, за счет разложения планктонных организмов, вспышки размножения

Таблица 1

Распределение численности микроорганизмов по мере удаления от суши с очень слабо выраженным береговым стоком

(разрез мыс Тарханкут — 75 миль, число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	№ станций				
	6	7	8	9	10
5	88	93	104	95	53
10	83	77	98	100	—
15	—	—	—	128	36
18	56	—	—	—	—
25	—	117	98	—	—

¹ Этот метод весьма удобен в тех случаях, когда необходимо графически выразить функциональную связь трех компонентов. Мы в своей работе неоднократно пользовались им для выражения зависимости распределения тех или других микробных форм от глубины и удаленности от берега.

которых, как известно из литературы, можно наблюдать в открытом море (Малытский, 1940; Морозова-Водяницкая, 1940; Пицык, 1950).

Следовательно, близость суши при отсутствии берегового стока не влияет на микробное население в сторону увеличения его численности вблизи берега. Подобная закономерность была обнаружена для гетеротрофов Цобеллом и Фельтхамом (ZoBell и Feltham, 1934), которые в течение 20 лет вели наблюдения у мола Скрипского института, где в сухое время

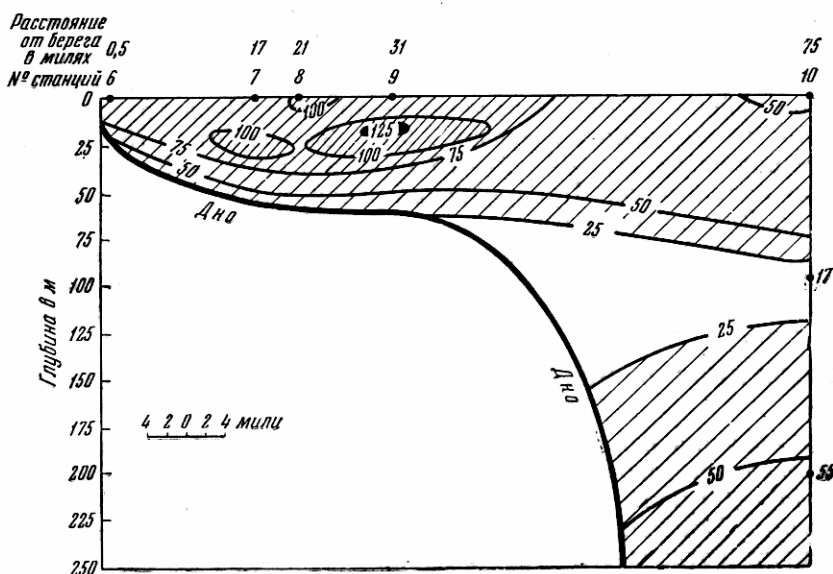


Рис. 2. Распределение микроорганизмов по мере удаления от суши с очень слабо выраженным береговым стоком (разрез мыс Тарханкут — 75 миль, цифры выражают число клеток в тысячах в 1 мл воды).

года отсутствует береговой сток. Они показали, что число микроорганизмов в поверхностных водах прибрежного района приблизительно такое же, как в нескольких сотнях миль от берега.

Второй разрез (Ялта — 60 миль) строился от населенного пункта, который дает в море сток канализационных вод. Это сразу же сказывается на увеличении численности микроорганизмов. Если в полумили от мыса Тарханкут число микробных форм колеблется в пределах 56 тыс. — 88 тыс. клеток/мл (см. табл. 1), то в полумили от Ялты содержание их в 2—3 раза выше от 118 тыс. до 237 тыс. клеток в 1 мл (см. табл. 4). При изучении разреза в целом (рис. 3), несмотря на отдельные колебания численности, можно констатировать явное уменьшение концентрации микроорганизмов в слое воды 0—75 м по мере удаления от берега. Это уменьшение имеет неодинаковое количественное выражение на различных горизонтах (см. табл. 4). Глубже 75 м, на горизонтах 100, 125, 150 и 175 м, нельзя обнаружить определенной закономерности в распределении численности микроорганизмов в зависимости от расстояния от берега.

В распределении гетеротрофных микроорганизмов также отмечено небольшое количество их в открытом океане и в десятки и сотни раз большие числа бактерий в прибрежных районах в том случае, если имелся значительный береговой сток (Reuszer, 1933; Waksman, 1934; ZoBell, 1946). В ряду этой общей для разреза закономерности — уменьшение плотности

микробного населения по мере удаления от суши — исключение составляет станция 3, расположенная в 10 милях от Ялты. Эта станция — единственная из 40 сделанных нами станций на Черном море, где количество микроорганизмов на глубине 25 м достигло свыше полумиллиона (574 тыс. клеток/мл). По развитию бактериальной жизни в слое фотосинтеза этот район Черного моря так же, как и 20-мильная станция, не уступает прибрежным станциям.

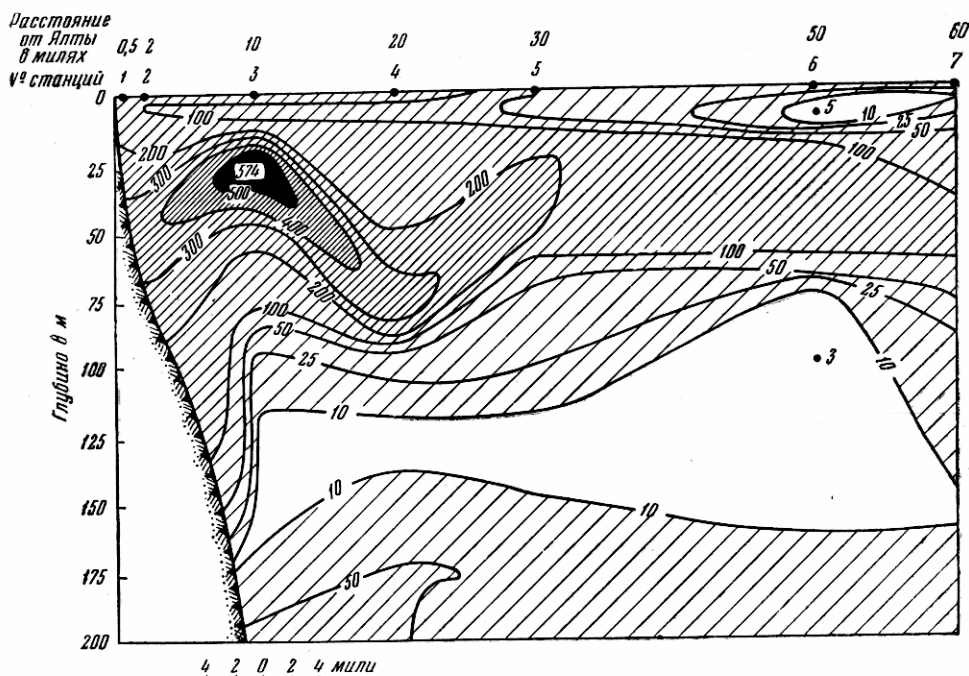


Рис. 3. Распределение численности микроорганизмов по разрезу Ялта — 60 миль, июнь 1950 г. (цифры выражают число клеток в тысячах в 1 мл воды).

Повышенное развитие микроорганизмов на столь значительном удалении от суши, возможно, является следствием сгонно-нагонных явлений. Микробиологическая картина вполне согласуется с гидрологическим режимом, наблюдавшимся в этом районе и в это же время сотрудницей Севастопольской биологической станции АН СССР А. К. Богдановой. По данным любезно ею предоставленным в дни, предшествовавшие микробиологическим работам, отмечались явления сгона воды, сопровождаемые, как обычно, понижением температуры поверхностной воды у берега. Поскольку ветер сгонного направления дул в течение нескольких дней и имел значительную силу, то поверхностные прибрежные воды, богатые органическими и неорганическими соединениями, были отнесены до 30 миль в открытое море и могли обеспечить повышенное развитие бактерий на значительном расстоянии от берега.

Возможно также влияние на бактериальное население общего кругового течения, струи которого несут азовские воды, богатые органическими веществами. Кроме того, в местах стыка вод, разных по своему происхождению и гидрологическим характеристикам, образуются так называемые «фронты». В Мировом океане «фронты» отличаются особенно высокой биологической продуктивностью (Waksman, 1934; Зенкевич 1951). С. М. Ма-

лятский (1940) отмечает, что в 15—20 милях от южного берега Крыма, в районе, который является областью «фронта», находится постоянное богатое жизнью пятно. Согласно В. Н. Никитину (1945), распределение водных масс и их взаимодействие, проявляющееся в виде «фронтов», является одним из руководящих факторов распределения жизни в пелагиали Черного моря. Можно думать, что станции 3 и 4, расположенные в 10 и 20 милях от южного берега Крыма, приходятся на район «фронта». По-видимому, здесь происходило повышенное развитие жизни (растительной, животной, а следовательно, и бактериальной) за счет биогенных элементов, которые были вынесены из глубин моря, благодаря сгонно-нагонным явлениям и интенсивной вертикальной циркуляции в месте «фронта». Какой из этих 3 факторов оказывает наибольшее влияние в определении численности микробного населения, решить пока трудно. Каждый из них следует принимать во внимание.

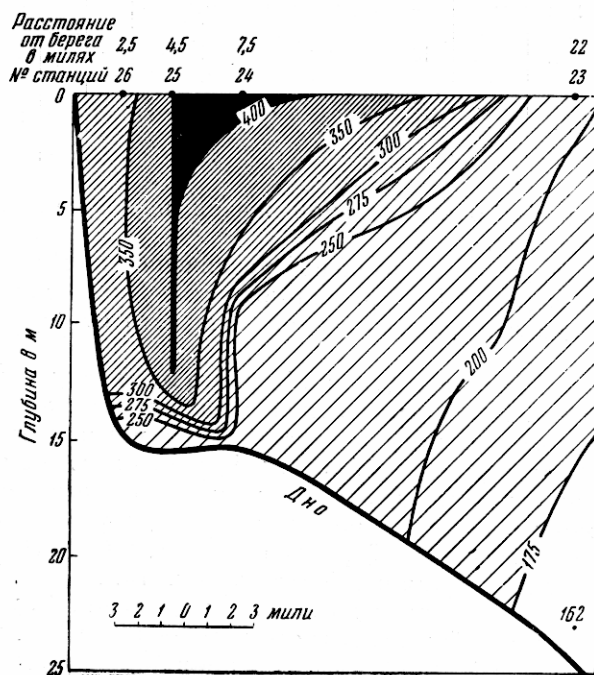
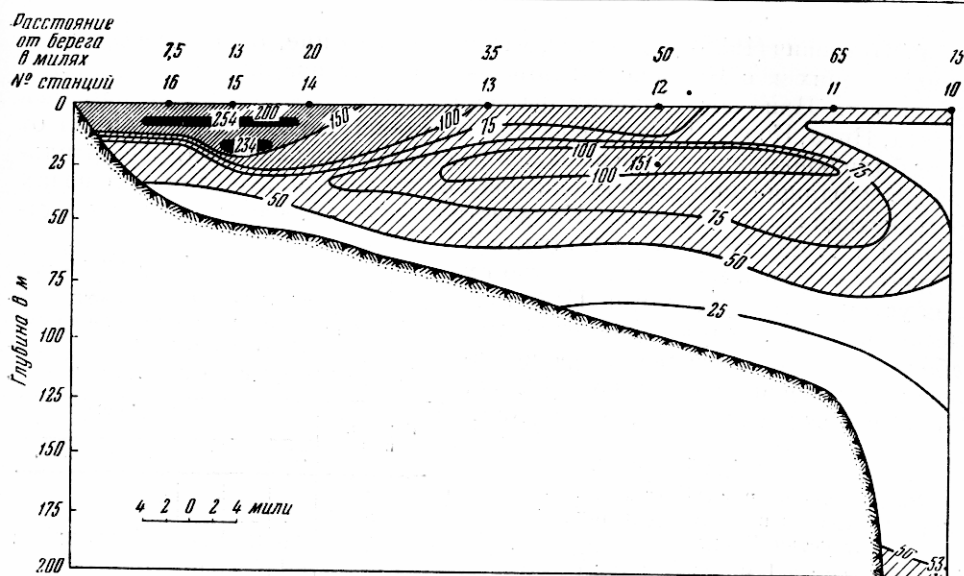
Таким образом, наши данные показывают, что распределение микроорганизмов в море определяется наличием органического вещества (в доступных его формах) аллохтонного или автохтонного происхождения, распределение которого, в свою очередь, целиком зависит от гидрологических факторов. Это является подтверждением данных В. С. Буткевича (1932), который считает, что определяющим моментом в распределении бактерий является, в первую очередь, органическое вещество, а, следовательно, и все условия, благоприятствующие обогащению им воды, и С. И. Кузнецова (1949), который на примере озер доказывает, что общее количество бактерий в воде обуславливается главным образом наличием усвояемого органического вещества.

Влияние речного стока

Реки со своими водами приносят в море значительное количество органических и неорганических веществ, способствующих развитию как растительной и животной, так и бактериальной жизни. Для изучения влияния их стока на распределение микроорганизмов мы выбрали северо-западный район Черного моря. Ввиду мелководности этого района здесь должно быть ярко выражено влияние рек Дуная, Днестра и Днепра с Бугом. Два разреза в юго-восточном направлении — от устья Дуная на 75 миль (рис. 4) и от устья Днестра на 22 мили (рис. 5) — позволили выяснить закономерности распределения численности микроорганизмов по мере удаления от устья рек в открытое море.

Наибольшее бактериальное население обычно наблюдается вблизи устьев рек: число гетеротрофных бактерий у берегов может достигнуть сотен тысяч клеток на 1 мл (Waksman, 1934). Наши наблюдения показали, что общее число микроорганизмов в районах, прилегающих к устьям рек, в 3—5 раз больше, чем в районах моря, где сток рек отсутствует. Так, в 0,5 мили от мыса Тарханкут, где береговой сток, ввиду отсутствия рек и крупных населенных пунктов, практически не выражен, количество микроорганизмов не превышало 88 тыс. клеток на 1 мл (табл. 1), в то время как вблизи устья Днестра (в 2,5 милях) достигает 342 тыс. клеток на 1 мл (табл. 2), а вблизи устья Дуная до 431 тыс. клеток на 1 мл (табл. 3).

По мере удаления от устья рек наблюдается уменьшение численности микроорганизмов (см. рис. 4, 5). Так, на горизонте 5 м на расстоянии 35 миль от устья Дуная количество микробных клеток уменьшается в 2 раза, а в 65 и 75 милях почти в 4 раза по сравнению с численностью микроорганизмов вблизи от берега (табл. 3). В 22 милях от устья Днестра содержание микроорганизмов уменьшается почти в 2 раза по сравнению с приближенной



зоной. Буткевич (1938) указывает, что общее явление, отмечавшееся в северных морях и в Каспийском море, — это бактериальные скопления у устьев рек. При обследовании районов, примыкающих к устьям рек Индига, Нива, Ковда, Тулома, во всех случаях на известном расстоянии от устья были обнаружены ясно выраженные скопления бактерий, значительно превосходящие численность бактерий как в речной воде, так и в водах примыкающих районов моря. Количество бактерий, наблюдавшееся Буткевичем в 20 милях от устья Волги, в 8 с лишним раз превышало количество их близ устья Волги и достигло 1700 тыс. клеток в 1 мл. Микробиологические работы последнего времени, проводившиеся Бирюзовой и Осницкой (Крисс, 1954 б) в Северном Каспии, подтвердили

Таблица 3

Распределение численности микроорганизмов по мере удаления от устья Дуная
(число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	Расстояние от берега в милях						
	7,5	13	20	35	50	65	75
0	—	—	188	—	—	—	—
5	189	159	196	92	77	53	53
10	431	254	173	63	82	34	—
12	223	—	—	—	—	—	—
14	71	—	—	—	—	—	—
15	—	142	102	—	68	71	36
17	—	234	—	—	—	—	—
18	—	—	—	—	104	—	—
19	—	235	—	—	—	—	—
20	—	204	—	—	68	—	—
21	—	243	—	—	—	67	—
22	—	—	120	—	—	—	—
23	—	107	—	—	113	136	—
24	—	—	—	—	151	—	—
25	69	118	134	110	115	102	—

Таблица 2

Распределение численности микроорганизмов по мере удаления от устья Днестра
(число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	Расстояние от берега в милях			
	2,5	4,5	7,5	22
0	342	—	495	213
2,5	—	398	393	—
5	—	—	376	—
10	339	403	245	188
13	—	399	—	—
15	231	—	237	—
23	—	—	—	162

повышенное развитие бактериальной жизни в районе стыка морских и пресных волжских вод.

Мы отмечали лишь незначительное увеличение численности микроорганизмов на расстоянии 4,5 и 7,5 миль от устья Днестра по сравнению со станцией, лежащей в непосредственной близости от берега (2,5 мили, табл. 2).

В районе водораздела вод Дуная и Черного моря так же не обнаружено скопления бактерий. Таким образом, явление планктического барьера, установленное в Каспийском море в районе стыка морских и пресных вод, на стыке вод Дуная и Днестра с водами Черного моря не отмечено.

Расстояние, на котором еще заметно влияние речного стока на микробное население моря, зависит от объема втекающих речных вод, глубины и гидрологических особенностей района (ZoBell, 1946). На значительном расстоянии сказывается влияние больших рек. Так, воды Амазонки распространяются приблизительно до 200 миль от суши. Влияние Дуная и Днестра на численность бактериального населения в Черном море ощутимо на расстоянии около 20 миль. Концентрация микроорганизмов в поверхностных горизонтах (0—10 м) в 20 милях от устья Дуная немногим уступает концентрации их на расстоянии 13 и 7,5 миль (см. табл. 3). По днестровскому разрезу количество микробов в 4,5 и 7,5 милях от устья реки выражается большими величинами, чем вблизи от берега (2,5 мили, см. табл. 2). Повышенная (в 1,5—3 раза) численность микроорганизмов на станциях разреза, расположенного против устья Днестра, по сравнению

с разрезом против устья Дуная следует объяснить тем, что по днестровскому разрезу к влиянию стока вод Днестра ($8,3 \text{ км}^3$ в год) присоединяется влияние вод, вносимых Днепром с Бугом в количестве $54,7 \text{ км}^3$ в год (Зенкевич, 1947). В сумме это, конечно, меньше, чем объем вод, вносимых только Дунаем (203 км^3), но следует учесть, что по содержанию органического углерода воды Дуная ($8,53 \text{ мг/л}$) значительно уступают днестровским ($11,48 \text{ мг/л}$) и днепровским ($13,59 \text{ мг/л}$) водам (Дацко, 1953). Кроме того, основная масса вод, вносимых Дунаем, увлекается общим круговым течением и направляется на юг.

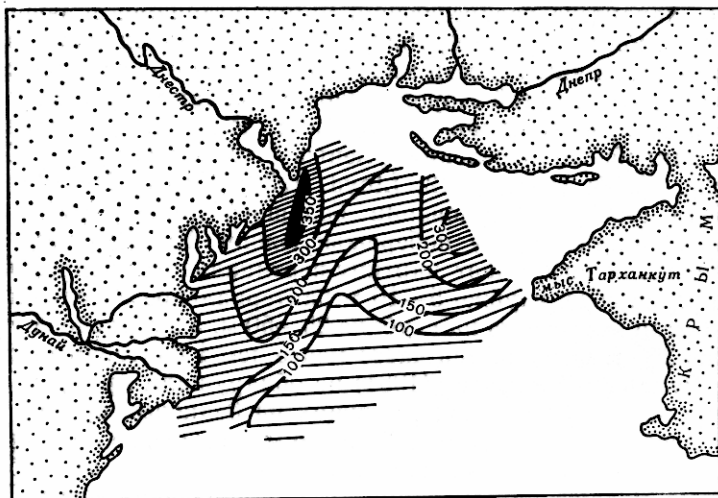


Рис. 6. Влияние стока рек на количественное распределение микроорганизмов в северо-западном районе Черного моря (цифры выражают среднее число клеток в тысячах в 1 мл воды).

Поверхность Черного моря в районе от Одесского залива до Днестровского лимана в июле — августе в результате большого стока пресных вод сильно опреснена. Помимо органических веществ, реки выносят значительное количество биогенных элементов, обеспечивая массовое развитие планктона к началу лета (Велокурова и Старов, 1946). Собственно северо-западная часть Черного моря значительно беднее фитопланктоном (в среднем в 9 раз), чем Одесский залив. Наиболее высоким развитием фитопланктона отличается мелководная часть, непосредственно примыкающая к украинским берегам (Пицык, 1959), где мы и наблюдали наиболее высокое содержание бактерий. Одновременно в районе Одесского залива отмечается концентрация основных масс зоопланктона (Кусморская, 1950). Все это, по-видимому, имеет решающее значение в определении численности микробного населения данного района моря.

Влияние стока рек на распределение микробного населения показано на карте северо-западного района Черного моря (рис. 6). Изолинии ограничивают собою отдельные участки северо-западного района, где содержание микроорганизмов выражается величинами одного порядка. Изгибы изолиний дают возможность проследить, каким образом распространяется влияние стока рек на численность микробного населения в северо-западной части Черного моря. На рисунке видно, что увеличение численности микроорганизмов идет в направлении к устьям рек. Ход изобактерин очень напоминает распределение удельной щелочности в северо-западном районе Черного моря в августе 1934 г., по данным Добржанской (1948).

Как известно, удельная щелочность является показателем распространения пресных вод в море. Таким образом, распределение микроорганизмов в северо-западной части Черного моря в какой-то степени также отражает распространение пресных вод в этом районе.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛОТНОСТИ МИКРОБНОГО НАСЕЛЕНИЯ В КИСЛОРОДНОЙ ЗОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Методы культивирования дают самые противоречивые данные относительно характера распределения микроорганизмов в зависимости от глубины. Так, Рессель (Russel, 1892, 1893) отмечала случаи, когда отсутствовала разница в численности микроорганизмов в поверхностных и глубинных слоях, а, с другой стороны, наблюдала также случаи увеличения численности микроорганизмов с глубиной. Имеется ряд указаний, что плотность микробного населения уменьшается с глубиной (Cassedebat, 1894; Fischer, 1894; Drew, 1912; Lloyd, 1930; Otto u. Neumann, 1904, и др.). Цобелл (1946) на основании большого количества наблюдений, проведенных на станциях у побережья южной Калифорнии, исходя из среднего значения цифр, дает картину вертикального распределения бактерий в морской воде: глубже 5—10 м бактериальное население увеличивается, достигая максимума на глубине 25—50 м, а затем снова уменьшается и глубже 200 м исчисляется часто менее чем 1 бактерия на 1 мл.

Крисс, Рукина и Бирюзова (1951) не обнаружили приуроченности гетеротрофных микроорганизмов, растущих на белковых средах, к определенным горизонтам водной толщи Черного моря. Они не подтвердили данные Цобелла о максимуме численности гетеротрофных микробных форм в зоне 50—75 м, даже на основании среднего значения цифр. Как метод посевов, так и метод проращивания обнаруживает очаговость в распространении гетеротрофных микроорганизмов в вертикальном и горизонтальном направлениях (Крисс, Рукина и Бирюзова, 1951; Крисс, Рукина, 1952).

Что касается данных прямого микроскопического счета относительно вертикального распределения микроорганизмов, то до 1950 г. они были малочисленны. Об уменьшении плотности бактериального населения с глубиной говорят данные А. А. Ворошиловой и Е. В. Диановой по Южному Каспию: на поверхности численность бактерий колебалась в пределах 170 тыс. — 240 тыс. клеток на 1 мл, а на глубинах 10—400 м — от 50 тыс. до 180 тыс. клеток на 1 мл (Ворошилова, 1938). Данные Крисса, Бирюзовой и Рукиной (1954) также свидетельствуют, что в Каспийском море основная масса бактерий приурочена к поверхностным горизонтам (до 50—100 м).

В глубоководных частях Охотского моря и прилегающих районах Тихого океана максимальное количество палочек и кокков обычного вида чаще всего наблюдалось в верхних слоях воды (тысячи клеток на 1 мл). Начиная с 1 тыс. м на большинстве станций численность этих форм падала до нескольких десятков в 1 мл (Крисс и Рукина, 1952).

На 2 станциях, взятых в районе Северного полюса, также отмечена приуроченность основной массы бактерий к поверхностным слоям до 150—250 м (тысячи клеток на 1 мл). Глубже общее число микроорганизмов исчисляется сотнями и десятками на 1 мл воды (Крисс, 1955; Крисс, Бирюзова, Тихоненко и Ламбина, 1955). Заметное повышение содержания микроорганизмов на глубинах 100—150 м в июле и 50—100 м в сентябре 1954 г. авторы приписывают причинам гидрологического характера.

Данных о вертикальном распределении численности микроорганизмов в Черном море до настоящего времени не было. Мы поставили своей целью выяснить распределение всего микробного населения на различных глубинах водной толщи в центральной, восточной и северо-западной части Черного моря.

Наблюдения, проведенные на 7 станциях разреза от Ялты в открытое море (табл. 4) и 26 станциях северо-западного района Черного моря (рис. 7), показали, что всюду, где имеется температурный скачок, максимум численности микроорганизмов совпадает с ним или лежит несколько ниже его (Крисс, Лебедева и Рукина, 1952). Только 3 станции северо-западного района составили исключение: максимальное количество микроорганизмов в этих пунктах наблюдалось выше слоя температурного скачка. Наибольшее развитие бактериальной жизни в слое температурного скачка было отмечено также в Каспийском море (Крисс, Бирюзова и Рукина, 1954).

В центральном районе Черного моря количество микроорганизмов в зоне температурного скачка возрастает в 1,5—5 раз по сравнению с горизонтами, лежащими на 15—25 м выше. Глубже 25, 50, 75 м наблюдается резкое падение общего числа микроорганизмов — в 2,5—6 раз, а на 2 станциях в 20 с лишним раз.

На станциях мелководного северо-западного района пробы воды брались чаще — через 1, 2, 3, 5 м. Поэтому здесь мы имели возможность судить об изменении содержания микроорганизмов при более постепенном нарастании глубины (рис. 7).

На ряде станций наблюдалось очень плавное увеличение численности от поверхностных горизонтов до слоя температурного скачка, где количество микробных форм достигло максимальных величин. На других станциях отмечалось резкое увеличение числа микроорганизмов в слое температурного скачка — в 1,5—2 раза по сравнению с горизонтами, лежащими на 2—5 м выше.

Для того чтобы составить представление о распределении плотности микробного населения по вертикали в толще воды кислородной зоны Черного моря, был сделан расчет численности микроорганизмов в 1 м^3 в слоях воды различной мощности: 0—5; 5—10; 10—25; 25—50; 50—75; 75—100; 100—125; 125—150; 150—175 и 175—200 м или по более тонким слоям. Вначале определялось количество микроорганизмов в 1 м^3 данного горизонта умножением числа микроорганизмов в 1 мл воды на 10^6 . Затем для количественной характеристики соответствующего слоя число микроорганизмов в 1 м^3 на горизонтах, ограничивающих этот слой, складывались и умножались на половину толщины слоя. Произведение выражало собою среднее число микробных форм в данном слое, а частное от деления этого произведения на толщину слоя — среднее число микроорганизмов в 1 м^3 этого слоя. В отличие от гетеротрофов, растущих на белковых средах, в распределении которых в водной толще моря наблюдается очаговость и

Таблица 4

Изменения количественного содержания микроорганизмов на разных глубинах на станциях разреза Ялта—60 миль, июнь 1950 г. (число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	Расстояние от берега в милях						
	0,5	2,0	10,0	20,0	30,0	50,0	60,0
0	120	126	106	168	51	27	27
5	118	93	51	97	39	9	12
10	144	112	112	100	51	5	22
25	237	211	574	—	205	149	69
50	—	365	247	199	209	146	117
75	—	—	101	337	35	7	48
100	—	—	17	16	27	3	21
125	—	—	8	14	7	4	20
150	—	—	6	8	18	6	8
175	—	—	20	57	—	12	16
200	—	—	87	—	17	13	—

микрозональность (Крисс, Рукина и Бирюзова, 1951), для общего числа микроорганизмов характерна приуроченность основной их массы к зоне фотосинтеза с максимумом численности в слое перепада температур или несколько ниже его. Глубже 50—75 м, как правило, отмечается более или менее резкое уменьшение численности микроорганизмов (рис. 8). В мелководье, где прогревание и перемешивание вод нередко происходит до самого дна, максимальные величины численности приходятся на поверхностные горизонты (0—5 м, рис. 9) и колеблются в пределах 213 тыс. — 495 тыс.

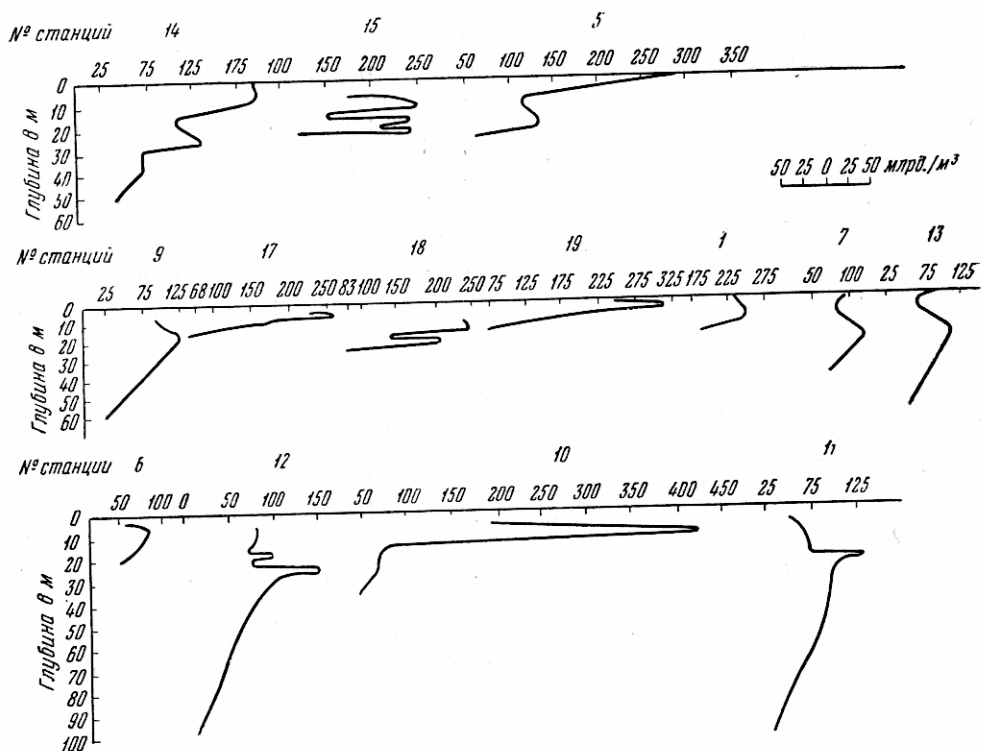


Рис. 7. Вертикальное распределение численности микроорганизмов (северо-западный район Черного моря, август 1951 г.).

клеток на 1 мл. С возрастанием глубины плотность микробного населения падает, и при общей глубине, не превышающей 31 м, в 1—6 м от дна составляет 61 тыс. — 237 тыс. клеток на 1 мл (табл. 5).

В зимнее время, когда верхние слои воды Черного моря значительно охлаждаются (до 8—9°) и температура воды выравнивается на всех горизонтах, основная масса микроорганизмов концентрируется обычно в слое от 0 до 37—50 м (рис. 10). Количество микроорганизмов на горизонтах слоев 0—25, 0—37 м на каждой станции примерно одинаковое (табл. 6). Глубже 37—50 м происходит резкое уменьшение плотности микробного населения. Наименьшие величины плотности приходятся на горизонты слоев 75—125, 75—150 м. Глубже 150 м содержание микроорганизмов снова увеличивается за счет учета фрагментов распадающихся нитей, которые трудно отличить от обычных бактериальных форм.

Таблица 5

Вертикальное распределение численности микроорганизмов в летнее время при отсутствии слоя температурного скачка (северо-западный район Черного моря, число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	№ станций					
	20	23	24	26	2	3
0	282	213	495	342	254	220
2,5	—	—	393	—	—	—
5	308	—	375	—	—	—
10	302	188	245	339	259	214
13	—	—	—	—	—	122
15	214	—	237	231	218	—
17	—	—	—	—	174	—
23	—	162	—	—	—	—
25	61	—	—	—	—	—

Таблица 6

Вертикальное распределение микроорганизмов в водной толще восточной половины Черного моря (разрез Ялта — Батуми, февраль 1951, число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	Расстояние от Ялты в милях						
	2	38	115	180	240	305	367
0	101	111	197	222	99	273	203
10	125	123	122	160	137	353	295
25	125	105	130	232	139	299	186
37	101	140	151	185	143	285	121
50	72	38	109	43	41	135	59
75	64	25	12	33	27	41	55
100	—	11	18	29	31	21	30
125	—	71	18	—	37	11	28
150	—	97	43	61	51	44	22
175	—	136	—	71	58	73	57
200	—	116	82	78	43	75	93
225	—	87	110	46	43	168	89
250	—	81	4	30	43	74	61
300	—	81	73	52	62	52	58
500	—	68	80	50	55	88	—
750	—	45	106	36	41	70	—
1000	—	50	71	92	35	52	—
1250	—	26	51	73	28	108	—
1500	—	23	55	53	33	83	—
1750	—	33	39	58	54	156	—
2000	—	46	80	75	57	—	—

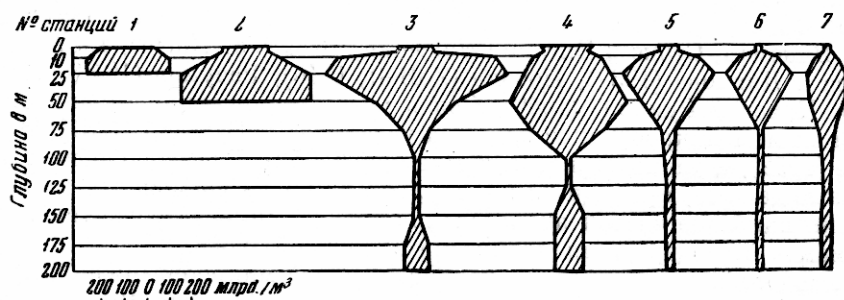


Рис. 8. Вертикальное распределение плотности микробного населения в летнее время года (разрез Ялта — 60 миль, июнь 1950 г.).

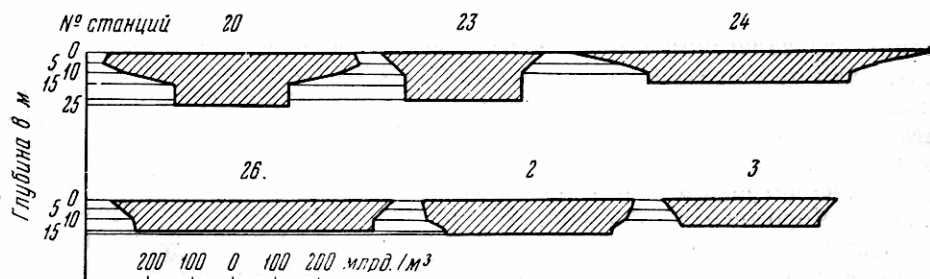


Рис. 9. Распределение плотности микробного населения по вертикали в летнее время при отсутствии слоя температурного скачка (северо-западная часть Черного моря, август 1951 г.).

Приуроченность основной массы бактериального населения Черного моря в зимнее время к поверхностным горизонтам напоминает распределение микроорганизмов в верхних 100 м воды в Охотском море в июне — июле (1951 г.), когда температуры воды очень низкие (Крисс и Рукина, 1952).

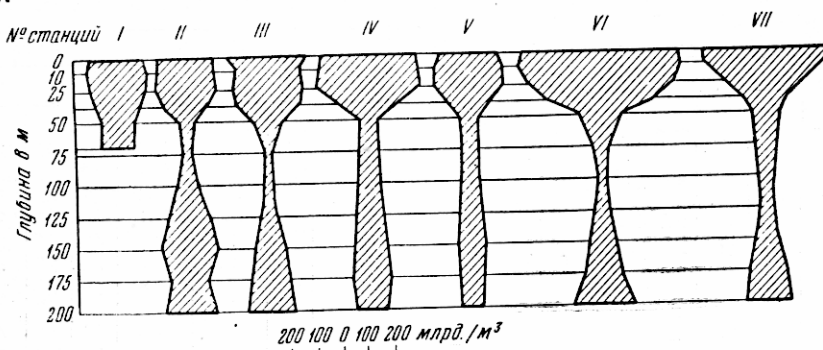


Рис. 10. Вертикальное распределение плотности микробного населения в зимнее время (разрез Ялта — Батуми, февраль 1951 г.).

ПЛАНКТОН И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

На существование связи между содержанием планктона в морской воде и количеством микроорганизмов в литературе имеются лишь отдельные указания. На наличие таких связей для гетеротрофных бактерий указывают Фишер (Fischer, 1894), Грен (Gran, 1933), Ваксман (Waksman, 1934), Ваксман, Стокс и Батлер (Waksman, Stokes a. Butler, 1937), Ворошилова и Дианова (1937), Цобелл (ZoBell, 1946), Разумов (1948), Харвей (1948), Крисс и Рукина (1949). Связь между количеством планктона и общим числом микроорганизмов была установлена Гусевой (1951), Кузнецовым (1952), а также Криссом и Рукиной (1952). Гусева, обобщая литературные данные, приходит к выводу, что из числа возможных взаимоотношений наиболее частой является прямая зависимость развития микроорганизмов от содержания планктона в морской воде.

Мы сопоставили распределение общего числа микроорганизмов по вертикали с распределением фитопланктона в водной толще Черного моря.

Как указывалось выше, слой температурного скачка имеет решающее значение в специфике вертикального распределения численности микроорганизмов в летнее время. Образование слоя температурного скачка и глубина его залегания определяются наличием ветровых течений и соотношением температур воды и воздуха (Цикунов, Ржеплинский, Бровиков, 1950). В связи с резким изменением температуры градиент плотности в этом слое настолько повышается, что затрудняет опускание живых и отмирающих клеток фитопланктона. Поэтому количество фитопланктона, а также детрита в слое температурного скачка достигает наибольших величин (Морозова-Водяницкая, 1948). Большое количество органического вещества в этом слое обеспечивает повышенное развитие микроорганизмов, число которых достигает иногда 574 тыс. клеток на 1 мл воды, в то время как температура в этом слое бывает часто на несколько градусов ниже, чем в вышележащих слоях. Таким образом, не температура, а наличие доступных органических веществ является решающим фактором в определении численности микробного населения.

Сходный порядок величин численности микроорганизмов по горизонтам слоев 0—25, 0—37 м в феврале, по-видимому, является отражением характера распределения фитопланктона в осеннее и зимнее время, когда количество фитопланктонных организмов на всех горизонтах зоны фотосинтеза приблизительно одинаково (Морозова-Водяницкая, 1940). Для распределения микроорганизмов как в летнее, так и в зимнее время и на станциях прибрежных, и значительно удаленных от берега, как в мелководье, так и в районах максимальных глубин характерна приуроченность основной массы микробного населения к слоям 0—37, 0—50, 0—75 м. Это не случайно. По данным Морозовой-Водяницкой, именно здесь наиболее высока концентрация фотосинтезирующих организмов. В табл. 7 приведено количество микроорганизмов в слоях 0—50 и 50—100 м, в процентах от общего количества бактерий в слое 0—100 м по материалам всех станций разрезов Ялта — 60 миль и Ялта — Батуми, сопоставленное с процентным содержанием численности фитопланктона в этих же слоях по данным, полученным Морозовой-Водяницкой.

Таблица 7

Распределение микроорганизмов и фитопланктона в слоях
0—50 и 50—100 м
(в % от общего количества в слое 0—100 м)

Район Черного моря	Организмы	Распределение в слоях	
		0—50 м	50—100 м
Центральная часть . .	Микроорганизмы	71,5	28,5
Восточная часть . .	Микроорганизмы	76,0	24,0
Все море	Фитопланктон	67,0	33,0

Оказалось, что от общего числа микроорганизмов, обитающих в слое 0—100 м, 71,5—76 % сосредоточено в зоне фотосинтеза (0—50 м), где сконцентрировано 67 % фитопланктона от общего количества, находящегося в слое 0—100 м. Такое сопоставление наглядно показывает, что распределение микроорганизмов в кислородной зоне Черного моря тесно связано с характером распределения фитопланктона.

На основании вышесказанного можно прийти к выводу, что повышенное развитие бактериального населения в прибрежных районах обусловливается береговым стоком. Береговой сток приносит в прибрежные воды органические вещества, за счет которых развиваются микроорганизмы, а также значительное количество неорганических веществ, обеспечивающих обильное развитие фитопланктона в прибрежных районах, особенно в бухтах и заливах (Усачев, 1928; Морозова-Водяницкая, 1940; Пицык, 1950). Увеличение содержания микроорганизмов в открытых районах моря, всегда, по-видимому, совпадает со вспышками развития фитопланктона в этих районах (Малытский, 1940; Морозова-Водяницкая, 1940; Пицык, 1950). Работы Крисса с сотрудниками по Каспию, Охотскому морю, Тихому и Северному Ледовитому океану также показали прямую зависимость содержания бактерий в воде от количественного развития растительной и животной жизни в море (Крисс и Рукина, 1952; Крисс, 1953, 1954 а, 1955; Крисс и Бирюзова, 1955).

Наблюдаемый параллелизм в развитии и распределении микроорганизмов и фитопланктона объясняется тем, что фитопланктон является источником легкоусвояемых органических веществ, поступающих в водоем при его отмирании (Кузнецов, 1949; ZoBell, 1946), или благодаря прижизненному выделению органических веществ (Алеев, 1934, 1936; Waksman

и. Renn, 1936; ZoBell, 1946; Горюнова, 1948, 1950, 1951). Массовое развитие микроорганизмов в слое 0—50 м приводит к тому, что большая часть отмершего планктона разлагается в верхних слоях воды. Это вполне согласуется с данными Скопинцева (1948а), который указывает, что мертвые остатки в основном разлагаются в верхних 0—100 м.

Совершенно неверно замечание Яковенко (1950), что толща воды — временное местообитание бактерий и что размножение их происходит на дне среди бентоса, куда они попадают вместе с мертвыми остатками. Наши наблюдения показывают, что микроорганизмы живут и размножаются в водной толще как в прибрежье, так и в открытых районах моря при наличии доступных питательных веществ. Резкое уменьшение численности микроорганизмов на глубинах 50—75, 50—100 м, по-видимому, объясняется уменьшением в 2 раза количества фитопланктона в слое 50—100 м, что означает соответственное уменьшение доступных органических веществ в этом слое. Действительно, изучение распределения окисляемости в кислородной зоне Черного моря (перманганатный метод по Скопинцеву, 1948), проведенное М. А. Добржанской (1956), показало, что наиболее легко усвояемые фракции органического вещества в максимальном количестве встречаются в верхних слоях кислородной зоны и примерно с глубины 50—75 м количество их резко падает.

Таким образом, в море (наши данные), так же как и в пресных водоемах (Кузнецов, 1952), развитие и распределение общего числа бактерий зависит не от общего содержания органического вещества, а от наличия и распределения легкоусвояемых органических веществ. Крисс и Рукина (1949) на основе посевов на МПА из сетяных и батометрических проб пришли к заключению, что наибольшее количество микроорганизмов находится в непосредственной близости от растительных и животных особей — в планктоносфере, где они имеют благоприятные условия для развития, благодаря прижизненному выделению органических веществ водорослями, а также при их отмирании. В сфере планктона наблюдается не только повышенное содержание гетеротрофных микроорганизмов, но и большое их видовое разнообразие.

Интересно было установить, существует ли преобладание общего числа микробных форм в планктоносфере. Для этого мы провели прямое микроскопирование сетяных и батометрических проб, полученных одновременно. В результате обработки материалов двухсуточной (станция III) и полуторасуточной (станция V) станций по сетяным сборам в количестве 90 проб нам не удалось обнаружить значительного преобладания численности микроорганизмов в сетяных пробах по сравнению с батометрическими (табл. 8). На станции III наибольшее увеличение числа микробных форм в сетяных сборах по сравнению с батометрическими было в 10—25 раз больше и только на глубинных горизонтах. Иногда общее количество микроорганизмов в батометрических пробах было выше, чем в сетяных. На станции V (табл. 9) численность микроорганизмов в сетяных сборах также имела обычный порядок величин. Больше того, в батометрических пробах, взятых в 0 час. 12. II 1951 г., число микробных форм несколько превышало количество их в одновременно отобранных сетяных пробах по всем слоям. Таким образом, учет общего количества бактерий в сетяных сборах не показывает значительной концентрации их в планктоносфере. Это говорит о том, что среди морских бактерий немалое количество находится в свободно взвешенном состоянии.

Что же касается гетеротрофных бактерий, то в сетяных пробах их в сотни и тысячи раз больше, чем в батометрических (Крисс и Рукина, 1949). Значит, методы культивирования выявляют главным образом

Таблица 8

Сравнительное содержание микроорганизмов в сетяных
и батометрических пробах
(материалы двухсуточной станции в Черном море,
февраль 1951; число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Слой в м	7. II		8. II				9. II	
	12 час.	18 час.	0 час.	6 час.	12 час.	18 час.	0 час.	6 час.

Сетяные пробы

0—10	378	—	162	—	144	124	182	198
10—25	287	—	135	95	145	174	172	205
25—50	—	—	—	63	69	125	90	128
50—75	65	—	—	—	102	101	53	120
50—100	—	—	75	10	—	—	—	—
75—100	48	96	—	—	84	83	75	56
100—125	77	111	—	—	104	110	—	57
100—150	—	—	—	15	—	—	54	—
125—150	—	—	—	—	109	87	—	95
150—175	128	—	—	—	23	—	24	5
150—200	—	—	—	63	—	—	—	—
175—200	69	—	—	—	—	—	—	—

Батометрические пробы

0—10	160	142	119	100	132	113	107	94
10—25	126	148	107	114	106	106	78	101
25—37	140	134	111	108	145	99	78	104
37—50	130	84	102	68	107	104	87	84
50—75	60	26	52	28	40	72	46	88
75—100	15	10	14	12	9	26	6	74
100—125	18	9	8	9	4	6	6	30
125—150	30	5	9	6	6	—	8	16

Таблица 9

Сравнительное содержание микроорганизмов в сетяных
и батометрических пробах
(полуторасуточная станция в Черном море, февраль 1951;
число клеток на 1 мл воды в тыс.)

Слой в м	Сетяные пробы						Батометрические пробы
	12. II				13. II		12. II
	0 час.	7 час.	12 час.	18 час.	0 час.	6 час.	0. час.
0—10	78	159	52	109	85	66	118
10—25	128	81	41	183	303	26	138
25—50	102	27	62	29	101	22	116
50—75	—	25	—	—	—	—	34
50—100	14	—	13	126	9	12	—
75—100	—	45	—	—	—	—	29
100—125	—	40	—	—	—	—	34
100—150	7	—	4	57	7	3	—
125—150	—	18	—	—	—	—	44
150—175	—	7	—	—	—	—	54
150—200	8	—	5	40	—	4	—
175—200	—	7	—	—	—	—	49

микроорганизмы, живущие поблизости от планктона. Большая часть свободно взвешенных микроорганизмов, по-видимому, представлена формами, неспособными развиваться на обычных питательных средах. Расхождение в численности микроорганизмов при прямом микроскопировании и при счете колоний на чашках говорит о качественном отличии большей части бактерий из сферы планктона по сравнению с прочим микробным населением воды. В противоположность свободно взвешенным бактериям, микроорганизмы сферы планктона легко выявляются методами культивирования в лабораторных условиях. Из общего числа бактерий в планктонной сфере наибольший процент составляют гетеротрофы, растущие на белковых средах.

Существует мнение, что большинство бактерий в морских и пресных водоемах не свободно взвешены в толще воды, а связаны со взвешенными частицами как органического, так и неорганического происхождения, а также с планктонными организмами (Lloyd, 1930; Waksman, 1934; Waksman и др., 1933; Sverdrup, Johnson и Fleming, 1942; Яковенко, 1950; Harvey, 1950; Wood, 1951). В результате прямого микроскопирования большого количества батометрических и сетяных проб нам не удалось отметить, что микроорганизмы прикрепляются на поверхности полноценных клеток водорослей или на поверхности рачков. Поврежденные, разрушающиеся организмы нередко имели на своей поверхности скопления бактерий. Скопления бактерий наблюдались также около детритных материалов. Однако у нас сложилось впечатление, что значительное количество бактерий в морской воде находится в свободновзвешенном состоянии в виде отдельных клеток или же концентрируется группами, различными по величине.

ВЛИЯНИЕ ДОННОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ НА ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

В литературе имеются указания, что макрофиты влияют на численность бактериального населения. Так, Фишер (Fischer, 1894) значительное содержание бактерий в Саргассовом море связывал с наличием громадного количества водорослей.

Мы поставили своей целью выяснить влияние филофорного поля на распределение численности микроорганизмов. В этом участке северо-западной части Черного моря биомасса водорослей местами достигает 13 кг на 1 м², а средняя биомасса для всего филофорного поля равна 1,7 кг/м², в то время как в прочих частях Черного моря при аналогичных условиях грунта (илы) и глубины (30—60 м) биомасса водорослей исчисляется десятками долями грамма (Морозова-Водяницкая, 1941). Такое обилие растительной жизни должно, несомненно, наложить отпечаток на распределение микробного населения.

Было изучено вертикальное распределение численности микроорганизмов в 3 точках северо-западной части Черного моря, приходящихся на район филофорного поля (станции 21, 22, 4, рис. 11). Все 3 станции значительно отличались друг от друга по содержанию микроорганизмов на различных горизонтах (табл. 10). Такая неравномерность количественного распределения микроорганизмов, возможно, связана с тем, что филофора не образует сплошного поля, а расположена «грядами» и в различных местах дает заросли различной густоты (Морозова-Водяницкая, 1948). Однако несмотря на значительные отличия в количественном развитии бактериальной жизни, все 3 станции имеют нечто общее, а именно,

характер распределения численности микроорганизмов по вертикали: от поверхности до глубины 10—15 м наблюдается постепенно уменьшение количества бактерий, а глубже идет нарастание его и у дна численность бактерий достигает примерно таких же величин как на поверхности (станция 4) или даже несколько выше (станции 21, 22). Своеобразие распределе-

Таблица 10

Вертикальное распределение численности микроорганизмов в Черном море, в районе филлофорного поля (число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	№ станций		
	4	21	22
0	400	62	129
5	—	39	126
10	309	35	110
15	372	58	78
17,5	333	—	—
19	—	67	—
21	—	54	—
22	—	—	90
23	—	80	178
25	—	80	178
27	—	—	116
31	—	—	133
36	—	75	—
41	—	—	139

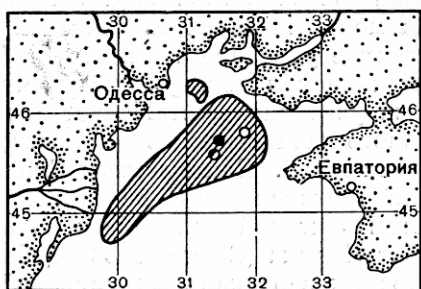


Рис. 11. Район филлофорного поля (по Беренбейму, 1953).

1 — станция 21; 2 — станция 22;
3 — станция 4.

ния микроорганизмов в районе филлофорного поля особенно четко выявляется при сравнении распределения плотности микробного населения по вертикали на станциях филлофорного поля (рис. 12) с прочими мел-

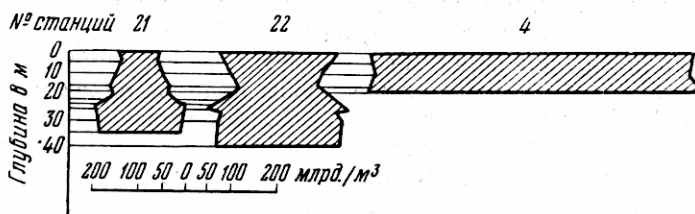


Рис. 12. Вертикальное распределение плотности микробного населения на станциях, лежащих в районе филлофорного поля.

ководными станциями северо-западного района Черного моря (см. рис. 9). Повышенное развитие микроорганизмов в придонных слоях происходит, по-видимому, благодаря использованию бактериями продуктов выделения водорослей и разложения отмерших водорослей.

Объем материалов, использованных нами в этом разделе, совершенно недостаточен, чтобы считать сделанные нами выводы окончательными. Требуется дальнейшая широкая постановка работ для выяснения существующих в природе взаимоотношений между микроорганизмами и донной растительностью.

ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСЛА МИКРООРГАНИЗМОВ В РАЗНОЕ ВРЕМЯ СУТОК

Изучение суточных колебаний численности бактерий до сих пор проводилось методом счета колоний на чашках. Ряд исследователей указывает на колебания числа бактерий в течение дня. Так, например, Фишер (1894) заметил, что число бактерий было больше при восходе солнца, чем после полудня. Подобные же суточные колебания в бактериальном населении поверхностной воды отмечаются Бертель (Bertel, 1912) в Средиземном море: численность бактерий увеличивалась ночью и уменьшалась в ранние утренние часы. Ллойд (Lloyd, 1930) на основании наблюдений в Ирландском море указывает, что в темное время суток количество бактерий увеличивается. Следует отметить, что этими авторами было сделано немного наблюдений; в частности, выводы Бертель основаны только на 3 сериях проб. Бактериологи Скриппского института океанографии получили противоречивые результаты (ZoBell, 1946). В 26 сериях проб максимум бактерий был найден ночью, а в 21 серии — днем. На основании работ Кларка (Clarke, 1933) Цобелл указывает на возможность влияния суточных вертикальных миграций зоопланктона на суточное распределение бактерий в эвфотической зоне. Хотя Цобелл и не имеет соответствующих данных, он все же допускает, что размножение бактерий может зависеть от суточных колебаний в деятельности фотосинтезирующих организмов эвфотической зоны. Исследования Гурфейн (1945) в бухте Золотой Рог в 1934 г. показали, что минимум морских бактерий на всех горизонтах падает на 0 ч. 30 м. Максимум для поверхностных горизонтов (0 и 5 м) отмечен вечером (17 ч. 30 м.), а для горизонтов 5, 10 и 13 м наибольшая численность бактерий падает на утренние часы (10 ч. 30 м.).

Все вышеперечисленные наблюдения над суточными изменениями численности бактерий дают представление об изменении численности гетеротрофных бактерий, развивающихся на искусственных питательных средах. Нашей задачей было выяснить закономерности изменения численности всего микробного населения в течение суток.

7—9 февраля 1951 г. в открытом море на расстоянии 115 миль от Ялты была сделана двухсуточная станция, на которой проводились одновременные наблюдения над изменениями количества фитопланктона и бактериального населения. Батометрические пробы брались через каждые 6 часов — в 0,6, 12 и 18 час. Одновременно Н. В. Морозова-Водяницкая проводила количественные наблюдения над фитопланктонными организмами.

Нам не удалось обнаружить определенной закономерности в распределении микробного населения по горизонтам в зависимости от времени суток (табл. 11). В любое время суток наблюдалась концентрация подавляющей массы микроорганизмов в зоне фотосинтеза (0—50 м). Согласно данным Морозовой-Водяницкой, любезно нам сообщенным, здесь же отмечалось основное средоточие фитопланктона (табл. 12). В 18 час. 8 февраля значительное количество бактерий было найдено на глубине 75 м, а в 6 час. 9 февраля и на глубине 100 м. Оказывается, что на этих же горизонтах наблюдалось повышенное развитие фитопланктонных организмов.

Таким образом, на примере параллельных наблюдений над колебаниями численности микроорганизмов и фитопланктона в течение 2 суток мы имели возможность окончательно убедиться в том, что развитие микроорганизмов в значительной степени зависит от развития фитопланктонных организмов. Это отчетливо видно на рис. 13, где представлен характер распределения биомассы микробного населения и фитопланктона. Фигуры, отражающие распределение биомассы тех и других организмов, имеют

Таблица 11

Суточные колебания численности микроорганизмов в открытом море
(станция III на разрезе Ялта — Батуми, февраль 1951 г.,
число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	7.II		8.II				9.II	
	12—14 час.	18—19 час.	0—1 час.	6—7 час.	12 ч. — 12 ч. 50 м.	18—19 час.	1 ч. 40 м. — 2 ч. 30 м.	6 ч. 20 м. — 6 ч. 55 м.
0	197	133	126	96	119	103	122	96
10	122	152	112	104		123	92	92
25	130	143	102	123	146	88	65	110
37	151	126	120	94	145	110	90	97
50	109	41	84	43	69	98	84	69
75	12	10	19	13	12	45	8	108
100	18	10	9	10	6	8	3	41
125	17	7	6	8	3	4	10	20
150	42	3	12	5	10		5	13
Средняя численность в 1 мл воды слоя 0—150 м	55	50	50	42	53	63	40	66

Таблица 12

Суточные изменения численности фитопланктона в открытом море 7—9 февраля
по горизонтам станции III разреза Ялта — Батуми*
(число клеток в 1 мл воды)

Глубина в м	7. II		8.II				9. II		Среднее по станциям
	12—14 час.	18—19 час.	0—1 час.	6—7 час.	12 ч. — 12 ч. 50 м.	18—19 час.	1 ч. 40 м. — 2 ч. 30 м.	6 ч. 20 м. — 6 ч. 55 м.	
0	36225	44397	26616	52157	52322	27765	29350	36173	38125
10	41866	48395	28208	46947	52203	47052	28660	32217	40693
25	41812	31536	28670	27747	61578	55532	24970	31926	37971
37	38028	30993	25605	31051	30678	29615	17850	50798	31827
50	34434	11303	16071	13166	13796	25188	14900	27544	19550
75	3947	3144	5021	6870	2716	7826	1358	16310	5899
100	1485	1223	1190	1886	1467	4062	1070	7870	2531
125	3200	1322	2041	1903	1029	1402	1072	697	1583
150	720	1294	848	864	657	540	9915	7070	2738
Средняя численность в 1 мл воды слоя 0—150 м	17475	13388	11440	14285	16876	17762	10430	19789	54945

* По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой.

** Численность Coccolithaeaceae.

сходный характер. Это лишний раз показывает, что фитопланктон является источником питательных веществ для бактерий.

При сравнении средней биомассы микроорганизмов и фитопланктона в 1 м^3 слоя 0—150 м становится ясным, почему биомасса микроорганизмов в одно и то же время в разные сутки может быть меньше или больше в полтора раза (6 час. 8 февраля и 6 час. 9 февраля). Причина этого заключается, по-видимому, в том, что 9 февраля в 6 час. бактерии располагали в 2 с лишним раза большим количеством (рис. 14) питательных веществ (58 мг), чем 8 февраля в 6 час. (28 мг). Все прочие серии также показывают, что развитие микроорганизмов зависит от величины биомассы фитопланктона в то или другое время суток. Так, средняя биомасса бак-

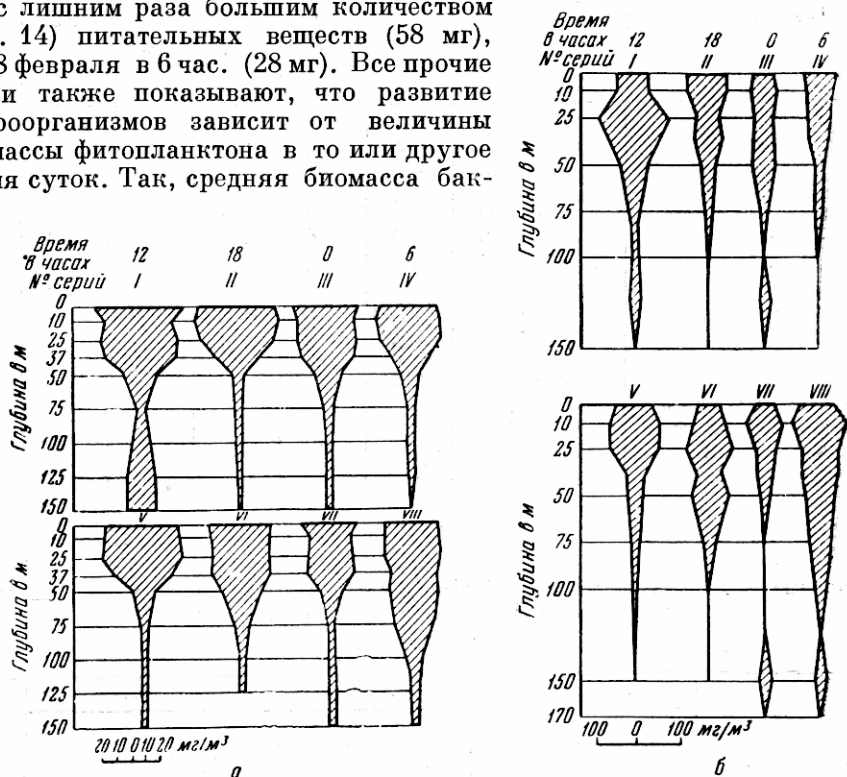


Рис. 13. Параллельные наблюдения над колебаниями биомассы фитопланктона (а) — данные Н.В.Морозовой-Водяницкой — и биомассы микроорганизмов (б) в течение суток в кислородной зоне.

терий в 1 м^3 слоя 0—150 м составила 13 мг в 12 час. 7 февраля, 18 час. 8 февраля и 6 час. 9 февраля, когда средняя биомасса фитопланктона в 1 м^3 столба 0—150 м также была максимальной (52 мг, 42 мг и 58 мг соответственно). Минимальная для микроорганизмов биомасса отмечена 8 февраля в 6 час. и 9 февраля в 0 час. при биомассе фитопланктона в это же время 28 и 20 $\text{мг}/\text{м}^3$. Уменьшение бактериального населения в ночные часы, по-видимому, связано также с выеданием части его мигрирующим зоопланктоном.

При сопоставлении биомасс фитопланктона по группам с биомассой микроорганизмов под 1 м^2 в столбе 0—150 м у нас сложилось впечатление, что степень развития бактериальной жизни не зависит от какой-то определенной группы фитопланктона (табл.13). Влияние той или другой группы фитопланктона на бактериальное развитие тем больше, чем большую биомассу она дает в данное время года. В феврале 1951 г. динофлагелляты составляли 49,6% по численности и 83,0% от общей биомассы фитопланктона.

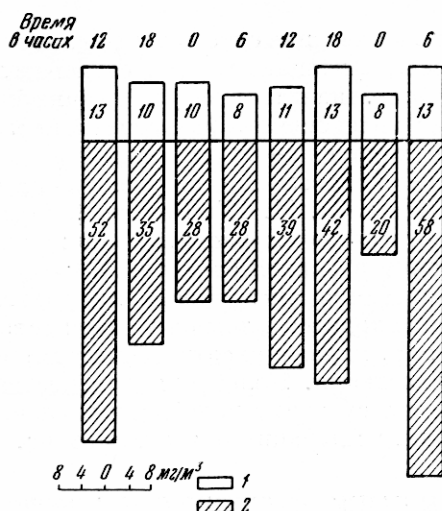


Рис. 14. Изменение биомассы микроорганизмов и фитопланктона в течение суток в слое 0—150 м (цифры выражают среднюю биомассу в мг/м^3).

1 — микроорганизмы; 2 — фитопланктон.

Таблица 13

Биомасса фитопланктона по отдельным систематическим группам и общая биомасса фитопланктона* и микроорганизмов в мг под 1 м^2 слоя 0—150 в разное время суток

Группа и биомасса фитопланктона	№ серии							
	1	2	3	4	5	6	7	8
	7.II		8.II				9.II	
	12—14 час.	18 ч.— 18 ч. 50 м.	0—1 час.	6 ч.— 6 ч. 40 м.	12 ч.— 12 ч. 50 м.	18 ч.— 18 ч. 55 м.	1 ч. 40 м.— 2 ч. 30 м.	6 ч. 20 м.— 6 ч. 55 м.
Dinoflagellatae	7128,3	4334,7	3598,2	3770,6	5464,7	5055,0	2704,9	5855,9
Diatomeae	448,6	621,0	450,3	356,5	306,3	1044,9	256,1	654,0
Coccolitheaceae	64,4	—	2,3	1,2	7,5	16,8	7,1	2063,9
Silicoflagellateae	13,3	25,8	29,7	16,9	6,9	33,4	29,4	126,0
Pterospermales	3,2	65,1	0,9	5,8	1,6	1,4	3,5	11,9
Heterococcales	0,2	—	—	0,5	—	—	0,2	—
Cryptomonadina	18,5	41,6	29,8	39,7	68,7	59,7	42,1	30,5
Volvocales	—	5,7	12,3	26,6	21,0	—	10,0	6,1
Прочие организмы	66,9	45,1	35,8	26,8	35,1	73,2	11,8	34,8
Всего мг под м^2 в слое 0—150 м	7743,4	5139,0	4159,3	4244,6	5911,8	6284,4	3065,1	8783,1
Биомасса микроорганизмов под 1 м^2 в слое 0—150 м	1984,0	1514,0	1500,0	1260,0	1592,0	1576,0**	1195,0	2005,0

* Данные Н. В. Морозовой-Водяницкой.

** Слой 0—125 м.

Изменения их количества в течение суток очень сильно влияли на характер изменений общей биомассы фитопланктона, а следовательно, и на развитие бактерий. 9 февраля в 6 час. значительное увеличение биомассы фитопланктона произошло за счет интенсивного развития кокколитофоров, которые на предыдущих станциях (серии 1—7) встречались в незначительном количестве, что соответственно сказалось и на увеличении численности бактериального населения (см. табл. 11, 12). Все это говорит за то, что всякое проявление повышенного развития растительной жизни моментально вызывает ответную вспышку развития бактерий.

Таким образом, колебания численности микроорганизмов в течение суток в открытом море находятся в тесной зависимости от развития фитопланктонных организмов, являющихся источником питательных веществ для бактериального населения. Колебания количества микроорганизмов в течение суток отражают суточные колебания численности фитопланктона в связи с вертикальными миграциями зоопланктона.

СЕЗОННЫЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ МИКРООРГАНИЗМОВ ■ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Известно очень небольшое число наблюдений, касающихся влияния сезонного фактора на распределение микроорганизмов в водоемах. Большинство из них проведено в озерах и основано на методах культивирования. Полученные результаты весьма противоречивы. Одни отмечали летний минимум численности микроорганизмов при весеннем и осеннем максимуме (Pfenniger, 1902; Mindor, 1920; Ruttner, 1932), другие не нашли определенных сезонных циклов (Fred, Wilson a. Dawenport, 1924), третьи наблюдали увеличение бактериального населения с апреля по август и уменьшение в сентябре и октябре (Henrici, 1938). С. И. Кузнецов (1952), обобщая работы по микробиологии озер, отмечает, что, по данным прямого микроскопического счета, наибольшее количество бактерий наблюдается в конце периода летней стагнации и во время осенней циркуляции и наименьшее — зимой. Изменение численности микроорганизмов в разное время года в океане отмечал Фишер (1894), который в зимние месяцы встречал больше бактерий, чем летом. Ллойд (1930) обнаружила широкие колебания численности бактерий в течение года в Ирландском море, но только в поверхностных слоях и при отсутствии определенной закономерности. Наблюдения, проводившиеся у мола Скриппского института в течение 10 лет, показали, что, несмотря на колебание температуры воды в течение года в пределах 12—23°, численность бактерий оставалась довольно постоянной (ZoBell, 1946).

В результате изучения бактерий методом прямого микроскопического счета в прибрежной части Баренцева моря установлено, что максимальное содержание бактерий как в воде, так и в грунте приходится на осенние и весенние месяцы, что автор связывает с осенними дождями и весенним таянием снегов (Лимберг, 1941).

Таким образом, подавляющее число исследований дает нам представление о сезонных колебаниях численности гетеротрофных микроорганизмов, развивающихся на белковых средах. Данных о колебании численности всего бактериального населения в морях в разное время года до настоящего времени не было.

Мы имели возможность сопоставить колебания численности микроорганизмов в восточной части Черного моря в летнее и зимнее время.

При сравнении двух почти совпадающих по координатам станций (2- и 30-мильной в июне 1950 г. и 2- и 38-мильной в феврале 1951 г.)

наблюдались колебания числа микробных форм в одних и тех же точках моря в разное время года. Если летом в 2 милях от берега содержание микроорганизмов составляло 93 тыс.— 365 тыс. клеток на 1 мл с максимумом на 50 м, то зимой 64 тыс.— 125 тыс. клеток на 1 мл с максимумом на 10 м. Эти различия, по-видимому, объясняются тем, что в разное время

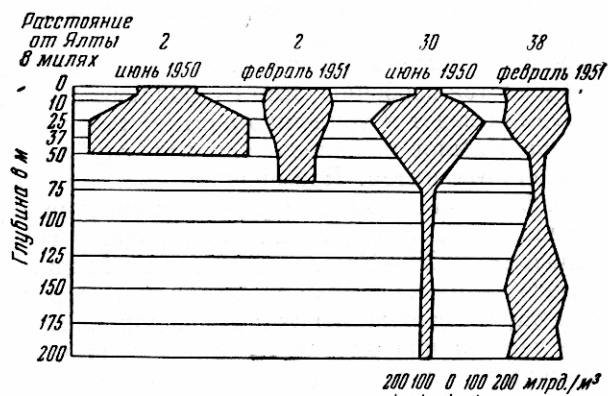


Рис. 15. Вертикальное распределение плотности микробного населения в прибрежных и значительно удаленных от берега станциях в летнее и зимнее время года.

года бактерии располагали неодинаковым количеством питательных веществ. На станциях, значительно удаленных от берега (30 и 38 миль), отмечена обратная картина: на 30-мильной станции (июнь 1950) численность микроорганизмов значительно уступает (табл. 14) развитию микробного населения в зимнее время (38 миль).

Таблица 14

Сезонные изменения численности микроорганизмов
(число клеток в 1 мл воды в тыс.)

Глубина в м	Июнь 1950 г.				Февраль 1951 г.			
	Расстояние от берега в милях							
	2		30		2		38	
	Палочки, кокки	Нити	Палочки, кокки	Нити	Палочки, кокки	Нити	Палочки, кокки	Нити
0	126	0	51	—	101	0,05	111	0,030
5	93	0	39	—	—	—	—	—
10	112	0,04	51	—	125	0,06	123	0,030
25	211	0,05	205	—	125	0,06	105	0
37	—	—	—	—	101	0,02	140	0,040
50	365	0,04	209	—	72	0	38	0,090
75	—	—	35	0,01	64	0,12	25	0
100	—	—	27	0,02	—	—	11	0
125	—	—	7	0,02	—	—	70	1
150	—	—	18	0,24	—	—	93	4
175	—	—	—	—	—	—	126	9,8
200	—	—	17	0,95	—	—	108	8,1

Кроме того, отмечаются различия в вертикальном распределении численности микроорганизмов (рис. 15). Если летом глубже 75 м и вплоть до 200 м наблюдалось наименьшее содержание микробных форм, то зимой слой минимума приходился на горизонты 50—75—100 м, а затем отмечалось постепенное увеличение численности микроорганизмов, и концентрация микроорганизмов в нижних слоях кислородной зоны не уступала концентрации их в поверхностных горизонтах.

Это своеобразие в характере распределения численности микроорганизмов зимой определяется особенностями гидрологического режима в это время года. Гомотермия ведет к усилению вертикального перемешивания вод, а это обеспечивает вынос из сероводородных глубин значительного количества бактериальных нитей. Повышенная численность палочковидных и кокковидных форм на глубинах 125—175 м связана с учетом фрагментов нитей, распавшихся в необычных кислородных условиях. Летом число нитей на горизонтах 125—150 м составляло всего лишь 20—240 клеток на 1 мл. В зимнее время на тех же глубинах они встречались в количестве, мало уступающем содержанию их в сероводородной зоне (табл. 14). Такое нахождение даже в поверхностных горизонтах некоторого количества нитей, типичных для сероводородных глубин, является прямым подтверждением гипотезы В. А. Водяницкого (1948) об интенсивном водообмене между поверхностными и глубинными слоями в Черном море. Таким образом, сезонные колебания численности микроорганизмов в верхнем 100-метровом слое кислородной зоны совпадают с сезонными колебаниями численности планктона и, по-видимому, определяются ими. Кроме того, на качественный и количественный состав бактериального населения кислородной зоны Черного моря оказывает заметное влияние водообмен между поверхностными и глубинными слоями воды.

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ФАКТОР В РАСПРЕДЕЛЕНИИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Сопоставление численности микроорганизмов в 2 милях от Ялты (станция I) и в 2 милях от Батуми (станция VII) в феврале 1951 г. показало, что, несмотря на одинаковую близость к населенным пунктам, содержание микроорганизмов в районе Ялты в 2 раза меньше, чем в районе Батуми (см. табл. 6). Здесь сказывается различие климатических условий, а также и гидрологического режима. Во-первых, район Батуми в зимние месяцы отличается особенно большим береговым стоком в связи с обильными дождями в это время года, чего не наблюдается в районе Ялты. Это, как уже выяснилось выше, не может не повлиять на микробное население. Во-вторых, район Батуми по обилию фитопланктона не уступает Севастопольской бухте, в то время как у южных и юго-восточных берегов Крыма развитие фитопланктона хотя и достигает значительных размеров, но количество его гораздо меньше, чем в бухтах (Морозова-Водяницкая, 1939). Таким образом, и этот источник органического вещества в районе Ялты является более скудным. Все это определяет разницу численности микроорганизмов в названных районах.

Повышенное развитие микроорганизмов в открытых районах Черного моря в зимнее время (см. табл. 6), по-видимому, связано со вспышками развития там фитопланктона. В пользу этого говорят гидрохимические данные сотрудицы Севастопольской биологической станции АН СССР М. А. Добржанской¹, согласно которым нулевые показатели по фосфору

¹ См. настоящий сборник.

были отмечены для поверхностных горизонтов (вплоть до 50 м) всех станций, что свидетельствует об энергичном его потреблении. Обычно в зимние месяцы содержание фосфора в поверхностных слоях воды довольно велико за счет интенсивной вертикальной циркуляции. Надо сказать, что зима 1951 г. была исключительно теплой, что должно было вызвать обильное развитие фитопланктона, а следовательно, снижение содержания фосфора в поверхностных горизонтах до минимума. Вероятность такого предположения следует также из указаний Морозовой - Водяницкой (1948) о том, что главный период развития фитопланктона в Черном море относится к осенне-зимне-весеннему времени.

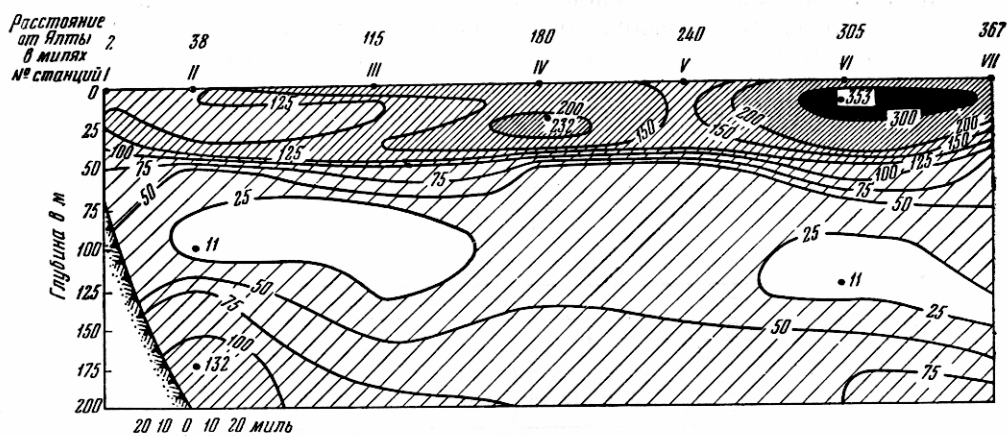


Рис. 16. Распределение численности микроорганизмов в кислородной зоне по разрезу. Ялта—Батуми, февраль 1951 г. (цифры выражают число клеток в тысячах в 1 мл воды)

Характер распределения численности микроорганизмов по разрезу Ялта—Батуми представлен на рис. 16, где отчетливо видно, что наибольшая концентрация микроорганизмов наблюдается в районе станции VI (64 мили от Батуми), которая расположена в области антициклонического течения. Повышенное развитие микробного населения в этом районе можно объяснить, с одной стороны, влиянием обилия фитопланктона, общее количество которого в юго-восточной части Черного моря достигает значительных размеров (Морозова-Водяницкая, 1940), а с другой — тем, что дождевые воды, несущие громадное количество органических веществ, частично увлекаются поверхностными течениями в районы антициклонического течения, где, по-видимому, и концентрируются, давая обильную пищу для развития микроорганизмов.

Таким образом, колебания численности микроорганизмов в одно и то же время года в пунктах моря, различных по своему географическому местоположению, зависят от особенностей климатических и гидрологических условий в этих районах, определяющих распределение биогенных веществ и количественное развитие жизни.

СОЛНЕЧНЫЙ СВЕТ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Ряд исследователей на основании своих наблюдений пришел к выводу о бактерицидном действии солнечного света (ZoBell, 1946). Однако Цобелл и Макивен (ZoBell a. McEwen, 1935) показали, что солнечный свет оказывает

смертельное действие на бактерии лишь на глубинах, не превышающих 20 см. В настоящее время известно, что ультрафиолетовые лучи очень сильно поглощаются водой и практически не проникают глубже 1 м.

Выводы о влиянии солнечного света на численность бактерий в водоемах до настоящего времени строились на основании счета колоний на чашках, что отражало распределение лишь гетеротрофных микроорганизмов. Мы поставили своей целью проследить влияние солнечного света на общее число микроорганизмов в море.

Из общего числа станций, проведенных в северо-западном районе Черного моря (август, 1951), 2 станции (4 и 24) были взяты в 12 час. и 11 ч. 30 м., т. е. в часы максимальной солнечной радиации (табл. 15). В обоих случаях численность микроорганизмов в поверхностном слое воды (495 тыс. и 400 тыс. клеток на 1 мл) не только не уступала, но даже превышала бактериальное население на глубине 2,5 м (393 тыс. клеток на 1 мл — станция 24) и 10 м (309 тыс. клеток на 1 мл — станция 4).

Таблица 15

Влияние солнечной радиации на численность микроорганизмов в поверхностных горизонтах Черного моря
(число клеток в 1 мл воды, в тыс.)

Глубина в м	№ станций				
	24	4	26	21	5
	11 ч. 30 м.	12 час.	15 час.	17 час.	18 час.
0	495	400	342	62	326
2,5	393	—	—	—	—
5	376	—	—	39	—
10	245	309	339	35	112
15	237	372	231	58	—

Можно было бы ожидать уменьшения содержания микроорганизмов в поверхностных водах по сравнению с нижележащими горизонтами во второй половине дня, после того как вода подвергнется интенсивному действию света в течение ряда часов. Однако количество микробных форм в поверхностном горизонте станции 26, взятой в 15 час. (табл. 15), имело тот же порядок величин, что и на глубине 10 м (342 тыс. и 339 тыс. клеток на 1 мл). Численность микроорганизмов в поверхностном слое на станции 21 в 17 час. в полтора раза превышала содержание их на глубине 5 м (62 тыс. клеток на 1 мл против 39 тыс. клеток на 1 мл.). На поверхности воды на станции 26 в 18 час. количество микроорганизмов составляло 326 тыс. клеток на 1 мл, в то время как на 10 м равнялось 112 тыс. клеток на 1 мл.

Эти данные дают нам основание заключить, что солнечный свет не оказывает заметного бактерицидного действия на численность микроорганизмов в поверхностных горизонтах.

КИСЛОРОД И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Известно, что бактерии в процессе своей жизнедеятельности энергично потребляют кислород (Винберг и Яровицина, 1946; Разумов и Захарова, 1948). Об интенсивности дыхательной функции бактерий говорят наблю-

дения в оз. Глубоком: в зоне температурного скачка, где содержание бактерий в 2 раза превышало количество их в вышележащих слоях, был обнаружен кислородный минимум (Кузнецов и Карзинкин, 1930). В пресных водоемах со значительным органическим загрязнением удается четко проследить параллелизм между нарастанием численности бактерий и уменьшением содержания кислорода в воде (Винберг и Ломоносова, 1953).

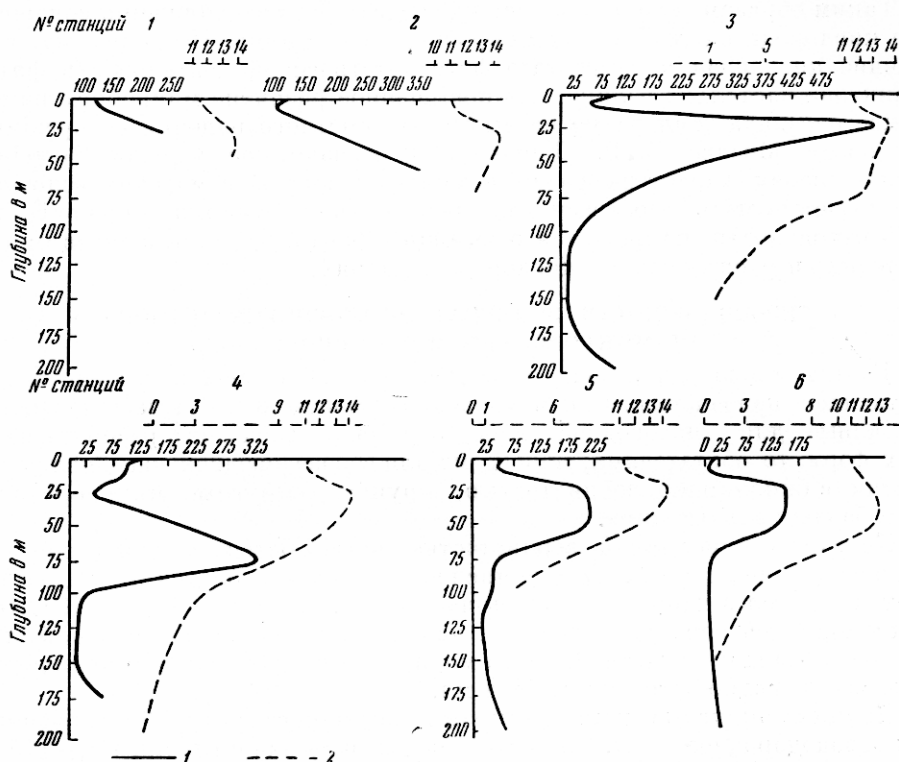


Рис. 17. Распределение численности микроорганизмов и содержание кислорода в зависимости от глубин.

1 — содержание O_2 в cm^3 ; 2 — число микробных клеток в тысячах в 1 мл воды.

Что касается влияния дыхательной функции бактерий на распределение кислорода в морях, то такие наблюдения не проводились. Представляло интерес выяснить, имеется ли взаимосвязь между распределением численности микроорганизмов и содержанием кислорода в кислородной зоне Черного моря в летнее время года, когда максимум микробного населения наблюдается в слое перепада температур или несколько ниже его (25, 50 или, реже, 75 м).

Мы сопоставили вертикальное распределение численности микроорганизмов на станциях в открытом море с вертикальным распределением кислорода по тем же станциям, по данным М. А. Добржанской, любезно нам предоставленным (рис. 17). В распределении кислорода наблюдалось нарастание содержания его от поверхности до горизонта 25 или 50 м. Затем количество кислорода уменьшалось с глубиной и доходило до нуля на глубине 250 м.

Распределение микроорганизмов по вертикали имело тот же характер — постепенное увеличение численности бактерий до горизонта 25—50 м

и уменьшение количества их с глубиной. На 4 станциях (1, 3, 5, 6) кривые распределения численности бактерий и содержания кислорода идут почти параллельно, и максимум содержания бактерий совпадает с максимумом содержания кислорода. На станциях 2 и 4 численность микроорганизмов достигает наибольших величин на горизонтах, где содержание кислорода уже идет на убыль.

Таким образом, нам не удалось наблюдать резкого снижения содержания кислорода на горизонтах микробного максимума. По-видимому, выделение кислорода в результате фотосинтетической деятельности фитопланктона настолько велико, что повышенное развитие микроорганизмов в слое перепада температур не вызывает заметного падения содержания кислорода. Мнение В. Г. Дацко (1953) о значительной роли бактерий в определении характера распределения кислорода в морских водоемах нам кажется мало обоснованным. Дыхательная функция бактерий, по всей вероятности, не является решающим фактором, определяющим содержание и распределение кислорода в морях.

СЕРОВОДОРОДНАЯ ЗОНА КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ДЛЯ МИКРООРГАНИЗМОВ ЧЕРНОГО МОРЯ

Если в кислородной зоне основную массу бактериального населения составляют палочковидные и кокковидные формы и все закономерности, описанные для кислородной зоны, отражают характер распределения этих форм, то обитателями, типичными для сероводородной зоны, являются клетки с биполярной зернистостью, крупные округлые микроорганизмы и бактериальные нити.

Клетки с биполярной зернистостью встречаются главным образом в сероводородных глубинах, где численность их колеблется от 20 до 4860 клеток на 1 мл и чаще всего превышает 1 тыс. клеток на 1 мл (табл. 16). В кислородной зоне они отмечены как в центральной и восточной, так и в северо-западной части Черного моря, но в незначительном количестве — десятки, редко сотни клеток в 1 мл.

Крупные округлые микроорганизмы с нежной структурой специфичны для сероводородной зоны. Они встречаются, начиная с глубин 150—175 м, в количестве 10—450 клеток на 1 мл (наиболее часто 100—200 клеток на 1 мл). Только в 2 случаях они обнаружены на горизонтах 75 и 125 м (табл. 16).

Самыми распространенными микроорганизмами в сероводородных глубинах являются бактериальные нити. В зимнее время значительное количество нитей появляется уже на глубинах 125, 150, 175 м, летом — на 175, 200, 250 м. Чаще всего количество их в сероводородной зоне равно 2 тыс. — 10 тыс. клеток на 1 мл, а пределы колебания численности составляют 20—15 000 клеток на 1 мл. В кислородной зоне центральной и восточной части Черного моря нити встречаются редко и в небольшом количестве (единицы, десятки, в одном случае 400 клеток на 1 мл). В мелководном северо-западном районе Черного моря также найдены нитевидные формы, напоминающие нити сероводородных глубин. Число их обычно не превышало нескольких десятков, но иногда достигало нескольких сотен и в 6 случаях превышало 1 тыс. клеток на 1 мл. За неделю до начала микробиологических работ и в момент наблюдений в северо-западном районе преобладали ветры сгонного направления. В результате этого вместе с глубинными водами, очевидно, были вынесены и нити, типичные для сероводородных глубин.

Максимум численности микробных форм, типичных для сероводородных глубин, наблюдается в районах Черного моря, примыкающих к Крым-

Распределение в Черном море специфических обитателей сероводородной зоны

Глубина в м	Количество микробных клеток в 1 мл воды на станциях														
	I			II			III			IV			V		
	Нити	Клетки с биоплярной зернистостью	Крупные округлые микроорганизмы	Нити	Клетки с биоплярной зернистостью	Крупные округлые микроорганизмы	Нити	Клетки с биоплярной зернистостью	Крупные округлые микроорганизмы	Нити	Клетки с биоплярной зернистостью	Крупные округлые микроорганизмы	Нити	Клетки с биоплярной зернистостью	Крупные округлые микроорганизмы
0	0	0	0	30	0	0	400	0	0	10	0	0	0	0	0
10	60	0	0	30	0	0	20	0	0	0	0	0	20	20	0
25	60	0	0	0	0	0	20	120	0	10	20	0	20	60	0
37	20	0	0	40	0	0	0	50	0	40	0	0	20	40	0
50	0	0	0	90	0	0	0	80	0	50	310	0	60	90	0
70	120	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
75	—	—	—	100	330	0	60	0	0	90	360	0	50	390	0
100	—	—	—	0	0	0	20	230	0	70	330	0	0	400	0
125	—	—	—	1000	0	0	900	560	0	20	670	0	100	720	0
150	—	—	—	4000	0	0	400	450	0	2600	1520	10	1200	1090	60
175	—	—	—	9800	4440	220	3700	1160	340	2100	780	280	2800	980	200
200	—	—	—	8100	4200	210	6000	3820	220	4400	1880	140	600	310	210
225	—	—	—	7900	4390	140	7000	920	230	2800	960	260	2300	800	140
250	—	—	—	5000	1720	130	40	20	100	20	180	0	120	140	0
300	—	—	—	6500	4610	120	7000	2680	220	2600	340	30	2900	640	350
500	—	—	—	7800	2790	40	10000	3290	130	2900	70	20	4200	470	170
750	—	—	—	7600	2660	30	10000	4860	190	4000	1110	140	4200	380	150
1000	—	—	—	8800	3510	120	9000	3270	130	9500	710	200	5200	490	70
1250	—	—	—	5300	960	70	9000	1960	150	8400	470	290	4800	540	150
1500	—	—	—	6200	1040	40	10000	1880	150	7500	710	450	6200	430	70
1750	—	—	—	5000	3180	60	8000	1000	130	8800	1230	370	5700	1150	210
2000	—	—	—	6600	3010	10	15000	1790	40	7400	2620	30	7000	740	250

ским и Анатолийским берегам, и уменьшение содержания микроорганизмов наблюдается в центральном районе Черного моря (рис. 18, 19, 20).

На рис. 18 можно проследить распределение бактериальных нитей по горизонтам разреза Ялта — Батуми. Интересно отметить, что изолиния 1 тыс. нитей в 1 мл, показывающая значительное содержание нитей, в основном проходит по горизонтам 150 и 175 м, а на станциях 2 и 4 достигает горизонта 125 м.

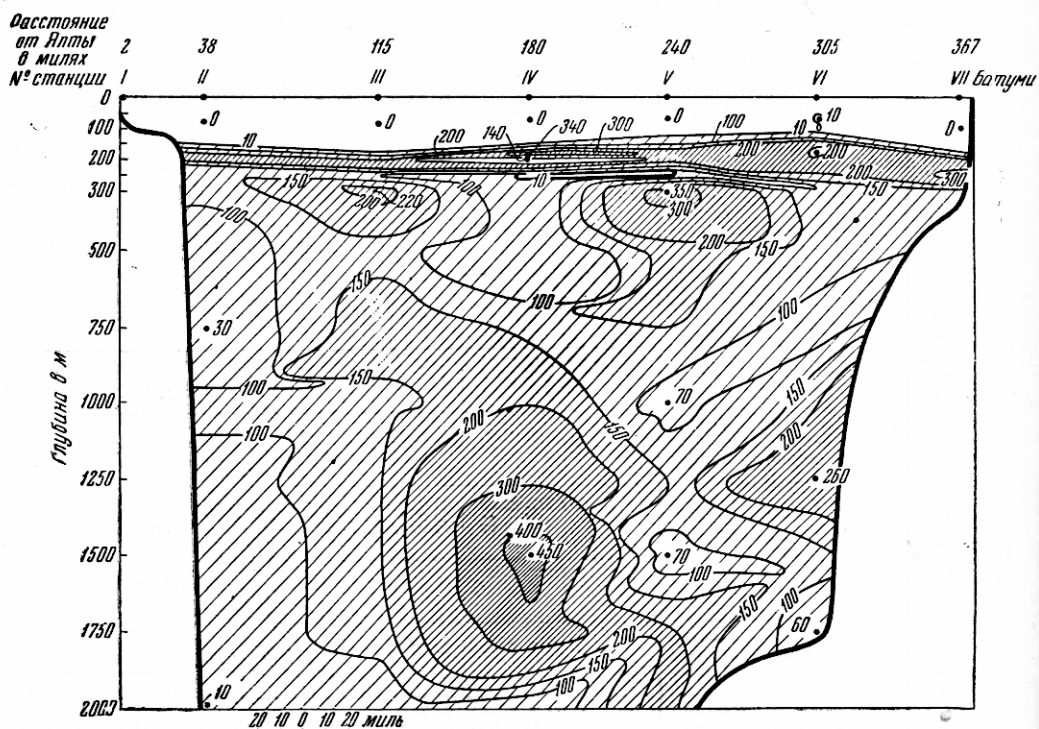


Рис. 18. Распределение численности бактериальных нитей по разрезу Ялта — Батуми, февраль 1951 г. (цифры выражают число микроорганизмов в 1 мл воды).

Приуроченность основной массы нитей к сероводородным глубинам говорит о том, что сероводородная зона является нормальным их местобитанием. Верхняя граница распространения нитей, по-видимому, определяется положением верхней границы сероводорода. В халистатических областях, где все изолинии куполообразно изгибаются и граница сероводорода проходит выше, нитевидные формы, очевидно, тоже должны подниматься выше.

В противоположность Гололобову и Пироговой (1948, стр. 181), которые пишут, что «динамические факторы оказывают весьма существенное влияние на глубину положения верхней границы сероводородной зоны в море, нижней границы кислорода и жизни (исключая анаэробных бактерий)», мы можем утверждать, что динамические факторы не только оказывают весьма существенное влияние на глубину положения верхней границы сероводорода и растительной и животной жизни, но также определяют распространение типичных анаэробных бактерий.

Интересным моментом, общим для всех обитателей сероводородной зоны, является резкое падение их численности на глубине 250 м в районе

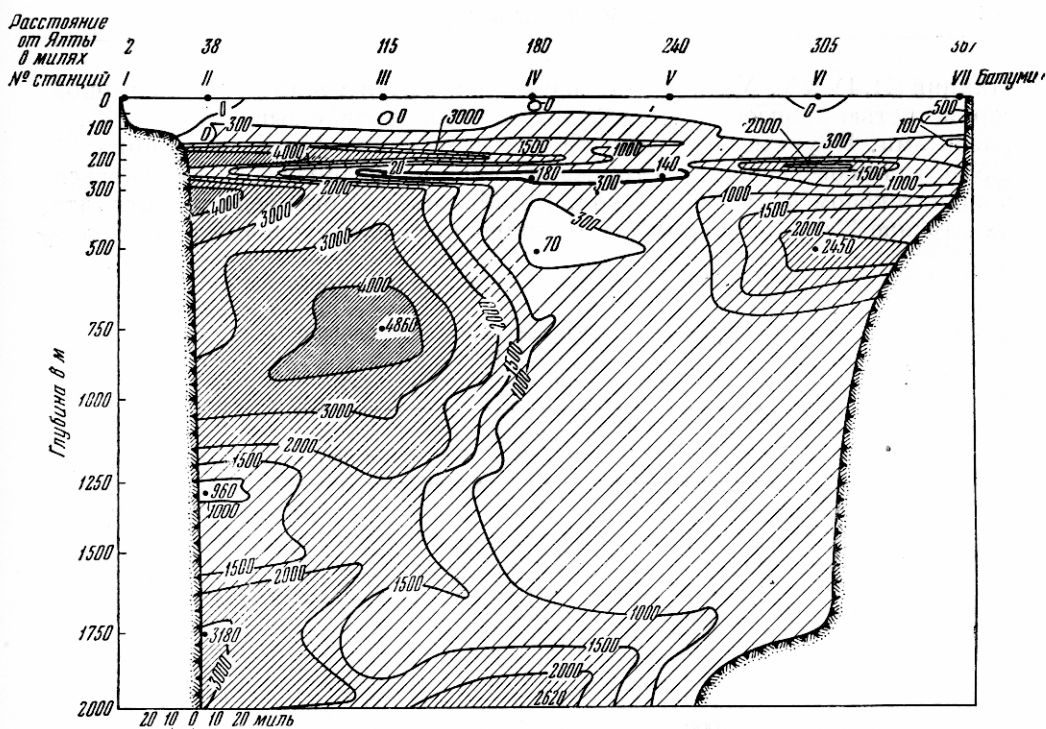


Рис. 19. Распределение численности клеток с биполярной зернистостью по разрезу Ялта—Батуми, февраль 1951 г. (цифры выражают количество клеток в 1 мл воды).

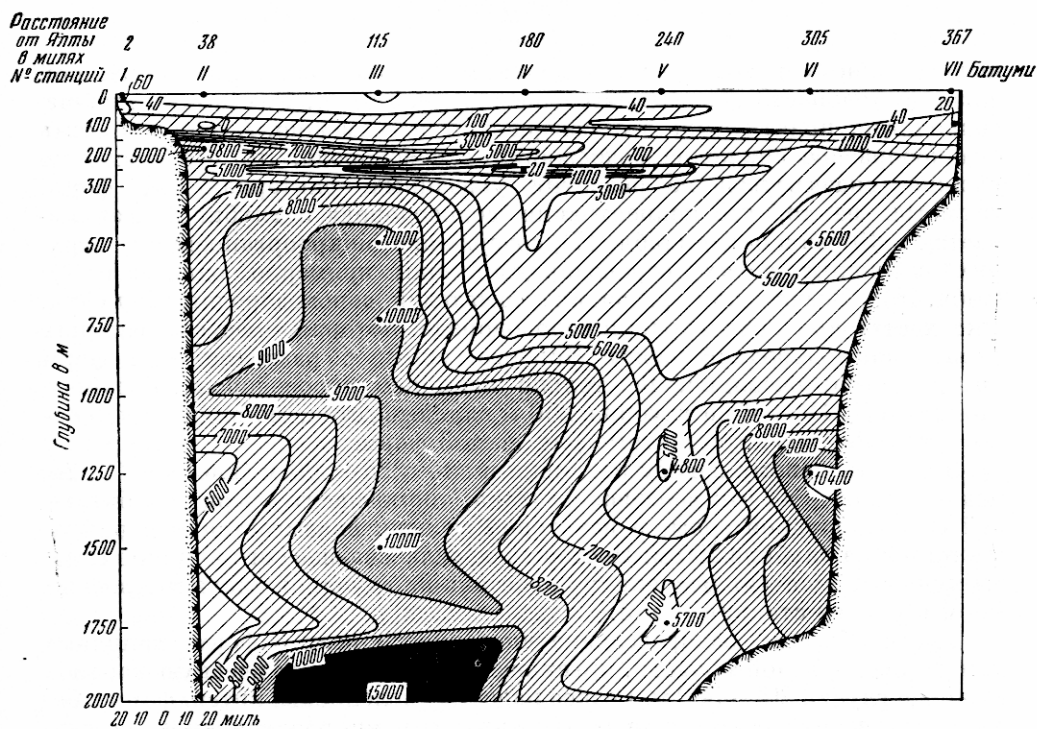


Рис. 20. Распределение численности крупных округлых микроорганизмов по разрезу Ялта—Батуми, февраль 1951 г. (цифры выражают количество клеток в 1 мл воды).

станций III, IV и V. Уменьшение содержания нитей и клеток с биполярной зернистостью произошло в 5—175 раз по сравнению с вышележащими горизонтами. Крупные округлые клетки на глубине 250 м на станциях 4 и 5 исчезли совершенно. На горизонте 300 м все формы снова появляются в значительном количестве (табл. 16). Можно было бы предположить, что на глубине 250 м в силу каких-то гидрологических условий происходит

Таблица 17
Вертикальное распределение сероводорода
в Черном море
(по Данильченко и Чигирину, 1926)

Глубина в м	Сероводород в см ³	Число опре- делений
150	0,088	39
175	0,216	63
200	0,470	62
225	0,633	48
300	1,480	57
400	2,782	5
500	3,779	38
1000	5,637	34
1500	6,169	18
2000	5,796	20

исчезновение сероводорода, по-видимому, необходимого для нормальной жизнедеятельности обитателей сероводородной зоны. Однако, по мнению гидрологов, практически это совершенно невозможно. А если допустить скачкообразное снижение содержания сероводорода, то это также не должно сказываться на развитии указанных бактериальных форм. Несмотря на то, что концентрация сероводорода с глубиной увеличивается в 10 раз и более (табл. 17), содержание микроорганизмов в верхних и нижних слоях сероводородной зоны примерно одно и то же (табл. 16). Значит для развития обитателей сероводородных глубин, уже достаточна концентрация сероводорода, которая имеется в верхних слоях сероводородной зоны Черного моря, и развитие этих форм определяется, очевидно, не только наличием сероводорода. В районе станций III, IV и V на глубине 250 м складываются, по-видимому, особые условия, неблагоприятные для всех 3 форм.

По характерному изгибу изолиний в слое 225—300 м (рис. 18, 19, 20) можно заключить, что действие фактора, тормозящего развитие обитателей сероводородной зоны, в некоторой степени сказывается и в районе станции 2 на глубине 250 м. Постепенное ослабевающее его влияние отражается также в очень медленном нарастании с глубиной числа микробных форм в районе станций 4 и 5.

Таким образом, распределение численности всех 3 форм, типичных для сероводородной области, имеет очень сходную графическую картину в районе глубин 200—500 м. Резкое падение численности нитей, форм с биполярной зернистостью и крупных округлых микроорганизмов на глубине 250 м ряда станций, по-видимому, не случайно и вызвано резким изменением условий существования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

До 1950 г. было проведено лишь ограниченное количество определений общего числа микроорганизмов, живущих в морях. Широкое изучение количественного распределения микроорганизмов в Черном море с учетом различных экологических факторов также не проводилось. Мы изучали закономерности распределения численности микробного населения в Черном море в зависимости от тех или других экологических факторов посредством прямых микроскопических исследований проб воды, пропущенных через мембранные фильтры.

Оказалось, что близость суши с очень слабым береговым стоком не влияет на бактериальное население прибрежных районов в сторону его увеличения. При наличии стока канализационных вод содержание микроорганизмов в прибрежных районах увеличивается. Так, в полумиле от Ялты количество микробов в 2—3 раза выше, чем в полумиле от мыса Тарханкут. По мере удаления от суши, несмотря на отдельные колебания численности, можно констатировать явное уменьшение концентрации микроорганизмов в слое воды 0—75 м. Глубже 75 м на горизонтах 100, 125, 150, 175 м не наблюдается определенной закономерности в распределении численности микробных форм в зависимости от расстояния от берега.

Общее число микроорганизмов в районах, прилегающих к устьям рек Дуная, Днестра и Днепра в 3—5 раз больше, чем в районах Черного моря, где сток рек отсутствует.

Отмечена повышенная (в 1,5—3 раза) численность микроорганизмов в районах моря против устья Днестра и Днепра по сравнению с придунайским районом. Так, среднее количество бактерий в 1 м³ при глубине станций, не превышающей 37 м, в первом случае равнялось 330 тыс. — 400 тыс. клеток в 1 мл, а во втором — 130 тыс. — 185 тыс. клеток в 1 мл. Это связано с тем, что по содержанию органического углерода воды Дуная (8,53 мг/л) значительно уступают водам Днестра и Днепра (11,48 мг/л и 13,59 мг/л) и, кроме того, основная масса вод, вносимых Дунаем, общим круговым течением увлекается на юг.

Влияние рек Дуная и Днестра на численность бактериального населения в Черном море ощутимо на расстоянии около 20 миль. Интересно, что ход изобактерий очень напоминает распределение удельной щелочности в северо-западном районе Черного моря, по данным, ранее полученным Добржанской (1948), а, как известно, удельная щелочность является показателем распространения пресных вод в море. Значит, распределение микроорганизмов в северо-западной части Черного моря в какой-то степени также отражает распространение пресных вод в этом районе.

В отличие от гетеротрофов, растущих на белковых средах, в распределении которых в водной толще моря наблюдается очаговость и микрозональность, для общего числа микроорганизмов характерна приуроченность основной массы бактериального населения к слою фотосинтеза.

Вертикальное распределение микроорганизмов в кислородной зоне тесно связано с характером распределения фитопланктона, который является источником питательных веществ для бактерий в виде продуктов обмена и распада водорослей. Резкое уменьшение содержания микробов на глубинах от 50 до 100 м, по-видимому, объясняется уменьшением в 2 раза количества фитопланктонных организмов в слое 50—100 м.

Колебания численности микроорганизмов в течение суток в открытом море являются отражением суточных изменений во взаимоотношениях фито- и зоопланктона. Распределение и количественное развитие микробной жизни определяются распределением и биомассой фитопланктона в то или другое время суток.

Донная растительность также оказывает влияние на концентрацию микроорганизмов в море. На станциях, расположенных в районе так называемого филлофорного поля в северо-западной части Черного моря, в отличие от обычного вертикального распределения микроорганизмов (уменьшение количества бактерий с глубиной), плотность микробного населения в придонных слоях (в 1,5—3 м от дна) — не меньшая или даже несколько большая, чем в поверхностных слоях.

Таким образом, наши данные показывают, что распределение общего числа бактерий в море определяется наличием органического вещества (в доступных формах) аллохтонного или автохтонного происхождения, распределение которого, в свою очередь, зависит от гидрологических факторов.

Можно проследить также сезонные колебания численности микроорганизмов в Черном море. Они выражаются в изменении характера вертикального распределения микроорганизмов в летнее и зимнее время в кислородной зоне. Летом максимум численности микроорганизмов приходится к слою температурного скачка или несколько ниже его. Еще глубже отмечается резкое уменьшение содержания микробных форм (от 2,5 до 20 раз). Для зимы характерна наиболее высокая плотность бактериального населения в верхних слоях воды (0—25, 0—37 м); слой минимума приходится на горизонты 75—100 м; глубже наблюдается резкое увеличение численности микроорганизмов. Это явление объясняется усилением вертикальной циркуляции в зимнее время, что обеспечивает вынос значительного количества бактериальных форм из сероводородных глубин в нижние слои кислородной зоны.

Таким образом, в Черном море распределение микроорганизмов определяется не только наличием и распределением доступных органических веществ, но и зависит от характера гидрологического режима в то или другое время года.

Колебания числа микробных форм в одно и то же время года в пунктах моря, различных по своему географическому местоположению, зависят от особенностей климатических и гидрологических условий в этих районах, определяющих распределение биогенных веществ и количественное развитие жизни.

Сравнительные наблюдения над количеством бактерий на поверхности Черного моря в часы максимальной солнечной радиации и в другое время суток показали, что солнечный свет не оказывает заметного бактерицидного действия на бактерий.

Следует отметить, что при сопоставлении вертикального распределения численности микроорганизмов с вертикальным распределением кислорода в Черном море не удалось наблюдать резкого снижения содержания кислорода на горизонтах микробного максимума. По-видимому, выделение кислорода в результате фотосинтетической деятельности фитопланктона настолько велико, что повышенное развитие микроорганизмов в слое температурного скачка не вызывает заметного снижения содержания кислорода. В негазирующих пресных водоемах дыхание водных бактерий является основным фактором, изменяющим содержание кислорода в воде (Кузнецов, 1934). В Черном море дыхательная функция бактерий, по всей вероятности, не является решающим фактором, определяющим содержание и распределение кислорода.

Учет общего количества бактерий в сетяных и батометрических пробах, взятых одновременно, не показал концентрации микроорганизмов в планктоносфере, между тем методы культивирования выявляют в сотни и тысячи раз больше бактерий в сетяных сборах, чем в батометрических (Крисс и Рукина, 1949).

Расхождение в численности микроорганизмов при прямом микроскопировании и при счете колоний на чашках свидетельствует о качественном отличии большей части бактерий из сферы планктона по сравнению с прочим микробным населением воды. Из общего числа бактерий в планктоносфере основную массу составляют гетеротрофы, растущие на белковых средах.

Нам не удалось отметить, что микроорганизмы прикрепляются на поверхности полноценных клеток водорослей или на поверхности рачков. Поврежденные, разрушающиеся организмы нередко имели на своей поверхности скопления бактерий. Складывается впечатление, что значительное количество бактерий в морской воде находится в свободновзвешенном состоянии в виде отдельных клеток или скоплений различных по величине.

Для сероводородной зоны характерна своя специфическая микрофлора: бактериальные нити, крупные округлые микроорганизмы и клетки с биполярной зернистостью. Наиболее распространенными в сероводородных глубинах являются бактериальные нити. О существовании этих микроорганизмов до сих пор не было известно, так как они не растут на мясопептонных средах. По мнению Крисса и Рукиной (1953), они являются серными бактериями.

Приуроченность основной массы указанных бактериальных форм к сероводородным глубинам свидетельствует о том, что сероводородная зона является нормальным их местообитанием. Верхняя граница их распределения, по-видимому, определяется положением верхней границы сероводорода. Однако, несмотря на то, что концентрация сероводорода увеличивается с глубиной в 10 раз и более, содержание микроорганизмов в верхних и нижних слоях сероводородной зоны примерно одно и то же. Это говорит о том, что для развития данных микробных форм уже достаточна концентрация сероводорода, которая имеется в верхних слоях сероводородной зоны Черного моря.

В заключение приношу искреннюю благодарность проф. А. Е. Криссу за ценные советы и указания.

ЛИТЕРАТУРА

- А л е е в Б. С. Выделение водорослями органических веществ в окружающую среду. Микробиология, 1934, т. 3.
- А л е е в Б. С. Автолиз у водорослей. Биохимия, 1936, т. I.
- Б у т к е в и ч В. С. Методика бактериологического исследования и некоторые данные по распределению бактерий в воде и грунтах Баренцева моря. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1932, т. 2, в. 2.
- Б у т к е в и ч В. С. О бактериальном населении Каспийского и Азовского морей. Микробиология, 1938, т. 7.
- В е л о к у р о в а Н. И. и С т а р о в Д. К. Гидрометеорологическая характеристика Черного моря. Гидрометиздат. М.—Л., 1946.
- В и н б е р г Г. Г. и Я р о в и ц ы н а Л. И. Размножение бактерий и поглощение кислорода в воде. Микробиология, 1946, т. 15.
- В и н б е р г Г. Г. и Л о м о н о с о в а М. С. Общее число бактерий и скорость потребления кислорода в водах разной степени загрязнения. Микробиология, 1953, т. 22.
- В и н о г р а д с к и й С. Н. К микробиологическому исследованию почвы. С. R. Acad. Sci., 1924, v. 179.
- В о д ь н и ц к и й В. А. Основной водообмен и история формирования солёности Черного моря. Тр. Севастопольск. биол. ст., 1948, т. 6.
- В о р о ш и л о в а А. А. и Д ь а н о в а Е. В. Роль планктона в размножении бактерий в изолированных пробах морской воды. Микробиология, 1937, т. 6.
- В о р о ш и л о в а А. А. О вертикальном распределении прозрачности в море. Метеорология и гидрология, 1938, т. 6.
- Г о л о л о б о в Я. К. и П и р о г о в а М. В. Верхняя граница сероводородной зоны в восточной части Черного моря. Докл. АН СССР, 1948, т. 63.

- Горюнова С. В. Растворенные органические вещества в открытых водоемах. Микробиология, 1948, т. 17.
- Горюнова С. В. Химический состав и прижизненные выделения сине-зеленой водоросли *Oscillatoria splendida* Grew; М., 1950.
- Горюнова С. В. Роль водорослей в обогащении водоемов растворенными органическими веществами. Автореф. докт. дисс., М., 1951.
- Гурфейн Л. Н. О бактериях в Японском море. Суточные колебания количественного и качественного состава бактерий в воде бухты Золотого Рога (Владивосток). Микробиология, 1945, т. 14.
- Гусева К. А. Взаимоотношение фитопланктона и сапрофитных бактерий в водоеме. Тр. проблемных и тематических совещаний ЗИН, 1951, в. 1.
- Данильченко П. Т. и Чигирин Н. И. К вопросу о происхождении сероводорода в Черном море. Тр. особой зоол. лаб. и Севастопольск. биол. ст., сер. II, 1926, № 10.
- Дацко В. Г. Органическое вещество в морских водах, его количество, распределение и происхождение на примере Азовского и Черного морей. Докт. дисс., Керчь, 1953.
- Добржанская М. А. Распределение щелочности в северо-западной части Черного моря. Тр. Севастопольск. биолог. ст., 1948, т. 6.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М., 1947, т. 2.
- Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. М., 1951, т. 1.
- Исаченко Б. Л. Микробиологический анализ грунтов Азовского и Черного морей. Зап. гидрол. ин-та, 1933, т. 10.
- Копп Ф. И. Методика количественного учета микробов в морской воде. Тр. Зоол. ин-та, 1941, т. 7, в. 2.
- Крисс А. Е. Микроорганизмы и биологическая продуктивность водоемов. Природа, 1953, № 5.
- Крисс А. Е. Роль микроорганизмов в биологической продуктивности в Черном море. Усп. совр. биол., 1954а, т. XXXVIII, в. 1/4.
- Крисс А. Е. Основные задачи морской и океанической микробиологии. Вест. АН СССР, 1954б, № 8.
- Крисс А. Е. Микробиологические исследования в районе Северного полюса. Вест. АН СССР, 1955, № 1.
- Крисс А. Е. и Бирюзова В. И. Вертикальное распределение микроорганизмов в Курило-Камчатской впадине Тихого океана. Докл. АН СССР, 1955, т. 100, № 6.
- Крисс А. Е., Бирюзова В. И. и Рукина Е. А. Распределение микроорганизмов в водной толще Среднего и Южного Каспия и их минерализующая деятельность. Докл. АН СССР, 1954, т. XCVII, № 2.
- Крисс А. Е., Бирюзова В. И., Тихоненко А. С. и Ламбина В. А. Микробное население в районе Северного полюса. Докл. АН СССР, 1955, т. 101, № 1.
- Крисс А. Е. и Лебедева М. Н. Вертикальное распределение численности и биомассы микроорганизмов в глубоководных областях Черного моря. Докл. АН СССР, 1953, т. 89, № 5.
- Крисс А. Е., Лебедева М. Н. и Рукина Е. А. Распределение численности и биомассы микроорганизмов по мере удаления от берега в открытом море. Докл. АН СССР, 1952, т. 86, № 3.
- Крисс А. Е. и Рукина Е. А. Микробиология Черного моря. Распределение микроорганизмов в водной толще Черного моря. Микробиология, 1949, т. 18.
- Крисс А. Е. и Рукина Е. А. Биомасса микроорганизмов и скорость их размножения в океанических глубинах. Журн. общ. биологии, 1952, т. 13, № 5.
- Крисс А. Е. и Рукина Е. А. Пурпурные серобактерии в сероводородных глубинах Черного моря. ДАН СССР, 1953, т. XCIII, № 6.
- Крисс А. Е., Рукина Е. А. и Бирюзова В. И. Микроразнообразие в распределении гетеротрофных микроорганизмов в море. Микробиология, 1951, т. 20.
- Кузнецов С. И. Микробиологические исследования при изучении кислородного режима озер. Микробиология, 1934, т. 3, в. 4.
- Кузнецов С. И. Применение микробиологических методов в изучении органического вещества в водоемах. Микробиология, 1949, т. 18, в. 3.
- Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. Изд. АН СССР, 1952.
- Кузнецов С. И. и Карзинкин Г. С. Метод количественного учета бактерий в воде. Гидробиол. журн., 1930, т. 9, № 1—3.
- Кусморская А. П. О зоопланктоне Черного моря. Тр. АзЧер НИРО, 1950, в. 14.

- Лебедева М. Н. и Маркианович Е. М. Микроорганизмы Черного моря, обнаруженные методами прямой микроскопии. (Наст. сб.).
- Лимберг Е. М. Количество бактерий и бактериальные процессы в прибрежной полосе Баренцева моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 7.
- Малытский С. М. Материалы по экологии населения пелагиали Черного моря. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1940, т. 2.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Зостера, как объект промысла на Черном море. Природа, 1939, № 8.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море. Тр. Новороссийск. биол. ст., 1940, т. 2, в. 3.
- Морозова-Водяницкая Н. В. К вопросу о растительной продуктивности Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 7, в. 2.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря, ч. 1. Тр. Севастопольск. биол. ст., 1948, т. 6.
- Никитин В. Н. Распределение биомассы планктона в Черном море. Докл. АН СССР, 1945, т. 47, № 7.
- Пельш А. Д. К методике количественного учета ультрамикропланктона. Тр. Бородинск. биол. ст., 1935, т. 7.
- Пиццык Г. К. О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в западной половине Черного моря (предварит. сообщ.). Тр. АзЧерНИРО, 1950, в. 14.
- Разумов А. С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. Микробиология, 1932, т. I.
- Разумов А. С. Взаимоотношения между бактериями и планктоном в связи с некоторыми вопросами гигиены воды. Сб. «Вопросы санитарной бактериологии». Л., 1948, стр. 30.
- Разумов А. С. и Захарова Л. П. Бактериальный планктон Клязьминского водохранилища. Сб. «Загрязнение и самоочищение водоемов», М., 1948, в. 1.
- Рукина Е. А. и Бирюзова В. И. Метод получения мембранных ультрафильтров для прямого счета, свободных от микробных клеток. Микробиология, 1952, т. 21.
- Скопинцев Б. А. Органическое вещество в морских водоемах. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1948а, в. 10 (22).
- Скопинцев Б. А. Перманганатный метод определения органического вещества в морской воде — определение окисляемости. Там же, 1948б.
- Усачев П. И. О фитопланктоне северо-западной части Черного моря. Резюме доклада. Дневник Всес. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г.
- Харвей Х. В. Современные успехи химии и биологии моря. ИЛ, 1948.
- Холодный Н. Г. К методике количественного исследования бактериального планктона. Centralbl. f. Bact. 1929, Abt. II, Bd. 77, S. 197.
- Холодный Н. Г. Новые методы исследования микрофлоры почвы. Arch. f. Microbiol., 1930. Bd. I, S. 620.
- Цикунов В. А., Ржеплинский Г. В. и Бровиков И. С. О поперечных циркуляциях в ветровом течении. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 1950, в. 16(28).
- Яковенко В. А. Методы санитарной оценки морских вод. Изд-во Военно-морск. мед. акад., 1950.
- Benescke W. Bacteriologie des Meeres. Abderhalden's. Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, 1933, Abt. IX, Bd. 5, S. 717.
- Bertel R. Sur la distribution quantitative des bactéries planctoniques des côtes de Monaco. Bull. Inst. océanogr., Monaco, 1912, № 224.
- Cassedebat P. A. De l'action de l'eau de mer sur les microbes. Rev. d'Hyg. et de pol. san, 1894, № 2.
- Clarke G. L. Diurnal migration of plancton in the Gulf of Maine and its correlation with changes in submarine irradiation. Biol. Bull., 1933, v. 65.
- Drew G. H. Report of investigations on marine bacteria carried on at Andros Island. Bahamas Fearbock. Cornege Inst. Wach., 1912, № 11.
- Graham H. H. Studies on the biology and chemistry of the Gulf of Main. II. Distribution of phytoplankton in august 1932. Biol. Bull., 1933, v. 64.
- Fischer B. Die Bacterien des Meeres nach den Untersuchungen der Plankton Expedition unter gleichzeitiger Berücksichtigung älterer und neuerer Untersuchungen. Kiel und Leipzig, 1894.
- Fred E. B., Wilson F. C., and Davenport A. The distribution and significance of bacteria in lake Mandota. Ecol., 1924, v. 5. (Цит. по ZoBell C. E. Marine Microbiol., 1946).

- Harvey H. W. On the production of living matter in the sea of Plymouth. Journ. Mar. Biol. Ass., 1950, v. XXIX, № 1.
- Henrici A. T. Studies of freshwater bacteria. IV. Seasonal fluctuations of lake bacteria in relation to plankton production. Journ. Bact., 1938, v. 35.
- Lloyd B. Bacteria of the Clyde Sea area. A quantitative investigation. Journ. Mar. Biol. Ass., 1930, v. XVI.
- Mindor L. Zur Hydrophysik des Zürich- und Wolen sees, nebst Beitrag zur Hydrochemie und Hydrobacteriologie des Zürichsees. Arch. f. Hydrobiol., 1920, Bd. 12. (Цит. по ZoBell C. E., Marine Microbiol., 1946).
- Otto M. u. Neumann R. O. Über einige bakteriologische Wasseruntersuchungen im Atlantischen Ozean. Ztbl. f. Bact., 1904, II Abt., Bd. 13.
- Pfenniger A. Beiträge zur Biologie des Zürichersees. Zschr. f. Gewässerkunde, 1902, Bd. 4, Hft 6 (Цит. по ZoBell C. E., Marine Microbiol., 1946).
- Reuszer H. W. Marine bacteria and their role in the cycle of life in the sea. III. The distribution of bacteria in the ocean water and muds about Capo Cod. Biol. Bull., 1933, v. 65.
- Russell H. L. Untersuchungen über im Golf von Neapel lebende Bakterien. Zschr. f. Hyg., 1891, Bd. 11.
- Russell H. L. Bacterial investigation of the sea and its flor. Botan. Gaz., 1892, 17, pp. 312—321.
- Russell H. L. The bacterial flora of the Atlantic ocean in the vicinity of Woods Hole, Mass. Botan. Gaz., 1893, v. 18.
- Ruttner F. Bericht über ältere, bisher unveröffentlichte bakteriologische Untersuchungen an den Lunzer Seen. Intern. Rev. d. Ges. Hydrobiol. u. Hydrogr., 1932, Bd. 25 (Цит. по ZoBell C. E., Marine Microbiol., 1946).
- Sverdrup H. U., Jonson M. W. a. Fleming R. H. The oceans, their physics, chemistry and general biology. N. Y. Prentire — Hilb, 1942.
- Waksam S. A. The distribution and condition of existence of bacteria in the sea. Ecolog. monogr., 1934, v. 4.
- Waksman S. A. a. Renn C. E. Decomposition of organic matter in sea water by bacteria. Biol. bull., 1936, v. 70, № 3.
- Waksman S. A., Reuszer H. W., Carey C. L., Hotchkiss M. a. Renn C. E. Studies on the biology and chemistry of the Gulf of Maine. III. Bacteriol. investigations of the sea water and marine bottoms. Biol. Bull., 1933, v. 64. (Цит. по ZoBell C. E. Marine Microbiol., 1946).
- Waksman S. A., Stokes J. L. a. Butler M. R. Relation of bacteria to diatoms in sea water. Journ. Mar. Biol. Ass., 1937, v. 22, p. 359.
- Wood E. J. F. Bacteria in marine environments. Indo-Pacific fisheries council proceedings Sections. Bangkok, January, 1951; IIa. III, p. 69.
- ZoBell C. E. a. Feltham C. B. Preliminary studies on the distribution and characteristics of marine bacteria. Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Tech. Ser., 1934, v. 3. (Цит. по ZoBell C. E. Marine Microbiol., 1946).
- ZoBell C. E. a. McEwen G. F. The lethal action of sunlight upon bacteria in sea water. Biol. Bull., 1935, v. 68, № 1.
- ZoBell C. E. Marine Microbiology, 1946.