

СОДЕРЖАНИЕ:	
Предисловие.....	3.
Введение .....	4
Глава 1. История развития морской микробиологии.....	7
Резюме.....	14
Глава 2. Среда обитания морских микроорганизмов.....	15
2.1. Общие сведения о Мировом океане.....	16
2.2. Физико-химические характеристики Мирового океана и их значение в проявлении биологических свойств морских микроорганизмов.....	17
2.2.1. Температура.....	17
2.2.2. Соленость.....	19
2.2.3. Гидростатическое давление.....	21
2.2.4. Циркуляция вод.....	22
2.2.5. Свет .....	23
2.2.6. Солевой состав.....	24
2.2.7. Газовый состав.....	24
2.2.8. Органическое вещество.....	26
2.2.9. Донные отложения.....	29
2.3. Биологические характеристики океана.....	33
2.3.1. Запасы и уловы.....	32
2.3.2. Взаимоотношение макро- и микробиоты океана .....	33
2.4. Антропогенное воздействие как экологический фактор.....	35
2.4.1. Общие понятия о антропогенном воздействии на экосистемы морей.	
 <b>2.6. Океан как совокупность множества сред обитания микроорганизмов</b>	
Резюме .....	41
Глава 3. Эволюционно-экологические представления о микробных ценозах океана	45
3.1. Микробные ценозы литорали...	47
3.2. Микроорганизмы донных осадков .....	48
3.3. Микробные ценозы планктона .....	51
3.4. Микробные ценозы нейстона .....	53
3.5. Микробный ценоз перифитона.....	54
3.6. Микроорганизмы-симбионты водорослей и животных.	56
Резюме. ....	58
Глава 4. Таксономия микроорганизмов Мирового океана .....	60
4.1. Бактерии моря .....	61
4.2. Морские грибы .....	68
Резюме .....	71
Глава 5. География морских микроорганизмов .....	72
5.1. Закономерности количественного распределения микроорганизмов в океане.....	73
5.1.1. Количество микроорганизмов в водной толще и донных отложениях .....	73
5.1.2. Закономерности распределения микроорганизмов в водной толще морей и океанов..	75
5.1.3. Структура океана и распределение бактерий .....	81
5.1.4. Распределение микроорганизмов в донных отложениях .....	83
5.2. География гетеротрофных микроорганизмов.....	85
5.2.1. Биохимическая активность гетеротрофных микроорганизмов высоких и низких широт .....	90
5.2.2. Установление генетических связей между различными районами океана по микробиологическим данным .....	91
Глава 6. Геохимическая деятельность морских микроорганизмов .....	96
6.1. Круговорот углерода в океане.....	97
6.1.1. Процесс фотосинтеза.....	98
6.1.2. Хемосинтез органического вещества .....	99
6.1.3. Минерализация органического вещества .....	100
6.2. Круговорот азота в океане .....	102
6.3. Круговорот фосфора в океане.....	107
6.3.1. Источники фосфора в океане, его формы и их распределение ..	108
6.3.2. Трансформация фосфора в океане.....	110

6.4. Круговорот серы в океане....	.....	112
6.4.1. Распространение серы и ее формы в океане		113
6.4.2. Трансформация серы в океане.....		114
6.5. Накопление элементов железо-марганцевой группы в океане		118
Глава 7. Роль бактерий в продуктивности Мирового океана		119
7.1. Продукция, ее виды, трофические цепи и их уровни		120
7.2. Величина первичной продукции в различных районах океана		124
7.3. Распределение бактериальной продукции в океане		125
7.4. Трофическая роль микроорганизмов в морских экосистемах		127
Глава 8. Микроорганизмы прибрежной полосы моря урбанизированных и промышленных районов.	..	128
8.1. Санитарная микробиология прибрежных вод		129
8.2. Самоочищающая способность естественных микробных популяций прибрежных вод в условиях загрязнения		133
8.3. Биоповреждения вызываемые морскими микроорганизмами		134
Резюме.	.....	139
Глава 9. Роль микроорганизмов в защите океана от загрязнения		141
9.1. Каналы поступления загрязняющих веществ и характеристика химических токсикантов..		142
9.2. Микробное окисление нефти в море.....	..	146
9.2.1. Масштабы и источники загрязнения морской среды нефтью.		146
9.2.2. Видовое разнообразие, распространение и численность нефтеокисляющих микроорганизмов в морской среде		147
9.2.3. Микробиологическая деградация нефти....		148
9.2.4. Экологические последствия разрушения нефти микроорганизмами	.....	163
9.3. Термальное загрязнение.....		154
9.4. Радиоактивное загрязнение.....		154
Глава 10. Методы исследований в морской микробиологии		155
10.1. Отбор проб.....	.....	166
10.1.1. Выбор места и времени взятия проб...		156
10.1.2. Приборы для отбора проб из морских местообитаний		156
10.1.3. Фиксация и хранение проб.....		160
10.2. Определение количества и биомассы микроорганизмов		160
10.2.1. Прямые микроскопические методы определения численности клеток...		161
10.2.2. Определение биомассы микроорганизмов ....		164
10.2.3. Определение кол-ва жизнеспособных микроорганизмов и их характеристика		166
10.3. Изучение состава микробных сообществ.....		170
10.3.1. Прямые наблюдения.....		170
10.3.2. Идентификация бактерий....	.....	170
10.4. Определение интенсивности микробиологических процессов		172
10.4.1. Измерение деструкции органического вещества		173
10.4.2. Измерение интенсивности процессов сульфатредукции, окисления сульфидов и сероводорода.....		175
10.4.3. Азотфиксирующая активность.....		175
10.4.4. Ферментативные методы.....		176
10.5. Методы определения бактериальной продукции		176
10.5.1. Прямые микроскопические методы.....		176
10.5.2. Радиоизотопные методы определения продукции		178
<b>СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ</b>		179
<i>ПРИЛОЖЕНИЕ 1</i>		181
<i>ПРИЛОЖЕНИЕ 2</i>		181

## **ПРЕДИСЛОВИЕ**

Настоящее пособие написано в соответствии с программой курса морской микробиологии для студентов, специализирующихся по гидробиологии в Дальневосточном государственном университете.

Необходимость издания пособия продиктована, прежде всего, тем, что учебный материал по морской микробиологии отсутствует как у нас в стране, так и за рубежом. Вышедшие в последние годы монографии освещают лишь различные стороны проблем, связанных с морской микробиологией. Данное пособие является первой попыткой к систематизированию изложения курса морской микробиологии для студентов.

В написании глав пособия принимал участие коллектив авторов. Введение и главы по истории морской микробиологии, таксономии, эволюционно-экологических представлениях о микробных ценозах океана написаны И.Е. Мишустинной; главы о среде обитания морских микроорганизмов, о микроорганизмах прибрежной полосы моря урбанизированных и промышленных зон и их роли в защите океана от загрязнений — И.К. Щегловой. Данные о роли микроорганизмов в продуктивности Мирового океана и методах исследований в морской микробиологии представлены И.Н. Мицкевич. Закономерности географического распространения микроорганизмов в океане обобщены И.Н. Мицкевич и И.Е. Мишустинной. В изложении главы о геохимической деятельности микроорганизмов в море участвовали все авторы.

Авторы выражают глубокую благодарность рецензентам пособия— доктору биол. наук Т.В. Коронелли и доктору биол. наук В. Н. Максимову за советы и критические замечания; Авторы глубоко признательны чл.-корр, АН СССР Е. Н. Кондратьевой и О.Т. Кусакину за прочтение и обсуждение рукописи и В.И. Дуде, который ознакомился с главой о таксономии морских микроорганизмов и дал ряд ценных советов.

Замечания и предложения по улучшению книги будут приняты с благодарностью.

## ВВЕДЕНИЕ

Морская микробиология может рассматриваться как раздел океанологии и микробиологии. В настоящее время еще недостаточно четко сформировалось представление о морской микробиологии как о специальной дисциплине. В частности, в гидробиологической литературе морская и пресноводная микробиология рассматривается без указаний существенных различий между ними. Более того, при обсуждении данных, полученных в морях, делаются ссылки на то, что сходные процессы наблюдаются в пресных водоемах. Такое положение можно объяснить большей изученностью микроорганизмов озер и рек, большей зрелостью теории гидробиологии пресных водоемов и влиянием определенных школ гидробиологов, получивших всеобщее признание. Вместе с тем, несмотря на несомненную общность биологических, в том числе и микробиологических процессов, протекающих на всей планете, биоценозы Мирового океана,— особой древнейшей среды обитания микроорганизмов,— существенно отличаются от пресноводных.

Предметом изучения морской микробиологии являются микроорганизмы, обитающие в морях и океанах. В настоящее время существует два подхода к определению предмета морской микробиологии. **Согласно первому — морские микроорганизмы представлены бактериями, грибами, микроскопическими формами водорослей и простейшими.** Эта точка зрения сложилась на заре исследований микромира океана, когда микроформы водорослей и простейшие рассматривались как микроорганизмы. Такая же тенденция прослеживается и в современных работах морских микробиологов, что является традиционным в микробиологии. **Второй подход, основанный на функциональной роли микроорганизмов в экосистеме, ограничивает исследования морских микроорганизмов бактериями и морскими грибами.** Современные данные не позволяют признать эту точку зрения достаточно обоснованной, поскольку роль бактерий и дрожжей в морских экосистемах разнообразна и тесно связана с жизнью простейших и микроводорослей. Нет оснований включать в понятие водной микробиологии лишь водную бактериологию или бактериологию и микологию, не учитывая при этом принятую дифференциацию микробиологии на разделы: **бактериологию, микологию, альгологию, протозоологию и вирусологию.**

Давая развернутое определение морской микробиологии, мы в то же время отдаем отчет в трудностях изложения столь обширного материала в учебном пособии. Основное внимание в разделах пособия уделяется морской бактериологии, стремительно развивающейся в последнее десятилетие. Весьма широкое распространение получила точка зрения о морских микроорганизмах как бактериях и грибах, попавших в море со стоками рек. Это глубоко ошибочное представление основано на игнорировании того, что биоценозы океана, являясь древнейшими на Земле, имеют отличную от суши биоту. Четкая диагностика видов бактерий, грибов, водорослей и простейших дает возможность показать, что морской среде обитания присущи особые виды и роды микроорганизмов и разделение морских форм от пресноводных проходит на уровне высоких таксонов. Это свидетельствует об особом пути эволюции морских микроорганизмов.

**Эволюционно-экологический подход** к рассмотрению имеющихся в настоящее время данных позволяет достаточно последовательно изложить основные положения морской микробиологии и, в частности, морской бактериологии. В период после второй мировой войны, в связи с освоением ресурсов океана работы по морской микробиологии стали вестись интенсивно и привели к ряду открытий, имеющих большое значение как для общей биологии, так и для наук о Земле. Большая роль микроорганизмов в геохимических процессах, идущих в океане, общепризнана. В связи с этим подготовка квалифицированных кадров, владеющих методами и теорией морской микробиологии, является актуальной задачей.

Практически важным становится участие микробиологов в решении следующих научных проблем:

- 1) в развитии марикультур водорослей, беспозвоночных и рыб;
- 2) в охране океана от загрязнений;
- 3) в использовании полезных ископаемых: железно-марганцевых конкреций, фосфоритов, драгоценных и других металлов;
- 4) в изучении жизненных процессов в экстремальных условиях;
- 5) в использовании биологически активных соединений, вырабатываемых морскими микроорганизмами.

В связи со сказанным выше можно наметить ряд направлений в развитии морской микробиологии, связанных с экологией, гидробиологией, гидрохимией, геологией, биотехнологией, медициной и общей микробиологией.

Перспективы развития морской микробиологии определяются общим состоянием наук об океане. В этом отношении Советский Союз занимает ведущее положение по численности научно-исследовательского флота, кадров океанологов и фундаменту теоретических работ. Материал пособия построен на основе эволюционно-экологической концепции с акцентированием внимания на особенностях микромира океана.

**Цель пособия** — в сжатой форме систематизировать сведения об истории морской микробиологии, таксономии морских микроорганизмов, их географии и экологии, показать роль микроорганизмов в геохимических процессах и продуктивности Мирового океана, в защите его от загрязнения, а также наметить перспективы в развитии морской микробиологии. Основные положения иллюстрированы материалами, полученными в открытых районах океана. Это относится к материалу о среде обитания морских микроорганизмов, их биоценозах, географии и геохимической деятельности.

## Глава 1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ МОРСКОЙ МИКРОБИОЛОГИИ

Каждый начинающий работать в области морской микробиологии повторяет в более или менее сжатые сроки путь, который прошла морская микробиология с конца XIX столетия до наших дней. С ее историей связано много имен океанологов и микробиологов. Общим для них была преданность морю, как стихии, исследование которой требует выносливости, опыта, знаний и риска. Не только дань уважения к предшественникам заставляет обратиться к истории. Знание путей развития морской микробиологии позволяет проникнуть в механизм научного прогресса в этой области, вскрыть причины, его ускоряющие или замедляющие.

На фоне истории морской микробиологии отчетливее выявляется значение исследований русских и советских морских микробиологов, которым присуща оригинальность и широта подхода к решению вопросов, связанных с морской микробиологией. Вклад советских микробиологов в исследование океана свидетельствует о том, что СССР выступает как морская держава, заинтересованная в развитии биологии морских организмов, среди которых одно из центральных мест занимают микроорганизмы.

История морской микробиологии свидетельствует о том, что лишь в мирное время возможны интенсивные исследования океана. Международные связи ученых, выработка единых методов исследования и обмен мнениями способствуют ускоренному освоению Мирового океана.

Знакомство с историей морской микробиологии свидетельствует также о том, что личность ученого во многом определяет развитие данной отрасли знаний в каждой конкретной стране и в мире в целом, поскольку в исследованиях морских микроорганизмов заинтересованы многие страны. Духовные богатства исследователя становятся достоянием общества и рождают чувство человеческой и научной общности, что приобретает особое значение в эпоху роботов XX в.

Прежде, чем перейти к изложению вклада в морскую микробиологию отдельных ученых, следует остановиться на общих направлениях развития в этой области, начиная с конца XIX столетия до наших дней.

В становлении морской микробиологии можно наметить ряд этапов. Первый связан с изучением морских микроорганизмов, обитающих на продуктах моря. Объектами исследований стали светящиеся бактерии и вибрионы, выдерживающие большие концентрации соли. В островных странах, экономика которых в большей мере зависит от океана, таких как Великобритания и Япония, накапливаются сведения о микрофлоре морских рыб, беспозвоночных и водорослей.

В странах континентальных, в первую очередь Европы, знакомство с морскими микроорганизмами связано с экспедициями в открытые районы океана и в моря. Несомненно то, что идеи **Пастера**, **Коха** и **Виноградского** оказали большое влияние на начальный период развития морской микробиологии. Микробиологические анализы морской воды и грунтов проводятся в ряде морских экспедиций конца XIX и начала XX в. Среди этих экспедиций можно выделять следующие.

Во Франции организуется экспедиция на судне «Галисман» в Атлантический океан, участником которой был **Серте** (Certes, 1884). Открытие Серте заключалось в том, что бактерии, минерализующие органическое вещество, присутствуют в морской воде не только на поверхности, но и на глубине в несколько тысяч метров. В последующем, также во Франции, **Левин** (Levin, 1899) исследует воздух и микрофлору Гренландского моря, кишечник арктических птиц и животных. Его результаты констатируют ничтожное количество бактерий в воздухе Арктики и относительную стерильность кишечника некоторых животных.

В Германии осуществляются экспедиции, в которых участвует **Фишер** (Fischer). Он дает широкую картину распространения гетеротрофных бактерий в воде Балтийского и Северного морей, Атлантического и Индийского океанов. Наиболее плодотворной следует считать экспедицию в Атлантический океан, организованную **Гумбольтом**, в которой участвовал **Фишер** в июле—ноябре 1889 г. Во время экспедиций было установлено, что прибрежные районы богаче бактериальным населением; во внутренних морях наблюдается в два раза больше бактерий, чем на тех же глубинах в океане; наибольшее число бактерий обитает на глубинах 200 и 400 м, а ниже численность их убывает. Большая вариация в численности бактерий дала основание предположить, что они растут на мертвых остатках и экскрементах, однако опыты показали, что бактерии могут развиваться и в чистой воде. Фишер описал ряд новых видов морских бактерий и отметил, что морские микроорганизмы требуют для своего развития наличия в среде соли и что морские формы в большинстве своем представлены спириллами, вибрионами и плеоморфными палочками. Он суммировал свои наблюдения в 1894 г.

Опыт работ Фишера был использован в дальнейшем его соотечественником **Газертом** (Gasert, 1906) во время экспедиции к Южному полюсу, **Отто** и **Нейманом** (Otto, Neumann, 1906), **Грефом** (Graf, 1909).

В ряду исследований морских микроорганизмов в этот период особое место занимает труд Б.Л. **Исаченко**. В 1906 г. он принимает участие в научной промысловой экспедиции в Баренцево море и в Северный Ледовитый океан. Впервые получены данные о присутствии различных физиологических групп микроорганизмов в морской воде и осадках. Критически оценивая материал, имевшийся к этому времени, и анализируя полученные в ходе исследования результаты, Б. Л. Исаченко показывает разностороннюю геохимическую деятельность морских микроорганизмов. Его монография «*Микробиологические исследования Северного Ледовитого океана*» (1914) получила всемирное признание, и, Б.Л.Исаченко

известен в научных кругах как основоположник морской микробиологии.

Главный итог этого периода сводится к тому, что были получены первые сведения о морских микроорганизмах и к микромиру океана возник интерес у океанологов. В программы экспедиции начали включать микробиологические работы.

Первая мировая война прерывает исследования океана. По ее окончании вновь возобновляются микробиологические работы главным образом в прибрежной зоне.

С тридцатыми и сороковыми годами связано образование микробиологических лабораторий на базе морских биологических станций. В Советском Союзе первая морская микробиологическая лаборатория организуется в 1933 г. на Севастопольской биологической станции (ныне Институт биологии южных морей АН УССР) по инициативе директора С.А. **Зернова**. Возглавил эту лабораторию И.Ф. **Копп**, а затем М.Н. **Лебедева**. С деятельностью сотрудников этой лаборатории и в целом института связаны современные представления о биологической структуре морей Средиземноморского бассейна, Атлантического и Индийского океанов, о роли микроорганизмов в продукционных процессах. В 40-е годы микробиологические работы начинают вестись на базе Мурманской биологической станции (ныне Мурманский морской биологический институт Кольского филиала АН СССР) под руководством директора М.М. **Камшилова**. Главное внимание уделяется здесь микробиологическим процессам в зоне приливно-отливных вод.

Лаборатория микробиологии организуется и в системе Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии и его отделениях. С именем В. С. **Буткевича**, возглавившего бактериологическую лабораторию в этом институте, связана организация постоянных экспедиций в районы промысла-рыбы в Баренцевом море и во внутренние морские водоемы. Во время этих экспедиций решается широкий круг вопросов о роли бактерий и дрожжей в море.

В европейских странах в этот период также расширяются работы по морской микробиологии.

Во Франции лаборатория морской микробиологии первоначально организуется в Марселе на морской станции Ейдум, где группу микробиологов возглавил **Девес** (Deves). В настоящее время в этом городе на побережье Средиземного моря имеются в каждом из трех его университетов лаборатории микробиологии, занимающиеся морскими объектами. Одну из них возглавляет проф. **Бианки** (Bianchi), организующий работы по систематике морских микроорганизмов, их взаимоотношениям с водорослями и беспозвоночными, их роли в процессах самоочищения моря и др.

В Германии, в Киле, сложился центр по исследованию морских организмов, в частности, бактерий и грибов. В Великобритании микробиологические лаборатории организуются в Шотландии, где работает **Шуэн** (Shewan), известный свбими исследованиями по систематике морских микроорганизмов и микрофлоры рыб. Организуется лаборатория и в Плимуте.

В США микробиологические морские исследования начали проводиться на базе Скрипсовского института в Ла Хойе (Калифорния) и в штате Массачусетс в Вудс Холле. Фундаментальные работы по морской микробиологии в этой стране принадлежат **Зобеллу** (*Zobell*) и его школе.

В Японии на микробиологические исследования большое влияние оказал **Ши́га** (Shiga), ученик Коха. В университетах прибрежных городов, а также в Киото объектами микробиологических работ становятся в основном продукты моря.

Таким образом, в период между первой и второй мировыми войнами образуется сеть морских микробиологических учреждений. Накопленные в это время знания с еще большей очевидностью подтверждают большую роль микроорганизмов в жизни океана. Основные итоги морской микробиологии за эти годы освещены в монографии **Зобелла** (1946), которая стала настольной книгой морских микробиологов, а ее автор получил всеобщее признание как основатель большой школы морских микробиологов.

Вторая мировая война вновь приостановила морские исследования. Но после ее окончания с новой силой возрос интерес к микробиологии океана. Это проявилось в организации отделов морской микробиологии при институтах и университетах, в создании микробиологических лабораторий на кораблях научно-исследовательского флота. Так, в СССР первый отдел морской микробиологии был создан в 1950 г. в Институте микробиологии АН СССР и возглавил его А. Е. **Крисс**.

В Японии в 1966 г. создан отдел морской микробиологии в Институте океанографии при Токийском университете, который возглавил проф. **Тага** (Taga). В этой стране создаются соответствующие лаборатории во всех крупных университетах и институтах при центрах марикультуры во многих префектурах. В последнее время расширяются исследования морских микроорганизмов в США, Франции, Великобритании, ФРГ, Нидерландах и ряде других стран. Организуются специальные конференции и симпозиумы, посвященные бактериям моря. Такие конференции состоялись в США, в Японии, во Франции. На съездах океанологов и экологов организуются секции по морской микробиологии. Морская микробиология обрела права определенной отрасли науки, имеющей свой объект исследования и свои оригинальные методы работы. Следует отметить, что разнообразие экологических условий и различное географическое положение морей в Советском Союзе создают прекрасные возможности для получения разностороннего материала по морской микробиологии.

Территория Советского Союза связана с тремя океанами. Омывающие и континентальные моря составляют 14 водоемов. Исключительный интерес для микробиологов представляет залив *Кара-Богаз-Гол*,

который соединяется с Каспийским морем через единственный в мире морской водопад. Концентрация солей в этом заливе в результате испарения воды доходит до 300 ‰. Лишь бактерии и несколько видов водорослей могут существовать в этом водоеме.

Природные возможности, наличие большого научно-исследовательского флота позволили микробиологам нашей страны накопить обширный материал, освещающий роль микроорганизмов в продукционных и геохимических процессах, закономерности географии и экологии морских микроорганизмов, их участие в деградации нефти и других загрязняющих океан веществ. Эти данные позволили высказать ряд концепций, которые излагаются в соответствующих главах.

Краткие сведения об ученых, внесших существенный вклад в отечественную науку о микроорганизмах моря, приводятся ниже.

**Надсон** Георгий Адамович (1867—1990)—первый директор Института микробиологии АН СССР, основатель большой школы советских микробиологов, среди которых был А.Е. **Крисс**. Г.А. Надсон был человеком большой эрудиции, с широким диапазоном научных интересов, блестящий оратор. Он один из первых обратил внимание на микроорганизмы как на активных участников геологических процессов и указал на возможность применения микробиологии к решению геохимических проблем

Микробиологические работы с зелеными бактериями и гигантскими бесцветными серными бактериями проведены Г.А. Надсоном в Баренцевом, Балтийском, Черном и Каспийском морях. Им также изучалась физиология светящихся бактерий. Серия его работ посвящена сверлящим водорослям, разрушающим известковые берега, устричные банки и скопления моллюсков. В тяжелые годы становления Советской власти Г.А. Надсон уделял большое внимание использованию продуктов моря. Помимо общедоступных книг по пропаганде использования морских водорослей в повседневном рационе Г. А. Надсон пишет сводку работ по применению растительных богатств северных морей в медицинской и пищевой промышленности.

**Исаченко** Борис Лаврентьевич (1871—1948) —первым в нашей стране начинает систематическое изучение бактерий океана. Результаты его работы во время промысловой экспедиции в Баренцево море в 1906 г., обобщенные в монографии, положили начало морской микробиологии. Он работал также в Черном и Мраморном морях, в Азовском, Карском и море Лаптевых в двадцатых, тридцатых и сороковых годах. При изучении морских осадков в районе впадения в Карское море рек Енисея и Оби им было показано, что по нахождению на дне моря спор *Vacc. tuscoides* можно определить проникновение пресных вод в океан, поскольку эта бактерия типична для почвенной микрофлоры.

В 1926 г. Б. Л. Исаченко стал вице-президентом международного общества по изучению Арктики. Возглавлял это общество Ф. **Нансен**.

Многолетние работы В. Л. Исаченко по изучению морских водоемов принесли ему мировую известность. Методы, разработанные им во время экспедиций, легли в основу работ школы **Ушинского** в Баку и **Бардаха** в Одессе.

В 1937 г. Б. Л. Исаченко стал вторым директором Института микробиологии АН СССР. При его активном содействии в Институте был создан в 1950 г отдел морской микробиологии. 28 его работ по морю опубликованы в Избранных трудах в издательстве АН СССР, М.-Л. в 1951 г. (том I).

**Буткевич** Владимир Степанович (1872—1942)—в 1930 г. избран в действительные члены Морского научного института (в настоящее время Всесоюзный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, ВНИРО), в котором он проработал до 1939 г. в должности заведующего бактериологической лабораторией. Как микробиолог В. С. Буткевич принимает участие в нескольких экспедициях в Баренцево море, в Каспийское и Азовское моря, которые исследовались впервые с позиций микробиологии.

Он показал, что на границе течения Гольфстрим в Северном Ледовитом океане значительно увеличивается численность клеток микроорганизмов. Им исследовалась роль бактерий в процессах денитрификации в море, в отложениях железо-марганцевых конкреций, в пищевой цепи морских организмов. Его интересовали также явления, связанные с замором рыб, которые он считал связанными с образованием сероводорода на дне моря и поступлением его в верхние слои воды. Им предложен микробиологический метод разведки газов и нефти.

**Крисс** Анатолий Евсеевич (1908—1984) —в 1950 г. возглавил отдел морской микробиологии в Институте микробиологии АН СССР. Основное направление работ этого отдела заключалось в изучении эколого-географического распределения бактерий в океане. В ходе экспедиций на судах научно-исследовательского флота АН СССР акватории всех океанов были покрыты микробиологическими станциями, и результаты показали индикаторную роль бактерий в обнаружении течений. Данные по прямому счету бактерий позволили рассчитать биомассу и продукцию бактерий в открытых районах океана. Качественная характеристика микроорганизмов позволила составить географию морских/сапрофитных микроорганизмов.

А. Е. Крисс проводил первые работы в Северном Ледовитом океане в районе Северного полюса. Он также участвовал в ряде экспедиций в Антарктику и ему принадлежат работы по микроорганизмам озера Ванда на этом материке и микроорганизмам вод, окружающих Антарктиду. Основные результаты его работ изложены в монографиях — *«Морская микробиология (глубоководная)»*, 1959 г.; *«Микробное население Мирового океана (видовой состав, географическое распространение)»* 1964 г., работы по влиянию высокого

гидростатического давления на бактериальную клетку обобщены в монографии «Жизненные процессы и гидростатическое давление» 1973 г., «Микробиологическая океанография» 1976 г.

Вклад в развитие морской микробиологии Г.А. Надсона, Б.Л. Исаченко, В.С. Буткевича, А.Е. Крисса и их учеников трудно переоценить. Большое влияние на морские микробиологические исследования оказали работы К. **Зобелла**. Сегодня на поприще морской микробиологии работает большой отряд микробиологов, получивших специальную подготовку в университетах и институтах, связанных с исследованиями океана.

Таким образом, за вековую историю морская микробиология прошла путь от первых исследований, в задачу которых входило выяснение, присутствуют ли микроорганизмы в морской воде, до признания исключительно важной роли микроорганизмов в жизни океана.

## Резюме

Можно выделить три этапа в истории морской микробиологии:

I. С конца XIX столетия до первой мировой войны. В этот период получены первые результаты о численности и физиологии морских микроорганизмов. В монографии Б. Л. Исаченко критически оценены работы этого периода и даны перспективы развития морской микробиологии;

II. Период между первой и второй мировыми войнами. Образуется сеть микробиологических лабораторий на базе морских биологических станций. Проводятся в основном исследования микрофлоры прибрежной зоны и внутренних водоемов. Монография **Зобелла** суммирует результаты исследований этого периода;

III. Современный этап развития связан с исследованиями открытых районов океана и интенсификацией микробиологических работ по ряду направлений (*информационный блок I*).

Информационный блок 1. Основные направления в развитии морской микробиологии.

Направления	Задачи исследований
1. Эволюционно-экологическое	Изучение становлениями развития биоценозов, входящих в них микробных популяций и видов, а также геохимических процессов в историческом плане.
2. Гидробиологическое	Участие микроорганизмов в создании продуктивности акватории, их роль в пищевых цепях и связь с фито- и зоонаселением.
3. Эколого-географическое	Закономерности количественного распределения микроорганизмов, биогеографическое районирование океана по микробиологическим данным.
4. Физиолого-биохимическое	Изучение особенностей морских микроорганизмов в связи с олигокарбофилией, галофилией, барофилией, психрофилией и термотолерантностью.
5. Гидрологическое	Связь распространения микроорганизмов с течениями и другими гидрологическими параметрами.
6. Геохимическое	Изучение круговоротов отдельных элементов
7. Геологическое	Роль микроорганизмов в образовании руд на дне океана и влияние тектонических процессов на микроорганизмы морского дна.
8. Биотехническое и биотехнологическое	Защита от биокоррозии и видовой состав вредителей. Получение биологически активных веществ, лекарственных препаратов из морских микроорганизмов. Микробиология марикультуры.
9. Эколого-токсикологическое	Изучение влияния химических, радиоактивных, термических загрязнений на морскую микрофлору, роль микроорганизмов в защите океана от загрязнений
10. Санитарно-технологическое	Изучение микроорганизмов, патогенных для человека и морских животных форм в морской среде и морепродуктах.



## Глава 2. СРЕДА ОБИТАНИЯ МОРСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

При исследованиях морских микроорганизмов важным является выяснение взаимосвязи микроорганизмов и среды их обитания, влияния последней на структурно-функциональную организацию микробных популяций, в том числе на проявление их активности в определенных мезо- или микросредах. Это отвечает задачам экологического направления в морской микробиологии.

Океан как специфическая и целостная среда обитания микроорганизмов с присущими ему физико-химическими и биологическими характеристиками оказывает значительное влияние на жизнедеятельность морских микроорганизмов, на их геохимические функции. Его гетерогенность проявляется в заметных колебаниях основных параметров, влияющих на микробную активность.

В настоящее время более или менее ясно значение его главных макроэкологических факторов в проявлении биологических свойств микроорганизмов, таких как психрофилия, барофилия, олигокарбофилия и другие. **Однако комплексное воздействие двух, трех и более факторов на микробную активность еще только изучается, а воздействие среды во всей совокупности, к тому же с учетом сукцессии микробных сообществ, остается в значительной степени непознанным и трудно интерпретируемым.**

Очень сложным и неоднозначным является взаимоотношение микро- и макробиоты океана, сложившееся в ходе длительного эволюционного процесса. Точно так же жизнедеятельность свободноживущих микроорганизмов в океане на протяжении длительного исторического периода протекала на фоне медленно меняющихся и флюктуирующих в определенных пределах физико-химических параметров среды. В последнее же столетие, на развитие жизни в океане, в том числе и микробальной, влияет мощное и стремительно нарастающее по силе антропогенное воздействие. Оно опосредует перестройку организации экосистем, и, к сожалению, слишком часто ведет к ее «поломке». Антропогенное воздействие стало макроэкологическим фактором из-за его глобальных масштабов в целом, и, в то же время является весьма гетерогенным, например, по виду загрязнений, характеру и распространенности загрязнения. Это определяет его влияние на организацию микробных сообществ и на макроэкологическом уровне.

Значительная однородность водной среды, динамика вод, высокая стабильность океанической среды и медленный, более спокойный по сравнению с сушей процесс эволюции обуславливают наибольшую уязвимость океана при загрязнении, океана — который оказывает огромное влияние на все биохимические процессы в биосфере, океана — колыбели жизни нашей планеты, океана — от которого в значительной степени зависит существование жизни на Земле.

Уже сейчас становится ясным, что **такая сложная система как океан не может рассматриваться под одним из углов зрения, например, как совокупность макро- или только микросред обитания микроорганизмов, что она требует системного иерархического подхода.**

Вопросы экологии или взаимосвязи микроорганизмов со средой их обитания обсуждаются в данной главе.

### 2.1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О МИРОВОМ ОКЕАНЕ

Общая площадь Мирового океана, подразделяемого на Тихий, Индийский, Атлантический и Северный Ледовитый океаны (иногда Южный или Антарктический) с их внутренними морями, занимающими примерно 10% его площади, равна  $36 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ , что составляет 70,8% площади поверхности Земли. Суша занимает  $149 \cdot 10^6 \text{ км}^2$ .

Таблица 1

Некоторые характеристики Мирового океана

Характеристики	Мировой океан	Тихий	Атлантический	Индийский	Северный Ледовитый
Площадь океанов ( $10^6 \text{ км}^2$ )	361	49,5%	25,3%	21,1%	4,1%
Масса воды ( $10^{18} \text{ т}$ )	1,41	52,5%	24,8%	21,4%	1,3%
Средняя глубина (м)	3710	3080	3600	3700	1130
Максимальная глубина (м)	11022	11022	9207	7450	5449

К основным крупномасштабным формам рельефа дна Мирового океана, с позиции геоморфологии, относят: шельф или материковую отмель (7% всей площади до изобаты 200 м); материковый склон (до глубины 3000 м); материковое подножие (между изобатами 3000—4000 м); ложе океана (глубина от 4000 до 6000 м; 50% всей площади).

Ложе океана, в свою очередь, подразделяется на:

- 1) отдельные океанические котловины (их число чуть меньше ста);
- 2) срединные океанические хребты, представляющие собою единую грандиозную горную систему с общей протяженностью 65 тыс. км при среднем перепаде глубин между вершинами и подножиями хребтов примерно 1500 м;
- 3) глубоководные желоба, количество которых свыше 30, а глубина — от 6 до 11 км, причем 20

желобов, в том числе и желоба с глубинами свыше 10 км (Марианский, Филиппинский, Тонга и Кермадек), находятся в Тихом океане. Максимальная глубина Мирового океана 11022 м обнаружена советским научно-исследовательским судном «Витязь» в 1957 г., в южной части Марианского желоба.

## 2.2. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ МИРОВОГО ОКЕАНА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ПРОЯВЛЕНИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ МОРСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ.

**2.2.1. Температура.** Температурные границы среды обитания морских микроорганизмов определяются двумя источниками тепла: Солнца и недр планеты.

*Количество солнечной энергии*, поглощаемой Мировым океаном, составляет **29.7 10<sup>19</sup> ккал/год**, т. е. 80% всей радиации, попадающей на поверхность Земли (36,5 10<sup>19</sup> ккал). Океан — главный аккумулятор солнечного тепла, он содержит 76 10<sup>22</sup> ккал, а это в 21 раз превышает количество тепла, поступающего ежегодно от Солнца к поверхности планеты. Только в десятиметровом слое вод в 4 раза больше тепла, чем во всей атмосфере.

В тропической зоне Мировой океан накапливает тепло, которое переносится течениями в высокие широты (от 30—40° в обоих полушариях) и отдается в атмосферу в умеренных и полярных областях.

На турбулентный теплообмен с атмосферой расходуется 0,4% общего теплосодержания океана. В теплообмен, в зависимости от географической широты и сезона года, наиболее деятельно вовлекается поверхностный двухсотметровый слой вод океана.

Температура поверхностного слоя Мирового океана колеблется в зависимости от широты и *составляет в среднем 17,4° С*, понижаясь в высоких широтах до 1,3—5,6° С. Нижняя граница поверхностных вод располагается приблизительно на глубине 200 м и отделяется от следующего, однородного, переходным слоем, часто называемым слоем **«скачка»** или **термоклинном**.

В отличие от поверхностных слоев *температура воды в открытом океане под термоклином, как правило, выше 5° С не поднимается*.

По вертикали температура воды на глубинах 0—2000 м колеблется от +2 до —1°С в высоких широтах, и, от 27 до 3,3° С в экваториальной зоне.

Указанные особенности распределения температур определяют распространение **мезофильных, психрофильных и психротрофных** морских микроорганизмов, а наличие **температурной стратификации** определяет количественные особенности вертикального распределения микроорганизмов.

**Психрофилами** принято считать микроорганизмы, температурная область роста которых лежит в пределах от 0° С или ниже до 20° С и ниже при оптимуме 15° С или меньше. Они распространены на значительных акваториях, особенно ниже термклина и в удалении от берега. **Психротрофами** называют микроорганизмы, способные расти при 5°С или ниже, *независимо от их максимальных или оптимальных температур роста*. В экваториально-тропической, субтропической и умеренной областях температура поверхностных вод в теплые сезоны превышает 20° С и может стимулировать развитие **мезофильных** микробов, особенно в прибрежных водах и эстуариях. Наибольшее число психротрофных и мезофильных **пигментированных бактерий** обнаружено в **нейстоне**.

Другим источником тепла, влияющим на развитие морских микроорганизмов, является усиленный тепловой поток из недр планеты с выходом **гидротерм** в зонах **спрединга** (расширения) дна: в рифтовых желобах срединных океанических хребтов с общей протяженностью 65 тыс. км. Поступление тепла во всех срединных хребтах Мирового океана, занимающих по площади примерно 1% дна, составляет 4—6,4 · 10<sup>19</sup> ккал/год. Океаническая вода взаимодействует с базальтами и при этом нагревается, приобретая кислую реакцию и свойства восстановительной среды.

Совершенно сенсационным для биологии фактом стало открытие американских исследователей Дж. Баросса из Орегонского университета и Дж. Деминга из университета им. Джонса Гопкинса, **обнаруживших в 1983 г. бактериальную жизнь в подводных горячих источниках с температурой выше 300° С**. Обнаруженные ими бактерии живут на глубине 2650 м в районе 21° с. ш., в сульфидных конусах Восточно-Тихоокеанского поднятия. Выращивание бактерий в лабораторных условиях показало их якобы необычно высокий температурный оптимум: при давлении 265 атм. при 150° С число бактерий удваивалось за 8 часов, при 200°С — за 1,5 часа, а при 250°С—за 40 минут.

При температуре +90° С они прекращали размножаться. **Однако проверочные эксперименты не подтвердили эту сенсацию**.

Гидротермальная деятельность ведет к возникновению крупных биологических аномалий. Так, на дне Тихого океана в Галапагосской рифтовой долине, в зоне спрединга, выходы глубоководных гидротерм окружены необычными крупными бентосными моллюсками с длиной до 15—18 см, при их обычной длине 0,3 см, *вне сферы действия гидротерм*. Их быстрый рост связывается с развитием хемосинтезирующих бактерий\*\* (\* Nature, 1983, 303, 423. \*\* Lonsdale P. Deep Sea Res., 1977, v, 24.).

В целом, температурные условия в океане предопределяют существование, главным образом, **психрофильных и психротрофных** микроорганизмов наряду с **мезофилами и термофилами**.

### 2.2.1.2. Термическая структура приповерхностного слоя моря: генезис, краткая характеристика и обзор основных понятий.

## А. Генезис и обзор условий существования микроорганизмов в верхнем квазиоднородном слое моря.

Под приповерхностным слоем моря принято понимать тонкий слой *толщиной от нескольких метров до десятка или немногих десятков метров*, прилегающий непосредственно «снизу» к свободной поверхности раздела «океан-атмосфера» (Шокальский, 1917; Зубов, 1939; Шулейкин, 1968; Федоров, Гинзбург, 1988). Он включает в себя как саму эту поверхность, так и термический пограничный слой, суточный (или дневной) термоклин и все те **расслоения** – т.е. «ступенчатые» гидрофизические структуры, которые возникают за счет более высокочастотных процессов или в результате неперiodических атмосферных воздействий.

Приповерхностный слой моря **непосредственно поглощает солнечную радиацию** и реагирует на *нагревание, охлаждение, испарение и распределение* как за счет прямых локальных воздействий атмосферы, так и в связи с приповерхностным водообменом между соседними акваториями. В этом слое формируются условия для **развития и подавления** конвекции и турбулентности. Все это ведет к повышенной пространственной и временной изменчивости основных гидрофизических полей, статистические характеристики которой часто превосходят показатели изменчивости тех же полей в нижележащих слоях океана, за исключением характеристик изменчивости, вызываемой внутренними волнами на фиксированных горизонтах – на уровне **сезонного и главного термоклина**. **Нижней границей** приповерхностного слоя океана можно считать *нижнюю границу суточного (дневного) термоклина*, развивающегося в светлое время суток при относительно спокойном состоянии моря. Эта граница не является фиксированной по глубине. (Прим.: \* Под термическим пограничным слоем здесь и далее (см. подробно в главе 3) мы понимаем слой, связанный с молекулярным обменом теплом через водную поверхность. \*\* МСВ — местное солнечное время.)

Приповерхностный слой океана с его повышенной концентрацией и специфическим составом взвесей формирует **цвет океана** и «спектральное окно» — *т.е. спектральный состав исходящего из океана излучения*. К моменту своего максимального развития (около 16—18 ч МСВ \*\*) приповерхностный слой обычно уже содержит ~90—95 % поглощаемого океаном за день солнечного тепла

Динамика вод в приповерхностном слое характеризуется в основном **нестационарными движениями различной природы**. При интенсивном ветро-волновом и конвективном перемешивании **толщина приповерхностного слоя совпадает с толщиной верхнего квазиоднородного слоя (ВКС)**.

Разработка самой концепции **приповерхностного слоя океана** (моря) связана с постепенным внедрением в практику океанологии и гидробиологии новых измерительных методов. Сюда относятся **непрерывное вертикальное зондирование** с высокой разрешающей способностью; **регистрация в режиме буксировки** на горизонтах, близких к поверхности; использование гирлянд датчиков и специальных зондирующих и измерительных устройств, не нарушающих структуры тонкого слоя воды вблизи свободной поверхности; применение дистанционных методов измерения температуры поверхности океана и др.

О том, что **ВКС океана на самом деле вовсе не везде и не всегда** является однородным или даже квазиоднородным (*как по вертикали, так и по горизонтали*), океанологам известно уже довольно давно (цит. по Федоров, Гинзбург, 1988). Отчасти, с этим обстоятельством связано введенное в 1977 г. в «Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях» различие между понятием **«температура поверхности моря» (ТПМ или для океана ТПО)**, относящимся к **«тонкому поверхностному слою морской воды от нескольких микронов до 1—2 см»**, и понятием **«температура поверхностного слоя моря» (ТПСМ)**. Под ТПСМ **«понимается осредненная на 1—2 мин температура верхнего слоя морской воды толщиной не более 1 м в месте измерения»**. Это различие, однако, еще не в полной мере отражало специфику термической структуры и изменчивости того, что мы называем здесь приповерхностным слоем, океана. Оно связано главным образом с **очевидным физическим различием между радиационной температурой поверхности в инфракрасном (ИК) диапазоне спектра и термодинамической температурой нижележащих слоев воды, а также с наличием у самой поверхности океана тонкого термического пограничного слоя (см. главу 3)**. Наибольшая же изменчивость термической структуры, которую различие между ТПО и ТПСМ никак не учитывает, наблюдается в приповерхностном слое *во время интенсивного солнечного прогрева в штилевую или слабоветренную погоду*. Это связано в основном с **объемным поглощением лучистой энергии Солнца, потерями тепла на испарение, конвекцией, модуляцией приповерхностного слоя внутренними волнами, особенностями приповерхностной солевой стратификации**. **Высокая мелкомасштабная изменчивость солености в приповерхностном слое определяется главным образом долгоживущими последствиями его распределения ливневыми дождями**. При этом в отсутствие интенсивного ветрового перемешивания в верхнем метровом слое океана возникают горизонтальные различия солености, имеющие порядок **1 ‰ на километр (Федоров, 1983)**. Значительные сезонные и межгодовые аномалии солености существенно большего пространственного масштаба могут возникать в связи с аномальным стоком рек или таянием полярных льдов (Экология..., 1989).

Отметим, что ранее, при стандартных гидрологических измерениях в море, верхний батометр всегда было принято помещать на горизонте 1 м. В принципе, **никто и никогда точно не измерял расстояние от морской поверхности до** первого батометра, да его и нельзя точно измерить, так как длина самого

батометра **соизмерима с этим расстоянием**. Чтобы батометр не обнажался при выдержке на зыби и волнении, *его обычно погружали в воду «с запасом»*, а в *штить* располагали как можно ближе к поверхности. В любом случае, в таблицах стандартных океанографических данных, этот горизонт всегда обозначался как «0» м (*горизонт батометрический «ноль»*) При этом предполагалось, что вертикальное распределение температуры и солености, в слое толщиной несколько метров, вблизи поверхности океана **однородно и малоизменчиво**, ввиду чего откликом фактического горизонта измерений от 0 м можно пренебречь. **Это ошибочное мнение** сформировалось, в значительной мере, под влиянием суждений об изменчивости на основе *средней климатической информации*.

Возникновение гидростатически устойчивой термической или солевой стратификации вблизи поверхности порождает своего рода «запирающий эффект», препятствующий распространению ветроволновой и конвективной турбулентной энергии от поверхности вниз, в толщу ВКС. Устойчивая стратификация **гасит** развившуюся ранее турбулентность и может полностью препятствовать развитию сдвиговой неустойчивости или конвекции внутри ВКС. Поскольку изменчивость термической структуры в приповерхностном слое океана чаще всего имеет **ярко выраженный суточный ход**, интенсивность турбулентности в толще ВКС также должна испытывать суточный ход. Однако **солевая стратификация не только менее подвержена суточным изменениям, но может существенно нарушать суточный ход изменений термической структуры**, приводя в низких широтах к длительным перегревам приповерхностного слоя, сохраняющимся в течение естественных синоптических периодов. Межгодовые отрицательные аномалии солености в приповерхностном слое, в связи с поступлением пресного стока или осадков, могут приводить **к полному прекращению зимней конвекции в высоких широтах**. Например, такое явление распространено в морях Русской Арктики (Карском море, море Лаптевых) или в море Лабрадор (Романкевич и др., 1997), что **может надолго нарушать естественный процесс формирования глубинных вод**.

Высокая степень изменчивости характеристик приповерхностного слоя *совершенно не представляет собой аномального или экзотического явления*. Она характерна в течение круглого года для всей межпассатной зоны Мирового океана, для обширных субтропических областей, где скорость пассатов падает до 5 м/с, а в течение летнего времени — и для умеренных широт. В сумме **области, где можно наблюдать подобную изменчивость, составляют более 40 % площади Мирового океана**. Такие районы, как Саргассово море в Атлантике, западная часть Тихого океана и северная часть Индийского океана, особенно характерны с точки зрения повышенной изменчивости термохалинной структуры приповерхностного слоя океана.

Для лучшего понимания всех затронутых выше сторон вопроса рассмотрим далее **наиболее важные фактические сведения об изменчивости температуры и солености в приповерхностном слое океана**.

## **Б. Основные типы вертикальной термической структуры приповерхностного слоя океана и некоторые характеристики изменчивости температуры в нем**

В соответствии с тем, что мы сегодня знаем о приповерхностном слое моря (Федоров, 1983; Федоров, Гинзбург, 1988), принципиально возможны **три основных типа вертикальной термической структуры приповерхностного слоя океана**. Они отражают **фундаментально различные типы строго локального (одномерного) энергообмена с атмосферой**. Все другие типы структуры суть **большие или меньшие отклонения от основных типов**, связанные со спецификой *предыстории развития, особенностями локального взаимодействия с атмосферой и влиянием трехмерности процессов формирования структуры приповерхностного слоя (ячейки циркуляции Ленгмюра, адвекция, конвекция и т. д.)*. Указанные ниже три основных типа гидрофизических термоструктур показаны на **рис. 1 а, б, в**, где также приведены основные буквенные обозначения ряда параметров, которые будут затем употребляться в ходе всего изложения.

**I тип** (рис. 1 а): полностью развитый дневной вертикальный профиль температуры при отрицательной сумме  $q_0$  потоков скрытого и явного тепла между водой и воздухом и эффективного длинноволнового излучения на свободной поверхности воды ( $Z=0$ ) для ясной, солнечной, маловетренной (1—3 балла) погоды; хорошо выделяются дневной перемешанный слой и ниже него — мощный суточный термоклин, сформировавшийся на фоне «сезонного» и/или «ночного» ВКС, являвшегося результатом ветрового перемешивания или конвекции.

**II тип** (рис. 1 б): хорошо выраженный ВКС при отрицательном тепловом балансе свободной поверхности, интенсивной конвекции (например, ночью) или ветре от 4 баллов и выше.

**III тип** (рис. 1 в): **приповерхностный термоклин**, являющийся следствием положительного до на поверхности (например, редкий случай, когда воздух существенно теплее воды при 100 % влажности). Приповерхностный термоклин может иметь как суточный, так и эпизодический характер.

Если в предыстории структур типов I и III ВКС практически отсутствовал, то ниже суточного или приповерхностного термоклина будет продолжаться постепенное падение температуры — переход к **сезонному** или же **главному термоклину** (пунктир на рис. 1а и 1в). Таким образом, в самом общем случае, вертикальная термическая структура океана, в дневное время (при солнечном прогреве) содержит **три**

термоклина: **главный, сезонный и суточный.**

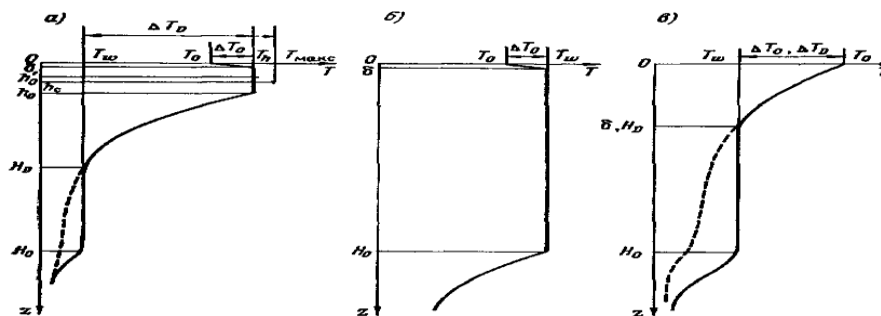


Рис. 1. Три основных типа вертикальной термической структуры приповерхностного слоя океана.

**а** — тип I, полностью развитый дневной вертикальный профиль температуры при теплоотдаче с поверхности и объемном поглощении солнечной радиации вблизи поверхности при маловетренной солнечной погоде; **б** — тип II, хорошо выраженный верхний квазиоднородный слой или ночной конвекции или интенсивном ветро-волновом перемешивании; **в** — тип III, приповерхностный термоклин, являющийся следствием потока тепла из атмосферы в океан через свободную поверхность. Все остальные обозначения даны в тексте.

Введенные на рис. 1 обозначения соответствуют таким элементам гидрофизических структур:

$H_0$  — глубина залегания нижней границы ВКС;

$H_D$  — глубина залегания нижней границы суточного термоклина и условная граница приповерхностного слоя океана;

$\delta$  — толщина термического пограничного слоя;

$h_0$  — нижняя граница дневного перемешанного слоя;

$h'_0$  — нижняя граница проникновения конвекции (в ночное время может достигать  $H_0$ );

$h_c$  — уровень термической компенсации;

$T_0$  — термодинамическая температура свободной поверхности, обозначаемая ТПО (температура поверхности океана) в случае ее корректного восстановления на основе дистанционных (например, спутниковых) измерений, или принимаемая за нее величина;

$T_w$  — температура ВКС; в случае  $H_0 = H_D$  (*тип II*) обозначается также ТПС — температура приповерхностного слоя;

$\Delta T_0$  — перепад температуры в термическом пограничном слое;

$\Delta T_D$  — перепад температуры в суточном термоклине;

$T_h$  — температура дневного перемешанного слоя;

$T_{max}$  — температура подповерхностного максимума температуры, иногда наблюдающегося на уровне термической компенсации.

Из сказанного выше следует, что и **термическая структура, и пространственно-временная изменчивость поля температуры в приповерхностном слое океана существенно различны при различных условиях взаимодействия и энергообмена** между океаном и атмосферой. На этой основе можно выделить, по крайней мере, **пять резко различающихся режимов** в приповерхностном слое моря:

1) режим интенсивного ветро-волнового перемешивания (скорость ветра на высоте 10 м над водой  $U_{10} > 8-10$  м/с);

2) режим интенсивной конвекции (ночной, осенне-зимней или связанной с фронтальными прорывами холодного воздуха над океаном);

3) режим циркуляции Ленгмюра ( $U_{10}$  от 3 до 10 м/с);

4) режим интенсивного солнечного прогрева в штилевую и маловетренную погоду ( $U_{10}$  от 0 до 3—5 м/с) с модуляциями прогретого слоя внутренними олами и без них;

5) режим приповерхностного распреснения осадками.

Режимам 3—5 соответствуют вертикальные профили температуры **типа I**, а также их различные модификации, тогда как режимам 1 и 2 всегда соответствует профиль  $T(z)$  **типа II** (см, рис. 1). Профили **типа III** в силу специфики теплообмена между океаном и атмосферой **встречаются существенно реже**.

К концу светлой части дня **суточный термоклин**, при различных режимах может располагаться на различных горизонтах — от 2—5 до 30—40 м. **Наименее глубокий суточный термоклин** (2—5 м), с резкими вертикальными градиентами температуры, как правило, связан с сильным распреснением приповерхностного слоя осадками. **Ячейки Ленгмюра и интенсивное ветро-волновое перемешивание** могут распространять дневной прогрев до 30—40 м, где суточный термоклин становится очень слабым и практически сливается с сезонным. При очень **интенсивном перемешивании** и отсутствии прямого солнечного прогрева, **суточный термоклин** может практически отсутствовать.

Распределение суточного прихода солнечного тепла, имеющего в умеренных и низких широтах порядок 21—25 МДж/м<sup>2</sup> (500—600 кал/см<sup>2</sup>) (Иванов, 1978), на слои сильно различающейся толщины, формирует диапазон локальной изменчивости  $T_0$  от одного режима к другому в 3 °С. (Прим.: \* Здесь и далее всюду дополнительно указаны эквиваленты значений тепловых величин в системе СГС, что облегчит

читателям выполнение всех необходимых проверок и оценок соответствующих изменений температуры.)

Конвергентные и дивергентные течения, вызываемые *циркуляциями Ленгмюра и внутренними волнами* в приповерхностном слое, перераспределяют по горизонтали тепло, поглощаемое вблизи поверхности в течение светлой части суток. Иногда наблюдались ситуации, когда к концу светового дня за счет эффекта внутренних волн разность между энтальпией верхнего слоя океана в двух соседних точках на расстоянии всего лишь порядка 1 км достигала суммы поглощенной за день солнечной радиации. При этом, как мы уже видели, амплитуда пространственной изменчивости для  $T_0$  может легко достигать 2 °С.

**2.2.2. Соленость.** Под соленостью океана понимают *относительное* содержание в океанской воде всех растворенных в ней минеральных солей. Эта величина обычно выражается в тысячных долях—промилле (‰).

Общее количество солей в Мировом океане огромно, достигая  $4.8 \times 10^{16}$  т. При равномерном распределении этой массы по поверхности земного шара может получиться воображаемый слой высотой 150 м.

Колебания солености в Мировом океане значительны: от 3—20‰ в Балтийском море, до 41‰ в Красном. В первом случае низкая соленость объясняется существенным преобладанием осадков и речного стока над испарением воды с поверхности, а высокая соленость Красного моря — наоборот, резким преобладанием испарения над осадками и отсутствием речного стока. Если исключить из рассмотрения внутренние моря, то соленость океана меняется от 31 до 38‰.

К внешним факторам, существенно изменяющим соленость, относятся: испарение воды, осадки, затем льдообразование и ледотаяние (соленость морского льда редко бывает выше 15‰) и речной сток. Подсчитано, что, если испаряющуюся за год с поверхности Мирового океана воду равномерно распределить на его площади, то получится слой толщиной около метра. При этом *90 см этого слоя компенсируется осадками и 10 см речным стоком*. Главным фактором, формирующим поле солености в верхнем слое Мирового океана, **является разность осадков и испарения**.

На распределение солености влияет также циркуляция вод океана и интенсивность турбулентного перемешивания вод в его глубинах. Например, резкий меридиональный градиент солености в северо-западной Атлантике обусловлен схождением высокосоленых тропических вод Гольфстрима и распресненных полярных вод Лабрадорского течения.

**Соленосная стратификация** в океане по сравнению с температурной отличается большей сложностью и наличием большего количества типов стратификации.

Наличие растворенных солей и колебания солености на различных глубинах и широтах предопределяют существование морских бактерий в условиях меняющегося осмотического давления. Различают виды *стеноталинные и эвригалинные*.

Бактериям океана свойственна **осмотолерантность**, т. е. способность развиваться при широком варьирующей осмолярности. Это достигается поддержанием осмолярности внутри клетки на более высоком уровне по сравнению со средой, причем, главную роль в такой регуляции играет внутриклеточное накопление ионов калия ( $K^+$ ). Об этом свидетельствует четкая корреляция между осмотолерантностью бактерий и содержанием в них  $K^+$ . С увеличением осмолярности среды в клетках повышается осмолярность и ионная сила, в стабилизации которой важное значение принадлежит, по-видимому, такому диамину, как путресцин. Причем, если при повышении осмолярности среды внутриклеточная осмолярность возрастает за счет поглощения клеткой  $K^+$ , то ионная сила сохраняется относительно постоянной в результате выделения путресцина в среду.

Бактерии по отношению к концентрации солей можно разделить на **4** основные категории: негаллофилы, **морские организмы** с небольшой степенью галофилии, требующие для роста 3—5% NaCl, умеренные галофилы и экстремальные, нуждающиеся в концентрации NaCl выше 15%.

Некоторые галофилы, например *Pediococcus halophilus*, переносят высокие концентрации солей, но могут развиваться и в средах без NaCl. В то же время бактериям морского происхождения свойственна потребность в высоких концентрациях  $Na^+$ , причем, этот тест используют для их дифференциации от наземных форм. Специфическую потребность в NaCl необходимо различать со способностью переносить среды с высокой осмолярностью, так как каждое явление имеет свою биохимическую основу.

Для сохранения структурной целостности клеточной стенки экстремальных галофилов рода *Halobacterium*, состоящей полностью из белка (пептидогликан отсутствует), необходима очень высокая концентрация солевого раствора (25—35%). Снижение ее до 15% приводит к нарушению формы клетки, а при дальнейшем снижении концентрации наступает лизис с распадом стенки на белковые мономеры. У морских бактерий  $Na^+$  обеспечивает нормальное функционирование транспортных механизмов.

Следует подчеркнуть, что соленость морской среды и ее колебания находят отражение в осмотолерантности микроорганизмов, выделенных из океана, в существовании эври- и стен\* галинных видов, а также в специфической потребности в  $Na^+$ .

Соленость и температура оказывают влияние на такие физико-химические свойства воды, как растворимость газов, осмотическое давление, вязкость. От них зависят темпы размножения бактерий и скорость разложения органических веществ. На примере микроорганизмов, выделенных из Черного моря, показано, что определенные виды имеют свои термогалинные оптимумы. Например, *Alcaligenes agile*—12—

24° и 14—20‰, *Bacillus solidus* — 4—16° и 16—18‰, *Pseudomonas sinuosa* — 16—24° и 18—20‰. Следовательно, определенные термогазные характеристики будут благоприятствовать развитию одних и уменьшать содержание других видов бактерий.

**2.2.3. Гидростатическое давление.** В глубинах Мирового океана на 77% площади господствует давление от 300 атм. и выше. Повышаясь с каждыми десяти метрами глубины на одну атмосферу, оно достигает 1100 атм. на максимальных глубинах.

Подвергаясь воздействию высокого гидростатического давления, морские микроорганизмы обладают баротолерантностью — способностью размножаться под давлением в несколько сот атмосфер. В настоящее время известны **факультативные барофилы**, предпочитающие повышенное давление, и **облигатно-барофильные бактерии**, которые размножаются только на больших глубинах в условиях высоких давлений.

В последнее время созданы приборы, позволяющие стерильно отбирать пробы с больших глубин с сохранением высокого гидростатического давления. Из этих приборов можно переносить пробы воды и поверхностных осадков в аппараты для культивирования бактерий под высоким гидростатическим давлением без снижения давления в момент перемещения образцов. Это позволило выделить с глубин Атлантического океана барофильную бактерию рода *Vibrio*, неспособную расти при атмосферном давлении, т. е. проявляющую истинно барофильные свойства (Colwell. e. a., 1981).

Главной **особенностью гидростатического давления является его благоприятное воздействие на процессы, идущие с уменьшением объема.** Однако сильнейшим антагонистом гидростатического давления является температура, которая оказывает противоположное действие.

Изучение баротолерантных микроорганизмов показало, что при росте под давлением у них меняется обмен веществ в сторону образования продуктов, занимающих меньший объем. При метаболизме глюкозы образуются в большом количестве органические кислоты, спирты и уменьшается образование CO<sub>2</sub> (Крисс, 1973).

У морских микроорганизмов выработались **адаптационные механизмы**, которые позволяют им развиваться при значительных перепадах гидростатического давления. В то же время, обнаружены облигатно-барофильные формы, приспособившиеся к жизни именно в условиях высокого давления.

**2.2.4. Циркуляция вод.** Океанические воды образуют течения как крупномасштабные, так и локальные, широтные и меридиональные потоки, конвекции, внутренние волны и турбулентные перемешивания. Перемешивание вод влияет на характер распределения взвешенных и растворенных органических и минеральных веществ, что определяет численность эвтрофных и олиготрофных микроорганизмов.

Перемещение водных масс вызывается неравномерным распределением солнечной энергии по поверхности планеты. Воды океана способны поглощать почти в 2 раза больше тепла по сравнению с сушей (соответственно 90 ккал/см<sup>2</sup> в год и 50 ккал/см<sup>2</sup> в год). В тропиках происходит наиболее интенсивное поглощение тепла и перенос его течениями в высокие широты. **Гольфстрим** несет в 22 раза больше тепла по сравнению с реками мира. От этой **«реки в океане»** отходят вихри, диаметр которых около 300 км.

В настоящее время, течения, несущие отличающиеся по температуре воды, изучаются с помощью дистанционных телеметрических наблюдений со спутников Земли. Холодные воды высоких широт и теплые — экваториально-тропической зоны на путях меридионального переноса — подвергаются смешиванию.

Большинство водных масс, за некоторым исключением, образуются на поверхности и погружаются на определенные глубины в зависимости от плотности. Различают поверхностные, промежуточные, глубинные и придонные воды, имеющие свои характеристики.

Перенос водных масс в приповерхностном слое осуществляется в основном в широтном направлении. Вертикальные перемещения зависят от степени стратификации и масштабов циркуляторных систем. В пределах каждого типа вод (**поверхностных, промежуточных, глубинных и придонных**) имеется также вертикальная циркуляция. Глубинная циркуляция вод приводит практически к отсутствию дефицита кислорода на глубине, за некоторым исключением. Это объясняет обнаружение аэробных и факультативно-анаэробных микроорганизмов на различных глубинах.

Под воздействием устойчивых воздушных потоков в низких широтах могут образовываться разнонаправленные круговороты вод: **антициклонические и циклонические вихри**. Образование вихрей может быть различным по механизму, но биологическая активность их обычно выше по сравнению с прилегающими водами. Оказалось, что к водным массам определенного происхождения иногда приурочены некоторые виды микроорганизмов, что позволило использовать их в качестве индикаторов течений и локальных перемешиваний вод. Так, с помощью бактерий-индикаторов было установлено прохождение вод тропического происхождения в высокие широты и наличие водообмена между кислородной и сероводородной зонами в Черном море. А на верхней границе течения Гольфстрим в Северном Ледовитом океане уже первыми экспедициями было отмечено скопление бактериальных клеток.

Таким образом, особенности гидрологической структуры океана, его водных масс, отличающихся по своим характеристикам, влияют на численность популяций микроорганизмов, а иногда обуславливают

существование так называемых индикаторных микроорганизмов.

Подвижность водных масс является важной экологической характеристикой среды обитания, так как определяет своеобразие регуляции микробных сообществ океана.

**2.2.5. Свет.** Проникновение света обеспечивает возможность фотосинтеза и развития фототрофных микроорганизмов. Эти процессы осуществляются в основном в эвфотическом слое до глубины 200 м.

По мере проникновения солнечного света на глубину меняется его спектр и соответственно изменяется состав пигментов организмов, использующих энергию света. В прибрежных зонах океана отчетливо проявляется зональность в распределении водорослей-макрофитов, зеленых, бурых и красных по глубине их произрастания. В последнее время японскими исследователями открыты граммотрицательные аэробные бактерии, содержащие бактериохлорофилл «а» и отнесенные к новому роду и виду *Erythro bacter longus*. Они изолированы с таллома макроводорослей, из песка и поверхностных морских вод.

Специфика океана, помимо прочего, проявляется и в раздельном существовании биоценозов *полного состава* на глубинах до 200 м, включающих первичных продуцентов и гетеротрофов, питающихся ими, и *неполных биоценозов глубин*, в которых идет жизнь в основном за счет потребления первичной продукции из верхних слоев.

**2.2.6. Солевой состав.** В водах океана содержатся практически все химические элементы периодической таблицы Д.И. Менделеева. При массе вод Мирового океана  $1407 \times 10^{15}$  т масса 11 макроэлементов в виде ионов ( $\text{Cl}^-$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Br}^-$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{Sr}^{2+}$ ,  $\text{F}^-$ ) и недиссоциированной  $\text{H}_3\text{BO}_3$  равна  $47,8 \cdot 10^{15}$  т, что составляет 99,9993% растворенных химических элементов. Масса 13 микроэлементов (Li, Rb, P, J, Ba, Mo, Fe, Zn, As, V, Си, Al, Ti) составляет всего  $0,3 \cdot 10^{12}$  т, а на другие, свыше 50 микроэлементов, приходится не более  $0,03 \cdot 10^{12}$  т. По мере убывания концентрации и общей массы главных компонентов при средней солености морской воды 34,71‰ их можно расположить в следующем порядке:

Концентрация г/кг	$\text{Cl}^-$	$\text{Na}^+$	$\text{SO}_4^{2-}$	$\text{Mg}^{2+}$	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{K}^+$	$\text{HCO}_3^-$	$\text{Br}^-$	$\text{H}_3\text{BO}_3$	$\text{Sr}^{2+}$	$\text{F}^-$
Общая масса в океане, $10^{15}$ т	26,29	14,62	3,69	1,76	0,56	0,54	0,19	0,09	0,03	0,011	0,002

*Второстепенные компоненты морской воды в отличие от главных компонентов, обнаруживают колебания в количественном содержании.* В особенности это касается **Р** и **Н** или биогенов, которые участвуют в биологических круговоротах и являются факторами трофической лимитации микроорганизмов.

**2.2.7. Газовый состав.** Наиболее распространенными газами, растворенными в водах Мирового океана, являются азот, кислород и углекислота. Состав газовой смеси океанической воды близок к атмосферной, но соотношения газов иные: в воде находится 34,9% кислорода, 62,6% азота и 2,5% углекислоты против 21%, 78,98% и 0,04% этих газов в атмосфере.

Сравнительные данные свидетельствуют о сильном обогащении воды кислородом и углекислотой. В морских водах, кроме того, растворены метан, водород, благородные газы: гелий, неон, аргон, криптон, ксенон, радон и др. С повышением температуры, солености и гидростатического давления растворимость газов уменьшается. Колебания концентрации азота составляют 8,4—14,5 мл/л, а средняя концентрация углекислоты в океане — 0,7 мл/л.

Во внутриматериковых морях с особым водообменом (Черное, Красное, Каспийское), в придонных слоях прибрежных районов, богатых органическим веществом (на шельфе Перу, в фиордах Норвегии), обнаруживается сероводород. Происхождение сероводорода на глубинах некоторых водоемов связано с активностью сульфатредуцирующих бактерий, например, в Черном море. Образование сероводорода может также идти за счет процессов гниения. Определенная часть его поступает на глубины океана при извержении подводных вулканов.

Огромное значение для химических и биологических процессов в океанических водах и донных отложениях имеет кислород. В Мировом океане сосредоточено 7480 млрд. т свободного кислорода. Поглощение его из атмосферы происходит при недосыщении воды, а выделение, — при пересыщении, при этом из атмосферы **поглощается** двуокись углерода. Среднее содержание растворенного кислорода в Мировом океане составляет 5,46 мг/л. Наивысшая концентрация кислорода, даже пересыщение, обнаруживается на глубинах 10—50 м, где велика масса фитопланктона. При исключительно интенсивном фотосинтезе в наиболее продуктивных районах — в зоне апвеллингов, на шельфе Аравийского моря, в морях Индонезийского архипелага, в дальневосточных морях содержание кислорода повышается до 6—10 мл/л при насыщении 120—200%. С глубиной, ниже эвфотического слоя концентрация кислорода снижается, а затем снова возрастает. Источниками кислорода для глубинных вод является их аэрация путем вертикального обмена с поверхностными и промежуточными водами арктических, субарктических и антарктических районов, турбулентный обмен с придонными водами североатлантического и антарктического происхождения. Это создает предпосылки для развития **аэробных и факультативно-**



**анаэробных микроорганизмов независимо от глубин.**

**2.2.8. Органическое вещество.** Органическое вещество (ОВ) находится в океане в двух формах: растворенной (РОВ) и взвешенной (ВОВ). Основная масса ОВ представлена в океане в растворенной форме. В океане растворенные органические вещества, корпускулярные и биомасса находятся в соотношении 100:1,7:0,6 или в абсолютных числах (в млрд. т) 1800:30:2,8.

По Романкевичу (1977) к категории **растворенного органического вещества (РОВ)** следует относить фракцию, проходящую через фильтр диаметром пор 0,45—1 мкм, по оценке Феншела и Блэкборна (Fenchel & Blackburn, 1979) — это фракция, проходящая через фильтр с диаметром под 0,2—0,45 мкм. Общим в этих определениях является **порог в 0,45 мкм**. Во фракцию РОВ входят: **1)** истинно растворенное органическое вещество с размером частиц меньше 0,001 мкм; **2)** коллоидное — с размерами 0,001—0,1 мкм; **3)** небольшая часть более крупных частиц с размером, превышающим 0,1 мкм.

Средняя концентрация органических веществ в морской воде составляет 1 мг/л (1,36±0,2 мг/л). В зависимости от **уровня трофности** различают в океане **эвтрофные воды**, где концентрация ОВ- больше 1 мг/л и превышает средний уровень в десятки раз, **мезотрофные** — с концентрацией приблизительно 1 мг/л и **олиготрофные** — с концентрацией органического вещества меньше 1 мг/л.

В океане растворено, по разным оценкам, около  $1,5—1,8 \times 10^{12}$  т органических веществ. Аминокислоты, растворимые сахара и органические кислоты составляют небольшую часть РОВ, **превалирующая часть состоит из компонентов с высокой молекулярной массой и коллоидных веществ**, включая, например, гумусовые вещества. В среднем **время круговорота РОВ составляет 30—300 лет** при очень больших колебаниях: для глюкозы оно очень короткое, а для гумусовых веществ — миллионы лет.

Растворенные органические вещества образуются: во-первых, за счет выделения в среду 10—30% ассимилированного морским фитопланктоном углерода в виде растворимых органических веществ; во-вторых, за счет продуктов автолиза отмирающих водорослей; в-третьих, выделений животных и бактерий; в-четвертых, за счет стока с суши.

На микробную жизнь в океане, особенно в густо заселенной прибрежной зоне, оказывает большое влияние поступление с суши аллохтонного органического вещества, определяющего развитие эвтрофов, приспособившихся к высокой концентрации ОВ с высокой скоростью его потребления.

В отличие от этого в олиготрофных водах открытых районов океана содержится в основном автохтонное органическое вещество, что определяет развитие олиготрофов, приспособившихся к низким концентрациям ОВ.

Наряду со своеобразной кинетикой поглощения ОВ -и различными скоростями роста, олиго- и эвтрофные микроорганизмы могут иметь отличия в строении. В условиях недостатка питательных веществ происходили изменения, приводящие увеличению поверхности, обусловленному образованием простеков и стебельков у водных форм. Уменьшение объема и появление мелких форм также увеличивало отношение площади поверхности к весу микроорганизма, и вело к повышению интенсивности метаболизма осмотрофных форм. — В настоящее время, на основе данных электронно - микроскопических исследований пересматривается ряд устоявшихся положений, имеющих отношение к органическому веществу океана. Так, И.Е. Мишустинной и М.В. Батуриной (1984) на основе собственных и известных в литературе данных, сформулированы следующие положения.

**1.** «Растворенное» органическое вещество океана содержит, по данным электронной микроскопии, шаровидные, нитевидные, **но собранные из отдельных гранул, пленчатые и палочковидные формы.**

**2.** «Растворенное» органическое вещество океана включает фракцию метаболически активных ультрамикрорганизмов.

**3.** Ультрамикрорганизмы могут составлять значительную часть микробных сообществ океана, по сравнению с бактериальными клетками с ригидной клеточной стенкой.

**Сибурс** (Sieburth, 1979) относит в группу **виروпланктона** микроорганизмы или формы, подобные вирусам, размерами 0,02—0,2 мкм, а к **бактериопланктону** — 0,2—2,0 мкм. Разделение это условное, ясного представления о виропланктоне нет. В группу виропланктона могут быть включены: элементы **L-форм** бактерий, микоплазмы, бактериальные клетки с дефектными клеточными стенками и фильтрующиеся формы спирохет, а также бактериальные клетки минимальных размеров, сходные с риккетсиями. Ультрамикрорганизмы могут включаться и в бактериопланктон, в частности, микровибрионы задерживаются на фильтре с порами 0,2 мкм. Другие бактерии **с минимальными размерами**  $0,1 \times 0,48$  мкм **объемом  $0,16$  мкм<sup>3</sup>** проходят через фильтр с диаметром пор 0,45 мкм, **но задерживаются на фильтре с порами 0,23 мкм.**

Большая часть отмирающих организмов (остатки растений, животных и микробных клеток), составляющих биологическую продукцию океана, представляет взвешенную или корпускулярную форму органического вещества и минерализуется бактериями, хотя и с запозданием, что определяет существование пула детрита. Сравнительно небольшая их часть накапливается в экологических ловушках, формируя, например, на протяжении геологических эпох горючие полезные ископаемые. Основными редуцентами

детрита являются бактерии. Соотношение «мертвого» и «живого» органического вещества (Базилевич, 1979) приведено на рис. 1.

Бактерии, обладая многообразной ферментативной активностью, в аэробных и анаэробных условиях способны гидролизовать различные органические вещества, полностью не усваиваемые животными. **Значительная часть детрита входит в пищевую цепь. Основную часть детрита составляют клетки мертвого фитопланктона. Важна роль микробного компонента детрита, представленного бактериями, грибами, в его деструкции.**

В заключение следует отметить, что **структура ОВ, его качественно-количественный состав определяют развитие основной массы микроорганизмов.** Низкие концентрации органических веществ в океане обуславливают развитие **олиготрофных** микроорганизмов, а высокие — главным образом, жизнедеятельность евтрофных микроорганизмов.

Органическое вещество океана в растворенной или взвешенной корпускулярной форме трансформируется микроорганизмами и активно вовлекается ими в биогенный круговорот элементов. Наличие значительных количеств ультрамикроорганизмов необходимо учитывать при оценке биологической продуктивности океана.

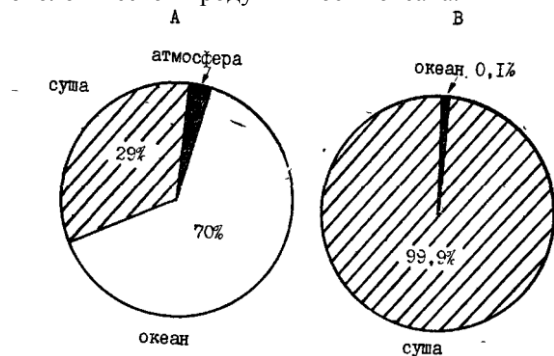


Рис 1. «Живое» и «мертвое» органическое вещество планеты Земля (по Н. И Базилевич, 1979): А — «Мертвое» ОВ в современной биосфере В — «Живая» биомасса Земли.

**2.2.9. Донные отложения.** Дно океанических бассейнов покрыто отложениями, которые образовались в результате сноса с суши и переотложения взвешенного, коллоидного и растворенного материала — продукта выветривания и разрушения горных пород. Ежегодно с поверхности суши сносится в океаны и моря около **25 млрд. т** веществ. **Еще большее количество — около 500 млрд. т — образуется в пределах 100-метрового верхнего слоя океана за счет биогенных процессов:** Из этого общего количества — 526 млрд. т, на дно океанов **осаждается около 5—6%.** *Остальное же вещество минерализуется и растворяется в верхних слоях водной толщи, вступая снова в круговорот (Лисицын, 1974).* Различные организмы связывают в виде панцирей и других скелетных образований многие элементы и соединения, которые в морской воде находятся в растворенном виде.

На эти два типа океанического осадкообразования (**терригенный и биогенный**) накладывается **вулканогенный осадочный процесс.** Осадки, в которых преобладают продукты современного или четвертичного вулканизма, встречаются вблизи надводных или подводных вулканов, которые располагаются обычно по тектоническим линиям. Примером такого расположения вулканов может служить «огненное кольцо», окружающее Тихий океан. **Терригенный материал** поступает в океан при абразии берегов, со стоком рек, с ледниками, при ветровом переносе. В количественном отношении вклады **ледникового, эолового, вулканогенного материала сопоставимы, а вклад каждого из них в 10—15 раз меньше, чем вклад материала, вносимого реками.**

Материал, поступающий в океан, в дальнейшем разносится по акватории, фракционируется и осажается на разных участках дна. Основные факторы, которые контролируют эти процессы и определяют количество и состав донных отложений — это рельеф дна, удаленность от материков, особенности гидро--динамических и биологических процессов. Мощность донных отложений, измеренная с помощью сейсмических методов отраженных и преломленных волн, а также при глубоководном бурении, колеблется от сотен до десятков тысяч, метров в зависимости от вышеупомянутых факторов.

**По гранулометрическому составу,** т. е. по **содержанию зерен различной крупности,** в осадочных породах различают: **1) крупнообломочный материал,** с преобладанием гальки (п. меры 100—10 мм), гравия (10—2 мм) и грубого песка (2—1 мм); **2) пески** (1,0—0,1 мм); **3) алевриты** — состоящие из мелкообломочного материала с размерами зерен от 100 до 10 мкм и **4) пелиты** — глинистые породы, сложенные на 50% частицами размером менее 10—5 мкм.

Основными компонентами, из которых состоят донные отложения, являются карбонат кальция, аморфный кремнезем, органическое вещество, а в ряде случаев железо и марганец. Соотношение этих компонентов неодинаково в осадках различного типа, что определяется, прежде всего, источником поступления донных отложений. Биогенные отложения состоят более чем на 30% из CaCO<sub>3</sub> (карбонатные отложения) или более чем на 30% из аморфного кремнезема (кремнистые осадки). Терригенные — содержат свыше 50% обломочного или глинистого материала. Между ними имеется множество переходных типов.

Первые классификации донных отложений, к которым относится классификация, предложенная **Мерреем и Ренаром** (1891) и используемая в настоящее время, выделяли две основные группы донных отложений — **пелагические**, или отложения открытого океана, — и **терригенные**, а также выделяли отложения глубоководные, мелководные и литоральные. **Наливкин** (1956) различал три зоны образования морских осадков по их происхождению: зону морской литорали до глубины 200 м, зону осадков континентального склона от 200 до 3000 м и, наконец, зону осадков собственно Мирового океана.

Однако все первые классификации не учитывали переходные типы осадков а, главное, оставались субъективными, поскольку не содержали количественной оценки.

Классификация, предложенная сотрудниками **Института океанологии** (**Безруков и Лисицын**, 1960; **Лисицын**, 1974), основывается на количественном анализе гранулометрического и вещественного состава осадков. Поскольку состав донных осадков тесно связан с их генезисом, данная классификация является *вещественно-генетической*.

Типы «осадков Мирового океана, (по: **Лисицыну**, 1974)

#### **I. Терригенные:**

1. Айсберговые (ледниковые).
2. Осадки вне айсберговой зоны.

#### **II. Биогенные (органогенные):**

1. *Карбонатные*: А. Планктоногенные (фораминиферовые, кокколитофоридовые и птероподовые).  
Б. Бентогенные (коралловые, фораминифоровые, ракушечниковые, мшанковые, баянусовые осадки, сложенные остатками иглокожих). В. Химико-биогенные.

2. *Кремнистые* (диатомовые, радиоляриевые, кремне-губковые).

III. **Аутигенные** (диатеитические, хемогенные).

IV. **Вулканогенные**, вулканокластические и обогащенные пирокластическими материалами.

V. **Полигенные** (красная глубоководная глина).

Количественный и качественный анализ взвеси показывает, что области высокой и низкой концентрации осадочного материала в водах во всех океанах располагаются закономерно, согласно *климатической, циркумконтинентальной и вертикальной зональности*.

*Климатическая зональность* проявляется в том, что она определяет интенсивность процессов выветривания и особенности биогенных процессов. **В морях гумидных зон**, в условиях интенсивного выноса реками продуктов выветривания суши, господствуют терригенные отложения — пески, алевриты, глины. **В холодноводных бассейнах** умеренного пояса откладываются диатомовые *илы*. **В аридной зоне**, в условиях слабого терригенного выноса, развито специфическое биогенное карбонатонакопление. Здесь образуются ракушечные, мшанковые, фораминиферовые, птероподовые осадки.

*Циркумконтинентальная зональность* связана с тем, что наибольшее количество осадочного материала поступает с суши. **В прибрежной**, наиболее мелководной зоне накапливаются терригенные пески, галечники, ракушечники, в участках **вблизи устья рек** — глины и алевриты. **На шельфе** откладываются ракушечные и детритовые биогенные известковые осадки, пески, во впадинах — глины и алевриты, иногда богатые органическим веществом. **Глубоководные отложения** представлены преимущественно тонкозернистыми осадками (глины, алевриты, известковые и кремнистые илы). В **центральных частях глубоководных морей** накапливаются тонкозернистые пелагические осадки (пелагические диатомовые илы, известняки).

*Все три вида зональности действуют одновременно, сочетаясь во времени и пространстве*. К ним еще прибавляется влияние тектонических явлений. Все вместе эти факторы приводят к накоплению сложных и различных по составу осадков.

Следует отметить, что гетерогенность донных отложений, их различная протяженность и происхождение определяют структурно-функциональное своеобразие обитающих в этих мезосредах микробных популяций.

В заключение раздела 2,2 следует отметить, что *пределы микробальной жизни в океане определяются физико-химическими условиями* (температурой, давлением, рН, лучистой энергией, содержанием кислорода и др.), при которых микроорганизмы, во-первых, **выживают**, и, во-вторых, могут **размножаться**.

**Поле устойчивости жизни**, по терминологии **В.И. Вернадского** связано с изменчивостью живых организмов и является *гетерогенным*. Оно резко делится на два поля: **более крупных организмов** и **мельчайших существ** (микробов и ультрамикробов), жизнь которых, главным образом, движение в основном определяется электромагнитными и тепловыми излучениями.

(Прим.:\* Вернадский В. И. Биосфера. (Избранные труды по биогеохимии).— М: Мысль, 1967.)

**Поле устойчивости жизни** микроорганизмов более обширно, о чем свидетельствуют пределы колебаний физико-химических факторов среды, при которых эта жизнь обнаружена. В.И. Вернадский (1967) считал, что мы живем в стадию медленного расширения областей жизни и приводил пример увеличения площади развития анаэробных организмов в лишенных света нижних частях донной пленки. Прав В.И. Вернадский, когда утверждает, **во-первых**, что *поле устойчивости жизни подвижно*, определяется изменчивостью и адаптацией организмов, и не имеет строгих границ, что в полной мере справедливо и в отношении микроорганизмов, например, при их адаптации в условиях нарастающего антропогенного

загрязнения; и, **во-вторых, что происходит медленное расширение областей жизни**, или, можно добавить, медленное проникновение человеческих знаний в эти области жизни.

## 2.3. Биологические и физико-химические характеристики Океана.

**2.3.1. Запасы и уловы.** По расчетам В.Г. Богорова в морях и океанах обитает **180 тыс. видов** животных и **20 тыс. видов** растений. По другим оценкам из **170 тыс. видов** животных 16 тыс. видов составляют рыбы, **20 тыс.** — ракообразные и **60 тыс.** видов — моллюски.

Колебание количественных показателей отражает неполноту наших знаний о живом мире океана. Вот некоторые ориентировочные расчеты. **Биомасса зообентоса** в океане составляет примерно 10 млрд. т, зоопланктона — 21,5 млрд. т; а **фитобентоса и фитопланктона** — 0,2 млрд. т и 1,5 млрд. т, соответственно.

Некоторые исследователи полагают, что запасы живой биомассы океана, включая кормовые ресурсы, достигают **50 млрд. т**. Причем, общая годовая продуктивность морских животных равняется **56,2 млрд. т**, а фитопланктона в 10 раз больше — **550 млрд. т**.

Таким образом, биологические ресурсы океана отнюдь не безграничны. В результате добычи из морей и океанов извлекаются ценные для человека виды. Их ценность определяется, прежде всего, высоким содержанием белка, который легче и быстрее переваривается, чем мясо теплокровных животных суши, а также низким содержанием холестерина, ценными витаминами и микроэлементами.

По данным **ФАО** мировые уловы рыбы, нерыбных объектов промысла и водорослей в морских водах растут. Так, в 1900 г. они составили 3,5 млн. т, в 1950 — 22,1 млн. т, в 1964 — 53 млн. т, в 1975 — уже 61,1 млн. т, в 1980 — 67,9 млн. т. Причем, на долю Тихого океана приходится большая часть улова, в 1980 г. — 56,6%, на Атлантический — 37,3%, а Индийский — лишь 5,3%, менее всего вылавливается в Антарктической части Мирового океана — 0,8%. Наша страна по объему уловов занимает второе место после Японии.

**Мировой улов**, включая внутренние водоемы, используется (по стат. данным на 1980 г.) для пищевых целей на 70%, из них в свежем виде — 20,5%, замороженном — 21,7%, в консервах — 14,1%, для посола, копчения и сушки — 13,7%, на производство муки и жира расходуется 28,6%, для других целей — 1,4%.

Если до 1969 г. уловы увеличивались год от года, **то в 1969г. они впервые уменьшились** (не считая военных лет) на 1,6 млн. т. Последующие спады происходили в 1971 и 1972 гг., что свидетельствует о приближении промысла основных видов рыб в ряде традиционных рыболовных районов океана к максимальному пределу или о его превышении. **В результате сокращения запасов уменьшились и уловы.** В связи с этим большое народнохозяйственное значение приобретает развитие марикультуры ценных промысловых видов в прибрежных водах, поиск перспективных акваторий, создание оптимальных технологических схем, знание экологии культивируемых видов, микробиологический контроль их развития и другие вопросы.

**2.3.2. Взаимоотношение макро- и микробиоты океана.** Растения и животные, обитающие в океане, не свободны от микроорганизмов, которые находятся в тесном контакте с ними. Микроорганизмы поселяются на поверхностях морских растений и животных, в тканях и внутренних полостях гидробионтов. Подобные **симбиотрофные** отношения проходят на фоне взаимного влияния организмов. В овязи с этим условия существования **эпи- и эндобиотических микроорганизмов** особые и могут быть обозначены как биологические среды обитания.

На **поверхностно расположенные микроорганизмы — эпибионты** важное влияние продолжают оказывать **макроэкологические** факторы океана (температура, соленость, гидростатическое давление, газовый и солевой состав воды и др.) при появлении заметного воздействия микроэкологических факторов, например, органических внеклеточных выделений организмов. Напротив, **для микроорганизмов — эндобионтов**, находящихся в различных полостях и тканях, решающее значение приобретают физико-химические условия их непосредственного микроокружения в организме хозяина, которые влияют, на их развитие.

Традиционно выделяют факторы, которые способствуют колонизации биологических объектов микроорганизмами или ингибируют ее. Как правило, они действуют в сочетании, регулируя развитие микробных популяций. Связь между микроорганизмами и их хозяевами в настоящее время изучается также с позиций обмена веществ, переноса энергии между ними и трансформации органического вещества.

Интересны экологические особенности **взаимоотношений** микроорганизмов с растениями, что можно проиллюстрировать следующими примерами. Фитопланктон выделяет в окружающую среду растворенные органические вещества (РОВ), которые потребляются микрогетеротрофами и имеют, таким образом, важное значение в пищевых цепях. В экспериментах с меченым углеродом показано, что скорость продукции фитопланктоном РОВ соответствует скорости включения в специфическое органическое вещество **микроретотрофов**. Фито- и бактериопланктон находятся в определенных конкурентных взаимоотношениях за минеральные формы азота и фосфора, которые являются факторами их трофической лимитации.

**Бактерии селективно прикрепляются к поверхности микроскопических форм водорослей, которые выделяют как аттрактанты, так и репелленты**, регулирующие бактериальное обрастание. Установлено, что морские бактерии обладают хемотаксисом в отношении фильтратов культур водорослей *Skeletonema*, *Cyclotella*, *Dunaliella* и *Isochrysis*. Причем, фильтраты из старых водорослевых культур вызывают наибольшую положительную реакцию хемотаксиса, по сравнению с молодыми культурами.

**Макроводоросли выделяют ингибиторные вещества типа полифенолов**, сезонно регулирующих микробную колонизацию их поверхности, которая периодически очищается. Тем не менее, их поверхности не стерильны, более того, в безмикробных условиях, что установлено с культурами *Ulva* и *Enteromorpha*, водоросли развивались ненормально. Типичный их рост восстанавливался в присутствии бактерий. По-видимому, бактерии снабжают водоросли факторами роста и участвуют в разрушении аутоингибиторных субстанций водорослей. Морские травы также обильно колонизируются **эпibiонтными микроорганизмами**. Фрагменты трав, обогащенных микроорганизмами, утилизируются в пищевой цепи.

Сообщества симбиотических гетеротрофных бактерий участвуют в процессах разложения отмирающих микро- и макроводорослей и морских трав. В то же время некоторые микроорганизмы могут являться патогенами водных растений. Представляет интерес и тот факт, что бактерии, находясь на поверхности водорослей, могут инициировать или увеличивать литификационные процессы. Причем в лабораторных экспериментах показано, что бактерии осаждают карбонаты в различных формах и морфологических очертаниях, и что этот процесс сходен с природным.

**2.3.3. Взаимоотношения микроорганизмов с животными** не менее многообразны. Надо подчеркнуть, что установлена роль бактерий-симбионтов в процессах метаморфоза беспозвоночных. В частности, изолированы и охарактеризованы бактерии, участвующие в метаморфозе *Hydractinia*, с выделением индуцирующего фактора фосфолипидной природы.

Поверхность многих морских животных, в том числе беспозвоночных, обильно заселена бактериями, тогда как неповрежденная кожная поверхность рыб, содержащая мукоидный материал, по-видимому, резистентна к бактериальной колонизации. Этот защитный механизм может быть обойден при наличии ссадин. Например, на поврежденном хвостовом участке лосося бактерии начинают быстро развиваться, вызывая гниение вплоть до хряща.

Известно значение микроорганизмов в питании фильтраторов, детритофагов и личинок гидробионтов, роль биохимической активности микроорганизмов пищеварительного тракта животных в усвоении ими пищи. Кроме того, микроорганизмы могут быть причиной инфекционных болезней рыб и промысловых животных, например, *Aeromonas salmonicida* — возбудитель фурункулеза лососевых.

В настоящее время активно пополняются сведения о морских симбиотических микроорганизмах, как поставщиках незаменимых аминокислот, витаминов, ценных ферментов и антибиотиков для гидробионтов. В последние годы закономерно возрастает интерес к симбиотическим микроорганизмам морских обитателей, изучению их функции и возможности использования как продуцентов ценных для человека биологически активных веществ.

Более подробно сведения о микроорганизмах-симбионтах будут приведены и проанализированы несколько ниже, в разделе 3.6.

## **2.4. Антропогенное воздействие как экологический фактор.**

### **2.4.1. Общие понятия о антропогенном воздействии на экосистемы морей.**

Нарастающему воздействию человека, обусловленному процессами урбанизации, индустриализации, интенсификации сельского хозяйства, рыболовством и другими видами человеческой деятельности, подвергаются водные экосистемы. Это связано, во-первых, с *традиционными особенностями географического расселения народов по берегам континентальных водоемов и морскому побережью*; во-вторых, с *большей чувствительностью морских организмов к действию загрязнителей, чем у биоты суши*.

Большая чувствительность организмов, обитающих в относительно медленно эволюционирующей по сравнению с сушей и стабильной до недавнего времени океанической среде, обусловлена следующими основными факторами:

- в водной среде меньше кислорода, участвующего в главных процессах аэробного метаболизма, в том числе детоксикации;
- большей поверхностью контакта с загрязнителем и, масштабами его распространения;
- более низкой концентрацией микроорганизмов — основных трансформаторов токсикантов и сильным эффектом разбавления, снижающим эффективность микробиологических процессов самоочищения;
- низкой температурой воды, замедляющей трансформацию загрязняющих веществ.

В настоящее время антропогенное воздействие на биосферу превратилось в один из существенных экологических факторов. Воздействие человека на население моря отнюдь не ограничивается воздействием промысла. Все более существенную роль начинает играть загрязнение океана — химическое, радиоактивное, термическое.

Окружающая среда переходит в новое качественное состояние, уже не биосфера, а биотехносфера по терминологии Хильми (1975). Это результат влияния индустриализации и урбанизации современного общества, химизации сельского хозяйства и иных атрибутов научно-технического прогресса.

**Что такое загрязнение?** Советскими специалистами сформулировано следующее определение на Международном совещании по проблеме морских загрязнений в 1967 г. в Париже. *Под загрязнением моря* понимается введение человеком непосредственно или косвенно веществ или энергии в морскую среду (включая эстуарии), приводящие к вредным последствиям, а именно: нанесению ущерба живым ресурсам, вреда здоровью человека, нанесению ущерба деятельности в море, включая рыболовство, ухудшению качества морской орады из-за использования морской воды и сужению возможностей морской среды как оздоровительного фактора.

Реакцию организмов на антропогенное загрязнение принято рассматривать *в зависимости от уровня организации живой материи*. Антропогенное загрязнение оказывает действие:

**во-первых**, на молекулярно-генетическом уровне (для микроорганизмов это воздействие на генетический аппарат, биомембраны, ферментные системы);

**во-вторых**, на онтогенетическом уровне (особенности воздействия на разные стадии развития микробной культуры);

**в-третьих**, на популяционно-видовом уровне (для микроорганизмов это изменение индекса видового разнообразия, структуры популяции и численности, отражающей ее функционирование);

**в-четвертых**, на биогеоценотическо-биосферном уровне.

Последний уровень анализа применим, с определенными оговорками, и к микроорганизмам, поскольку они являются **неотъемлемым компонентом любого биогеоценоза и биосферы** в целом. При этом могут нарушаться взаимодействия микроорганизмов с растениями и животными, т.е. не только внутри-, но и межпопуляционные взаимоотношения как одного, так и разных трофических уровней.

На протяжении всего периода эволюции происходил процесс адаптации организмов к условиям окружающей среды: *изменялись условия среды — изменялись флора и фауна*. При этом изменялись как свободно живущие виды микроорганизмов, так и ассоциированные с другими микро- и макроорганизмами. **Главной чертой этого процесса являлось увеличение суммарного генофонда.**

В современный период под влиянием деятельности человека происходит обратный процесс: суммарный генофонд уменьшается. Сокращение генофонда вызвано, с одной стороны, элиминированием чувствительных видов в загрязненной среде и изъятием, некоторых видов за счет вылова, а, с другой стороны, **монокультуриванием отдельных видов** марикультуры (разведение лососевых рыб, гребешков, мидий и т. п.). При ограниченной емкости питательных, веществ искусственное доминирование отдельных видов ведет к угнетению других видов. Следовательно, по результатам антропогенного воздействия можно выделить две основные причины уменьшения суммарного генофонда: **элиминирование и монокультуривание.**

В настоящее время, несмотря на усиливающееся загрязнение окружающей среды, идет процесс адаптации, в процессе которого организмы, стараясь выжить, вырабатывают различные приспособительные механизмы к новым условиям среды. Однако тот факт, что в современных условиях происходит процесс, обратный ранее существовавшему, говорит о неблагоприятном состоянии живой природы. По данным журнала *Ambio* (1983, т. 12, № 2) к концу XX в. **около миллиона видов животных и растений**, исчезнет под прямым и косвенным воздействием человека.

Начиная с 1600 г. на нашей планете вымерло почти 150 видов зверей и птиц, причем, больше половины за последние 50 лет и, за малым исключением, по вине человека. Вот один пример безвозвратной утраты: в 1741 г. были открыты стеллеровы коровы во время экспедиции Витуса Беринга, а в 1768 г. на Земле этих доверчивых медлительных животных размерами со слона, уже не стало.

Безвозвратно *исчезают облигатно-симбиотические виды микроорганизмов вместе с исчезнувшими хозяевами. Исчезает один вид животного или растения, а с ним десятки видов микроорганизмов.* Поэтому сейчас актуальной является проблема охраны видов микроорганизмов. В Красной книге, которую ведет Международный союз охраны природы и природных ресурсов (**МСОП**), насчитывается уже сейчас около 600 видов зверей и птиц, находящихся на грани исчезновения. В бедственном их положении, как правило, повинен человек. Не случайно из всех видов создаваемого человеком ущерба для окружающей среды наиболее опасным и непоправимым считается уничтожение генофонда существующих сейчас организмов.

Конкретные проявления и особенности антропогенных воздействий на бактериальные сообщества будут анализироваться ниже, в соответствующих разделах по тексту настоящей работы.

## 2. 6. ОКЕАН КАК СОВОКУПНОСТЬ МНОЖЕСТВА СРЕД ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Океан традиционно рассматривается как единая и специфическая среда обитания по сравнению с сушей, что определяет значение его главных экологических особенностей в проявлении биологических свойств морских микроорганизмов (**Крисс А.Е., 1976**). В частности, *низкая температура воды определяет их психрофилию, высокое гидростатическое давление на значительных акваториях — барофилию, отсутствие дефицита растворенного кислорода — наличие аэробов на глубине, низкая концентрация*

органического вещества — олигокарбофилию и т. п.

**Сибурс** (Sieburth, 1975.) выделяет **пять больших микробных сред в море**. **Первая** — планктонная среда, включающая неприкрепленные, свободно плавающие микроорганизмы; **вторая** — дно моря с обитающими там бентосными микробами; **третья** среда — любая поверхность, погруженная в море, включая прикрепленные и ползающие микроорганизмы. **Четвертая** среда — это *внутрикишечное обитание* микроорганизмов как комменсалов; **пятая** — клетки других микроорганизмов и внутренние ткани многоклеточных растений и животных как среда обитания паразитов и симбионтов.

Наряду с этим, выдвигается альтернативная концепция водной среды обитания микроорганизмов, представленной *микросредами*, т. е. их **непосредственным окружением в масштабах пространства-времени, совместимых с радиусом их метаболических реакций и взаимодействий**.

В последние годы в экологии микроорганизмов появился ряд концепций, касающихся строения и функционирования комплекса почвенных микроорганизмов, среди них **концепция почвы как множества сред обитания микроорганизмов**. Согласно этому представлению, почва — крайне гетерогенная среда, **набор совершенно различных мезо- и, главным образом, микросред, разделенных в пространстве и во времени**.

Подход к микробиологии как целостной, единой науке и огромный, возрастающий интерес к экологическому осмысливанию эмпирических данных, закономерно предполагает постановку вопроса: насколько универсальны экологические концепции комплекса микроорганизмов, обитающих в почве (Звягинцев Д.Г., 1976).

Общность эволюционных процессов на Земле и наличие трех фаз: *твердой, жидкой, газообразной* в почвах и природных водах, смешанных в широко варьирующих пропорциях, позволяет нам рассматривать этот вопрос применительно к морской среде.

Прежде всего, необходимо ответить на вопрос: существуют ли биотопы в океане, существенно отличающиеся по параметрам, важным для жизнедеятельности микроорганизмов. **Следует признать, что океан — гетерогенная среда по содержанию органического вещества и таких биогенных элементов как углерод, азот и фосфор, которые являются факторами лимитации роста для микроорганизмов**. Океан гетерогенен и по температуре, гидростатическому давлению, свету и другим характеристикам, важным для развития психротрофных психрофильных, баротолерантных, барофильных, хемо- и фотосинтезирующих микроорганизмов. Кроме того, океан является гетерогенной средой по масштабам и видам антропогенных загрязнений. На базе имеющихся представлений предлагается иерархическая система океана как совокупности макро-, мезо- и микросред обитания микроорганизмов (рис. 2). При этом сохраняются разные подходы к оценке океана, с одной стороны, как единой целостной среды, с другой стороны, как гетерогенной, являющейся совокупностью макро- или микросред обитания, и на основе иерархического подхода разрешаются противоречия между ними.

**Макросреды** включают микробные сообщества, входящие по Сибурсу в состав планктона, перифитона и обрастаний бентоса. **К большим средам обитания позднее Сибурс (1979) добавляет нейстон**. К ним следует добавить и **литораль** со своеобразными доминирующими экологическими факторами. Например, приповерхностный слой океана характеризуется специфическим газовым режимом, интенсивными потоками солнечной радиации, постоянным притоком и аккумуляцией взвешенного и растворенного органического вещества, микротурбулентностью, обусловленной ветровой и волновой деятельностью. **Выделение своеобразных микробных сообществ литорали обусловлено рядом таких экологических факторов, как водный стресс (высушивание), ветровой и волновой деятельностью, температурными перепадами, инсоляцией и различиями в содержании органического вещества в прибрежных почвах и на литорали**. Обособленное положение занимают микробные сообщества комменсалов, паразитов и эндосимбионтов ввиду их сильной зависимости от других гидробионтов. Эти гидробионты (**макроорганизмы**) **необходимо рассматривать как среды обитания ассоциированных с ними микроорганизмов**.

Учитывая, что океан является **биокосной системой** (по терминологии В.И. Вернадского), с самого верхнего иерархического уровня отмечается определенная двойственность, в его характеристике, как среды обитания микроорганизмов, т. е. он включает на всех уровнях как абиотические, так и биологические среды. Причем, **логично выделение макроорганизмов не только как макро-, но и как мезосред, которые имеют непосредственную связь с макросредой, например, с водными массами в случае планктонного гидробионта, и, сами предоставляют множество микроних, удобных для обитания определенных групп микробов**. Примером мезосред, входящих в планктонную макросреду, являются **зоны апвеллинга, вихрей и стыков течений**, различающихся по содержанию биогенных элементов и органического вещества. В качестве иллюстрации **микросред** можно привести **частицы детрита, заселенные микроорганизмами**.

В микросредах на микробную активность значительное влияние оказывают **интерфазы — поверхности раздела двух фаз в гетерогенных системах**, которые могут быть четырех видов: 1) *жидкость — жидкость*, 2) *жидкость — газ*, 3) *жидкость — твердое тело* и 4) *газ — твердое тело*.

**Жидкостно-жидкостные** интерфазы встречаются в океанах в случаях сильно стратифицированных вод и/или при разливах нефти. В морской среде заключено огромное количество очень разнообразных твердых поверхностей. Это взвешенные частицы, поверхности скал, живых организмов и искусственные

поверхности, созданные человеком. В зоне интерфазы происходит концентрация питательных веществ и накопление микроорганизмов. **Из-за заряда на границе фаз**, например, на поверхности коллоидных частиц к ним притягиваются ионы противоположного заряда и макромолекулы, которые формируют **двойной диффузный электризованный слой**. Согласно Маршеллу (Marchall, 1976) **бактерии ведут себя как живые коллоидные системы, которые привлекаются в интерфазу за счет электростатического прилипания, броуновского движения, повышающего вероятность столкновения с интерфазой, или положительного хемотаксиса у подвижных форм**. Микробная активность в интерфазе меняется. Так, в эксперименте показано адаптивное группирование микроорганизмов вокруг инертных частиц хитина только при относительно низкой концентрации питательных веществ в среде и повышение их метаболической активности.

Следует понимать, что воздействие на микроорганизмы, обитающие в океане, не ограничивается океаном, как непосредственной средой их обитания с его физико-химическими и биологическими характеристиками. **Географическая оболочка и космическая среда с мощным потоком электромагнитных излучений оказывают значительное влияние на микроорганизмы океана**.

На основании изложенного можно предложить схему, иллюстрирующую иерархическую систему океана как среды обитания микроорганизмов (см. рис.2).

## Резюме

1. Учитывая характер воздействия на микроорганизмы физико-химических и биологических параметров среды их обитания; можно выделить следующие существенные макроэкологические факторы океана: 1) *низкие температуры*, 2) *высокое гидростатическое давление*, 3) *соленость*, 4) *циркуляцию водных масс*, 5) *низкие концентрации органических веществ*, 6) *сложные симбиотрофные взаимоотношения с флорой и фауной морей*, 7) *антропогенное воздействие*.

Ниже приведен **информационный блок 2**, где раскрывается взаимосвязь макроэкологических факторов океанической среды и биологических свойств морских микроорганизмов в сравнении с местообитанием в континентальных водоемах и почвах. *Океан как среда обитания имеет как сходство, так и различие по ряду главных экологических факторов по сравнению с другими средами обитания микроорганизмов*. **Главное отличие заключается в свойствах и структуре морской воды**, в ее подвижности, что оказывает регулирующее воздействие на микробные сообщества океана.

Наряду с макроэкологическими факторами, действующими на уровне океана в целом, его макро- и мезосред, **на микробную активность оказывают влияние микроэкологические факторы на уровне микросред обитания**, хотя и в меньшей степени, чем в почвенной среде. В частности, *условия на поверхности частиц детрита и внутри его отличаются*, так же как различные рН, окислительно-восстановительный потенциал, солевой и газовый режим *на поверхности животных и в их полостях, представляющих множество микрониз, удобных для обитания там микроорганизмов*.

Несомненно, что все физико-химические и биологические факторы океанической среды оказывают регулирующее влияние на микробную активность, однако конкретные характер авторегуляции микробных популяций зависит от их комбинации, продолжительности и интенсивности воздействия каждого. **О совместном влиянии более чем двух факторов известно мало**. Этот раздел экологии морских микроорганизмов содержит на сегодняшний день больше вопросов, нежели ответов.

2. Антропогенное воздействие стало существенным экологическим фактором. Это не только уловы, составляющие значительную часть запасов, монокультуривирование видов в прибрежной полосе, но и нарастающее загрязнение океана отходами человеческой деятельности. Загрязнение природной среды оказывает воздействие на микро-, макроэкологическом и биосферном уровнях, что отчетливо проявляется в биогеохимических циклах элементов, в превращении которых колоссальную роль выполняют микроорганизмы.

3. Океан еще во многом остается загадкой для человека. Проникновение человеческих знаний в его тайны позволяет характеризовать **поле микробной жизни** в океане, указав пределы колебаний физико-химических факторов среды, при которых эта жизнь обнаружена. **В закрытых биологических средах, где обитают морские микроорганизмы-эндобионты, эти колебания сглажены, а условия жизни не столь экстремальны в связи с гомеостатическими возможностями макроорганизмов**.

4. Океан при сравнении с сушей выступает как целостная среда обитания микроорганизмов, обладающая рядом характерных свойств. **Однако эта среда и гетерогенна по многим свойствам, важным для жизнедеятельности микроорганизмов, и подразделяется на ряд более мелких**. В связи с этим на основе имеющихся в микробиологии данных выдвинута экологическая концепция океана как иерархической системы, представленной множеством макро-, мезо- и микросред обитания микроорганизмов (рис. 2).

**Значение** данной экологической концепции заключается в следующем:

- она включает прежние альтернативные (**взаимоисключающие**) представления об океане как среде обитания микроорганизмов;
- представляет общий подход к литосфере и гидросфере как составляющим компонентам биосферы;
- позволяет дифференцировать системно и иерархически также и экологические факторы (**макро-, мезо- и микро-**), влияющие на структурно-функциональную организацию микробных популяций в



конкретных средах обитания.

### КОСМИЧЕСКАЯ СРЕДА

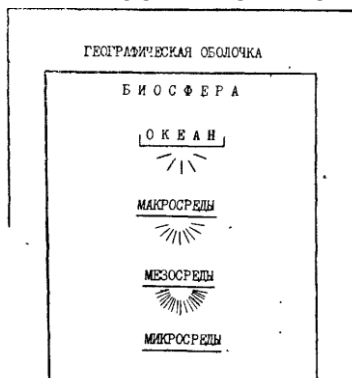


Рис. 2. Иерархическая система океана как множества сред обитания микроорганизмов.

В заключение следует отметить, что воздействие на морские микроорганизмы не ограничивается океаном как непосредственной средой их обитания с его физико-химическими и биологическими характеристиками; на жизнь микроорганизмов в океане значительное влияние оказывает и географическая оболочка, и космическая среда.

### Информационный блок 2

Взаимосвязь макроэкологических факторов океана с биологическими свойствами морских микроорганизмов

Континентальные водоемы	Главные экологические особенности океана	Краткое описание особенностей	Биологические свойства морских микроорганизмов	Почва
+	Низкие температуры	до $-1,9^{\circ}\text{C}$ в высоких широтах	Психрофилия и психротрофность	+
±	Высокое гидростатическое давление	до 1100 атм	Баротолерантность и барофилия	-
±	Соленость	до +41‰	Осмолерантность, эври- и стеногалия, специфическая потребность в $\text{Na}^+$	±
+	Динамика водных масс	перераспределение взвешенного и растворенного органического и неорганического вещества	Особенности численности микроорганизмов и своеобразии микроценозов вод различного происхождения	-
±	Глубинная циркуляция вод	отсутствие дефицита кислорода на глубине	Наличие аэробов и факультативных анаэробов на глубине	-
+	Свет	фотосинтез в эвфотической зоне (0—200 м)	Биоценозы зон фотосинтеза и больших глубин	-
±	Низкие концентрации органического вещества	в среднем 1,36 мг/л	Олигокарбофилия	+
+	Воздействие антропогенных факторов	химическое, термальное, радиоактивное и биологическое загрязнение океана	Изменение численности и видовой композиции микроорганизмов	+

## Глава 3.

### ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МИКРОБНЫХ ЦЕНОЗАХ ОКЕАНА.

Исследования морских микроорганизмов могут проводиться на молекулярном уровне, на уровне клетки, популяции и сообщества популяций. При изучении организации жизни в сообществах микроорганизмов свойства отдельных организмов усредняются и закономерности, присущие ценозам, носят относительно более стабильный характер для данных условий среды обитания.

Микробный ценоз представляет сообщество популяций микроорганизмов, населяющих определенную среду обитания. В практике морской микробиологии накоплены данные о крупномасштабных микробных сообществах литорали, бентоса, планктона, нейстона, перифитона, особенности, которых рассматриваются в данной главе.

Эволюционные подходы к исследованию сообществ микроорганизмов океана оказываются наиболее плодотворными, позволяющими объединять все сведения, известные о мире морских микроорганизмов.

Гипотетическая схема эволюции микробных сообществ океана и появление разнообразных по характеру обмена веществ бактериальных популяций основывается на следующих предположениях.

**Первичный океан или первичная водная оболочка Земли существовала в бескислородной атмосфере, и воды его содержали достаточно неорганических и органических соединений, образование которых связывается с физико-химическими процессами.**

Можно предположить, что на протяжении почти трех млрд. лет в морской воде и осадках существовали лишь бактерии. Только около одного млрд. лет тому назад появились первые одноклеточные эукариотные организмы.

На первых этапах возникновения жизни в бескислородной среде могли существовать лишь **анаэробные бактерии, вызывающие брожение**. Предполагают, что среди них присутствовали *спирохеты*, *кlostридии*, *микоплазмы* и клетки, подобные *риккетсиям*. Некоторым из этих микроорганизмов присущи анаэробные гликолитические пути метаболизма по схеме **Эмбдена-Мейергофа-Парнаса** для диссимилиации глюкозы. В настоящее время потомки этих микроорганизмов оттеснены в бескислородные зоны морей, в осадки, богатые органическим веществом, на марши.

Другая группа бактерий приобрела способность синтезировать ферменты, участвующие в анаэробной автотрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$  и Na. Это группа **аноксифотобактерий** и, наконец, **цианобактерий**.

Третья группа микроорганизмов развивалась по линии использования кислорода окисленных соединений. Это бактерии, *восстанавливающие нитраты и нитриты, сульфаты* и ряд других соединений.

С появлением кислорода в атмосфере метаболизм ряда бактерий изменяется. В процессе биосинтеза включаются цитохромоксидазы, **метаболизм идет по циклу трикарбоновых кислот**, перенос электронов проходит по дыхательной цепи и конечным акцепторам водорода становится кислород.

С появлением эукариотных микроорганизмов **начинаются складываться сообщества, в которых идет более четкая дифференциация на первичных продуцентов и консументов**. Однако **«нехищнические»** экологические связи между организмами посредством внешних метаболитов играют большую роль в формировании сообществ. Взаимовыгодные отношения между видами складываются между бактериями ~— симбионтами беспозвоночных и позвоночных животных, между бактериями и водорослями. Микроорганизмы **эпи-** и **эндобионты** очень широко распространены в океане.

При изучении микробных сообществ используют данные о их численности, биомассе, продуктивности; видовом составе и численности особей каждого вида. Эти показатели в океане носят относительно стабильный характер.

К бактериопланктону применимы общебиологические понятия, такие как **«средняя плотность»** и **«экологическая плотность»** числа особей и их биомасса, введенные **Одумом (1975)**. *Средняя плотность характеризует число особей или биомассу на единицу пространства или объема воды, а экологическая плотность на площадь или объем, уже заселенные, и определяют площадь, которую фактически может занять популяция.*

Вероятно, общими для всех организмов являются положения о том, что **численность особей, суммарная биомасса и продуктивность сообщества в конце сукцессианного ряда падает, также как суммарная метаболическая активность**. Наибольшим, видовым богатством и наиболее равномерным соотношением численности отдельных видов характеризуются средние этапы сукцессии. В отношении бактерий наблюдается увеличение численности их видов к умеренным широтам. О грибах накоплено в этом отношении мало данных. Что же касается микроскопических форм водорослей, то наибольшее разнообразие их видов приходится на тропические воды.

При изучении сообществ логически оправдана следующая последовательность в получении данных: вначале необходимо знать структуру сообщества и популяций, его представляющих, затем функции отдельных видов и всего сообщества в целом. Однако далеко не все сообщества в океане изучены достаточно полно.

### 3.1. МИКРОБНЫЕ ЦЕНОЗЫ ЛИТОРАЛИ

**Литораль** означает **зону приливо-отливных волн**, верхней границей, которой является уровень воды во время максимального прилива, а нижней — во время максимального отлива. Принято деление литорали на **ватт** и **пляж** по линии высачивания. *поровых вод на литоральной отмели.*

С этой пограничной полосой моря связывается формирование биоценозов, которые в историческом плане рассматриваются как предшественники сухопутных сообществ. На картах зона литорали отнесена к суше, но населена она типично морскими организмами. В связи с пограничным положением литорали в ее сообществах прослеживаются черты, свойственные как биоценозам океана, так и сухопутным формациям. Так, на литорали наблюдается пространственная разобщенность сообществ растений и животных, т.е. сообществ, в которых доминируют первичные продуценты — водоросли-макрофиты, и сообществ, где в основном присутствуют гетеротрофные животные и бактерии. *Такое разобщение биоценозов полного состава, характерное для верхних слоев воды океана, от биоценозов неполного состава глубин, где присутствуют только гетеротрофные организмы, свойственно открытым районам океана.* На литорали

водоросли лишь удерживаются ризоидами за грунт, но талломы их живут в воде или при отливе на воздухе. Животные, в свою очередь, занимают грунты.

**На талломах водорослей формируются сообщества эпифитной микрофлоры.** В эволюционном плане отношения между гетеротрофными микроорганизмами и водорослями-макрофитами следует рассматривать как предшествующие связям микроорганизмов и высших растений суши.

Сканирующий электронный микроскоп позволяет получать красивые картины бактерий на поверхности водорослей-макрофитов. **Бактерии, не только сидят на водоросли, но вырастают в ее таллом.** В связи с этим можно отнести бактерии, тесно связанные с клетками водоросли, к микроорганизмам **альгопланы** (по аналогии с микроорганизмами **ризопланы** или **корней высших растений**). Бактерии, слабо связанные с талломом, можно рассматривать как **микроорганизмы альгосферы по аналогии с ризосферой корневой систем высших растений.**

**Отмечена приуроченность определенных видов бактерий к водорослям сходных родов.** На бурой водоросли *Fucus vesiculosus*, например, вырастает лес нитевидных бактерий вида *Leucothrix mucor*. На морской траве *Zostera marina* в большом числе находятся диатомовые водоросли *Cocconeis scutellum* и мелкие кокковидные бактериальные клетки.

Метаболизм водорослей-макрофитов тесно связан с бактериальными клетками, и без них водоросли развиваются **ненормально**, что было отмечено на зеленых водорослях *Ulva* и *Enteromorpha*. Однако в некоторые периоды роста, **водоросль может выделять вещества, очищающие ее таллом или часть его от бактерий.** Так, в зоне интенсивного роста бурой водоросли *Laminaria japonica* бактерии отсутствуют.

Бактерии осадков литорали и сублиторали имеют ряд особенностей. Они особенно отчетливо выявляются при сравнения микроорганизмов почв, расположенных в нескольких метрах от моря (**табл. 2**).

Таблица 2

### Биомасса и численность организмов в осадках литорали и прибрежных почвах Японского моря.

Организм/группа	Показатели	Единицы измерения	Почва	Литораль
Бактерии	численность	клетки/г, $\times 10^8$ мг/г	1,7—19,5 <sup>2</sup>	0,001—0,05 <sup>1</sup>
	биомасса	субстрата	0,25 <sup>1</sup> —3,16 <sup>2</sup>	0,0001—0,007 <sup>1</sup>
Актиномицеты	численность	клетки/г, $\times 10^8$ мг/г	6,6—16,5 <sup>2</sup>	0
	биомасса	субстрата	1,0 <sup>2</sup>	0
Грибы мицелиальные	численность	клетки/г, $\times 10^8$ мг/г	0,7—1,2 <sup>2</sup> *	0
	биомасса	субстрата	2,91	0
Беспозвоночные	численность	экземпляры/м <sup>2</sup>	169—440 <sup>3</sup>	1664 <sup>4</sup>
	биомасса	г/м <sup>2</sup>	3,6—36,3	23,8—266,2 <sup>4</sup>

**Прим.:** Цифры даны по данным 1—Мишустной, 1979, 2—Тен Хаг Муна, 1977, 3—Молодовой, 1973, 4—Табункова, 1974. Значком \*—численность мицелиальных грибов дается в условных единицах, рассчитанных делением мицеллия на длину бактериальной клетки, равную 1,2 мкм, как наиболее обычную для данных почв.

Из данных таблицы 2 следует, что при переходе к литоральной отмели резко снижается численность обычных бактериальных клеток, учитываемых прямыми методами в световом микроскопе. Меняется также состав бактерий. Например, **на литорали практически отсутствуют актиномицеты** и исчезает ряд спорообразующих аэробных бактерий. Мицелиальные грибы также малочисленны в осадках литорали по сравнению с почвой. Численность же беспозвоночных животных на литорали и сублиторали, исследованной в районе Южного Сахалина, велика, и, с этими беспозвоночными тесно связаны определенные виды бактерий.

Особый интерес представляют прибрежные морские осадки, населенные фототрофными бактериями. **Их сообщества могут служить моделью первобытных сообществ.**

Существенным фактором на литорали является **периодичность в ее осушении и обводнении.** Во время отлива поверхность литоральных луж быстро покрывается бактериальной пленкой. Отлив смывает с края берега опоры грибов, развивающихся на растительных выбросах моря, эти микроорганизмы могут использоваться и используются в пищу беспозвоночными литорали.

### 3.2. МИКРООРГАНИЗМЫ ДОННЫХ ОСАДКОВ

На поверхности и в глубине морских и океанических осадков формируются микробные ценозы бентоса, имеющие ряд отличительных свойств. Численность и видовой состав бактерий в осадках зависит в большей степени от продуктивности вод в данном районе и осадконакопления. Из абиотических условий, влияющих на закономерности распределения бактерий, следует перечислить следующие: **геологическое прошлое и настоящее района, гранулометрический и минералогический состав осадков, количество органического вещества в нем, окислительно-восстановительные условия.**

Большое значение имеет расстояние от суши и глубина залегания осадка. В связи с этим следует подразделять микробные ценозы шельфа, материкового склона и абиссали. Это подразделение оправдывается тем, что на этих участках происходит также смена фауны. На шельфе океана в осадках накапливаются значительные количества органического вещества, особенно в восточных районах океанов, где количество его достигает 3% и более от сухого веса ила. В этих условиях происходят процессы

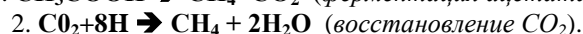
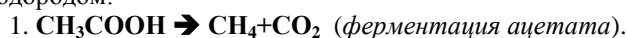
брожения органического вещества, и при низком окислительно-восстановительном потенциале—процесс сульфатредукции. На шельфе Юго-Восточной Африки в этих условиях формируются фосфоритовые конкреции. Начальный этап концентрации фосфора связан с обильным развитием бактерий, численность которых доходит до максимально возможных величин и равна млрд. кл/грамм ила.

На материковом склоне проявляется **циркумконтинентальная зональность** в распределении жизни. Материковый склон имеет сложный рельеф, для него характерен большой угол падения глубин и в этой зоне действуют **мутевые потоки**. Многие осадки концентрируются мозаично, в углублениях, что **определяет мозаичность распределения бактерий**. С глубиной численность бактерий падает, а при переходе на абиссальные глубины число растущих на питательных средах бактерий исчисляется единицами, десятками и реже сотнями на 1 г сырого осадка.

**Барофильные и психрофильные** морские бактерии только начинают изучаться, так как лишь в последние годы создана аппаратура, позволяющая стерильно отбирать микробиологические пробы с больших глубин *с сохранением условий этих глубин*: температуры, давления и газового состава среды.

В разломах океанического дна, в местах выходов подводных вулканов и гейзеров возможны иные экстремальные условия. Например, в зоне «черных курильщиков» (Тихий океан) на глубине 2500—3000 м.

Концентрация на поверхности дна океана органического вещества, даже в относительно небольших количествах, приводит к **интенсификации микробиологических процессов**. Методами изотопного анализа в настоящее время установлено микробиологическое образование сероводорода и метана при участии сульфатредуцирующих и газообразующих бактерий и прослежена интенсивность этого процесса в осадках разного происхождения и на разных глубинах. Как правило, *химические соединения, образовавшиеся в результате микробиологических процессов, содержат больше легких изотопов, чем исходные вещества, одновременно в исходных соединениях наблюдается утяжеление изотопного состава*. Механизм этого явления еще не ясен. Однако он позволяет наглядно демонстрировать геохимическую работу бактерий в морских осадках. Она связана как с активностью неспецифической гетеротрофной микрофлоры, представленной спорообразующими, палочковидными и кокковыми формами бактерий, так и со специфическими физиологическими группами бактерий, например, сульфатредуцирующими и метанообразующими. **Первые** проводят реакцию сопряженного восстановления **иона сульфата до  $H_2S$**  за счет окисления низкомолекулярных органических соединений. В этом процессе участвуют бактерии родов *Desulfovibrio* и *Desulfotomaculum*. **Во втором** — образование метана идет в анаэробных условиях за счет отщепления метильной группы от уксусной кислоты или за счет восстановления углекислоты водородом:



В смешанных популяциях микроорганизмов заметные количества метана могут образовываться за счет различных органических веществ.

С микробными ценозами абиссали связывается образование **железо-марганцевых конкреций**. Механизм их формирования интенсивно изучается в настоящее время.

Сообщества микроорганизмов больших глубин становятся предметом исследований ближайшего будущего.

### 3.3. МИКРОБНЫЕ ЦЕНОЗЫ ПЛАНКТОНА

На характер распределения микроорганизмов в толще морской воды основное влияние оказывают гидрологические условия водоема. В связи с этим *целесообразно подразделять внутренние морские водоемы, окраинные моря и открытые районы океана*. На такие моря, как Аральское и Каспийское, полностью изолированные от океана, или Черное море, соединяющееся с Атлантическим океаном через длинную цепь проливов и морей Средиземноморского бассейна, **большое влияние оказывают стоки рек**, несущие пресные воды и органическое вещество, смытое с суши. **Окраинные моря**, которых в Советском Союзе насчитывается одиннадцать, расположены вдоль материка и ограждены от Океана полуостровами и островами. *В зависимости от степени ограждения* этих морей от океана они в большей или меньшей степени испытывают влияние его вод.

В верхних горизонтах воды и до нижней границы пикноклина, бактерии находятся в сообществе **полного состава**, т.е. **в этих слоях воды присутствуют водоросли, создающие первичную продукцию и гетеротрофные микроорганизмы**. На глубинах, куда не проникает солнечный свет, присутствуют лишь **сообщества неполного состава**, состоящие лишь из гетеротрофных организмов.

**Большинство бактерий, обитающих в толще океанических вод, относится к хемоорганотрофам**. Их обмен связан с использованием органического вещества для энергетического и конструктивного метаболизма. В связи с этим количество и видовой состав бактерий определяется, в большей мере, *распределением и характером органического вещества* морской воды. Очаговость его распределения **приводит к микрizonaльности в распределении бактерий** в воде.

В связи с разреженностью бактериопланктона для его сбора применяют методы фильтрации морской воды через мембранные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм. При этом, **на фильтре задерживаются не только единичные клетки, но и скопления органических и неорганических частиц, часто**

находящихся в связи с бактериальными клетками. Предложено считать (Sieburth et al., 1978), что к бактериопланктону относятся микроорганизмы, имеющие размеры от 0,2 до 2,0 мкм (**микопланктон**). Частицы вирусов, микоплазмоподобные бактерии без твердой клеточной стенки, спирихеты, клетки, сходные по размерам с риккетсиями, **проходят при фильтрации воды через поры 0,2 мкм**. Сведения об этой группе микроорганизмов, размеры которых находятся в пределах 0,02—0,20 мкм (**фемтопланктон**), начали накапливаться лишь в последнее время. В основном, данные электронной микроскопии дают представления об этой фракции морской воды. **Наличие большого числа округлых образований, имеющих диаметр от 0,02 до 0,2 мкм во фракции фемтопланктона, позволило высказать гипотезу о том, что бактерии, обитающие в море, имеют сложный цикл развития и в воде может присутствовать стадия их развития, не имеющая твердой, ригидной клеточной стенки** (Мишустина, Батурина, 1984). Обнаруженные округлые тела органической природы по форме сходны с элементарными тельцами бактерий, испытывающих **L-трансформацию**. У морских видов трепонемы и вибрионов такие тельца обнаружены в лабораторной культуре.

**Грибы (микопланктон)** попадают во фракцию микроорганизмов, имеющих размеры от 2,0 до 20 мкм, фитопланктон — от 2,0 мкм до 2 мкм и более, так же как и **протозоопланктон**. Подобное деление условно, так как более крупные организмы **метазоопланктона** и даже нектона **имеют стадии развития, во время которых организмы имеют микроскопические размеры**.

Сравнение данных прямой электронной микроскопии и данных методов выращивания живых бактериальных клеток на питательных средах свидетельствуют о том, что **большинство бактерий планктона не дает колониального роста на питательных средах** и не может культивироваться в лабораторных условиях. В связи с этим, **наши представления о бактериопланктоне базируются на ограниченном числе видов, в основном граммотрицательных бактерий**. Их нахождение в морской воде связывается либо с аллохтонным, привнесенным с речными стоками, органическим веществом, либо с развитием фитопланктона или зоопланктона. Однако виды морских бактерий, полученных в чистых культурах, имеют отличительные свойства и представляют виды и роды морских бактерий. Это роды *Vibrio*, *Oceanospirillum*, *Benckeia*, *Alcaligenes* и другие, представление о которых дается в главе о таксономии морских бактерий. На основе данных по распределению этих видов в морской воде можно сделать некоторые заключения. Одним из важных таких выводов является то, что **общая численность хемоорганотрофных бактерий (гетеротрофы) изменяется адекватно с изменением общего числа бактерий, учитываемых прямыми методами**. Это значит, что **закономерности распространения этих бактерий отражают характер распределения всего бактериопланктона**.

Микробиологические данные свидетельствуют о том, что видовой состав бактерий поверхностных слоев воды (до 100 м) из разных районов океана имеет много общего, тогда как **бактерии промежуточных и глубинных вод отличаются своеобразием и могут характеризовать отдельные районы**.

### 3.4. МИКРОБНЫЕ ЦЕНОЗЫ НЕЙСТОНА

Одним из важных элементов сообщества пелагиали является **сообщество нейстонных микроорганизмов**. Критериями для его выделения в группу **бактерионейстона** - самостоятельную экологическую систему - служит ряд признаков, среди которых одним из важнейших является более высокая средняя плотность микробных популяций в поверхностных микрогоризонтах моря.

На поверхности раздела вода—воздух количество бактериальных клеток в единице объема воды на 1—4 порядка величин больше, чем в нижележащей толще воды. Пленка поверхностного натяжения достаточно прочно удерживает бактериальные клетки и высокая численность их сохраняется при волнении моря. Более того, **в морской пене концентрируются многие химические элементы и поверхностно активные органические вещества, что приводит к развитию многочисленной и разнообразной по своим ферментативным свойствам гетеротрофной микрофлоры**. Для поверхностного биотопа моря характерны **более высокая соленость** и большая концентрация биогенных элементов, чем в толще воды. Большое влияние на микроорганизмы этого слоя оказывает **солнечный свет и УФ-лучи**. В связи с этим, многие бактерии нейстона имеют пигментацию и более устойчивы к воздействию УФ-лучей.

К видам, доминирующим в **бактерионейстоне**, отнесены представители рода *Pseudomonas*, *Mycobacterium*, *Bacillus*.

Среди этих бактерий обнаружены формы, обладающие высокой **липолитической активностью**. Бактерии поверхностной пленки ответственны также за разрушение компонентов нефти. На границе фаз морская вода—воздух образуется интерфаза, в которой и накапливаются органические вещества. Строение поверхностной пленки, ее физико-химические свойства определяют численность, видовой состав и активность баЪ-терий нейстона.

**Различают несколько ярусов поверхностных микрослоев**. Самый верхний микрослой (от 1 до 10 мкм) представлен в основном **липидами**. Пленки состоят, как правило, из четных, свободных, как насыщенных, так и ненасыщенных жирных кислот, с длиной цепи от 12 до 22 атомов. В них могут присутствовать и спирты, и глицериды, и фосфолипиды, и небольшое количество стероидов.

**Второй слой полисахарид—протеинового комплекса** (толщиной от 10—100 мкм). Эти соединения существенно гидрофильные, но «прилипают» к поверхности воды **гидрофобными группами** и образуют

**нерегулярный слой.** Вещества высоко карбоксилированы и гидроксильноированы. В этом ярусе могут присутствовать и липиды, а также ДДТ, металлы и высокотоксичные вещества биологического происхождения.

Бактериальные клетки концентрируются либо ниже этих двух слоев, либо проникают в них, что зависит от силы поверхностного натяжения пленки. По последним данным, **активность бактерий может значительно варьировать, например, в зависимости от экологических факторов.** Она может быть выше, ниже или равна активности бактерий подлежащего слоя. Снижение биологической активности, а в ряде случаев обнаружение мертвых клеток в поверхностном микрослое, пытаются объяснить **стрессующим воздействием солнечной радиации**, что препятствует использованию ими аккумулированного в поверхностном слое ОВ.

### 3.5. МИКРОБНЫЙ ЦЕНОЗ ПЕРИФИТОНА

Под **перифитоном** понимают - сообщество организмов, развивающееся на неживом и плотном субстрате, в море за пределами придонного слоя воды. *Любой предмет, попавший в море, является субстратом для микроорганизмов и других обитателей перифитона.* Сообщества, возникающие на искусственных предметах, принято называть **обрастаниями** в отличие от сообществ на естественных субстратах. Под термином **микрперифитон** понимают комплекс микроорганизмов: **бактерии, грибы, диатомовые водоросли, простейшие**, — играющих на первых стадиях обрастания основную роль и представляющих основное население детрита. Естественные плотные субстраты в морской воде представлены в основном *отмершими остатками организмов или органическим веществом, сконцентрированным на коллоидной взвеси неорганической природы.* Эта тонкая взвесь, представляющая детрит в Мировом океане, в сумме весит тысячи млрд. тонн. **Каждая частица детрита является центром высокой биологической активности микроорганизмов.**

Последовательность обрастания поверхности бактериями прослежена в модельных опытах на искусственных предметах. На стеклянную поверхность бактерии прикрепляются спустя 1—2 часа после погружения стекла в море. *Однако плотное прикрепление клеток происходит не сразу.* Большинство бактерий перифитона имеет жгутики и активно подвижны. На короткое время клетка прикрепляется одним концом к поверхности, затем прилегает боковой стороной. В таком положении она может находиться длительное время и иногда начинает делиться. Клетки бактерий могут снова отрываться от поверхности и переходить в воду. Среди бактерий перифитона обнаруживаются представители родов *Flavobacterium, Pseudomonas, Micrococcus, Vibrio, Caulobacter, Azotobacter.* Клетки распределяются неравномерно по поверхности, а ближе к краям.

После бактерий на поверхности пластин появляются мелкие подвижные жгутиковые простейшие и диатомовые водоросли. В поверхностных горизонтах моря в перифитоне значительное место занимают диатомовые водоросли. Большинство их видов принадлежит к бентосным или бентопланктонным формам. Следует отметить, что эволюция диатомей планктона и бентоса шла в противоположных направлениях. У планктонных форм вырабатывались и отбирались приспособления для пассивного парения в воде. При этом уменьшались размеры хроматофоров, появлялись щетинки и выросты, повышалось содержание липидов и удельный вес клеток становился легче. У бентосных форм образовался прочный панцирь, их пластинчатые хроматофоры крупны, и клетки выделяют слизь, прикрепляясь к субстрату. Для перифитона характерны последние формы. Простейшие животные реже встречаются в перифитоне. Они разнообразны по видовому составу.

**Развитие перифитона сопровождается увеличением слизистой пленки**, которая содержит в среднем 60% золы и 40% органического вещества.

Избирательно накапливаются в перифитоне кальций, железо, натрий, калий, кроме того, — масса микроэлементов.

Несмотря на то, что виды, представляющие перифитон, являются специфическими и обладают рядом свойств, позволяющим им вести прикрепленный образ жизни, сообщество перифитона не может существовать без обмена с окружающей водой. **Растворенное органическое вещество морской воды является не только источником пищи, но и регулятором интенсивности метаболизма перифитона.** Бактериальное население перифитона проводит часть жизненного цикла в морской воде.

### 3.6. МИКРООРГАНИЗМЫ — СИМБИОНТЫ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ЖИВОТНЫХ

Условия обитания в океане привели к образованию сообществ с исключительно тесными взаимоотношениями между микро- и макроорганизмами. **Подобные положительные взаимоотношения между видами организмов способствуют их выживаемости в условиях низкой концентрации биогенных элементов и воздействия других факторов, неблагоприятно действующих на каждый из видов организмов, если они существуют раздельно.** Отмечается, что в ходе эволюции роль положительных взаимоотношений между видами организмов в экосистеме возрастает.

У геологически очень древних морских животных в полостях и клетках обнаружены в больших количествах бактериальные клетки. У **эхиуровых червей**, относящихся к высшим кольчатым червям, у вида

*Bonella viridis* обнаружены нитевидные бактерии, 0,03—0,05-х10<sup>10</sup>—18 мкм. **Эти бактерии постоянно находятся в межклеточных пространствах и в поверхностных слоях мускуса.**

Много неожиданных открытий связано с другой группой древних животных — **погонофорами**. Эти нитевидные или шнуровидные нежные животные, защищенные тонкими трубками, были описаны лишь в середине нашего столетия. Поражало отсутствие у них обычной для животных пищеварительной системы. Лишь в последние годы в погонофорах *Riftia pachyptila* Jones, обитающих в районе гидротерм у Галапагосских островов, было описано существование особых структур — **трофосом**, в которых находились бактериальные клетки. Эти бактериальные клетки (3—5 мкм в диаметре) **плотно упакованы в этих структурах**. Методами изотопного анализа найдено, что они осуществляют хемоавтотрофный синтез органического вещества, идущего для питания животных. Последующие исследования других видов погонофор подтвердили и у них **присутствие бактерий в специальных структурах**. Однако в меньших по размерам погонофорах, чем найденных в районе гидротерм, где они достигают длины 1,5 м, размеры бактериальных клеток симбионтов становятся также мельче.

В клетках животных, ведущих прикрепленный образ жизни, столь характерный для обитателей морей и океанов, также найдены бактериальные клетки. В мшанках *Cyclostotna fluorescens* описаны неподвижные изогнутые бактерии, иногда образующие нити. Эти бактерии населяют пуриноциты, богатые мочевой кислотой и другими соединениями азота. **Из мшанок были изолированы бактерии, обладающие ферментом уреазой.** На срезах клеток губок также обнаружены бактериальные клетки.

В дровоточцах рода *Bankia* также обнаружены бактерии, локализованные в железистых структурах жабер.

Бактерии, сходные по размерам с риккетсиями и микоплазмами, обнаружены в моллюсках, используемых в пищу.

Наряду с бактериями в теле животного могут обитать другие микроорганизмы. В полипах и других животных, например у гигантского моллюска тридакны, обнаружены эндозойные водоросли. Они представляют округлые желтые клетки и отнесены к панцирным жгутиконосцам нового рода *Symbiodonium*. Эти симбиотические микроорганизмы имеют в своем развитии стадию свободноплавающей клетки. Предполагают, что имеющие хлорофилл клетки жгутиконосцев снабжают кораллы органическим веществом за счет процесса фотосинтеза.

Примеры сожительства микроорганизмов с более крупными животными и растениями можно было бы еще увеличить. Они свидетельствуют о том, что среди морских микроорганизмов имеется большое число эндосимбионтов, обеспечивающих нормальное существование сообществ животных и водорослей.

С эволюционно-экологических позиций представляет интерес сопоставление взаимоотношений между первичными продуцентами органического вещества — растениями и бактериями, разлагающими это органическое вещество. В океане первичные продуценты представлены микроводорослями, на литорали — водорослями-макрофитами, на суше — преимущественно высшими растениями. **В океане наблюдаются конкурентные взаимоотношения между бактериями и водорослями за соединения азота и фосфора. Максимум развития бактерий обычно следует за максимумом развития микроводорослей.** На литорали отмечаются симбиотрофные взаимоотношения между бактериями и водорослями-макрофитами. На суше бактерии поселяются в большом числе в ризосфере и ризоплане корней, образуя иногда **специальные структуры-клубеньки** на корнях растений. Столь же интересно проследить взаимоотношения между микроорганизмами и животными, находящимися на разных уровнях эволюционного древа.

## Резюме

Рассмотренные сообщества микроорганизмов литорали, бентоса, планктона, нейстона и перифитона имеют особенности, позволяющие рассматривать каждое из них как самостоятельную экологическую систему, и в то же время, они же являются неотъемлемой частью океана, представляющего единый биогеоценоз в сравнении с сушей.

Некоторые структурно-функциональные особенности микробных ценозов океана приведены в информационном блоке 3.

Экологические представления о бактериях моря базируются на взаимосвязи их метаболизма с условиями существования в различных сообществах свойственных океану и связанных, в первую очередь, с местоположением этих сообществ, например, на литорали, шельфе, на дне больших глубин, в поверхностной пленке воды или ее толще.

Комплекс биологических и физико-химических факторов влияет на численность, видовой состав микроорганизмов и их активность. На литорали формируются сообщества бактерий-эпibiонтов, видовой состав которых во многом зависит от вида водоросли или животного. Микробиологические процессы, ответственные за продуктивность этой зоны связаны с разложением полисахаридов водорослей-макрофитов и процессом азотфиксации. Большое значение имеют биологически активные вещества, **продуцируемые бактериями и влияющие на развитие водорослей-макрофитов и животных.**

Осадки литорали и шельфа, богатые органическим веществом, из-за недостатка кислорода в них являются местом развития анаэробной и факультативно анаэробной микрофлоры, в которой доминируют сульфатредуцирующие и метанобразующие бактерии.

В толще океана на больших пространствах, благодаря циркуляции вод, создаются условия, благоприятные для развития аэробных и микроаэрофильных хемоорганотрофных бактерий родов *Alcaligenes*, *Vibrio*, *Oceanospirillum* и других представителей бактериопланктона.

*На детритных частицах и любых предметах, погруженных в морскую воду, образуются сообщества перифитонных организмов.* Эти сообщества представляют центры средоточения активной бактериальной жизни.

В поверхностной пленке воды могут концентрироваться **бактерии нейстона**. Их численность и активность во многом определяется составом органических веществ, образующих поверхностные слои пленки.

Информационный блок 3.

Структурно-функциональные особенности основных микробных ценозов океана

Некоторые структурно-функциональные особенности	Основные крупномасштабные микробные ценозы океана, входящие, в состав				
	литорали	бентоса	планктона	нейстона	перифитона
1 Основные экологические особенности среды обитания	Водный стресс, влияние ветра и волн прибрежных стоков, температурные перепады, инсоляция.	Гидростатическое давление Низкие или высокие температуры. Обогащенность ОВ. Относительная замкнутость экосистем, характер донных осадков. Снижение уровня O <sub>2</sub> , вплоть до его отсутствия	Подвижность вод, наличие кислорода. Разряженность флоры и фауны, низкие концентрации ОВ Перепады давления, t, солености.	Инсоляция, повышение концентрации ОВ Специфический газовый режим, микротурбулентность.	Аккумуляция ОВ. Повышенная плотность особой Повышенное содержание минеральных элементов Возможность перепада давления, солености
2 Доминирующие группы бактерий	Агарлитические бактерии, преимущественно грам (-)	Грамм (+) и грамвариабильные бактерии.	Граммбактерии	Пигментные формы грам (—) и грам ((+)) бактерий	Грамм (+) и грам (—) бактерии, сходные с планктонными и бентосными видами.
3. Главные функции в экосистеме	Азотфиксация и денитрификация, минерализация полисахаридов	Минерализация ОВ, участие в образовании руд, конкреций	Минерализация ОВ	Физико-химические явления при взаимодействии бактерий с ПАВ	Накопление зольных элементов и минерализация ОВ
4 Функциональные особенности ценоза, сформированные под влиянием экологических факторов среды.	Устойчивость к водному стрессу, инсоляции	Наличие облигатно- и факультативно-барофильных и анаэробных форм Психрофилия	Олигокарбофилия для свободно живущих микроорганизмов Солотолерантность, голофилия, психофилия и баротолерантность	Повышение числа пигментных форм.	Эвтрофность и прикрепленный образ жизни, с гидролитическими ферментами, действующими направлено на ОВ, сконцентрированное на поверхности.

## Глава 4

### ТАКСОНОМИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ МИРОВОГО ОКЕАНА

**Таксономия микроорганизмов** или *правила определения места в системе живого мира* подчиняются общим положениям, принятым юридическими комиссиями международных комитетов и записанным в кодексах номенклатуры. Ботаниками и зоологами такие кодексы были приняты в 1980 г., а **бактериологами — в 1973 г.** В данной главе излагаются основные положения этих кодексов, действующие в настоящее время, и система определений бактерий, изложенная в Определителе Берги-9 (1984).

**Таксономия микроорганизмов** преследует две цели. **Первая** заключается в идентификации или отождествлении изучаемого организма с уже известными видами микроорганизмов и включение его в определенные **таксоны** \*. Эта цель достигается тем, что используются диагностические признаки, разработанные на основе практики и теории микробиологии. **Прим.:**\* Термин «таксон» был принят в 1950 г на Международном ботаническом конгрессе для обозначения систематических единиц. Система таксонов располагается в иерархическом порядке, благодаря чему сведения о многообразии живого мира приобретают стройность.

**Вторая** цель заключается в нахождении родства между организмами разных таксонов и связей между ними, основанной на теории эволюции живого мира. Последняя задача особенно трудна для мира микроорганизмов, поскольку используемые для их определения признаки в большинстве своем несут малую информацию эволюционного характера. Кроме того, изменчивость микроорганизмов, возможность обмена генетическим материалом и большая зависимость поведения от условий среды усложняют решение вопроса.



В настоящее время намечаются определенные успехи в связи с применением химических методов анализа компонентов клетки или с использованием химической таксономии.

**Под термином «микроорганизмы» подразумевается сборная группа, в основном, одноклеточных организмов, принадлежащих к разным царствам.**

На основе строения генетического аппарата и особенностей ультраструктурной организации клеток все живое делится на две большие группы: прокариотов, не имеющих истинного ядра, и эукариотов, имеющих его.

В свою очередь, надцарства прокариотов (Procaryota) и эукариотов (Eucaryota) включают следующие царства:

**Прокариоты:** — царство *Бактерий (Procaryotae)*

**Эукариоты:** — I—царство *Растений (Plantae)*

II — царство *Грибов (Mycota)*

III—царство *Животных (Animalia)*.

Деление на царства также во многом основано на строении клеток и биологии организмов. На рис. 3 приведены схемы: **1** — грамположительных, **2** — грамотрицательных, **3** — архебактерий, **4** — грибов, **5** — растения, **6** — животного. В основе деления прокариотных и эукариотных микроорганизмов лежит строение ядерного аппарата. Помимо этого большое значение придается строению клеточной стенки и наличию органоидов у эукариотов.

Основными для всех организмов являются родовые и видовые названия. **Бинарная номенклатура**, введенная, **Линнеем (1775)**, остается в силе и в наше время. Имеются определенные разногласия в понимании вида, особенно у прокариотных микроорганизмов, но они не меняют общей установки о присуждении каждому известному микроорганизму видового названия, указывающего также на его принадлежность к определенному роду. Из многочисленных трактовок вида, наиболее полной представляется следующая: «**Вид — это группа близких между собой организмов, имеющих общий корень происхождения и на данном этапе эволюции характеризующийся определенными морфологическими, биохимическими • и физиологическими признаками, обособленных отбором от других видов и приспособленных к определенной среде обитания**» (**Красильников, 1949; 1974. Жизнь растений**, т. 1, с. 186). К этому следует добавить, что биологическая обособленность вида проявляется в образовании популяций, внутри которых имеется внутривидовая изменчивость, но в пределах вида можно проследить переход одних форм в другие и получить непрерывный ряд изменений.

Ниже приводятся данные о таксонах бактерий и грибов, обнаруженных в морской среде обитания. Сведения о микроводорослях и простейших можно получить в соответствующих руководствах по низшим растениям и простейшим.

#### 4.1. БАКТЕРИИ МОРЯ

Бактерии, выделенные из моря и получившие видовое и родовое наименование, представляют все отделы царства *Procaryotae*. Это царство подразделяется на четыре отдела:

I. *Gracilicutes* — бактерии, имеющие изящную тонкую клеточную стенку, свойственную **граммотрицательным** бактериям;

II. *Firmicutes* —имеющие твердую клеточную стенку, свойственную грамположительным бактериям;

III. *Tenericutes* —с мягкой наружной мембраной, как у микоплазм;

IV. *Mendosicutes* — с дефектной клеточной стенкой, в которой отсутствует обычный пептидогликан Подобная клеточная стенка характерна для археобактерий.

Данные о последнем отделе начали накапливаться лишь с 1978 года, но они свидетельствуют о том, что в морской среде обитания присутствуют археобактерии и вероятно, в большем количестве, чем это представляется в настоящее время. Имеются также сведения о наличии морских микоплазменных

организмах. Однако наибольшее число работ морских микробиологов посвящено грамотрицательным бактериям, считающимися основными обитателями моря среди прокариотных организмов. Учитывая эту особенность бактериального мира, **Шуэн (Shewan, 1960)** предложил схему определения морских грамотрицательных бактерий, которая нашла широкое распространение и с некоторыми изменениями используется и в настоящее время (рис. 4).

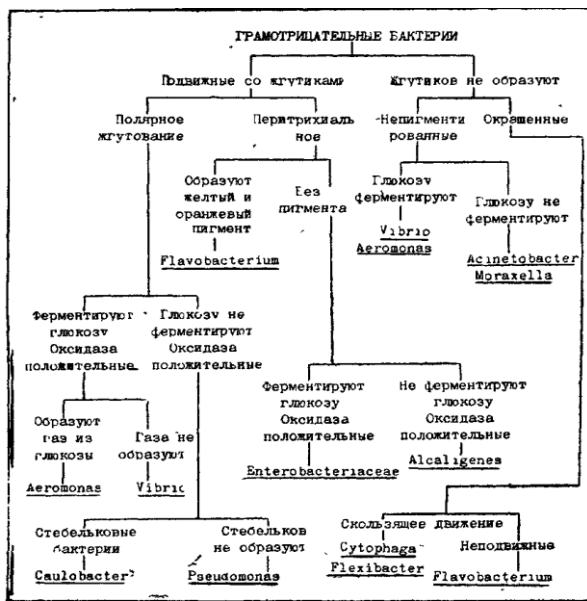


Рис. 4. Схема определения грамотрицательных морских бактерий (по J.M Sieburth, 1979)

Предложенная схема позволяет определить родовую принадлежность тех бактерий, которые могут расти в виде колоний на питательных средах. Число видов этих бактерий относительно невелико и существует мнение (Sieburth, 1979), что это не автохтонные, специфичные для морской воды, микроорганизмы, а эпибактерии, населяющие поверхность частиц детрита, животных и растений. Вероятно также, что многие морские бактерии имеют сложный цикл развития и часть этого цикла проходит в воде, а часть на поверхности частиц или планктонных организмов.

Наибольшее число видов морских бактерий, выделенных из толщи воды и с планктонных организмов, представлено грамотрицательными факультативно анаэробными палочками рода *Vibrio*, *Aeromonas* и *Photobacteria*.

Бактерии рода *Vibrio* являются обычными обитателями покровов рыб и других морских животных. Они также встречаются в большом количестве в кишечном тракте животных и в фекальных остатках. Наибольшая численность вибрионов в воде наблюдается в момент максимального развития зоопланктона.

Морские вибрионы, включая патогенный для человека вид *Vibrio parahaemolyticus* и патогенный для рыб вид *V. anguillarum*, генетически отличаются от *V. cholerae*, и ряд авторов предлагает включить их в отдельный род *Marinovibrio*.

Все штаммы морских вибрионов могут расти на искусственной морской воде с глицерином в качестве единственного источника углерода и использовать азот аммония как единственный источник азота. Многие штаммы этого вида способны разлагать хитин, целлюлозу, крахмал, желатин, жиры и гемолизировать кровяные тельца.

Близкие к этой группе бактерий виды, но имеющие при росте на твердой питательной среде перетрихальное жгутикование, отнесены к роду *Venezkeia*, названного в честь одного из первых морских бактериологов.

Сходны с вибрионами и бактерии рода *Aeromonas*. Их отличает нечувствительность к вибриостатину (2,4 — диамино-6,7-диизолпропилтеридин, препарат 0/129), а также содержание моль % Г+Ц в ДНК. Виды аэромонасов вызывают поражение лососевых рыб.

Бактерии, обладающие биолюминисценцией, относятся к нескольким родам. Часть их может по своим признакам совпадать с культурами рода *Vibrio*, часть — входит в состав рода *Photobacterium* и *Lucibacterium*. Светящиеся бактерии могут расти как симбионты кальмаров и некоторых рыб, выполняя роль осветителей.

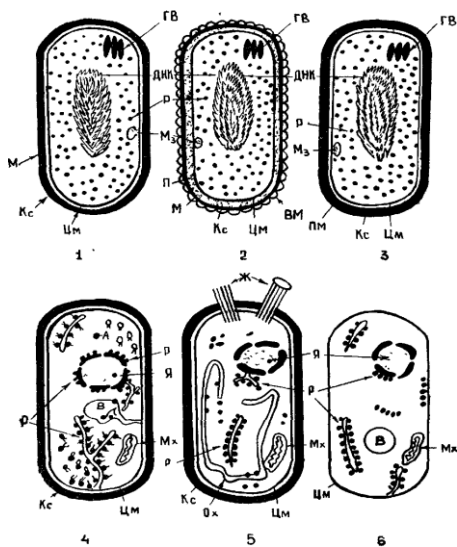
Аэробные грамотрицательные подвижные бактерии моря представляют семейства *Pseudomonadaceae*, *Azotobacteriaceae* и группу рода *Alcaligenes*. Это хемоорганотрофные бактерии, получающие энергию за счет дыхания.

Морские бактерии, сходные по морфологии и обмену веществ с псевдомонасами, но имеющие 43—48 моль% Г+Ц в ДНК, включены в род *Alteromonas*. Морские штаммы рода *Alcaligenes*, по данным химической таксономии, достоверно отличаются от других видов этого рода. Их объединяет сходство олигонуклеотидов в *pРНК* и они включены в пять новых видов этого рода.

Желтопигментные культуры бактерий с дыхательным метаболизмом могут представлять род *Flavobacterium*. Виды этого рода часто связаны с цветением фитопланктона и с водорослями-макрофитами.

Сходные по пигментации культуры бактерий, но обладающие скользящим движением, относятся к роду *Cytophaga*.

Таковы основные, наиболее часто встречающиеся в морской воде, роды грамотрицательных бактерий, представленные палочковидными или слегка изогнутыми формами.



### Рис 3. Строение клеток микроорганизмов.

Обозначения: Кс — клеточная стенка, Цм — цитоплазматическая мембрана, М — муреин, Пм — псевдомуреин, П — периплазма, Вм — внешняя мембрана, Мз — мезосомы, Р — рибосомы, Гв — газовые вакуоли, Я — ядро, Мх — митохондрии, Ох — оболочка хроматофора, В — вакуоль, Л — лизосомы, Ж — жгутики эукариот

Роды бактерий, имеющих своеобразную морфологию, на основании которой уже можно отнести их к определенному таксону, обнаруживаются в морской воде при прямой ее микроскопии.

Прежде всего, это стебельковые бактерии рода *Caulobacter* и почкующиеся бактерии рода *Hypomicrobium*, изученные наиболее полно. В чистой культуре клетки бактерий этих родов имеют много общего, но их отличает цикл развития. У каулобактера материнская клетка делится неравноценно, отщипывая от свободного бесстебелькового конца клетку с полярным жгутиком. Клетки рода *Hypomicrobium* образуют гифы, иногда ветвящиеся, от которых отделяются почки, также имеющие на одном конце жгутик. Подвижные клетки плавают в воде, а затем прикрепляются к субстрату и цикл развития повторяется.

Бактериальные клетки маленьких размеров, находящиеся на грани разрешения оптического микроскопа, представляют роды *Bdellovibrio* и *Microvibrio*. Эти минибактерии могут развиваться и размножаться только в присутствии клеток хозяина, которыми служат крупные бактерии. Выявить наличие микровибрионов в морской воде можно, поместив в нее чистую суспензию бактериальных клеток либо *E.coli*, либо другого известного вида. Бделловибрионы внедряются в клетки хозяина и наступает просветление бактериальной суспензии из-за лизиса крупных клеток. В противоположность этому виды рода *Microvibrio* убивают клетку хозяина на расстоянии, не лизируя ее клеточных стенок. В настоящее время описано около десятка видов морских микровибрионов.

Клетки, имеющие вид полукольца, могут быть отнесены к роду *Microcyclops* и *Flectobacillus*. Бактерии этих родов изолированы с поверхности водорослей или найдены в осадках. Планктонные бактерии полукруглых форм имеют меньшие размеры и, возможно, будут принадлежать к другим родам. Возможно также, что в обедненной питательной среде, какой является вода океана, клетки не достигают крупных размеров.

Характерную форму имеют бактерии семейства *Spirillaceae*. Представители морских видов спирилл включены в особый род *Gceanospirillum* или *Marinospirillum*. Различаются культуры бактерий этих родов по способности использовать разные источники азота и углерода. В цикле развития этих аэробных бактерий, наблюдается образование микроцист и кокковидных клеток в старой культуре.

Извитую форму клеток имеют бактерии семейства *Spirochaetaceae*. Однако строение их существенно отличается от спирилл. Тонкие, гибкие клетки спирохет могут иметь длину от 3 до 500 мкм. Протоплазматическое содержимое клеток оплетено фибриллами, крепящимися к базальным дискам. Вся клетка с осевыми фибриллами заключена в слизистую оболочку.

Среди морских спирохет известна анаэробная форма, относящаяся к роду *Cristispira*, обитающая в моллюсках.

К спирохетам отнесено Пшениным (1966) несколько видов азотфиксирующих бактерий рода *Treponema*, живущих в присутствии кислорода.

Фототрофные аэробные азотфиксирующие бактерии представлены отделом цианобактерий: одноклеточными коковидными, нитчатыми и нитчатыми с гетероцистами.

Кокковидные клетки цианобактерий, единичные и образующие микроколонии, обнаруживаются в морской воде и в осадках в местах впадения рек, методом прямой микроскопии. Но изучены эти виды очень слабо.

Нитчатые цианобактерии, относящиеся к семейству *Oscillatoriaceae*, обитают в морских маршах и вдоль береговой линии, где могут образовывать скопления в виде матов. Представители также нитчатых цианобактерий рода *Trichodesmium* достаточно хорошо изучены, так как они играют большую роль в обогащении морской воды азотом.

Нитчатые цианобактерии с гетероцистами относятся к трем семействам: *Nostocaceae*, *Rivulariaceae* и *Scytonemataceae*. Представители семейств обитают у побережья, часто образуя значительные скопления. Изучение распространения этой группы организмов и ее свойств связано с интересом к докембрийскому периоду развития жизни на Земле.

Строго анаэробные бактерии, относящиеся к фототрофным пурпурным и зеленым бактериям, предки которых, вероятно, населяли океан в бескислородный период, сейчас занимают ниши, богатые восстановленными соединениями серы, молекулярным водородом и соединениями органической природы, могущими служить донорами электронов при фотоассимиляции окиси углерода.

При изучении морских видов аноксифотобактерий были описаны виды родов *Chromatium*, *Thiocapsa*, *Chlorobium*, *Prosthecochloris* и ряд других, обитающих в водоемах на границе раздела кислородной и сероводородных зон и в осадках, например, Азовского моря и Сиваша.

Строго анаэробные бактерии занимают в океане ограниченные пространства и приурочены в большей степени к полузакрытым морям и лагунам, например, Черному морю, фиордам Норвегии и Британской Колумбии, некоторым районам Карибского моря. Они могут быть обнаружены в осадках, богатых органическим веществом, разложение которого связано с образованием анаэробных условий. В пищеварительном тракте рыб, имеющих длинный кишечник, также обнаружены новые виды анаэробных бактерий.

Для спорообразующих анаэробных бактерий рода *Clostridium* известно несколько морских видов. Их отличает способность разлагать хитин. Способность образовывать две споры по обоим концам клетки найдены у морского вида *Clostridium oceanicum*.

К строго анаэробным формам бактерий относятся роды сульфатредуцирующих и метанобразующих бактерий.

Как было уже отмечено выше, специфичность морского бактериального населения выражается в преобладании грамотрицательных бактерий. Другой особенностью можно считать наличие у многих морских бактерий сложного цикла развития, который включает образование мелких форм, интенсивно изучающихся в настоящее время.

Ограниченное число видов грамположительных бактерий найдено в морской среде обитания, преимущественно в придонных слоях воды и осадках. Это виды микрококков, спорообразующие бактерии рода *Bacillus*, плеоморфные грамвариабильные виды рода *Arthrobacter* и некоторые виды актиномицетов. Не исключена возможность нахождения в море спорообразующих бактерий и актиномицетов, привнесенных с суши.

#### 4.2. МОРСКИЕ ГРИБЫ

Ранее грибы относили к царству растений как бесцветные, т. е. без хлорофилла, организмы. Эту сложную группу *эукариотных организмов* стало возможным привести в логически оправданную систему, благодаря изучению их биологии на современном уровне. В настоящее время *система построена на основе строения жгутиковых стадий развития грибов, поскольку эти стадии рассматриваются как исходные*.

Признаки, отличающие грибы от других организмов, следующие. *Питание гетеротрофное, осмотрфное путем всасывания растворенных веществ. Для энергетического и конструктивного метаболизма грибам необходимы готовые органические соединения. Многие грибы обладают активными гидролитическими ферментами, выделяющимися в окружающую среду.*

Ряд признаков сближает их с некоторыми группами животных. У большинства грибов от 27 до 67% от веса клеточной стенки состоит из хитина. В результате обмена веществ выделяется мочевины, и весь **метаболизм азота близок к таковому животных**. Ядерное вещество грибов отличается малым количеством ДНК. **У большинства грибов не обнаружены типичные опероны или комплексы тесно сцепленных генов с родственными биохимическими функциями, которые находятся под общей системой регуляции**. Во время мейоза и митоза у грибов сохраняется ядерная мембрана. В митохондриях содержится до 15% всей клеточной ДНК, и она представлена кольцевыми молекулами. Этим особенностям генетического аппарата грибов приписывают то обстоятельство, что грибы в своей эволюции образовали туловищную группу.

Царство грибов подразделяется на три отдела: 1—настоящие грибы, 2—оомицеты и 3—миксомицеты. Ниже приводится схема связи между отдельными классами этих отделов (рис. 5).

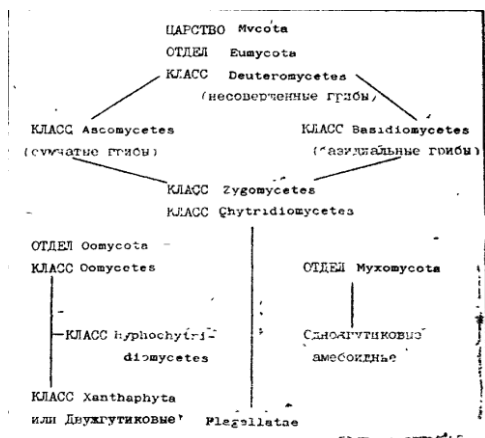


Рис 5 Схема эволюционных связей между отдельными таксонами грибов (по М.В Горленко).

Происхождение большинства грибов связывается с бесцветными или обесцвеченными жгутиковыми *Flagellatae*. Оболочки этих грибов содержат хитин. Отдел оомицетов, вероятно, происходит от желто-зеленых водорослей. Представители этого отдела стоят ближе к растениям. Их клеточные стенки

содержат целлюлозу.

Намечаются следующие стадии эволюции и связей между отдельными классами настоящих грибов (М.В. Горленко, 1984): **хитридиомицеты — зигомицеты — сумчатые — базидиальные — несовершенные.**

Несовершенные грибы это «бывшие» **аскомицеты** и в меньшей степени **базидиомицеты**. Подобное изложение связей между отдельными таксонами грибов необходимо для того, чтобы уяснить, как морение представители царства грибов соотносятся с сухопутными формами. Представляет определенный интерес то, что несовершенные грибы, широко распространенные на суше и как бы завершающие один из путей эволюционных преобразований настоящих грибов (*путем потери половых стадий развития*), практически не встречаются в открытом море. Их численность резко падает по мере удаления от берега.

Из представителей грибов в открытых районах океана наиболее часто встречаются дрожжи. Эти одноклеточные организмы по своему происхождению либо связаны с базидиальными грибами, либо с сумчатыми.

Большинство изолятов мицелиальных грибов из морской среды обитания принадлежит к *Ascomycetes*, а именно *Loculoascomycetes* и *Pyrenomycetes*. Виды *Discomycetes* найдены лишь в пресных водах. Из 199 видов морских мицелиальных грибов, изученных **Кольмейером** (Kohlmeyer, 1974), 144 относились к аскомицетам. Особенности биологии и морфологии некоторых видов, выделенных из моря аскомицетов, например, *Corollospora intermedia* и других видов этого рода позволяют предположить, что это типично морские формы. Распространение этих видов приурочено к растительному материалу, и они могут развиваться на водорослях и морской траве.

Для мицелиарных базидиомицетов известно три вида, развивающихся на погруженном в морскую воду древесном материале или на морских травах Это *Melanotaenium ruppiae*, образующая слизь на морской траве *Ruppia maritima*, *Digitatispora marina*, обычно встречающаяся в зимнее время у морского побережья Рот Айленда и *Nia vibrissa*, обнаруженная в мангровых зарослях и на траве *Spartina*. *Deuteromycetes* или несовершенные грибы, распространены, главным образом, по береговой линии, на растительных выбросах. Их мицелий и конидии, смываясь с остатков разложившегося материала, служат кормом для животных литоральной и сублиторальной зоны. Прибрежные течения могут относить клетки этих грибов и на большие расстояния и выбрасывать на побережье в других местах.

Виды рода ***Phoma*** найдены в прибрежном песке и на некоторых водорослях. Для идентификации видов этого рода важно указывать субстрат, на котором были найдены данные грибы

Дрожжи в таксономическом отношении образуют сборную группу грибов, представленную, преимущественно, одноклеточными формами, способными образовывать наряду с этим **псевдо-** и истинный **мицелий**. Методы их выделения из моря сходны с бактериологическими, и их культивируют на питательных средах с сахарами.

**Морские виды дрожжей**, представляющие аскомицеты, принадлежат к родам *Metchnikowia*, *Debaryomyces*, *Hansenula*, *Hanseniaspora*, *Endomycopsis* и *Kluveromyces*.

**Базидиомицеты** в море обычно представлены видами рода *Rhodotorula*, *Rhodospiridium*, *Leucosporidium*.

**Дрожжи** класса *Deuteromycetes* и относящиеся к семейству *Sporobolomycetaceae* и *Cryptococcaceae* встречаются преимущественно около берега.

Представители первых двух классов *Ascomycetes* и *Basidiomycetes* могут обитать не только в прибрежной зоне, но и на больших глубинах в океане. Их распространение приурочено больше к арктическим и антарктическим водам, и в определенной мере они могут быть индикаторами этих вод.

## Резюме

Современные методы исследования ультратонкой организации клеток микроорганизмов и привлечение данных химической таксономии позволяют с достаточной четкостью свидетельствовать о специфичности видого разнообразия морских микроорганизмов. **Эта специфичность проявляется на уровне ряда таксонов,— видов, родов и более высоких рангов,— у бактерий и грибов, так же как у одноклеточных водорослей и простейших.**

**Преимущественное развитие в море имеют грамтрицательные бактерии.**

При описании вида микроорганизма большое значение следует придавать условиям его обитания, которые тесно связаны с метаболизмом микроорганизмов и определяют состав их видов.

**В хорошо аэрируемой** водной толще распространены виды аэробных, микроаэрофильных, хемоорганотрофных бактерий, среди которых именуются представители родов *Vibrio*, *Aeromonas*, *Photobacterium*, *Alcaligenes*, *Pseudomonas*, *Oceanospirillum*, *Microvibrio* и ряда других. Оксифотобактерии, живущие в кислородной зоне, представлены цианобактериями

**В бескислородных** условиях и на границе окисленной и восстановленных зон, там, куда проникают солнечные лучи, развиваются аноксифотобактерии, относящиеся к трем семействам *Rhodospirillaceae*, *Chromatiaceae* и *Chlorobiaceae*.

**В анаэробных** условиях глубин, в осадках, богатых органическим веществом и в сероводородных водах лагуны и морей, например, Черного моря, обитают облигатно анаэробные бактерии, относящиеся,

главным образом, к сульфатредуцирующим и метанобразующим бактериям.

Мицелиальные грибы в море имеют ограниченное распространение и чаще являются эпибионтами. Дрожжи относятся к ограниченному числу родов и приурочены к побережью и водам высоких широт.

## Глава 5. ГЕОГРАФИЯ МОРСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ.

Биогеография изучает закономерности распределения организмов в биосфере, в том числе и микроорганизмов. При этом она опирается на данные экологии. Различия между географией и экологией состоят в том, что последняя изучает отношения между организмами и средой (**аутэкология**) и между организмами (**синэкология**) в пределах микро- и мезосред. География же обобщает крупномасштабные явления, свойственные либо биосфере в целом, либо крупным ее площадям, например океану.

**Принято подразделять биогеографию на 1) типологическую**, оперирующую количественными данными о накоплении жизни, которая определяется, прежде всего, количеством пищи; **2) регистрирующую**, инвентаризирующую виды и более крупные систематические группы организмов, а также их сообщества; **3) историческую**, изучающую эволюцию и пути формирования океанической биоты и представляющую схемы генетической структуры океана.

Материалы по количественному распределению микроорганизмов в океане выявляют закономерности распространения микроорганизмов по глубине и акваториям, в связи с **физико-химическими свойствами океанической среды**. Эти данные представляют интерес для выявления продуктивных районов.

*Инвентаризация* видов микроорганизмов имеет важное значение при решении проблем охраны окружающей среды. Видовое обилие микроорганизмов обычно *отражает многообразие условий их существования и изменение этих условий приводит к изменению видового состава* и к исчезновению отдельных групп микроорганизмов, что является сигналом к изучению причин изменения в среде.

В настоящее время микробиологами моря накоплен достаточно большой материал, позволяющий сформулировать ряд основных положений о географических закономерностях распределения морских микроорганизмов **по трем вышеуказанным** направлениям в географии.

### 5.1. ЗАКОНОМЕРНОСТИ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ В ОКЕАНЕ

*Численность микроорганизмов, как и макроорганизмов, является показателем того, насколько экологическая обстановка благоприятствует развитию и размножению того или иного вида организмов.*

Специфичность водной толщи морей и океанов как среды обитания определяется не только характерным солевым составом морской воды, не только господством низких температур и повышенного гидростатического давления, но и незначительным содержанием органического вещества. Однако морские микроорганизмы способны развиваться и при этих условиях.

В то же время, **в океане нет лимитирующего действия недостатка влаги, а постоянный вертикальный и горизонтальный водообмен обеспечивает даже на больших глубинах приток кислорода, питательных веществ и удаление продуктов обмена**. Благоприятным для развития бактерий является и относительная стабильность физических и химических условий, изменения которых во времени и пространстве имеют незначительные градиенты по сравнению с теми, что наблюдаются в наземных условиях.

#### 5.1.1. Количество микроорганизмов в водной толще и донных отложениях

Присутствие в морской воде жизнеспособных микроорганизмов было обнаружено первыми исследованиями, проведенными в отдельных районах океана еще в конце прошлого (XIX ст.) века. В настоящее время стало очевидным, что микроорганизмы распространены повсеместно в водной толще морей и океанов и в донных отложениях, вплоть до максимальных глубин океана.

Наиболее изучено распространение такой группы бактерий, как **сапрофиты** (синоним — **эвтрофы**, или **копиотрофы**, по другой терминологии), растущих на питательных средах с высоким содержанием органических соединений (10—20 г/л). Количество (*численность группы*) их колеблется в широких пределах — от единичных клеток (или, правильнее сказать «колониобразующих единиц») до тысяч в 1 мл. Наиболее **богаты** ими *прибрежные мелководные районы, поверхностные и придонные* слои моря. Количество сапрофитных бактерий в донных отложениях выше, чем в водной толще, и измеряется в некоторых случаях величинами в миллионы клеток на 1 мл.

В то же время, при **прямом микроскопировании** морской воды или грунтов, обнаруживается в тысячи, десятки тысяч и сотни тысяч раз больше клеток. Эта величина обычно обозначается термином **«общая численность»**.

**Общая численность** микроорганизмов, по данным прямой микроскопии, в водной толще

удаленных от суши районов океана измеряется тысячами, десятками тысяч и сотнями тысяч . клеток ( $10^3$ — $10^4$  -  $10^5$  кл/мл) микроорганизмов, а **общая биомасса** составляет десятки миллиграммов в  $1 \text{ м}^3$ .

В прибрежных участках окраинных морей, в эстуариях, в районах апвеллингов и дивергенций морских течений, общая численность микроорганизмов возрастает до 1 млн. кл/мл, а биомасса измеряется десятками долями грамма в  $1 \text{ м}^3$ .

В целом же, преобладающие в пелагиали океана концентрации микроорганизмов, *ниже тех, что наблюдаются в пресноводных водоемах*, где численность микробных клеток колеблется в зависимости от трофности водоема от сотен тысяч до нескольких миллионов клеток в  $1 \text{ мл}$ .

Исключение составляет **тонкая пленка** на поверхности океана, охватывающая слой в 200—250 мкм, где плотность микробных клеток возрастает на несколько порядков (**нейстон**).

В донных отложениях **прямая микроскопия** обнаруживает значительно больше микробных клеток, чем в водной толще. Содержание их колеблется в пределах от миллионов до сотен миллионов и даже миллиарда клеток на  $1 \text{ г}$  **поверхностного слоя** ила. Однако можно предположить, что для самого поверхностного слоя на границе раздела «вода—донные отложения» эти величины еще выше, т. к. несовершенство существующих приборов для отбора проб грунта не дает возможности сохранить этот слой неразмытым при подъеме.

Таким образом, **существует разрыв, в несколько порядков величины**, который наблюдается между той концентрацией клеток, которая обнаруживается при прямом микроскопическом изучении образцов, и количеством колоний, вырастающих на лабораторных средах. Это явление может объясняться целым рядом причин, *одной из которых, вполне вероятно может являться и наличие не жизнеспособных клеток*.

Однако данные, полученные в последнее время с использованием радиоактивных методов, **во-первых**, свидетельствуют о том, что *большинство микробных клеток, учитываемых при прямом микроскопировании, являются жизнеспособными формами, т.к. они активно включают меченые соединения*.

**Во-вторых**, полученные в последнее время данные свидетельствуют о том, что *большинство морских (как и пресноводных) бактерий являются олиготрофными формами*, неспособными расти при тех концентрациях органического вещества, которые содержатся в общепринятых лабораторных средах.

**В третьих**, вполне вероятным является также и то, что *морские бактерии неспособны к колониальной форме роста на агаризованных средах*, где они образуют только либо невидимые невооруженным глазом микроколонии, либо тонкую монослойную пленку (Крисс, 1975).

Более того, некоторые исследователи (Сибурс, 1979) предполагают, что существуют две группы морских бактерий — *эпибактерии и планктобактерии*. **Первые**, менее многочисленные, обитают в морских условиях на поверхности водорослей, животных, на частицах взвеси, где создаются условия для концентрирования органического вещества. Эти формы и дают рост на поверхности агаризованных сред. **Вторые**, составляющие основную массу бактериопланктона, существуют в водной среде в виде *свободноживущих одиночных организмов, адаптированных к низким концентрациям органического вещества и требующих условий проточности*. Эта часть бактериопланктона пока остается еще совершенно неизученной.

*Высказывается также предположение (Морита, 1979, 1982), что в морских олиготрофных условиях бактерии находятся в особом состоянии клеток, «способных к выживанию в условиях голодания», что связано с переходом молекул ДНК и РНК в особую форму*. Обратная же *реверсия из этого состояния в активное, требует определенного периода времени*, причём, обычно требуется провести ряд *специальных процедур «пробуждения»* - формирование градиента по некоторым физико-химическим параметрам.

### 5.1.2. Закономерности распределения микроорганизмов в водной толще морей и океанов

К настоящему времени обширная научная информация, касающаяся численности и биомассы микроорганизмов в водной толще и донных отложениях, получена для ряда морей СССР — Черного, Азовского, Каспийского, Аральского.

Наиболее изученными в этом отношении являются Черное и Аральское моря, для которых получены данные также относительно распределения **сапрофитных бактерий, азотфиксаторов, бактерий серного цикла (тионовых и сульфатредуцирующих)**, а также **нефтеокисляющих форм**. В этих водоемах изучено также распределение **дрожжей** в водной толще.

**Черное море** является особой формой водного бассейна, большая часть которого (80%) находится в пределах **анаэробной зоны**. Здесь *основными формами жизни являются бактерии* (Сорокин, 1982).

Общая численность бактерий в верхних слоях воды открытых районов моря находится в пределах нескольких десятков— нескольких сотен тысяч клеток в  $1 \text{ мл}$ . В мелководной северо-западной части Черного моря и в прибрежных районах, подверженных влиянию стока рек и эвтрофированию, общее количество бактерий возрастает до нескольких миллионов в  $1 \text{ мл}$ . Количество сапрофитных бактерий значительно ниже и не превышает в среднем нескольких десятков колоний в  $1 \text{ мл}$ .

**Вертикальное распределение** общей численности бактерий *обнаруживает три максимума*.

**Первый** находится в поверхностной пленке, **на границе раздела «вода—воздух»**, где аккумуляции микроорганизмов способствуют как чисто физико-химические явления, так и концентрирование в этом слое органического вещества. Следующий максимум (**второй**) возникает у **верхней границы термоклина**, который в Черном море наблюдается в летний период на глубинах 20—30 м и совпадает со слоем аккумуляции фитопланктона. **Третий максимум численности** бактериопланктона характерен для Черного моря и **обнаруживается в слое, где совместно определяются в малых концентрациях одновременно сероводород и кислород – т.е. на границе аэробной и анаэробной зон. Для сапрофитных бактерий выявляют два первые максимума, третий же, формируется в основном за счет тионовых бактерий.**

Морфологический состав бактериопланктона различен для поверхностных вод, содержащих кислород, и для вод анаэробной зоны. В поверхностных водах обнаруживаются палочковидные и кокковидные формы бактерий и спироиллы. В *анаэробной зоне преобладают клетки в виде нитей или цепочек* клеток.

**Аральское море** — одно из крупнейших внутриматериковых морей земного шара представляет собою водоем другого типа. Ввиду его мелководности распределение бактерий в водной толще является довольно равномерным. Исключение составляют поверхностные и придонные слои воды, где количество бактерий несколько повышено. В целом же, количество бактерий составляет в нем 200—300 тыс. кл/мл, что близко к величинам, полученным для Черного и Каспийского морей. Однако, средняя величина биомассы бактерий в Аральском море несколько уступает биомассе в Черном и Каспийском морях, что связано с тем, что преобладающей морфологической формой в нем являются кокки (Новожилова, 1973).

Численность сапрофитных бактерий в значительной степени *зависит здесь от речного стока*, и, в некоторых участках, достигает нескольких тысяч в 1 мл. Преобладающими формами среди сапрофитов также являются кокки (Новожилова, 1973).

Данные, накопленные к настоящему времени относительно **общей численности** микроорганизмов и **количества сапрофитных** бактерий в океане, позволяют выявить основные закономерности распределения бактерий в водной толще и донных отложениях. Многие группы бактерий изучены еще недостаточно в этом плане.

Как отмечалось выше, колебания общей численности микроорганизмов в океане, как в воде, так и в донных отложениях, лежат в довольно широком диапазоне — в пределах нескольких порядков величин. **Еще большие колебания испытывает количество сапрофитных бактерий.** Такая большая вариабельность в плотности микроорганизмов океана может объясняться, прежде всего, неравномерностью распределения органического вещества, используемого ими. (Крисс, 1959, 1975). Возникновение таких очагов или **микрзон с повышенным содержанием органического вещества** не является случайным, а подчинено определенным закономерностям, которые **указывают на существование** отдельных районов на акватории океана и отдельных слоев в его водной толще с **повышенной микробиологической активностью.**

Уже на первом этапе морских микробиологических исследований, проводившихся наиболее активно в СССР и США в 40—50-е годы прошлого столетия (XX ст.), было показано, что **наибольшие количества микроорганизмов наблюдаются вблизи берегов.** Позднее было уточнено, что влияние оказывает не только расстояние от берега, **но и размеры пресного стока с суши.** Такой характер распределения плотности бактериального населения, как и других форм жизни в океане, носит название **циркумконтинентальной зональности.**

На следующем этапе, когда, благодаря созданию большого флота научно-исследовательских судов, стало возможным проведение микробиологических работ в открытых областях океанов, был осуществлен переход к анализу других географических закономерностей в распределении микроорганизмов.

Существенно, что для выявления наиболее общих закономерностей в основу были положены данные, полученные с использованием одной и той же методики сбора материала и посевов на одной и той же питательной среде. Сопоставление результатов микробиологического анализа нескольких тысяч проб воды, отобранных с различных глубин во всех географических зонах Атлантического, Индийского и Тихого океанов, от Северного полюса до Антарктиды, показало, что **наиболее низкая плотность микробного населения наблюдается в полярных зонах. Наименьшая плотность микрофлоры зарегистрирована в антарктических водах,** где при прямом подсчете находят тысячи и десятки тысяч клеток в 1 мл, а на средах вырастают лишь единичные колонии или при посеве 40 мл воды не обнаруживается рост.

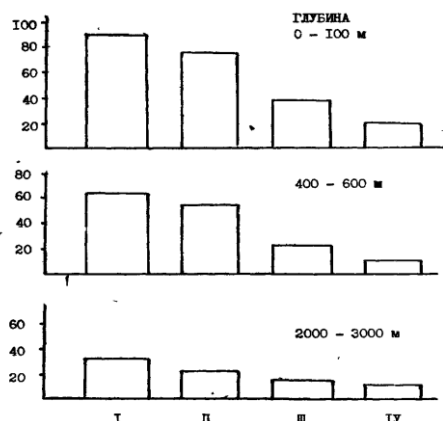
В то же время, **экваториально-тропические зоны океана, по концентрации микроорганизмов почти не уступают пресноводным водоемам.** В поверхностных слоях в этих зонах в подавляющем большинстве проб обнаруживаются (*прямым микроскопированием*) сотни тысяч клеток в 1 мл и вырастают сотни колоний на питательных средах.

Такая **широтно-географическая зональность наиболее явно выражается в поверхностных слоях океана, но проявления ее сохраняются и на больших глубинах**, что подтверждается при статистической обработке микробиологических данных (рис. 6). **Следует подчеркнуть, что закономерности широтно-географического характера проявляются как в распределении сапрофитных бактерий, так и общей численности и биомассы микроорганизмов.**

По сравнению с Южным океаном, где в 75% проб обнаруживается не более нескольких тысяч клеток в 1 мл, а их биомасса не превышает нескольких миллиграммов в 1 м<sup>3</sup>, в субтропической и



экваториально-тропической зоне океана, в подавляющем большинстве проб, концентрация микроорганизмов составляет десятки и сотни тысяч клеток в 1 мл. Средние величины их **биомассы на один-два порядка выше, чем в субантарктической зоне.**



**Рис. 6.** Широтно-географическая зональность и вертикальная в распределении бактерий в океане.

По оси ординат — среднее количество бактерий в 40 мл I — экваториальная зона, II—тропическая, III—субтропическая, IV — полярная

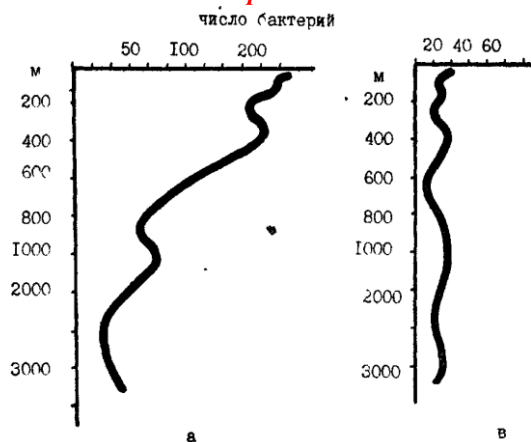
В широтном направлении изменяется не только численность микроорганизмов, но и **индекс олиготрофности**, т.е. *отношение общей численности микроорганизмов к количеству сапрофитных бактерий*. **Разрыв между ними увеличивается по направлению от экватора к полюсам.**

В ряде районов океана широтная географическая зональность **нарушается**: вследствие проникновения теплых и холодных течений, что приводит к изменению количественного распределения микроорганизмов. В тех участках **экваториально-тропической зоны океана, где наблюдается распространение холодных антарктических вод, в частности, в юго-восточной части Тихого океана у берегов Южной Америки,** количество сапрофитных бактерий ниже, чем в других участках этой зоны.

Отмечено также, что в **восточных областях Тихого океана** плотность гетеротрофных микроорганизмов значительно ниже, чем в западной. **В Индийском океане,** наоборот, наибольшее число проб с максимальными количествами гетеротрофов было получено в восточной его половине. Несомненно, **такие различия обусловлены климатическими особенностями,** которые приводят к различной интенсивности стока с суши. Максимальные концентрации взвеси, в том числе и органического характера, вносятся в океан **реками Юго-Восточной Азии,** где находится **«полюс пресного стока».**

С увеличением глубины, численность микроорганизмов снижается, однако на ряде горизонтов она возрастает в значительной мере, приближаясь в некоторых случаях к тем величинам, которые характерны для поверхностных слоев

Характерной особенностью распределения **сапрофитных бактерий** является неравномерность и резкие градиенты их концентрации от горизонта к горизонту. Причем, **максимумы бактериальной численности оказываются привязанными к определенным горизонтам** и иногда наблюдаются и на значительных глубинах. **В Атлантическом океане** различными исследователями отмечается увеличение численности бактерий на глубине 700—1000 м, в **Индийском** на глубинах 350—600 и 1500—2000 м, в **Тихом** — 400—600 и 1500—2000 м (см. рис. 7). Такие слои, **с повышенной концентрацией бактерий, выделяются и по содержанию взвешенного вещества.**



**Рис. 7** Вертикальное распределение бактерий в водной толще океана: а—экваториально-тропическая зона, в — полярная зона (Южный океан).

Неравномерность вертикального распределения общей численности микроорганизмов выражена **не столь резко,** как для сапрофитных бактерий, но и для нее, **максимальные величины наблюдаются на тех же глубинах.** В поверхностном слое воды океана до глубин 100—200 м, где сосредоточена растительная жизнь, численность клеток микроорганизмов колеблется в пределах десятков тысяч в 1 мл, а их биомасса измеряется десятками и сотнями миллиграммов в 1 м<sup>3</sup>. В полярных областях эти величины на порядок меньше. В глубинах океана, концентрация микроорганизмов

уменьшается до десятков тысяч, тысяч и редко до сотен клеток в 1 мл, а биомасса не превышает единичных миллиграммов в 1 м<sup>3</sup>.

Отметим, что *такой характер вертикального распределения микроорганизмов характерен для морских бассейнов с нормальным кислородным режимом*. В таких же морях, как **Черное море**, где кислород отсутствует, с 150—200 м, своеобразии гидрологического и гидрохимического режима оказывает влияние и на распределение микрофлоры. Биомасса микроорганизмов в *глубинах Черного моря*, как правило, оказывается в **несколько раз выше**, чем в кислородной зоне.

**В бассейнах с обычным кислородным режимом**, в условиях стратификации, уже в пределах эвфотического слоя, **обнаруживаются три максимума концентрации микроорганизмов**. **Первый** возникает в поверхностной пленке толщиной в несколько десятков или сотен микрон, где, благодаря аккумуляции органического вещества, создаются условия, благоприятствующие интенсивному развитию бактериальной жизни. **Второй** слой, с повышенной концентрацией бактерий, формируется на глубине 25—35 м, *несколько ниже слоя оптимальной фотосинтетической деятельности фитопланктона*. **Третий слой** на глубине 75—90 м соответствует слою *термоклина*.

За пределами эвфотического слоя, **в промежуточных водах**, количество бактерий снижается на порядок, однако на глубинах 400—600 м снова обнаруживается слой с увеличенным содержанием бактерий. **Этот слой прослеживается как в отношении сапрофитных бактерий, так и по общему числу микроорганизмов**. Следующий глубинный максимум численности бактерий на глубине 1200—1500 м, на границе глубинных водных масс, проявляется в повышении содержания микроорганизмов. Имеются наблюдения, что **третий глубинный максимум численности бактерий формируется и на глубине 3000—4000 м**.

Наконец, **резкий скачок в плотности микрофлоры проявляется на границе раздела фазы вода — донные осадки**. Однако для этого слоя, пока накоплено мало первичных данных.

### 5.1.3. Структура океана и распределение бактерий

В результате анализа и обобщения данных многолетних и систематических наблюдений стало очевидным, что океан представляет собою не просто огромную однородную массу воды, а является сложным природным телом, имеющим свою структуру (Океанология, Биология океана, т. 1).

В целом, условия существования организмов в океане, с известной мерой приближенности, можно назвать **термостатными**, поскольку все параметры изменяются в пространстве и во времени не столь резко, как в наземных условиях или в атмосфере. Но эти параметры совершенно не одинаковы как в различных районах океанов, так и на разных его глубинах. Изменяются от полюсов к экватору и от поверхности до больших глубин вся совокупность абиотических факторов: температура, соленость, концентрация солей и растворенного кислорода, содержание биогенных элементов и биотических факторов - плотность зоо- и фитопланктона. Но эти изменения гидрологических, гидрохимических и биологических показателей, как по акватории, так и по вертикали водной толщи, **совершаются не хаотично, а согласно вполне определенным закономерностям**.

В наиболее крупном масштабе эти изменения подчинены **закону физико-географической широтной зональности и закону вертикальной структурированности океана**.

**Вертикальная стратифицированность** – расслоение на особые структурно-функциональные зоны - в вертикальном распределении микроорганизмов находит объяснение на основе разработанных отечественными океанологами теоретических представлений о вертикальной структуре океана и принципах его районирования, а также на основе современных представлений о тонкой структуре в распределении физических, химических и биологических показателей в водной толще.

**Широтная физико-географическая зональность**, связанная с климатическими поясами Земли и прослеживается в распределении таких характеристик, как температура, соленость, плотность, содержание растворенного кислорода, биогенов, первичная продукция, биомасса и состав фито- и зоопланктона. **С глубиной проявления зональности сглаживаются, но не исчезают**, совсем.

**Вторым типом зональности** является **циркумконтинентальная**, обусловленная особенностями распределения океанов и материков. Она проявляется в том, что **по мере удаления от суши изменяются как гидрологические и гидрохимические показатели, так и концентрация различных форм жизни**.

В основном, максимумы бактериальной численности приурочены к границам раздела фаз, где вследствие градиента плотности воды аккумулируется органическое вещество в виде остатков отмерших организмов, детрита, взвеси. Такие слои, формирующиеся на границах раздела фаз, которые В.И. Вернадский назвал «пленками или сгущениями жизни», являются **зонами наиболее интенсивных биогеохимических взаимодействий**.

На глубине 35—45 м в связи с понижением температуры возникает верхний скачок плотности - **термоклин**, выше него отмечаются **максимумы фотосинтетической активности и первичной продукции и связанные с ним максимумы взвеси, органического углерода, азота и фосфора**.

Со следующим скачком температуры и солености на глубине 60—70 м также связаны экстремумы органической взвеси, органического углерода, а также максимум концентрации зоопланктона.

На границе *между промежуточной и глубинной структурными зонами океана*, на глубине 1500 м, образуется небольшой градиент плотности. В этом слое наблюдаются максимумы взвеси, органического углерода, фосфора и аммонийного азота. На этих же глубинах происходит смена трофических группировок планктона и наблюдается градиент его биомассы.

Таким образом, **формирование слоев с повышенным содержанием микроорганизмов на больших глубинах океана связано с границами раздела структурных зон океана.**

Наиболее общей особенностью вертикального строения вод океана является *четырёхслойная гидрологическая и трёхслойная химическая структура вод*. В поверхностном слое глубиной до 100—200 м, где сосредоточена основная масса фитопланктона и осуществляется синтез органического вещества, наблюдаются максимальные значения температуры и солености, максимальные концентрации растворенного кислорода. В то же время неорганические соединения фосфора, азота и кремния находятся в минимуме. Далее, на протяжении тысячеметрового слоя происходит возрастание таких величин, как концентрация биогенных элементов и уменьшение других (температуры, содержание растворенного кислорода и рН). Наконец, в слоях глубже 1000 м изменения параметров, незначительны.

Особенность вертикального распределения ряда физических и гидрохимических параметров состоит в том, что в ряде случаев, на границах раздела структурных зон, отдельные показатели достигают экстремальных величин. Так, на глубине 1000—1200 м наблюдаются максимальные концентрации взвешенного вещества и неорганических фосфатов, а в промежуточных водах, на глубине 200—1000 м,— минимальное содержание кислорода.

В последнее десятилетие (70-80 е годы XX ст.) было выявлено, что помимо **макроструктурных зон существуют и микроструктурные неоднородности в распределении почти всех факторов**. В связи с введением чувствительной зондирующей аппаратуры для непрерывного измерения было обнаружено, что изменения в содержании взвеси, биогенных элементов и даже температуры и солености происходят не так плавно и однородно, как это представлялось ранее (Айзатуллин и др., 1979; 1984).

Очевидно, что и *распределение бактерий, которые являются компонентом океанических экосистем, связано со структурой океана*, тем более, что ряд характеристик, в том числе кислород и биогены, находится в зависимости от бактериальной активности.

#### 5.1.4. Распределение микроорганизмов в донных отложениях

Максимальные величины общей численности микроорганизмов ( $10^8$ — $10^9$  кл/г), которые были зарегистрированы в донных отложениях морей и океанов, характерны для поверхностных слоев мелководных лагун, атоллов, эстуариев, заливов. На континентальном склоне океана, как и в глубоководных районах внутренних морей, общая численность микроорганизмов меньше на 1—2 порядка. В глубоководных центральных областях океана, в радиолариевых и пелитовых илах общее число микроорганизмов составляет миллионы и десятки миллионов клеток в 1 г ила ( $10^6$ — $10^7$  кл/г). Минимальные величины общей численности обнаружены в красных глубоководных глинах.

Такие же закономерности наблюдаются и в распределении сапрофитных бактерий, растущих на питательных средах в лабораторных условиях, хотя в целом содержание их значительно ниже и варьируется в диапазоне от  $10^2$  до  $10^5$  кл на 1 г ила.

Численность микроорганизмов, в грунтах океана **не зависит от мощности покрывающей их водной толщи**. Высокие концентрации бактерий в ряде случаев обнаруживаются на глубине 6000—7000 м, в отложениях глубоководных желобов (**Перуано-Чилийского**), на меньших глубинах в центральной части океана определяются более низкие концентрации.

Гранулометрический состав донных отложений оказывает существенное влияние на количество обитающих в них бактерий.

В **тонкодисперсных** глинистых отложениях бактерий больше, чем в песчаных. Объясняется это различие не только содержанием органического вещества, но и **особенностями поверхностно-адсорбционных** свойств ила.

Широтно-географическая зональность, хорошо выраженная в отношении распределения бактериопланктона, проявляется лишь в донных отложениях прибрежных районов. В тропических областях концентрация микроорганизмов на 1—2 порядка выше, чем в полярных. В открытом же океане, одни и те же количества бактерий, могут выявляться как в донных отложениях полярных морей, так и в экваториально-тропической зоне океана.

Одним из определяющих моментов в распределении микроорганизмов в грунтах **является близость района к участкам повышенного сноса терригенного материала, обогащенного органическим веществом**. Участки, где микроорганизмы обнаруживаются в максимальных концентрациях, связаны с районами, прилегающими к материкам или островам. Таким образом, **в распределении донных бактерий основную роль кроме продуктивности района играет циркумконтинентальная зональность**, поскольку она определяет и распределение органического вещества.

Какова же предельная глубина, до которой распространены бактерии в толще донных отложений?

Вопрос этот имеет существенное значение для выяснения процессов раннего диагенеза. Присутствие бактерий и проявление их жизнедеятельности было обнаружено на глубинах вплоть до 5—6 м. При этом с углублением в толщу ила наблюдается довольно резкое уменьшение как общей численности клеток, так их жизнеспособных форм, растущих на средах. Вертикальный градиент концентрации бактерий не одинаков в различных частях океана, в прибрежных участках и на мелководье вблизи материков бактерии встречаются в более глубоких слоях грунта, что, возможно, связано с более высокой скоростью седиментации в этих районах.

Подводя итоги, можно отметить, что наибольшее влияние на количество микроорганизмов, как и на содержание органического вещества, в донных отложениях оказывают следующие факторы: 1) **биологическая продуктивность** и поступление на дно **автохтонного** органического материала; 2) **поступление аллохтонного** органического вещества; 3) **гранулометрический состав осадков**; 4) **особенности концентрации и состава бентоса**, определяемые количеством усвояемого органического вещества.

## 5.2. ГЕОГРАФИЯ ГЕТЕРОТРОФНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Основным объектом изучения географии микроорганизмов является ареал вида или ареал более крупной таксономической группы организмов, который определяется как пространство, ограниченное линиями, «*соединяющими самые наружные находения вида*». Применительно к морским видам зоосообщества дается следующее определение **ареала**: «*Ареал есть область распространения независимых и зависимых популяций вида, ограничиваемая на карте полосой, заключенной между двумя следующими линиями: а) линией, внутри которой эти популяции вида найдены при каждом обследовании ареала, и б) линией, вне которой они не найдены ни при одном обследовании*» (Беклемишев, 1963). При этом, зависимые и независимые популяции, суть популяции, существование которых либо зависит от приноса особей извне, либо не зависит. Последние характерны для **первичных водных масс**, имеющих *постоянную циркуляцию*, обеспечивающую квазистационарные условия существования вида. Первые или **зависимые** — для трансформированных вод.

Область, где представители данного вида встречаются во всех пробах (в 100%), может считаться основной ареала. Изолиниями может быть выделена область с частотой нахождения вида в 75, 50 и 25% проб и, наконец, граница, за которой этот вид не был встречен ни разу. Следует оговориться, что 100%-ное нахождение вида нереально, так как вид заселяет ареал не сплошь, а лишь местами в подходящих для себя биотопах.

Неравномерность распределения микроорганизмов в водной толще даже в одной пробе воды, либо в нескольких пробах со сходных горизонтов является следствием дискретности расселения популяции.

Трудности географических исследований микроорганизмов связаны также с определением их видовой принадлежности. Недочеты, обусловленные этим, в определенной мере компенсируются одновременным и однотипным анализом свойств культур микроорганизмов, (выделенных в большом числе) со значительных акваторий.

В то же время, ряд особенностей океанической среды обитания облегчает задачу описания ареалов микроорганизмов. К ним можно отнести: **1) разреженность** микробного населения в основной массе океанической воды и глубоководных илах; **2) относительно малое разнообразие** видов гетеротрофных микроорганизмов, (*наибольшее число видов в одной пробе воды не превышает 8, а большинство проб содержит в 40—50 мл воды 1—2 вида гетеротрофных микроорганизмов*); **3) главенствующее значение гидрологии** в формировании биоценозов; **4) пространственная разобщенность** биоценозов полного состава, включающих фитопланктон, как первичных продуцентов органического вещества, и, гетеротрофных биоценозов «**неполного**» состава.

В океане ареал вида, определяется по результатам лова и фильтрации морской воды через бактериальные фильтры с последующим проращиванием бактерий в питательной среде. После получения чистой культуры микроорганизма определяют его видовую принадлежность. В изучаемом районе рассчитывают число проб воды, в которых встречается данный вид микроорганизма, и на схемы района по глубинам наносят линии, очерчивающие области наиболее частой встречаемости данного микроорганизма и пункты единичных находок.

При большой разреженности бактериального населения в морской воде и фильтрации объемов морской воды от 40 до 100 мл, **большой частотой встречаемости вида могут служить показатели в 40—50 %** случаев. Эта область может рассматриваться как **основа ареала**, где идет размножение бактериальных клеток и *смертность их уравновешивается* рождением новых.

При описании микробных ценозов или сообществ принимается во внимание возможность существования **реликтовых, трансформированных и мигрирующих** видов. **Реликтами** могут считаться формы, *дошедшие до нас с докембрия, со времени формирования океанического микромира*. Обычно **реликтовые виды** в океане имеют **разорванные ареалы**, поскольку современная экологическая обстановка полностью не соответствует требованиям вида. **Трансформированные виды**, или изменившиеся под влиянием новых условий, как правило, обладают **компактным ареалом**. Наконец, **мигрировавшие виды выборочно заселяют подходящие для них ниши**, образуют отдельные очаги,

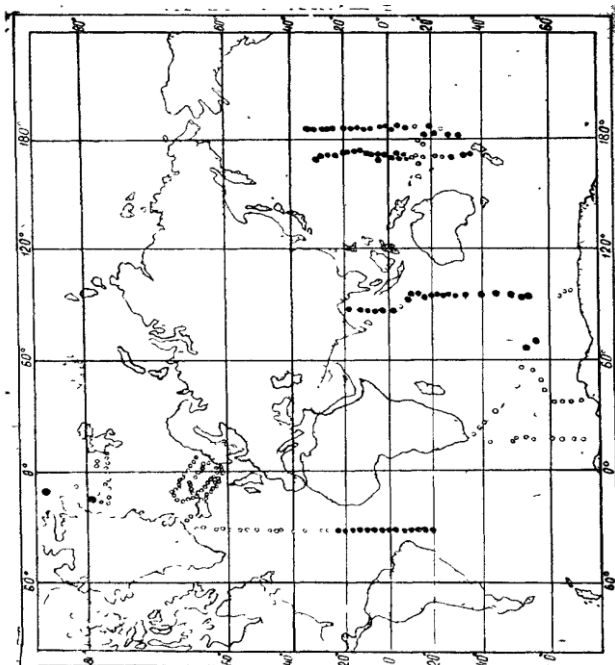
которые и представляют ареал вида. Миграционные воды могут быть космополитами или **видами-убиквистами**.

Наилучшим образом изучено распространение и качественный состав гетеротрофных микроорганизмов. Среди них азотфиксирующие микроорганизмы занимают особое место в связи с их большим значением в вовлечении азота воздуха в круговорот веществ биосферы. Показательными являются данные о морских водорослях и их ареалах. Например, микроводоросль *Thalassiosira antarctica* известна лишь для холодных антарктических вод, тогда как диатомея *Planktoniella sol.* типична для вод тропических районов.

**Цианобактерии (сине-зеленые водоросли)**, фиксирующие азот воздуха, больше распространены в пресных водоемах. Однако некоторые виды их относятся и к морским формам. Представители рода **триходесмиум** распространены в планктоне тропических морей, где могут создавать плотные ареалы в поверхностных горизонтах.

Среди цианобактерий вид *Mastogoladus laminosus*, из порядка **стигонемовых**, относится к космополитам.

Обширные исследования открытых районов океана, проведенные советскими исследователями, позволили обрисовать ареалы видов гетеротрофных микроорганизмов, обитающих на всех широтах в толще воды и осадках. Примером вида с компактным ареалом, занимающим большие площади экваториально-тропической области во всех океанах, может служить вид *Algaligenes agile*. Это грамтрицательные палочковидные бактерии, требующие для своего развития присутствия в среде морской соли, подвижные с перитрихальным жгутикованием. **Рис. 8** дает представление о площади в океане, занимаемом этим видом. В центре ареала частота встречаемости представителей этого вида равна 50%, на границах ареала, в районах выноса бактерий с течениями, частота встречаемости бактерий этого вида не превышает 10%.



**Рис. 8.** Ареал вида *Algaligenes agile* в Мировом океане.

Черными точками отмечены станции, на которых был найден этот вид бактерий на ряде горизонтов, светлыми кружками — станции отбора проб.

Используя данные о нахождении *A. agile*, можно судить о проникновении тропических вод в высокие широты, т.е. в данном случае микробиологические данные служат для индикации водных масс тропического происхождения.

Японскими исследователями показано, что представители рода *Vibrio* широко распространены в водах **Тихого** океана, но при загрязнении этих вод, например, в **Токийском заливе**, которое началось в 1966 г. со времени интенсивного развития японской промышленности, численность вибрионов в прибрежной (зоне) воде стала резко падать.

**Виды дрожжей и дрожжеподобных микроорганизмов приурочены к высоким широтам.** В Гренландском море глубже 1000 м было найдено большое разнообразие видов этой группы организмов. Кроме того, многие виды были представлены большим числом особей.

В антарктических водах также отмечается присутствие дрожжей и по ним прослеживается связь промежуточных антарктических вод с водами впадин Индийского океана.

**Кокковые формы бактерий** преимущественно приурочены к глубоким горизонтам высоких широт. Они также встречаются в талой воде на льду Северного Ледовитого океана и в самых поверхностных опресненных горизонтах. Следует отметить, что **кокки могут существовать как в пресной воде, так и в среде с высокой концентрацией соли**, что является отличительной чертой семейства *Micrococccaceae*.

Микробиологические данные о морских бактериях и грибах свидетельствуют о том, что географические закономерности распространения их видов подчиняются законам, общим для всех групп

организмов, но в то же время, имеются некоторые особенности в пространственном распределении бактерий, отличающие их от других групп живого. Например, для *фито- и зоопланктонных организмов характерно следующее распределение: наибольшее число видов – максимум видового разнообразия, - наблюдается в экваториально-тропических водах. В свою очередь, в умеренных широтах возрастает разнообразие видов гетеротрофных микроорганизмов, что установлено со статистической достоверностью, в частности, для Атлантического океана.* Отметим, что внятного объяснения этого эмпирического факта еще не найдено. **Особенности доминирующих групп микроорганизмов могут быть объяснены лишь большим однообразием условий среды обитания** в экваториально-тропической области по сравнению с районами умеренных широт.

Итак, **ареал вида является основным объектом исследования регистрирующей географии.** На примере распространения видов гетеротрофных морских микроорганизмов следует признать, что их ареалы могут быть достаточно компактными и приуроченными к водам определенного происхождения. **Ареалы прокариотных организмов могут быть и разорванными**, что связано с историей становления морских биоценозов. Некоторые виды микроорганизмов являются космополитами.

**В противоположность эукариотным организмам, разнообразие видов бактерий увеличивается на высоких широтах.** Например, в экваториально-тропической области Атлантического океана развивается ограниченное число видов граммотрицательных неспорообразующих бактерий, требующих для своего развития присутствия в питательной среде высоких концентраций солей.

### 5.2.1. Биохимическая активность гетеротрофных микроорганизмов высоких и низких широт

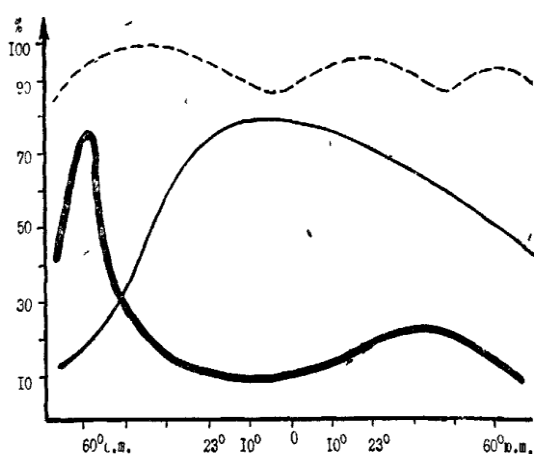
Особенности определения систематического положения микроорганизмов, связанные с применением биохимических тестов, позволяют дать характеристику их активности в разных географических зонах.

Примечательно, что в 1947 г. Л.А. **Зенкевич** писал, что океан неоднороден, и в его пределах могут быть выделены самые различные **биохимические провинции.** К примеру, отмечена **повышенная способность организмов к накоплению карбонатов в теплых морях.** Обогащение тканей организмов йодом идет интенсивнее в восточных районах Атлантического океана, нежели в западных.

Сравнение биохимических свойств культур микроорганизмов, выделенных из разных океанов, по областям их выделения показывает, что во всех океанах намечаются одни и те же тенденции: **а) наиболее высокий процент культур, активных в отношении гидролиза белков, приходится на высокие широты; б)** наибольший процент культур, сбраживающих глюкозу, сахарозу, мальтозу, лактозу и маннит также приходится на Арктико-Бореальную и Антарктическую области; **в)** активный гидролиз крахмала в большей степени присущ культурам, выделенным из экваториально-тропических областей; **г)** большинство выделенных гетеротрофных морских микроорганизмов хорошо усваивает минеральные формы азота и в этом отношении является конкурентом для микроводорослей; **д)** процесс денитрификации в равной степени присущ микроорганизмам как высоких широт, так и экваториально-тропических областей.

На рис. 9 приведены суммарные данные по биохимической активности гетеротрофных микроорганизмов, выделенных из различных географических зон Мирового океана.

**Рис. 9. Биохимическая активность** морских бактерий на разных широтах в океане.



Сплошная толстая линия — протеолитическая активность, тонкая линия — амилолитическая активность, прерывистая линия — способность усвоения минерального азота. По оси ординат — % бактериальных культур, обладающих указанной активностью, по оси абсцисс — географическая широта.

Процент бактерий, вызывающих распад белков, доходит до 65% на 40°—60° с.ш. и до 24% на 50°—40° ю.ш., что превышает активность бактерий на 70°—80° северной и южной широты, и, в несколько раз больше активности бактериальных культур из экваториальных областей, где максимальный процент бактерий, образующих протеолитические ферменты, равен 4,9%. Переход к низким широтам связан с резким падением активности гетеротрофов, как в отношении минерализации

сахаров, так и белков, но с повышением гидролитической активности к полисахаридам - крахмалу.

Частота выделения бактерий, гидролизующих крахмал в экваториально-тропической зоне, доходит до 82%. К 40° с.ш. этот показатель уменьшается до 25—28,5%, а по направлению к Антарктике остается достаточно высоким и равен на 50°—70° ю.ш. около 58%.

Большинство морских бактерий (86—97%) хорошо усваивает минеральный азот, развиваясь на

синтетической среде Чапека. Этот факт позволяет предположить, что одной из причин антагонистического отношения водорослей к гетеротрофным микроорганизмам является их сходство в потреблении минерального азота.

Значительный процент бактерий, осуществляющих денитрификацию, свидетельствует о том, что денитрификация, как и азотфиксация, присуща многим гетеротрофным микроорганизмам, так же как микроорганизмам почвы и пресных водоемов.

### 5.2.2. Установление генетических связей между различными районами океана по микробиологическим данным.

Основываясь на данных об ареале видов морских микроорганизмов в открытых районах океана, можно провести анализ связи между микрофлорой отдельных районов океана. Предложено применение различных коэффициентов сходства (**Серенсена-Чекановского, Жаккара, Сокола и Смита** и др.), позволяющих оценить степень родства отдельных бассейнов. Однако, гораздо больше возможностей дает применение методов, основанных на единой - математической теории множеств. При большом объеме эмпирических материалов, программа составленная с учетом метода отбора микробиологического материала с определенных горизонтов и станций, дает возможность наглядно показать связь между отдельными акваториями океана и отдельными горизонтами водной толщи.

Примером решения вопроса о связи между отдельными районами океана на основе теории множеств могут явиться результаты, полученные при сравнении более 200 видов гетеротрофных микроорганизмов, выделенных во время экспедиций советских научно-исследовательских судов по программе отдела морской микробиологии Института микробиологии АН СССР. Выбор районов для сравнения микробного населения основывался на данных об ареалах видов микроорганизмов, а также на фито- и зоогеографическом делении океана. Было выделено 18 районов на акватории, покрытой микробиологическими станциями. Описание их приводится ниже.

Представляет интерес рассмотрение сходства районов последовательно по горизонтам: от 0 до дна. Картину этого сходства дает обработка материала по специальной программе на ЭВМ. Для выполнения этой программы необходимо иметь следующие данные:

1. **R** — число учитываемых видов,
2. **N** — число всех станций,
3. **P** — число учитываемых горизонтов (слоев) для рассматриваемых станций,
4. **T** — максимальное число видов в пробе,
5. **i** — номер станции, порядковый ( $i = 1, \dots, N$ ),
6. **n<sub>i</sub>** — номер станции, технологический ( $i = 1, \dots, N$ );
7. **w** — число горизонтов для *i*-й станции,
8. **r<sub>i</sub>** — номер горизонта (слоя) для *i*-й станции,
9. **l<sub>ik</sub>** — число видов, встреченных на *k*-том горизонте (в *k*-том слое) для *i*-й станции,
10. **a<sub>ij</sub><sup>k</sup>** — номер вида, встреченного на *k*-том горизонте (в *k*-том слое) *i*-й станции. При:  $i = 1, 2 \dots N$ ;  $k=1, 2 \dots P$ ;  $j = 1, 2 \dots l_i^k$ .

$$a_{ij}^k - \sum \{1, 2, \dots, R\}$$

Для *i*-й станции информация записывается в следующем виде: станция — *i*; *n<sub>i</sub>* горизонт — *w<sub>i</sub>*;  $2 \frac{1}{2}$ ;  $l_i^1$ ; виды —  $a_{ij}^1$ ;  $a_{ij}^2$ ;  $a_{ij}^k$ ; горизонт —  $r_i^2$ ;  $l_i^2$ ; виды —  $a_{ij}$ ;  $a_{ij}^2$ ; ...  $a_{ij}^k$   $l_i^k$ .

$1 \leq i \leq N$  — число станций;

$1 \leq p \leq P$  — число горизонтов;

$1 \leq l_i^k \leq T$  — максимальное число видов;

$1 \leq a_{ij}^k \leq P$  — номер вида  $\sum 223$ .

Вопрос о том, какое количество видов каждого из рассматриваемых районов включается в состав микробного биоценоза других районов при **парном их сравнении**, определяется мерой включения видов одного района в другой.

**Наибольшее число видов в эвфотическом слое воды найдено в области Восточно-Гренландского течения** (район 4), где их количество доходит до 39. Также высоки цифры и в экваториально-тропической области Тихого океана (34 вида). **Наименьшее разнообразие микроорганизмов найдено в Атлантическом океане** с 40° по 23° с. ш. (район 7), где число видов равно пяти. На станциях выше порога Нансена (район 5) в верхних слоях обитает 9 видов гетеротрофных микроорганизмов.

Сопоставление по нижележащим слоям воды показывает, что **в отдельных районах основное разнообразие гетеротрофного населения сосредоточено в эвфотическом слое**. Нижележащая — основная — толща воды, имеет лишь незначительную долю видов, отличающихся от верхних горизонтов. К таким районам относятся Норвежское море, воды Атлантического океана на 64° — 40° с. ш. и 23° с. ш. по 23° ю. ш. (районы 2, 6, 8).

**В большинстве районов более половины всех видов гетеротрофных микроорганизмов сосредоточено в глубинах ниже 200 м.** Эти виды отличаются от найденных в эвфотическом слое. К районам такого типа относятся центральная и восточная части Гренландского моря (район 3), станция в

Северном Ледовитом океане выше порога Нансена (район 5), в Индийском океане районы 10 и 13-на 40°—23° ю. ш. и в районе 15 этого же океана на 60°—40° по 20° в.д.

В остальных районах глубоководная гетеротрофная микрофлора по численности «оригинальных» видов составляет от 30 до 50% всех видов, найденных в исследуемых акваториях.

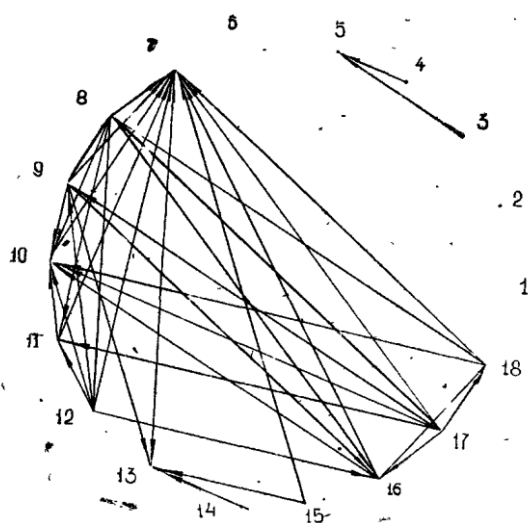
**Следует отметить, что нет районов, не имеющих хотя бы одного вида общего с другими районами,** хотя эта общность сильно варьирует: от 4 до 100% от всех видов, учтенных в исследуемом районе.

Представляет интерес рассмотрение сходства районов последовательно, по горизонтам от 0 м до дна. *Наибольший процент совпадения* районов или включения видов одного района в другой, наблюдается для горизонта 0 м. Для этого слоя процент включения видов для всех районов превышает 90% и доходит в близлежащих районах до 100%. Сравнение акваторий по двум горизонтам снижает процент включения видов одного района в другой, и это снижение продолжается до глубоких слоев, когда уже начинают четко проявляться черты сходства и различий между районами. По сумме горизонтов до глубины 100 м уже можно выделить группы родственных районов. Так, район Северного Ледовитого океана выше порога Нансена сохраняет до 96% общих видов с поверхностными водами 40°—23° с.ш. Атлантики. В свою очередь, умеренные широты Атлантики близки с экваториально-тропическими водами этого же океана, а также с 40°—23° ю.ш. Индийского океана. С другой стороны, район Индийского океана на 40°—60° ю.ш. по 20° и 40° в.д. (районы 14 и 15) имеет больше общих видов с 40°—23° с.ш. Атлантики, чем с акваторией Индийского океана, расположенной на этих же широтах восточнее.

Можно представить графически отношение множеств видов, найденных в указанных районах. На рис. 10 дано включение видов одного района в другой при различных порогах  $\tau$  ( $0 \leq \tau \leq 100$ ). Направление стрелок означает характер включения видов, что можно проиллюстрировать на примере районов 3 и 5 или районов центральной и восточной части Гренландского моря и станций выше порога Нансена. При пороге включения выше 50—57% видов района 3 включается в район 5, тогда как только 25% видов района 5 найдено в 3-м районе. Отсюда следует, что район Северного Ледовитого океана у порога Нансена имеет больше «оригинальных» или собственных видов гетеротрофных микроорганизмов.

С помощью указанной программы был решен вопрос о том, какие виды гетеротрофных микроорганизмов были в каждом случае ответственны за связь между отдельными районами. Было показано, что наибольшее число видов, общих для Северного Ледовитого океана и Гренландского моря, относятся к микрококкам и спорообразующим бактериям. Для Тихого океана и Атлантического, а также Тихого и Индийского океанов общие виды представлены грамотрицательными палочковидными бактериями.

Математический метод обработки материала по видовому составу микроорганизмов различных акваторий Мирового океана на основе теории множеств позволяет: а) определить меру включения видов одного района в другой; б) выявить три «оригинальных» района — Гренландское море, экваториально-тропическую область Тихого океана и район Индийского океана на 40—64° ю.ш. по 30—77° в.д., микробные биоценозы которых относительно более богаты по разнообразию видов, чем прочие исследованные районы, обладающие «банальной» микрофлорой; в) проследить тесную связь микроорганизмов экваториально-тропических областей Тихого и Атлантического океана; г) отметить своеобразие Гренландского моря и связь его микроорганизмов с Полярным бассейном и другими акваториями; д) описать систематические группы, ответственные за связь между акваториями и за своеобразие районов.



**Рис. 10.** Граф включения видов гетеротрофных микроорганизмов в различных районах Мирового океана при пороге сходства 50 (горизонты от 0 м до дна) Обозначения районов: 1 район — Северный Ледовитый океан; 2 — Норвежское море; 3—Гренландское море, с. в. часть; 4 — оно же, с. з. часть; 5 — район выше порога Нансена, Северный Ледовитый океан; 6—8 районы— Атлантический океан, из них: 6 — 64—40° с.ш.; 7— 40—23° с.ш.; 8—23ю.ш.—23° с.ш.; 9 - 15 районы — Индийский океан, из них: 9—23 ю.—23° с.ш.; 10—64—28° ю.ш.; 11- 64—40° ю.ш. по 98° в.д.; 12 - 64-40° ю.ш. по 30—77° в.д.; 13—40—23ю.ш. по 40° в.д.; 14—90—40° ю.ш. по 40° в.д.; 15—60—60° ю.ш. по 20° в.д.; 16—18 районы — Тихий океан, из них: 16 —40 — 23 ю.ш. по 170—190° в.д.; 17—23с.- 53° ю.ш.; 18—40—23° ю.ш.

Построение схем родства, микробных биоценозов различных районов океана и на их основании генетической близости акваторий дает материал для исторической географии океана.



## Глава 6 ГЕОХИМИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОРСКИХ МИКРООРГАНИЗМОВ.

Основная роль в биохимических процессах, протекающих в океане, принадлежит организмам и органическому веществу, являющемуся продуктом их жизнедеятельности. Поэтому одной из центральных задач *биогеохимии океана* является изучение последовательности превращения биогенных элементов, вовлекаемых в метаболизм организмов и, прежде всего, микроорганизмов, как наиболее реактивных центров трансформации вещества.

При системном анализе круговорота органического вещества (ОВ) и участия в этом круговороте микроорганизмов выделяют следующие основные стадии превращения ОВ (по **Романкевичу**, 1977): первичное продуцирование органического вещества за счет процессов фото- и хемосинтеза (*блок синтеза*) — поступление аллохтонного ОВ с суши и из атмосферы (*блок поставок*) — разложение ОВ (*блок-деструкции*) — трансформация взвешенного и растворенного ОВ в толще воды (*блок седиментационных*

трансформаций) и диагенетические, в основном биогенные преобразования при захоронении ОВ (блок диагенетических трансформаций).

Все эти последовательные стадии превращения ОВ прослеживаются в круговороте отдельных элементов. Причем, на каждом этапе выявляется участие в процессах трансформации определенных видов микроорганизмов, *обладающих соответствующими ферментными системами*. Например, синтез органического вещества в океане связан в основном с фотосинтетической активностью микроводорослей. В свою очередь, ОВ поступающее с суши, стимулирует развитие аллохтонных микроорганизмов, а минерализация автохтонного ОВ - связана с развитием автохтонных микроорганизмов. В преобразовании взвешенного ОВ и осадков участвуют перифитонные и бентосные формы организмов, образующие соответствующие сообщества и т.п.

Биогеохимическая активность микроорганизмов связана не только с ОВ, но также и с минеральными соединениями в морской воде и осадках. Одной из наиболее важных и сложных, является **карбонатная система, включающая двуокись углерода, уголекислоту, продукты ее диссоциации и карбонаты кальция и магния**. С участием микроорганизмов происходит не только трансформация минеральных соединений в органические и обратно, но и образуются *органоминеральные комплексы* как в живой клетке, так и **вне ее**.

Своеобразие микроорганизмов проявляется, прежде всего, в **а)** широком многообразии ферментативных систем, **б)** в интенсивности метаболизма и **в)** избирательном отношении к отдельным элементам. В результате, в океане накапливаются минеральные богатства, к использованию которых человечество только подходит. Например, в области подводных окраин и в глубоководных желобах происходит накопление трансформированного органического вещества, обеспечивающего нефтегазоносность этих районов океана. Осаждение карбонатов и образование морских осадочных пород за счет осаждения скелетов микроводорослей и одноклеточных беспозвоночных, а также за счет многих реакций, связанных с жизнедеятельностью микроорганизмов, приводит к образованию мощных пластов осадков. Скопление фосфора, железа, марганца на дне океана также, прямо или косвенно, связано с жизнедеятельностью микроорганизмов.

Без знания особенностей круговорота элементов в океане не представляется возможной правильная оценка геохимических процессов не только в Мировом океане, но и в целом в биосфере Земли.

## 6.1. КРУГОВОРОТ УГЛЕРОДА В ОКЕАНЕ

Углерод является основным биогенным элементом. В органических соединениях в океане он входит в состав белков и аминокислот, углеводов, жиров и соединений гумусовой природы.

**Основная масса углерода в морской воде сосредоточена во фракции РОВ**, представленной молекулами органических веществ и/или коллоидными частицами, имеющими размер менее 0,1 мкм. В противоположность этому, *на суше основная масса  $C_{орг}$  сосредоточена в живых организмах*. Другим (вторым) резервуаром органического вещества, **в океане являются донные отложения**.

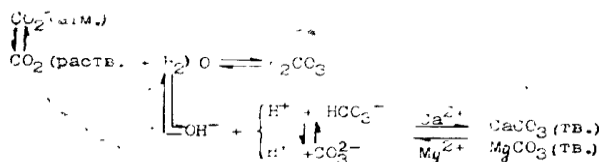
В табл. 3 представлены количественные данные о распределении органического вещества в океане.

Таблица 3

Распределение органического вещества в Мировом океане (по Базилевич, 1979).

Объекты	ОВ $\times 10^9$ т	С	
		$10^9$ т	% в веществе
Живая фитомасса	0,17	0,050	31,0
Живая зоо- и микробиомасса	3,30	1,660	50,0
Живая биомасса, всего:	3,47	1,700	49,0
«Растворенное» ОВ	3275,000	1800,000	59
«Взвешенное» ОВ	60,000	30,000	50
Илы	4456,000	2228,000	50
<b>ОВ Мирового океана в целом</b>	<b>7791,000</b>	<b>4058,000</b>	<b>52</b>

Неорганические соединения углерода в океане в основном входят в так называемую **карбонатную систему**, очень важную и тесно связанную с метаболизмом микроорганизмов. Схематически эта система представлена рядом последовательных стадий, взаимосвязанных и обратимых.



Микроорганизмы вносят существенные коррективы в равновесие этой системы. Первый этап вовлечения  $\text{CO}_2$  в биологический круговорот, связан с процессами фото- и хемосинтеза, в результате, которых, углерод углекислоты переходит в углерод органических соединений.

**6.1.1. Процесс фотосинтеза.** Этот процесс превращения световой энергии в биохимически доступную энергию (т.е. **АТФ**) связан с наличием фотосинтетических пигментов у микроорганизмов, которые могут создавать органическое вещество за счет углекислоты. Пигменты у микроводорослей и бактерий различны. Например, **диатомовые** водоросли и **перидиней** содержат *хлорофилл «а»* и *«с»*, а также специфические *каротиноиды*, **цианобактерии** — только хлорофилл а и набор оригинальных каротиноидов, а **фотобактерии** — *бактериохлорофиллы*.

Процесс фотосинтеза для фитопланктона может быть выражен общей формулой:



однако имеются существенные различия между процессами бактериального фотосинтеза и фотосинтеза у эукариотических микроводорослей. В первом случае не образуется кислорода, донорами электронов для восстановления углекислоты для бактерий служит не вода, как для микроводорослей, а соединения серы, молекулярный водород или ОВ.

Бактериальный фотосинтез осуществляется грамтрицательными бактериями, включенными в класс *Photobacteria*. **До позднего докембрия ( $10^9$  лет назад)** прокариоты осуществляли бескислородный и кислородный фотосинтез и были ответственны за всю фотоассимиляцию углекислоты. На протяжении всего фанерозоя и в настоящее время, **фотосинтетическая деятельность прокариот стоит на втором плане**. В проведении этого процесса доминируют в морях эукариотические микроводоросли, а в наземных экосистемах — высшие растения.

**Распространение анаэробных фотоавтотрофов лимитировано светом и окислительно-восстановительным потенциалом среды.** Их рост приурочен к поверхности донных отложений на мелководье.

**6.1.2. Хемосинтез органического вещества.** Бактерии могут синтезировать органическое вещество за счет химической энергии, получаемой при окислении неорганических соединений. Донорами электронов или водорода могут служить следующие соединения: *аммиак, нитрат, метан, сероводород, тиосульфат, сульфит и ионы двухвалентного железа и марганца*. Развитие хемолитотрофных или хемоавтотрофных микроорганизмов зависит от наличия в среде перечисленных субстратов и от окислительно-восстановительных условий. В связи с этим они развиваются локально, *на границах раздела аэробной и анаэробных зон*.

Считается, что вклад бактериального хемосинтеза в продуктивность океана незначителен. Однако в определенных условиях, например, на границе сероводородной зоны в Черном море, в фиордах Скандинавии, в зонах подводного вулканизма и выходов гидротерм, где повышено содержание  $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{S}$ , этот процесс может играть важную роль.

Сделаны ориентировочные расчеты в отношении того, сколько углерода может включаться в клетку за счет окисления различных восстановленных субстратов. Так, при окислении метана со скоростью  $200 \mu\text{моль м}^{-3} \text{сут}^{-1}$  при  $5^\circ \text{C}$ , в клетку может включаться  $0,08 \text{ моль С м}^{-2} \text{сут}^{-1}$ , при условии, что метаноокисляющие бактерии стратифицированы в 1 м по вертикали (**Ruddle a.**, 1974). При окислении  $\text{H}_2\text{S}$  со скоростью  $19 \mu\text{моль м}^{-2} \text{сут}^{-1}$  включение углерода в клетку намного выше —  $5,13 \mu\text{моль С м}^{-2} \text{сут}^{-1}$  (**Jørgensen**, 1977). Менее эффективен вклад нитрификации в ассимиляцию  $\text{CO}_2$ . При окислении аммония в нитраты со скоростью  $0,1—0,2 \mu\text{моль м}^{-2} \text{сут}^{-1}$  внутриклеточно включается  $0,02—0,04 \mu\text{моль м}^{-2} \text{сут}^{-1}$ , предельным максимумом включения является 1 моль бикарбоната ( $\text{HCO}_3^-$ ) на 5 молей окисленного аммония ( $\text{NH}_4^+$ ) (**Gundersen, Mountain**, 1973).

Помимо фото- и хемоавтотрофов в ассимиляции углекислоты участвуют гетеротрофные бактерии. **Гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  в море**, по ориентировочным усредненным данным, принятым при расчете микробной продукции, **составляет около 6%** (**Романенко**, 1985).

**6.1.3. Минерализация органического вещества.** В процессе *минерализации ОВ* основная роль принадлежит бактериям. Это обусловлено следующими характерными особенностями бактерий: **во-первых**, их способностью гидролизовать в аэробных условиях *все классы органических соединений*, отсутствующей у эукариотических гетеротрофов за исключением некоторых грибов; **во-вторых**, их способностью минерализовать ОВ в анаэробных условиях.

В *аэробных условиях происходит наиболее полное разложение ОВ* с образованием  $\text{CO}_2$  и воды и с концентрацией энергии в макроэргических связях АТФ, которая и идет на синтез элементов клетки. В толще морских вод, особенно в эуфотической зоне, разложение осуществляется ОВ дышащими микроорганизмами. По типу питания их делят на **евтрофов** и **олиготрофов**. Первые развиваются в богатой ОВ среде, вторые — в бедной. **Условно, олиготрофами считают микроорганизмы, развивающиеся в среде, с содержанием ОВ менее 1 мг/л.** К этим группам относится основная масса планктонных бактерий.

В анаэробных условиях многие факультативно анаэробные бактерии могут переходить к **нитратному дыханию**. Дыхание за счет сульфатов могут осуществлять облигатные анаэробы родов

*Desulfovibrio* и *Desulfotomaculum*. Эти микроорганизмы достаточно широко распространены в анаэробных зонах в океане.

Процессы брожения различают по конечным продуктам, которые меняются в зависимости от того, какое сообщество микроорганизмов развивается в данных условиях. Различают **спиртовое, молочнокислое, пропионовокислое, муравьинокислое, маслянокислое, метановое** брожение. В морях и океанах процесс брожения наблюдается в прибрежных зонах и на шельфе **в местах захоронения значительных количеств ОВ.**

Большое значение процесса минерализации определяется тем, что он поддерживает круговорот углерода и других элементов в биосфере. В связи с этим океан рассматривается как резервуар углекислоты..

**Доля бактерий в продукции CO<sub>2</sub> в биосфере по приблизительным оценкам превышает 50%.** При отсутствии пополнения CO<sub>2</sub> все ее количество в атмосфере было бы исчерпано при современной скорости фотосинтеза, менее чем за 20 лет.

В современной атмосфере содержится 2,3 10<sup>12</sup> т CO<sub>2</sub>, что составляет **0,032%** всего атмосферного воздуха (*объемные проценты*).

В гидросфере растворено 130 10<sup>12</sup> т CO<sub>2</sub>, т. е. его в **56,5 раза больше, чем в атмосфере.** В литосфере в связанном состоянии в карбонатных породах содержится 2 10<sup>17</sup> т CO<sub>2</sub>. Между атмосферой и гидросферой существует обмен углекислотой путем молекулярной диффузии.

#### **6.1.4. Система «Океан-Атмосфера-Суша»: парниковый эффект атмосферы и последствия вмешательства человека в биогеохимические циклы**

В балансе атмосферной углекислоты имеются два цикла — **биологический и геологический.** Причем, **в биологический круговорот вовлекаются значительно большие количества углекислоты, чем в геологический.**

Среднее, время возобновления углекислоты в атмосфере составляет около 7—10 лет. Время накопления углерода в литосфере очень велико и сравнимо с длительностью существования биосферы. Концентрация CO<sub>2</sub> в атмосфере за геологическое время была подвержена заметным колебаниям. Из этого следует, что сумма всех форм прихода CO<sub>2</sub> в атмосферу и его расход часто не была равна нулю. Отличие этой суммы от нуля **за каждый год в последний миллион лет составил 0,001%** от ежегодной величины фотосинтеза.

Изъятие углерода из круговорота происходит при осаждении карбоната кальция во многих процессах, идущих при участии микроорганизмов, CaCO<sub>3</sub> откладывается также в известковых структурах простейших, кораллов и моллюсков. Таково происхождение известняковых островов в океане и осадочных пород. Их образование приводит к истощению запасов углерода, доступного для жизни. Изъятие углерода из кругооборота происходит также в виде органических отложений.

С точки зрения количественных расчетов следует учитывать, что составные части атмосферы и гидросферы вполне точно рассчитаны, тогда как оценки ресурсов в океане в осадках, живых организмах и особенно скоростей переноса элемента часто приблизительны.

Таблица 4

**Баланс атмосферной углекислоты**

<b>Биологический цикл</b>		<b>Геологический цикл</b>	
Фотосинтез	Дыхание и разложение живых организмов	Из глубины земной коры	В геологических процессах
Расход в год	Приход в год почти столько же	Приход	Расход
3 10 <sup>11</sup> т	~3 10 <sup>11</sup> т	10 <sup>8</sup> т	~10 <sup>8</sup> т

Итак, отличительными особенностями круговорота углерода в океане являются: **1)** доминирование в фотосинтетических процессах микроводорослей, в связи с чем продукты фотосинтеза существенно отличаются от таковых на суше; **2)** более быстрый кругооборот углерода, поскольку жизненный цикл микроводорослей длится сутки, а у древесных растений суши — десятки и сотни лет при более интенсивном метаболизме у первых, что связано с их малыми размерами; **3)** на деструкцию ОВ на глубинах значительное влияние оказывают такие экологические факторы, как низкие температуры, гидростатическое давление и др.; **4)** фиксация CO<sub>2</sub> в процессе хемосинтеза осуществляется в основном сульфатредуцирующими бактериями; **5)** выведение углерода из кругооборота в результате осаждения CaCO<sub>3</sub> и органических соединений. Ориентировочные количественные оценки цикла углерода в океане по сравнению с сушей приведены на **рис. 11.**

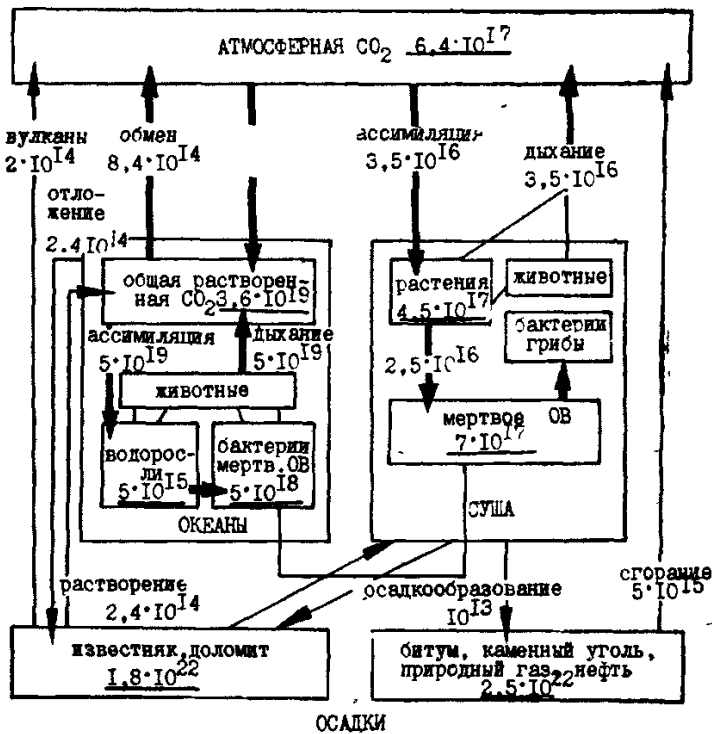


Рис. 11. Схема круговорота углерода в Мировом океане (по Т. Fenchel and Т.Н. Blackburn, 1979).

Все размеры пула (подчеркнутые) даны как г С. Темп переноса приведен в г С/год. Толстые стрелки обозначают количественно наиболее важные переносы

## 6.2. КРУГОВОРОТ АЗОТА В ОКЕАНЕ

В воде и осадках океана азот находится в форме органических (белков, пептидов, аминокислот, нуклеиновых кислот) и минеральных соединений ( $NH_3$ ,  $NO_3^-$ ,  $NO_2^-$ ), а также в виде растворенных газов ( $N_2$  и  $N_2O$ ). *Органические формы азота преобладают над остальными как в воде, так и осадках.* В табл. 5 приводится распределение органических соединений азота в живых морских организмах и разных фракциях органического вещества. Данные свидетельствуют о том, что большая часть связанного азота захороняется в илах и находится во фракции РОВ морской воды. Таким образом, океан является своеобразной кладовой азота в органических соединениях.

Очень небольшая часть азота включается в биологический круговорот и находится в живых организмах. Эти организмы в основе своей представлены микроскопическими или мелкими особями, имеющими короткий цикл развития. С помощью тяжелого изотопа азота было прослежено, что зоопланктон, накормленный водорослями, содержащими  $N^{15}$  в своих тканях, выделял аммиак в течение 2—5 дней. Время обращения азота из органической в минеральную форму может варьировать, но в среднем оно исчисляется днями. Таким образом, второй особенностью поведения азота в океане является высокая скорость его превращений из одних форм в другие, если он попадает в биологический круговорот вещества.

В эвфотическом слое воды во время развития водорослей, как правило, минеральные соединения азота находятся в минимуме, и их количество определяет продуктивность района. В связи с этим важными являются данные о том, какие формы азота наилучшим образом усваиваются водорослями. На первом месте стоят соли аммония, затем мочевины и в меньшей степени усваивается водорослями азот нитратов. В то же время аммиак и мочевины являются конечными продуктами азотного обмена у большинства гетеротрофных бактерий и животных. Основные пути круговорота азота в океане схематично можно представить следующей схемой (рис. 12).

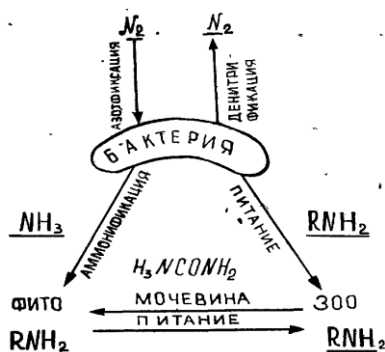


Рис. 12. Схема использования форм азота морскими организмами

Бактерии минерализуют органическое вещество, поставляя аммиак водорослям, и сами могут служить пищей зооорганизмам. Эти их основные функции в цикле азота дополняются еще двумя не менее

важными: фиксацией газообразного азота и денитрификацией. Оба эти процесса присущи только бактериям. Возможен еще процесс нитрификации в океане. Нитрификация идет в местах большой концентрации аммиака, в условиях марикультуры и на поверхности животных, например лососевых рыб.

Азотфиксация в морской воде и садках изучается достаточно интенсивно. Радиозотопный и ацетиленовый методы позволяют измерить интенсивность азотфиксации в море и сделать ориентировочные расчеты прибыли азота в морских экосистемах за счет этого процесса. Наиболее высокая скорость азотфиксации идет в зоне литорали и sublиторали, в местах произрастания водорослей-макрофитов. Это определяется **ассоциативной азотфиксацией** за счет бактерий, находящихся во взаимоотношениях с водорослями-макрофитами. Количество фиксированного азота достигает здесь рекордных цифр, а именно 40 кг/га. Интенсивность азотфиксации увеличивается в светлое время дня, когда хорошо идет процесс фотосинтеза у растений, а также при повышении температуры.

В осадках литоральной отмели и анаэробных условиях процесс азотфиксации связан с развитием **спорообразующих клостридиальных бактерий**. В открытых районах океана, наибольшая фиксация азота наблюдается в местах развития сине-зеленых водорослей рода (*Oscillatoria*). Однако многие гетеротрофные морские бактерии обладают способностью фиксировать азот. Расчеты, сделанные для Черного моря Л.Н. Пшениным, свидетельствуют о том, что в однометровом слое воды прибрежных районов фиксируется около **4 кгN/га/год**. Приблизительные расчеты, сделанные для всего океана, дали цифры **15 мегатонн** в год. Однако при подведении баланса в цикле азота получают расхождение в его прибыли и убыли (**рис 13**).

Последняя идет, главным образом, за счет улетучивания азота, образующегося в процессе денитрификации. Улетучиваются также окислы азота, образующиеся как в результате бактериального процесса окисления аммиака, так, возможно, и абиотическим путем.

Процессом **денитрификации** принято считать *использование микроорганизмами нитратов и нитритов как акцепторов электронов в окислительно-восстановительных реакциях*, которое сопровождается образованием ряда промежуточных и конечных газообразных продуктов восстановления азота. Этот процесс требует большой затраты энергии и идет при наличии легко разлагаемого органического вещества, наличии нитратов и дефиците кислорода.

От 33 до 50% гетеротрофных микроорганизмов, выделенных из океана, способны осуществлять денитрификацию. Чаще всего это представители родов *Pseudomonas* и *Alcaligenes*. Последние широко распространены в водах океана.

Существует достаточно обоснованное мнение, что два диаметрально противоположных процесса, **азотфиксация** и **денитрификация**, осуществляются **одними и теми же видами микроорганизмов** в зависимости от экологических условий. Большая часть азотфиксирующих бактерий обладает помимо **нитрогеназы нитрат- и нитритредуктазами**. Между этими ферментативными системами существует взаимосвязь. При высоких концентрациях нитратов подавляется активность нитрогеназы, и в действие вступают ферменты **нитратредуктазного синтеза**. При невысоких концентрациях нитратов могут действовать обе системы.

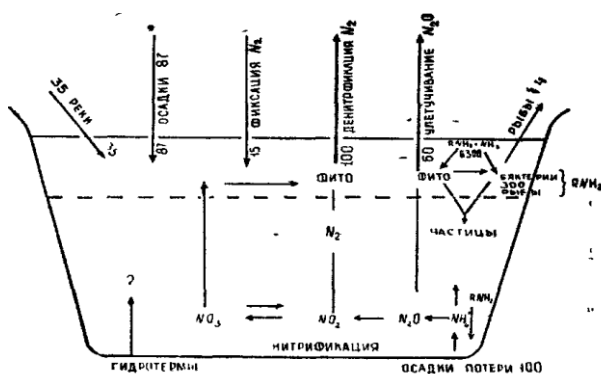


Рис. 13. Схема круговорота азота в океане (по Г.Е. Fogg, 1978)

Количества азота даны в мегатоннах

Большинство денитрифицирующих бактерий имеет две окислительно-восстановительные системы: дыхательную и нитрат-восстанавливающую. В первом случае акцептором водорода является свободный кислород, во втором — нитраты. **При недостатке кислорода бактерии переходят к «нитратному дыханию»**, однако при этом **возрастает в 5 раз их потребность в легкодоступном энергетическом материале**, который представлен легко разлагающимся органическим веществом.

Одно из объяснений **дисбаланса в поступлении и убыли азота в океане** является то, что процессы азотфиксации и денитрификации **перемежаются** - в зависимости от гидрографических условий и изменений климата. В связи с этим более правильные результаты дадут расчеты за длительный геологический период, а не **годовой баланс**.

**Подводя итог рассмотрению круговорота азота в океане, следует отметить, прежде всего, влияние на его цикл особенностей океанической среды обитания. Они выражаются в следующем:**

1. Процесс азотфиксации осуществляется, главным образом, **свободноживущими бактериями** —

представителями многих семейств и родов.

2. **Ассоциативная азотфиксация** идет только в прибрежных районах и связана с **водорослями-макрофитами**. **Симбиотическая азотфиксация** в морских водах **отсутствует**;

3. Процесс денитрификации **связан с неспециализированными видами гетеротрофных бактерий** и зависит от условий среды: наличия легкодоступных органических соединений, нитратов и дефицита кислорода;

4. Поступление минеральных форм азота в морскую воду определяется активностью гидролитических ферментов гетеротрофных бактерий — **в первую очередь протеаз**, минерализующих белки. Этот процесс слабо идет в толще воды и активизируется в поверхностных слоях осадков. Поднятие глубинных вод, обогащенных минеральными соединениями азота, определяет развитие фитопланктона в эвфотической зоне океана, а следовательно и продуктивность океана в целом.

5. Дисбаланс в поступлении и расходах соединений азота **связан с перемежающейся активностью биоты и поочередным преобладанием азотфиксирующих и/или денитрифицирующих процессов**.

### 6.3. КРУГОВОРОТ ФОСФОРА В ОКЕАНЕ

Фосфор принадлежит к числу так называемых **второстепенных компонентов** морской воды, концентрация которых значительно меньше, чем концентрация **основных компонентов** (см. гл. 2) и измеряется величинами  $10^{-4}$ — $10^{-6}$  М. Тем не менее, по своей значимости, которую этот элемент играет в жизни моря, его следует *поставить на одно из первых мест*.

В живой клетке фосфор входит в состав **АТФ** и других макроэргических соединений, которые ответственны за перенос химической энергии между реакциями, дающими и потребляющими энергию. Благодаря этим соединениям, клетка может запастись энергией и расходовать ее на различные процессы — при синтезе макромолекул, транспорте соединений, механическом движении и т. п. Поэтому эти соединения называют иногда **«разменной монетой»** энергии. Другое значение фосфора заключается в том, что он входит в состав соединений, образующих **генетический аппарат клетки,— нуклеиновые кислоты (ДНК-РНК)**.

В итоге, в «живом веществе» организмов биосферы (терминология В.И. Вернадского), по сравнению с окружающей их водой — физической средой — происходит значительное концентрирование фосфора (табл. 7), который входит в состав и других важнейших компонентов живой клетки — полифосфатов, фосфолипидов, фосфорилированных сахаров и др.

Таблица 6

Среднее содержание фосфора (мг/кг) в геосферах (адаптировано по Г.В. **Войткевичу** с соавт., 1971).

Земная кора	930
Вода Мирового океана	0,07
Атмосфера	—
Биосфера	700

**6.3.1. Источники фосфора в океане, его формы и их распределение.** Весь фосфор в океане имеет континентальное происхождение. Источником его являются магматические породы, продукты выветривания, которые поступают в океан с материковым стоком, главным образом во взвеси рек. Характер пород, по которым протекают реки, и интенсивность терригенного сноса оказывают существенное влияние на концентрации этого элемента в том или ином районе океана

В воде, взвешенном веществе взвеси, донных отложениях фосфор присутствует в виде органических или минеральных соединений, соотношение которых меняется в зависимости от сезона, глубин и локальных условий. Органические соединения фосфора находятся, прежде всего, в живых организмах, где содержание этого элемента измеряется десятными долями процента либо несколькими процентами (табл. 7).

Таблица 7.

#### Содержание фосфора (в % на сухой вес).

Диатомовые водоросли	0,4—2,0
Перидиниевые водоросли	1,1—1,3
Сине-зеленые водоросли	0,23—0,54
Фитопланктон	0,53
Зоопланктон	до 10
Кости рыб	до 16

В океане минеральный фосфор представляет собою в основном соли ортофосфорной кислоты. Такие ортофосфаты как  $Ca_3(PO_4)_2$ ,  $Fe_3(PO_4)_2$  трудно растворимы в морской воде, и большая часть общей

массы фосфора, поступающего в океан с терригенными Взвесями, откладывается в донных отложениях. В растворенной форме остается лишь незначительная часть.

На современном этапе в океан ежегодно поступает с речным стоком и откладывается в донных отложениях свыше 10 млн. т фосфора в год. **Между океаном и атмосферой обмена фосфором не происходит, и на сушу возвращается лишь малая часть соединения фосфора — с морепродуктами, мигрирующими животными (лососевые) или в форме гуано.** Таким образом, **океан является конечным резервуаром, куда собирается фосфор**, циркулирующий на Земле в виде органических или минеральных соединений.

В поверхностном, эвфотическом слое (0—100 м) океана **преобладают органические формы фосфора**, суммарное содержание которых достигает 30—50% от общего количества фосфора. В слое 200—500 м содержание органического фосфора снижается, вследствие минерализации органического вещества до 5—10%, а на глубинах 500—1000 м — до 2—5%. Однако в некоторых случаях органический фосфор обнаруживается на глубинах 1000—2000 м в количествах, превышающих его концентрацию в поверхностных водах.

В слоях глубже 100 м преобладают минеральные формы фосфора, основную долю которых составляют соли фосфорной кислоты. Суммарная концентрация их в воде океана не превышает 0,07 мг/л и колеблется в пределах 0,1—40 мкг Р/л. В некоторых районах концентрации этого элемента так малы, что не обнаруживаются аналитическими методами.

В широтно-географическом плане содержание фосфора **противоположно распределению бактериального населения.**

В поверхностных водах океана, содержание ортофосфатов *уменьшается от высоких широт к экватору.* В экваториально-тропических областях, особенно в западных частях океана, содержание фосфатов минимально. Некоторое увеличение концентрации и происходит в юго-восточных районах экваториальной области, в районах апвеллингов, где происходит вынос фосфора и других биогенных элементов с поднимающимися глубинными водами.

В промежуточных водах, на глубинах 200—1500 м происходит возрастание концентрации фосфатов за счет высвобождения их в результате разложения детрита и за счет выделений живых организмов. Максимальные концентрации фосфатов наблюдаются чаще всего на глубине 100—1500 м, т. е. на границе промежуточных и глубинных вод. Слой с **максимальным содержанием фосфора** обычно соответствует слою с минимальным содержанием кислорода.

На глубинах свыше 1500—2000 м отмечается небольшое понижение концентрации фосфатов, которая, с дальнейшим увеличением глубины, меняется незначительно. В морских и океанских донных осадках фосфор находится в терригенном материале, в сорбированном виде (*на глинистых» минералах, на гидроокислах железа*), а также в органических остатках и органическом веществе.

Среднее содержание фосфора в донных осадках составляет 0,07% и колеблется от 0,01 до 1—3%. **Повышенные концентрации фосфора характерны для мелководных прибрежных районов, поскольку распределение фосфора контролируется его связью с терригенным материалом, органическим веществом, биогенным костным детритом и железом.** Терригенный взвешенный материал осаждается на подводных окраинах континентов, в особенности вблизи устьев рек. Здесь же происходит и более интенсивное осаждение растворенного в морской воде фосфора **за счет сорбции на взвеси**, — и осаждение фосфора с детритом. Однако подавляющая часть органического вещества, продуцируемого в океане, минерализуется и растворяется в водной толще и не доходит до дна, а снова включается в круговорот.

Осажденный с детритом фосфор чаще всего рассеивается в донных отложениях. Обогащение этим элементом до 1,6% наблюдается в осадках, **содержащих коллоидное железо** гидротермально-вулканогенного происхождения, а также в железо-марганцевых конкрециях; особенно обогащены (до 3,55%) конкреции внутриконтинентальных и шельфовых морей.

**6.3.2. Трансформация фосфора в океане.** В морской воде фосфор содержится в таких небольших количествах, что в эвфотической зоне открытых областей океана он лимитирует развитие фитопланктона, и, потребности морских организмов в этом элементе удовлетворяются только за счет высокой скорости его регенерации.

В водной толще круговорот фосфора осуществляется двумя процессами — извлечением минеральных форм фосфора фитопланктоном и связыванием его в органические соединения при **фотосинтезе** и возвращением его в воду - при **деструкции** органического вещества.

Особенность биологического круговорота фосфора, по сравнению с круговоротами азота и серы, состоит в том, что фосфор не меняет валентности, а ион  $\text{PO}_4^{3-}$  непосредственно включается в метаболизм.

Одним из ключевых процессов в круговороте фосфора является разложение органического



вещества, при котором высвобождается ортофосфат ( $\text{PO}_4\text{-P}$ ). В этом процессе значительная роль принадлежит бактериям, различные группы которых способны минерализовать высокомолекулярные фосфорорганические соединения. *Между минерализацией углерода и фосфора существует определенная корреляционная зависимость, при которой на одну молекулу фосфора минерализуется от 100 до 300 молекул углерода – стехиометрические соотношения Вернадского-Редфилда-Дитриха.* Быстро дефосфорилируются кислоторастворимые соединения и ДНК, несколько медленнее — фосфолипиды и РНК.

По наблюдениям японских микробиологов в культурах морского вибриона полная **конверсия ДНК** в водорастворимые продукты происходила за 24 часа, а через 48 часов обнаруживались только нуклеотиды. Уменьшение концентрации ДНК в морской воде с глубиной океана также говорит о том, что это соединение разлагается в океанических глубинах во время седиментации.

Способность **минерализовать** органические соединения фосфора свойственна широкому кругу микроорганизмов, а не какой-то специфической группе. Среди гетеротрофных бактерий, выделенных из Карибского моря и северной части Атлантического океана, значительный процент составляли формы, минерализующие органические соединения фосфора.

*Другой процесс — мобилизация нерастворимых соединений фосфора, содержащихся в горных породах и донных отложениях, костных остатках, фекальных пеллетах и т. п. — также протекает с участием бактерий, хотя роль последних при этом является косвенной. Этому процессу способствуют выделяемые микроорганизмами органические кислоты, являющиеся продуктами различных групп бактерий.* Образующийся в анаэробных условиях за счет деятельности сульфатредуцирующих бактерий  $\text{H}_2\text{S}$  также способствует переводу нерастворимых соединений фосфата с железом в растворимые формы.

Однако сами бактериальные клетки содержат относительно высокие концентрации фосфора — от **1,5 до 2,5%** их веса, и при низкой концентрации фосфора в морской среде бактерии не только минерализуют органические соединения фосфора, но и потребляют минеральный фосфат, связывая его в фосфорорганические соединения, из которых фосфор освобождается только после гибели бактериальных клеток. Эта роль бактерий доказывается экспериментами с меченым  $\text{P}^{32}$ . Аккумуляция соединений фосфора в бактериальных клетках приводит к тому, что при развитии бактериальной популяции происходит и **концентрирование фосфора**. При потреблении минерального фосфора бактерии вступают в конкурентные отношения с фитопланктоном, оказываясь при этом в более выгодном положении, благодаря значительно большей, чем у фитопланктона, **удельной поверхности (S/V)** и благодаря активным транспортным системам.

Лимитирование фосфатом ограничивает рост бактерий только в некоторых условиях, как, например, при повышенных концентрациях органического вещества, обедненного фосфором. Было замечено, что добавление фосфора стимулирует углеводородоокисляющую активность морской микрофлоры.

Скорость регенерации фосфора зависит от многих факторов — температуры, содержания других биогенных элементов, продуктивности вод и т. п. **Чем ниже концентрация растворенного фосфора и чем больше численность бактерий и фитопланктона, тем выше скорость круговорота.** В продуктивных прибрежных водах время оборота фосфора составляет не более **полутора дней**. На глубинах скорость регенерации фосфора ниже. В поверхностных эвтрофных водах Перуанского апвеллинга время оборота фосфора составляло 10—20 дней, а на глубине 100—200 м оно возрастало до полугода и более.

Таким образом, фосфор, наряду с азотом, играет большую роль в жизни морских водоемов. Присутствуя в морской воде в небольших концентрациях, **он лимитирует развитие фитопланктона, а также может ограничивать активность бактерий.**

Распределение фосфора и его форм в океане в различных географических областях и на различных глубинах связано с той ролью, которую этот элемент играет в жизни морских организмов. **Круговорот этого элемента более прост, чем круговороты азота или серы, и складывается из меньшего числа этапов.**

Микроорганизмы способны осуществлять следующие процессы превращения фосфора: **1)** минерализация фосфорорганических соединений с высвобождением ортофосфата, **2)** увеличение растворимости неорганических соединений фосфора, **3)** усвоение ортофосфата и перевод его в органически связанный, входящий в состав протоплазмы, **4)** концентрирование фосфора.

Эти процессы осуществляются широким кругом микроорганизмов, а не какой-то специфической группой.

#### 6.4. КРУГОВОРОТ СЕРЫ В ОКЕАНЕ

Сера, находящаяся в воде океана, главным образом в виде  $\text{SO}_4^{2-}$ , относится к числу основных компонентов морской воды и стоит на третьем месте после  $\text{Na}^+$  и  $\text{Cl}^-$  в ряду из восьми ионов, которые составляют 99,95% общего количества солей, растворенных в морской воде (см. выше). В литре морской воды содержится около 0,9 г серы (Хорн, 1972). Сера входит в состав серосодержащих аминокислот цистина и метионина, относящихся к числу незаменимых, и необходима для живых организмов.

Основным источником серы в океане является водный сток рек, **ежегодно с ним поступает около 215 млн. т серы**. На порядок меньше количество серы, переносимое через атмосферу (включая серу из вулканических источников), и еще меньше — количество, выделяющееся из гидротерм.

В настоящее время все большее значение в общем балансе серы приобретает поступление ее с отходами производств, сельского хозяйства и других продуктов человеческой деятельности. Примерно 50% серы в форме сульфатов из общего количества 339,2 млн. т, выносимых ежегодно в воду Мирового океана, имеет антропогенное происхождение.

Возрастание интереса к биогеохимии этого элемента обусловлено той опасностью, которую представляет загрязнение атмосферы и гидросферы соединениями серы не только для отдельных промышленных районов, где уже сказались результаты выпадения кислотных дождей, но и для окружающей среды в масштабах всей Земли.

**6.4.1. Распространение серы и ее формы в океане.** Сера в морских местообитаниях находится в форме органических соединений в SH-группах аминокислот и в форме минеральных соединений — **сульфатов, элементной серы, сероводорода или сульфидов**.

Данных по содержанию органических соединений серы в океане мало. По имеющимся немногочисленным сведениям, содержание серы в фито- и зоопланктоне, в среднем, **составляет 1 %** на сухой вес. При этом в морских растениях содержится от **0,3 до 3,30%** серы, сульфатов, а в животных — **0,45—2,80%**. Если учесть всю биомассу в верхнем 100-метровом «слое», то эта величина составляет всего 0,001% от общего запаса сульфатов в этом слое.

Неорганические соединения серы представлены главным образом сульфатами, в определенных условиях — встречается  $H_2S$  и другие восстановленные соединения серы, присутствие которых определяется величиной окислительно-восстановительного потенциала в среде. Содержащие сульфат иона составляет 2,7 г/кг, или примерно 7,5% от общего количества солей, и изменяется в зависимости от величины солёности.

Сероводород в водной толще встречается главным образом в условиях **ограниченного водообмена**, при повышенном содержании органического вещества. Такие условия наблюдаются в мелководных лагунах, где иногда присутствует  $H_2S$  имеет временный характер, в фьордах, глубоководных впадинах (например, впадина Карьяко в Атлантическом океане). В таком уникальном морском бассейне, как Черное море,  $H_2S$  обнаруживается в концентрации **9,6 мг/л** уже на глубине 150 м.

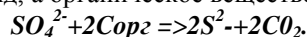
В донных отложениях могут встречаться различные формы серы. В иловых водах, кроме сульфатов, содержатся сероводород, тиосульфаты и сульфиды. Но содержание их здесь мало по сравнению с теми количествами, в которых обнаруживаются восстановленные формы серы (**сульфиды, элементарная сера** и др.) в твердой фазе донных отложений.

**6.4.2. Трансформация серы в океане.** Среди микроорганизмов только небольшая часть нуждается в готовых серосодержащих аминокислотах.

Подавляющее же число микроорганизмов и зеленые растения, потребляя  $SO_4^{2-}$ , осуществляют ассимиляторную сульфат-редукцию, при которой  $SO_4^{2-}$  восстанавливается до **SH-групп** этих аминокислот. Круговорот серы в океане, как и в пресноводных водоемах, зависит от окислительно-восстановительных условий.

При разложении белков многие гетеротрофные микроорганизмы способны отщеплять сульфгидрильные группировки от серосодержащих аминокислот. Конечным результатом этого процесса являются в аэробных условиях сульфаты, а в анаэробных условиях — сероводород, а также такие газообразные соединения, как **метилмеркаптан ( $CH_3-SH$ )** и **диметилсульфид ( $CH_3-S-S-CH_3$ )**. Масштабы образования последних продуктов были оценены только в последнее время (Кимстач, 1993).

Только небольшая часть  $H_2S$  в морских местообитаниях образуется при разложении органического вещества. Основная масса  $H_2S$  и других восстановленных соединений серы образуется в результате деятельности сульфатредуцирующих и серовосстанавливающих бактерий. **Первые** используют энергию окислительно-восстановительной реакции между низкомолекулярными органическими веществами и сульфатами; из сульфатов образуется сульфид, а органическое вещество окисляется до  $CO_2$ .



**Сульфатредуцирующие бактерии** относятся преимущественно к двум родам: неспорообразующие — к роду *Desulfovibrio*, а спорообразующие — к роду *Desulfotomaculum*. В последние годы описаны также и такие роды, как *Desulfomonas*, *Desulfobulbus*, *Desulfonema*, *Desulforococcus*. В морских местообитаниях был описан *Desulfovibrio aestuarii*, переносящий высокие концентрации соли. Сульфатредукция является основным механизмом образования восстановленных серных соединений и в донных отложениях, где за счет органической серы продуцируется не более 10% этих соединений.

Образованный при сульфатредукции сероводород, количество которого в современных осадках изменяется от 0 до 100 мг/л иловой воды в зоне восстановленных

осадков, связывается реакционно способным железом. Восстановление серы сульфатов с образованием пирита и других восстановленных соединений серы является важнейшим биогеохимическим процессом выведения серы из ее глобального круговорота. Максимальная интенсивность этого процесса характерна для мелководных, хорошо прогреваемых и богатых органическим веществом осадков литорали и заливов. Минимальные величины определяются в осадках открытого океана и в глубоководных восстановленных осадках.

Рассчитано, что ежегодно из воды, океана в осадки выводится около **127** млн. т серы в основном в форме восстановленных соединений. Эта величина приблизительно в два раза меньше величины ежегодного поступления серы в океан. Однако превышение поступления серы над выводом в осадки представляет величину несоразмерно малую по сравнению с имеющейся в современном океане концентрацией сульфатов ( $1.3 \times 10^9$  млн. т) и не оказывает влияния на общую концентрацию серы сульфатов в воде океана (Иванов, 1983).

Трансформация восстановленных форм серы с участием различных групп микроорганизмов определяется также окислительно-восстановительными условиями.

В аэробных условиях идет окисление до элементарной серы и сульфатов. В этом принимают участие микроорганизмы, относящиеся к трем различным группам.

Первую представляют бесцветные нитчатые бактерии из рода *Beggiatoa*, *Thiothrix*, *Thioploca*, окисляющие сероводород до серы, которая откладывается внутри клеток. Развитие этих бактерий, способных к гетеротрофному типу питания, приурочено к мелководным донным отложениям, обогащенным, органическим веществом.

Другая группа бактерий — мелкие подвижные палочки, относящиеся к роду *Thiobacillus*, — включает различные хемолитотрофные и миксотрофные бактерии. Виды этого рода различаются по устойчивости к pH среды, температуре и по способности использовать неорганические соединения серы. Сера откладывается вне клеток этих бактерий.

Развиваясь на границе аэробной и анаэробной зон в различных водоемах, в водной толще или дойных отложениях, тиобацилла играют огромную роль в окислении различных восстановленных соединений серы как до элементарной серы, так и до сульфатов.

В анаэробных условиях, при отсутствии свободного кислорода, окисление восстановленных соединений серы осуществляют хемолитотрофные факультативно анаэробные бактерии из группы *Thiobacillus denitrificans*. Эти бактерии в присутствии ионов нитрата используют энергию окислительно-восстановительной реакции между нитратом и восстановленной серой. Развитие этих микроорганизмов, очевидно, происходит в верхних слоях восстановленных морских донных отложений.

Вторая группа анаэробных бактерий, обладающих способностью окислять восстановленные соединения серы, включает фотолитотрофные бактерии из двух семейств серные пурпурные *Chromatiaceae* и *Chlorobiaceae* (зеленые бактерии). Зона жизнедеятельности этих бактерий ограничена верхними слоями донных отложений мелководных водоемов, лиманов или нижней частью эвфотической зоны водной толщи сероводородных водоемов. В таких экосистемах при высоких концентрациях сероводорода фотосинтезирующие бактерии развиваются в огромных количествах и играют большую роль в образовании отложений самородной серы.

Круговорот серы тесно связан с круговоротами углерода и кислорода (рис. 14, 15).

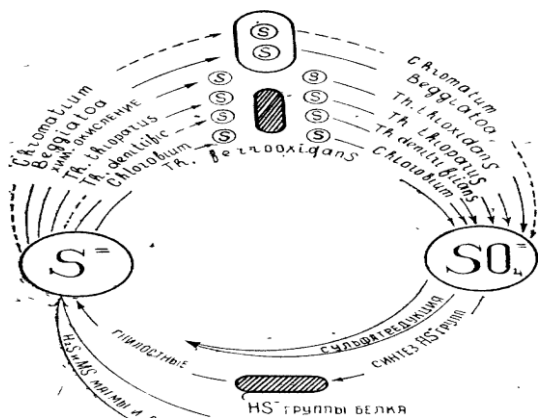


Рис. 14. Участие различных бактерий в круговороте серы (по М.В. Иванову)

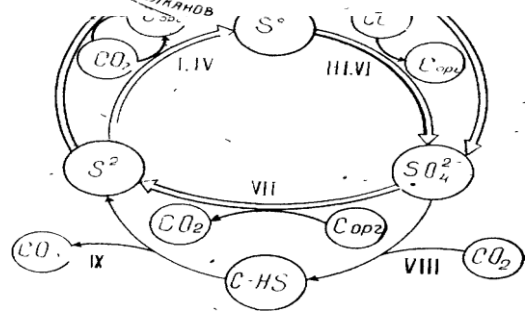


Рис. 15. Взаимосвязь основных биологических процессов

круговорота серы и углерода (по М.В. Иванову, 1983)

Основные реакции круговорота серы, осуществляемые разными организмами: I—III — хемоавтотрофными бактериями; IV—VI — фотоавтотрофными бактериями; VII — сульфатредуцирующими бактериями; VIII — фотосинтез растений; IX — процессы гниения

## 6.5. НАКОПЛЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ ЖЕЛЕЗО-МАРГАНЦЕВОЙ ГРУППЫ В ОКЕАНЕ

К этой группе относятся 18 элементов, входящих в четыре подгруппы: собственно **железную** (*Fe, Ge, V, Cr*), **гидролизатную** (*Al, Ti, Zr, Ga, Ta, Nb*), **халькофильную** (*Pb, Zn, As, Cu*) и собственно **марганцевую** (*Mn, Co, Ni, Mo*). *Элементы первой и последней подгрупп активно* вовлекаются в биологический круговорот, в то время, как *вторая и третья относительно инертны*.

Все указанные элементы отлагаются в пелагиали океана в сильно повышенных концентрациях. Железо-марганцевые конкреции образуются на больших глубинах.

*Первоисточником всех этих элементов в океане являются стоки с суши*. Последующее их распределение подчиняется законам иным, чем для биогенных элементов. По мере удаления от прибрежной зоны в пелагиаль увеличивается процентное содержание элементов этой группы при убывании абсолютной их массы. **Fe—Mn** в пелагических осадках находятся в субколлоидной фракции. В пересыщенной окисленными формами **Fe** и **Mn** морской воде происходит агрегация и осаждение этих элементов на дне.

Несмотря на большой интерес к вопросу о механизме формирования железо-марганцевых конкреций, обнаруженных еще во время экспедиции «Челленджера» в Тихий океан в 1873—1876 гг., остается неясным участие микроорганизмов в их формировании. Таким образом, образование железо-марганцевых конкреций представляется обычным явлением для океанического дна. Имеются различия между конкрециями, выделенными из разных районов. На больших глубинах конкреции содержат больше Mn, до 40%. На дне неглубоких морей формируются конкреции меньших размеров, чем океанические. На поперечном разрезе их обнаруживается слоистость. Темные зоны, содержащие больше Mn, перемежаются со светлыми, более богатыми глинистым и землистым материалом. Иногда наблюдается радиальная лучистость.

Поиски специфических микроорганизмов, проводящих процесс окисления закисных форм **Fe** и **Mn**, не увенчались успехом. Еще в 1910 г. **Молиш** писал о том, что железобактерия не найдены в море. **Н. Холодный** объяснил это тем, что «железобактерии» не выдерживают высоких концентраций солей. Однако в последнее время на электроннограммах обнаруживаются подобию чехлов железобактерий. В озере Могильном, морского происхождения, выявлены микроплазмоподобные организмы, вокруг которых формируются желвачки, возможно содержащие **Fe**. В чистой культуре получены вибрионы и псевдомонады, способные окислять **Mn** со скоростью близкой к той, которая наблюдается в природе.

Существует более двух десятков гипотез, объясняющих механизм формирования железо-марганцевых конкреций. Вероятно, в зависимости от конкретных условий среды может меняться характер процесса их формирования и микроорганизмы, прямо или косвенно участвующие в этом процессе. Опытным путем показано, что на поверхности живых и мертвых клеток происходит абсорбция железа и марганца. В условиях бактериального разложения 0В и понижения окислительно-восстановительного потенциала окисленные формы этих соединений переходят в закисные и приобретают подвижность. С поровыми водами они мигрируют к поверхности осадка, где вновь окисляются.

Таким образом, превращения элементов с переменной валентностью ограничиваются переходом из окисленной формы в восстановленную и обратно при возможном участии микроорганизмов.

## Глава 7

### РОЛЬ БАКТЕРИЙ В ПРОДУКТИВНОСТИ МИРОВОГО ОКЕАНА

Применительно к морю, основные представления о биологической продуктивности были впервые сформулированы **Бойсен-Иенсеном** в 1919 г. и впоследствии развиты Л.А. **Зенкевичем**. Только два природных тела (биокосные системы) — **вода и почва** обладают свойством плодородия, в отличие от горных пород, которым свойственно бесплодие. Существенное отличие океана от суши состоит в том, что продукты земли, используемые человеком, поставляются, главным образом, растениями, тогда как плоды моря представлены, в основном, морскими беспозвоночными и рыбой, т.е. пищей животного происхождения.

Практическая направленность изучения продуктивности моря и участия микроорганизмов в ее создании определяет изучение таких вопросов, как участие микроорганизмов в пищевых цепях, их роль в минерализации органического вещества, влияние продуктов микробного метаболизма на рост и развитие водорослей и морских животных.

Микроорганизмы являются одним из звеньев сложной цепи, по которой в океане передается органическое вещество и энергия, и качественное и количественное изучение этого звена необходимо для познания законов функционирования океанических экосистем.

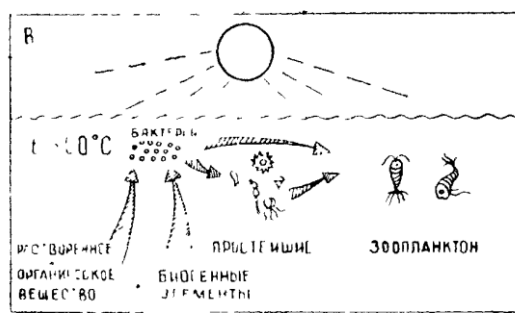
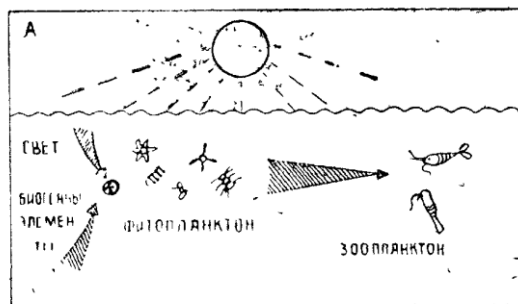
### 7.1. ПРОДУКЦИЯ, ЕЕ ВИДЫ, ТРОФИЧЕСКИЕ ЦЕПИ И ИХ УРОВНИ

Прирост органического вещества биомассы за определенный промежуток времени называют продукцией. Она выражается в весовых единицах (г, мг, мкг, г С, мг С) на единицу объема ( $m^3$ , л) или при расчете на столб воды — на единицу площади ( $m^2$ ) за сутки.

В океане, на первой стадии, органическое вещество создается из растворенных в морской воде неорганических соединений - в результате фотосинтетической деятельности фитопланктона, в основном микроскопических водорослей — *диатомовых, перидиниевых, динофлагеллят и кокколитофорид*. Эта форма продукции, источником энергии для которой является солнечная энергия, носит название **первичной продукции**, а организмы, участвующие в ее образовании, называются **первичными продуцентами**.

Величина первичной продукции меняется от сезона к сезону, от времени суток и неодинакова в различных районах. Основными факторами, определяющими ее величину, являются освещенность, концентрация биогенов — прежде всего солей азота и фосфора — и температура. Фотосинтетические процессы из-за ограниченного распространения света в морской воде протекают только в поверхностном слое, **средняя толщина которого составляет сто метров**. В этом слое идет постоянное потребление биогенов, поэтому концентрации их здесь наиболее низки. Часть биогенов удаляется из этого слоя, который носит название **эвфотического**, вместе с оседающим в процессе седиментации органическим веществом и, если бы не было процессов регенерации, в которых участвуют бактерии, и перемешивания или выноса биогенов из глубинных вод, быстро бы наступило их **истощение**. Поэтому, наряду с процессами регенерации, большое значение для первичной продукции имеют гидрологические факторы. Так, возрастание продукции в весенний период и «цветение» фитопланктона, в известной мере обусловлены усиленным в этот период ветровым перемешиванием. Вынос же биогенов из глубинных слоев наиболее интенсивно происходит в районах апвеллингов, вдоль западных берегов континентов, где ветры постоянно перемещают поверхностную воду от круглого материкового склона в открытый океан. Один из таких наиболее мощных апвеллингов находится вблизи берегов Перу.

Органическое вещество, созданное фотосинтетиками, и запасенная в нем энергия в дальнейшем передается через ряд гетеротрофных организмов, поедающих одни другие. Поток энергии связан с потоком вещества, но при этом биомасса продуцентов не обязательно коррелирует с продуктивностью, поскольку различные организмы имеют различную эффективность связывания энергии, и биомасса является результатом, прошлой фиксации энергии. Передача энергии и вещества через ряд организмов называется пищевой цепью. Существуют два основных вида пищевых цепей, по которым первичная продукция

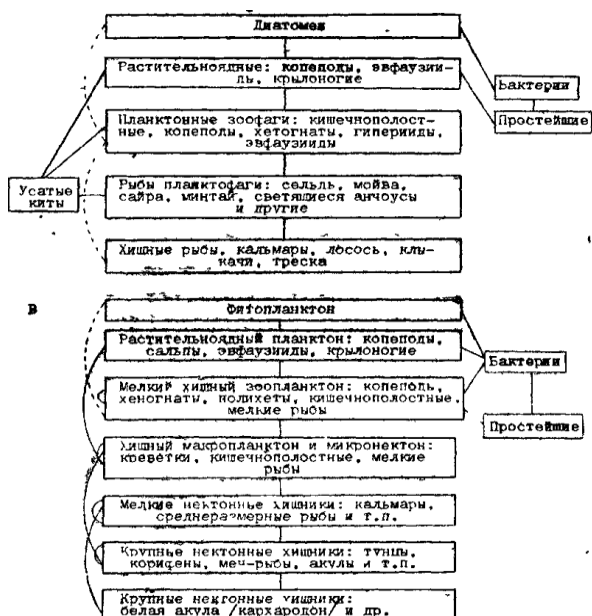


используется гетеротрофами; **пастбищные** и **детритные цепи**. Пастбищные цепи начинаются с фотосинтезирующих организмов и идут к растительноядным животным, а от них — к хищным животным. **Детритные цепи** начинаются от мертвого органического вещества и идут к **микроорганизмам**, которые ими питаются, а уже затем к **детритофагам** и их хищникам (рис. 16).

**Рис. 16** Пути поступления органического вещества (энергии) в пищевые цепи сообществ (по М. Е. Виноградову, 1977)

**А** — «пастбищная» пищевая цепь; **В** — «детритная» пищевая цепь

Пищевые цепи обычно довольно сложны и представляют собою переплетение, которое называется **пищевой сетью**. В природном сообществе организмы, получающие свою пищу через одинаковое число этапов от растений, **считаются принадлежащими к одному трофическому уровню**. Так организмы фитопланктона занимают первый трофический уровень — уровень продуцентов. Растительноядные животные в пелагиали океана (*веслоногие рачки и эвфаузииды, моллюски, некоторые рыбы*) находятся на уровне **первичных консументов**. **В детритных цепях первичными консументами являются бактерии**. Хищные животные, потребляющие первичных консументов, являются **вторичными консументами**, и т. д. Общее число трофических уровней может достигать **семи** (рис. 17).



**Рис. 17.** Схема основных пищевых связей в полярных и умеренных (А) и тропических (В) областях океана (по М.В. Виноградову, 1977)

Продукция, создаваемая на этих уровнях, является **вторичной**, поскольку источником энергии для нее является уже созданное ранее органическое вещество.

При переходе от одного уровня к другому передается лишь небольшая часть энергии. На первом трофическом уровне — уровне продуцентов — *поглощается около 50%* падающего света, а превращается в энергию пищи всего *1%* (по другим данным - *0.48%*). Вторичная продукция на каждом последующем трофическом уровне *составляет около 10% предыдущей*, хотя на уровне хищников эффективность может быть выше. Так как от звена к звену передается только часть энергии, эффективность ее переноса тем выше, чем короче пищевая цепь. В олиготрофных тропических или глубоководных сообществах число трофических уровней велико. В районах с *высоким уровнем первичной, продукции пищевые цепи сообществ очень коротки*. Так, в эвтрофных водах прибрежного перуанского апвеллинга, трофическая цепь сообщества пелагиали состоит всего из двух звеньев: **фитопланктон — анчоус**. Наличие многих видов рыб, непосредственно питающихся фитопланктоном, характерно для других субтропических высокопродуктивных апвеллингов. Однако, **стабильность таких сообществ с короткой цепью является низкой**, поскольку они не могут быстро реагировать на изменения продукции одного из звеньев цепи. Например, при периодическом нарушении структуры экосистемы Перуанского апвеллинга во время **Эль-Ниньо** (красного прилива) наступает массовая гибель рыб и питающихся ими птиц.

В целом, трофические структуры в различных климатических зонах различаются тем, что: **а)** трофические системы сообществ холодноводных и умеренно-холодноводных районов приспособлены к эффективному использованию недолговременного, но резко выраженного весеннего максимума биомассы фитопланктона; **б)** в низкоширотных открытых районах океана, за исключением уже упоминавшихся районов апвеллингов,

картина пищевых взаимоотношений в сообществе значительно сложнее.

Значительные изменения претерпевает структура сообществ с увеличением глубины. Сообщества, обитающие за пределами эвфотической зоны, не имеют собственных продуцентов. Лишь в некоторых районах, например, в участках гидротерм, **первичная продукция создается хемосинтезирующими бактериями**, которые в этой случае выступают в роли продуцентов. Однако в общем балансе органического вещества и энергии эти районы в океане имеют не столь большую долю.

**Все сообщества глубинных слоев океана энергетически зависят от сообществ продуцирующей зоны.** Количество поступающей на глубины пищи, а также ее качество, состав также изменяются с увеличением глубины.

## 7.2. ВЕЛИЧИНА ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В РАЗЛИЧНЫХ РАЙОНАХ ОКЕАНА

По типу трофности растительные сообщества Мирового океана подразделяются на три типа: сообщества с низкой, средней и высокой продукцией, населяющие олиготрофные, мезотрофные и эвтрофные воды.

**Высокий уровень** продукции характерен для *неритических вод* и зон *апвеллингов*, **средний**, — для *внутренних частей циклональных круговоротов* и *периферий антициклональных*. **Минимальные** значения первичной продукции обнаружены в *центральных частях антициклональных циркуляционных систем* (табл. 8 и 9).

Таблица 8

Первичная продукция в основных типах растительности океана (по О.И. Кобленц-Мишке, 1983)

Тип растительности	Первичная продукция, гС/м <sup>2</sup> год
Низкопродуктивные	30
Среднепродуктивные	70
Высокопродуктивные	370

Таблица 9

Годовая первичная продукция (в гС/м<sup>2</sup>) растительных формаций Тихого океана (по Кобленц-Мишке, 1983).

Биотопы предполагаемых растительных формаций океана	Первичная продукция, гС/м <sup>2</sup>		
	Типы водных масс - биотопы	Пределы колебаний	Геометрическая средняя
Полярный пояс	Антарктические океанические воды	3—40	30
	Переходные между субтропическими и антарктическими водами	25—70	40
	Неритические антарктические воды	120—450	240
Умеренный пояс	Центральная часть циклонического круговорота	30—100	60
	Прибрежные воды	40—200	100
	Апвеллинги	240—1600	370
	Неритические воды	240—1600	370
Тропический пояс	Центральные части антициклонических круговоротов	0,4—40	25
	Экваториальная дивергенция	25—100	70
	Прибрежные воды	40—160	110
	Апвеллинги	240—2500	370
	Неритические воды	240—2500	370
	Коралловые рифы	270—3700	1800

## 7.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ В ОКЕАНЕ

Микроорганизмы в океане участвуют в синтезе и разложении органического вещества. Процессы синтеза осуществляют **автотрофные** микроорганизмы — *фотосинтезирующие и хемосинтезирующие*.

Первые, представленные микроводорослями, цианобактериями и фотолитотрофами, распространены в эвфотической зоне и в мелководных донных отложениях.

Морские хемосинтезирующие бактерии изучены еще недостаточно. Открытия, сделанные в последние годы в районах гидротерм, характеризующихся более высокой продуктивностью, показали, что основными первичными продуцентами являются бактерии.

**Гетеротрофные же микроорганизмы**, к которым принадлежит большинство бактерий, **обычно рассматриваются как минерализаторы**, деятельность которых обеспечивает возвращение в цикл

углерода, и биогенных элементов, необходимых для развития фитопланктона. Другой стороне деятельности гетеротрофных микроорганизмов — **концентрировать рассеянное в морской воде органическое вещество** в биомассу, **доступную для потребления беспозвоночными животными**, уделялось ранее недостаточное внимание.

Исследования, проведенные в последние десятилетия с применением  $C^{14}$ , показали, что бактериопланктон может служить источником питания для различных животных — инфузорий, губок, кораллов, аппендикулярий, ракообразных моллюсков и т. п. По расчетам Сорокина, через детритную пищевую цепь с участием бактерий и микропланктона используется около 80% энергии первичных продуцентов. Бактерии при этом участвуют в превращении яеусвояемых для зоопланктона растворенных органических веществ в усвояемую биомассу.

Следует, однако, учитывать, что в детритной цепи при разложении мертвого органического вещества могут участвовать не только бактерии, но и некоторые животные, например, артроподы.

В последние годы были проведены измерения величины бактериальной продукции в различных районах Мирового океана (табл. 10).

В эвфотической зоне эвтрофных районов морских бассейнов— эстуариев, мелководных заливов, лагун, зон апвеллингов, где первичная продукция превышает  $1 \text{ гС/м}^2$  в сутки, бактериальная продукция в среднем равна  $0,2—2,0 \text{ г/м}^3$  в сутки. В ме-зотрофных районах, в поверхностном слое неритической зоны тропических и субтропических районов продукция по данным углеродного метода составляет летом  $0,1—0,3 \text{ г/м}^3$  в сутки. В олиготрофных водах пассатных течений океанов продукция бактерий минимальная —  $5—30 \text{ мт/м}^3$  в сутки.

Большинство этих исследований было проведено с использованием радиоуглеродного метода. Величины близкого порядка были получены и другими методами — прямого измерения прироста количества клеток, а также скорости включения  $C^{14}$  и  $H^3$  в РНК и ДНК.

Таблица 10

**Суточная продукция фито- и бактериопланктона ( $\text{мг/м}^3$ ) сырого вещества в эвфотической зоне (по: Ю.И. Сорокину, 1977).**

Бассейн	Фитопланктон	Бактериопланктон
Черное море (лето)	20—40	10—30
Японское море (лето)	100—1500	40—100
Татарский пролив (лето)	300—600	300—700
Перуанский апвеллинг	1000—5000	100—300
Тропическое коралловое мелководье	100—1000	100—300
Экваториальная дивергенция в Тихом океане	200—1000	100—300
Пассатная зона Тихого океана	20—50	20—50

Однако заключение о том, что продукция биомассы бактерий, развивающихся за счет органического вещества, которое было создано в этом же районе автотрофными организмами (автохтонное органическое вещество) или же было принесено из других районов суши океана или с суши (аллохтонное вещество), сопоставимо с первичной продукцией органического вещества, образовавшего в процессе фотосинтеза фитопланктоном, встречает серьезные возражения со стороны ряда исследователей.

В целом, изучение величины бактериальной продукции в океане является, на современном этапе океанологии, вопросом первоочередной важности и требует проведения комплексных исследований в различных районах океана.

#### 7.4. ТРОФИЧЕСКАЯ РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

**Трофическая функция. микроорганизмов заключается как в трансформации органического вещества в микробную массу, доступную для питающихся ими беспозвоночных, так и в биохимической активности микроорганизмов пищеварительного канала.**

В работах Ю.И. Сорокина с помощью меченого по  $C^{14}$  бактериопланктона установлено, что естественный бактериопланктон может служить нормальным источником питания для инфузорий, губок, гидроидов, коралловых полипов, аппендикулярий, планктонных ракообразных (клатоцер, копепоид, эвфаузид), двустворчатых и брюхоногих моллюсков, фильтрующих полихет (сабеллид, серпулид), голотурий, асцидий.

К **тонким фильтратам**, питающимся дисперсным бактериопланктоном, относятся губки, аппендикулярии, полихеты, велигеры моллюсков, клатоцеры. Бактериопланктон при концентрации, близкой к естественной ( $0,2—1 \text{ г/м}^3$  сырой биомассы), может полностью удовлетворять их пищевые потребности.

Среди грубых фильтратов, питающихся агрегированным бак-гериопланктоном, -отмечены копаподы, эвфаузиды, двустворчатые моллюски и асцидии.

Для многих тонких фильтратов бактериопланктон (БП) является более важным источником питания, чем фитопланктон. Для грубых фильтратов, неспособных отфильтровать дисперсный бактериопланктон п потребляющих его агрегированную часть, бактериальная биомасса является важным резервом дополнительного питания. В случаях одинаковых концентраций бактериопланктона и



фитошпинктона (ФП) бактериопланктон составляет 30—50% суточного рациона. Даже хищные рачки *Euchaeta marina* частично потребляют бактериопланктон.

Оптимальные концентрации бактериопланктона, при котором фильтраторы обеспечивают свои пищевые потребности, для грубых фильтраторов составляют 1—1,5 г/м<sup>3</sup> и встречаются, как правило, в прибрежных эвтрофных зонах или слоях максимума в высокопродуктивных районах апвеллингов. Для тонких фильтраторов оптимум составляет 0,2—0,4 г/м<sup>3</sup>. Такие концентрации характерны для слоев максимумов в бореальных водах в летний период, неритических водах бореальной и тропической области пелагиали, в зонах тропической дивергенции. Следовательно, на значительных акваториях тонкие фильтраторы планктона и бентоса могут обеспечивать свой рацион, питаясь одним бактериопланктоном.

Усвояемость бактерий составляет 40—60% и приближается к усвояемости фитопланктона. Суточные рационы тонких фильтраторов с малыми размерами тела (велигеры, аппендикулярии, кладоцеры, гидроиды) при питании бактериопланктоном составляют 50—100%-веса тела при суточных затратах на обмен 15—20% веса их тела.

Опыты по изучению роли бактериального питания для донных фильтраторов тропического шельфа показали, что устрицы, полихеты, губки, асцидии способны нормально питаться бактериопланктоном при его естественной концентрации. Причем, их рационы не ниже, чем при питании мелким фитопланктоном. Найдено, что у этих животных скорость фильтрации достигала 200—600 л/г органического углерода тела в сутки.

Простейшие, например инфузории и бесцветные жгутиконосцы типа *Bodo* являются важным промежуточным трофическим звеном. Они потребляют бактерии и сами служат пищей рачкового микро- и мезозоопланктона.

## Глава 8. МИКРООРГАНИЗМЫ ПРИБРЕЖНОЙ ПОЛОСЫ МОРЯ УРБАНИЗИРОВАННЫХ И ИНДУСТРИАЛЬНЫХ РАЙОНОВ

Важная роль водных ресурсов в жизни людей обуславливает особенности географического расселения народов на берегах рек и морском побережье. Индустриализация и урбанизация этих районов привела к необычайно интенсивному антропогенному воздействию на водные экосистемы, которое включает все виды загрязнений, в том числе биологическое.

Человек активно осваивает прибрежную зону моря, и поэтому с позиции охраны здоровья людей и рекреации весьма актуальны исследования о выживаемости и содержании в морской воде патогенных и условно-патогенных видов микроорганизмов. При биологическом загрязнении, когда вносятся несвойственные морской среде микроорганизмы, включая возбудителей инфекционных заболеваний, важно знать о способности естественных микробных ценозов к самоочищению.

В связи со строительством портовых сооружений, развитием флота, шельфовой нефтедобычей, интенсификацией марикультуры и инженерными проектами городов в океане на искусственных платформах и глубоководных нефтедобывающих систем практически важно знать вредное воздействие микробной биокоррозии, видовой состав и экологию вредителей, стадии и скорость обрастаний, а также способы защиты от обрастания и биологического разрушения.

С учетом сказанного в данной главе будет приведен ряд микробиологических данных, связанных с антропогенным воздействием, **во-первых**, в области санитарной микробиологии; **во-вторых**, при сукцессии и самоочищающей способности микробных популяций при биологическом загрязнении, и, **в-третьих**, по проблеме биокоррозии.

### 8.1. САНИТАРНАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД

Урбанизация и индустриализация прибрежной полосы моря приводит к загрязнению органическими, неорганическими, поверхностно-активными веществами и нефтепродуктами прибрежных вод, особенно интенсивному в густо заселенных районах.

В результате спуска хозяйственно-бытовых и канализационных сточных вод прибрежные воды подвергают биологическому загрязнению. Это означает, что в экосистему поступают несвойственные ей,

микроорганизмы, в том числе патогенные. Биологическое загрязнение неблагоприятно сказывается на разведении объектов марикультуры или прибрежном промысле моллюсков. Профильтровывая значительное количество морской воды, промысловые виды моллюсков могут накапливать бактерии и вирусы, патогенные для человека: *сальмонеллы*, *шигеллы*, *патогенные серовары кишечной палочки*, *галофильные вибрионы*, в некоторых районах *холерные вибрионы* и *вирусы инфекционного гепатита*.

В работах В.П. Тульчинской с сотрудниками показано, что обладающие высокой термоустойчивостью моллюски могут использоваться и как индикаторы загрязнения морской среды кишечными палочками, количественное содержание которых отражает санитарное состояние водной среды. В загрязненных **колиформными бактериями** водах требуется предварительная очистка моллюсков в бассейнах с чистой проточной водой в течение 2—4 суток, что удорожает их себестоимость.

При нарушении естественного микробиального пейзажа возрастает проблема появления в прибрежных водах патогенных микроорганизмов для человека или гидробионтов — объектов промысла для тех и других. Они обуславливают существование ряда заболеваний человека, которые чаще всего связаны с обсеменением галофильными вибрионами рыб и беспозвоночных. **Условно-патогенные** бактерии рода *Vibrio*, неспособные размножаться в отсутствие хлористого натрия, являются, как правило, обитателями прибрежных вод. Это связано, по-видимому, с высоким уровнем содержания аллохтонного органического вещества в прибрежных водах. Так, в морской воде, в районах с высокой плотностью населения, загрязненной сбросами сточных бытовых вод, отходами животных и человека **частота выделения галофильных вибрионов выше, чем в олиготрофных водах**. Не случайно, галофильные бактерии очень часто и в большом количестве, выделяются вдоль побережья таких стран, как Индия, Китай, Япония, Индонезия, в которых проживает около половины населения Земли. **Галофильные** микроорганизмы рода *Vibrio* широко распространены в прибрежных водах Южной и Юго-Восточной Азии, у берегов Новой Зеландии, Австралии, в водах Атлантического океана, у берегов ряда европейских стран, США, Мексики, в водах Тихоокеанского побережья Северной Америки. Они обнаруживаются в водах Северного, Средиземного морей. Довольно часто они выделяются из промысловых видов рыб и беспозвоночных, причем известна сезонная динамика их численности в морской среде.

**Что собой представляют виды этих галофильных вибрионов?**

1. *V. parahaemolyticus* — условно-патогенный мезофильный микроорганизм, факультативный анаэроб может вызывать вспышки отравлений у человека при употреблении морепродуктов. При большой численности в морской воде, придонном осадке, иле, песке эти микроорганизмы могут вызывать гибель гидробионтов. Растут при концентрации NaCl 7% реже—40%, разжижают желатину, гидролизуют казеин, крахмал, твин-80, обладают лецитиназной и декарбоксилазной активностью в отношении лизина и орнитина. Образуют кислоты при росте на маннозе, маините, не всегда — на арабинозе и сахарозе. Слабо чувствительны к 2,4-диамино—6,7-диизопропилптеридину (**0/129**) и новобиоцину. Содержание ГЦ-оснований—42—45 мол. %.

2. *V. alginolyticus* — мезофил, особенностью которого является рост при содержании NaCl 10% и более. Способен вызывать заболевания у человека: тканевые (раневые) инфекции, воспаление глаз, ушей, в некоторых случаях—пищевые отравления, если присутствует в морепродуктах в больших количествах.

3. *V. fischeri* — психрофил, может вызвать заболевания гидробионтов, а в определенных условиях — пищевые отравления у человека. Рост наблюдается при 7% концентрации, но не 10%. Гидролизует желатину, казеин, твин-80, реже — крахмал. Обладает декарбоксилазной активностью в отношении лизина, но не орнитина. Кислоты продуцирует при росте на маннозе, не всегда — на сахарозе, манните, салицине. Чувствительны к 2,4-диамино—6,7-диизопропилптеридину и новобиоцину. Содержание ГЦ-оснований — 40—46 мол. %.

4. *V. anguillarum*—большинство штаммов относится к психрофилам, вызывает инфекционное заболевание рыб — вибриоз — широко распространенное как среди морских, так и пресноводных рыб, заходящих в соленые воды. Эта болезнь все чаще регистрируется при разведении рыб в прибрежных районах. Болезни подвержены ценные промысловые виды: морская форель, лосось, угорь, треска, камбаловые и др. Дают рост без добавления NaCl, не все штаммы растут при содержании 7%. Гидролизуют желатину, казеин, крахмал, не всегда — твин-80. Декарбоксилазной активностью в отношении лизина и орнитина не обладают. Чувствительны к 2,4 диамино—6,7-диизопропилптеридину и новобиоцину. Содержание ГЦ-оснований — 44 - 45 мол. %.

Вибриоз рыб развивается в весенне-летний сезон при температуре воды выше +10°C, заражение, полагают, осуществляется путем контакта. Тяжелые вспышки этого заболевания рыб описаны в Японии, в ряде стран Европы, в Северной Америке. Заболевание встречается в прибрежных водоемах и при бассейновом способе выращивания.

Не случайно решением ВОЗ и ФАО (1972) рекомендовано контролировать в тканях водных беспозвоночных содержание галофильных вибрионов.

Три первых вида представляют опасность для здоровья человека в районах, где рыбы составляют часть пищевого рациона морей. Они способны вызвать одиночные и множественные - кишечные заболевания, протекающие по типу пищевых отравлений. По данным японских авторов, *V. parahaemolyticus*

в летние месяцы являются причиной 50—70% всех кишечных заболеваний в Японии. Картина пищевых отравлений очень напоминает типичную клинику холеры Эль Тор.

В 1984 г. появилось сообщение о выделении необычно вирулентного лактозу ферментирующего штамма *Vibrio vulnificus* из прибрежных вод, осадков, планктона, съедобных моллюсков и устриц вдоль восточного побережья США. Заражение людей происходило через морскую воду или при потреблении морепродуктов. Заболевание характеризуется **высокой летальностью (больше 40%)**, особенно среди людей с высоким содержанием сывороточного железа.

**5. *V. tubiashrii* sp. nov.**, описанный Н.С. **Нэгга** и др. (1984), является патогеном двустворчатых Моллюсков: *Crassostrea virginica*, *C. gigas*, *Ostrea edulis* и *Mercenaria mercenaria*. Факультативные анаэробы. Для роста требуют 1—3% NaCl, но при его концентрации 8% в среде не растут. При росте на глюкозе продуцируют кислоты без газообразования. Оксидазо- и каталазоположительны, восстанавливают нитраты до нитритов. **Гидролизуют** хитин, ДНК, желатину, лецитин, крахмал, тирозин, ксантин, но не альгинат и эластин. **Образуют кислоты** при росте на сахарозе и маннозе, но не на арабинозе, арбутине, инозите, лактозе, рамнозе, ксилозе, раффинозе, салицине или сорбите. **Декарбоксилазной активностью** в отношении лизина и орнитина *не обладают*, **чувствительны** к 2,4-диамино—6,7-диизопропилптеридину и полимиксину В. Содержание ГЦ-оснований 43—45 мол.%. **Уровень гомологии ДНК** между штаммами 68—98%, с ДНК других видов вибрионов не выше 26%.

В прибрежных водах, наряду с относительно высокой частотой выделения галофильных вибрионов, встречаются **условно-патогенные аэромонады**. Кроме того, могут обнаруживаться привносимые со сточными водами патогенные микроорганизмы: *лентоспир*ы, *сальмонеллы* и др. Возбудители дизентерии — *шигеллы* — сохраняют жизнеспособность в морской воде до 70 дней, вирусы *полиомиелита* в условиях загрязнения — 35 дней. Кроме кишечной палочки в качестве индикатора бытового загрязнения морских вод иногда используют и другие колиформные бактерии, например *Enterobacter aefogenes*. Их выживаемость и численность в донных осадках больше, чем в вышерасположенных водах, особенно при наличии повышенных концентраций органических веществ.

Таким образом, загрязнение прибрежных вод органическими соединениями различных стоков благоприятствует как привносимым патогенным и колиформным бактериям, так и естественной морской патогенной микрофлоре. Последнее подтверждается в эксперименте индукцией галактозо-пермиазной системы рядом органических соединений у психрофильных морских вибрионов.

## 8.2. САМООЧИЩАЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ ЕСТЕСТВЕННЫХ МИКРОБНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД В УСЛОВИЯХ ЗАГРЯЗНЕНИЯ

При **самоочищении эстуариев** и прибрежных морских вод от загрязнения сточными водами протекают два процесса, **во-первых**, биологическое окисление микроорганизмами, например, бактериями, которые могут быть характерными для сточных вод и используют их питательные вещества; **во-вторых**, гибель микроорганизмов, главным образом, бактерий, присутствующих в стоках.

Отмирание бактерий сточных вод в морской среде определяется физико-химическими свойствами морской воды, бактерицидным действием солнечного света, токсическими агентами, конкуренцией за пищу, хищничеством и другими биологическими факторами. Большая роль в самоочищении прибрежных вод от биологического загрязнения принадлежит естественным биоценозам, в том числе их микробному компоненту.

Под влиянием сточных вод происходит нарушение стабильности прибрежных морских экосистем, что является характерной чертой для урбанизированных и промышленных зон. Стабильность водных экосистем, в целом, связана с разнообразием водных популяций. В условиях стресса различия стираются, и вся система становится менее стабильной. В большинстве природных вод поддерживается равновесие между различными сообществами микроорганизмов, имеются группы микроорганизмов, способных питаться за счет водорослей, грибов, бактерий и вирусов.

Рассмотрим типы взаимоотношений микроорганизмов в смешанной популяции на уровне «хищник—жертва».

При загрязнении морской воды кишечными бактериями численность микробных хищников быстро нарастает. Эта реакция на загрязнение стереотипна и отмечена также для пресных водоемов и для почвы. Однако выживаемость кишечной палочки в значительной степени повышается, в присутствии таких коллоидных материалов, как глина, которые сорбируются вокруг клеток и предотвращают их атаку, например, фагом.

Кишечные бактерии служат пищей для ряда микробных хищников, живущих в море.

Это галофильный род *Bdellovibrio*, граммотрицательные паразитические бактерии. В незагрязненной морской воде численность бактерий *Bdellovibrio* редко превышает 10 кл/мл. При значительном поступлении кишечной палочки популяция быстро увеличивается до  $10^3$ — $10^4$  кл/мл, вызывая интенсивное разрушение *E.coli*. Антагонизм в отношении кишечных бактерий проявляют и морские микровибриллы *Microvibrio marinus*, снижающие их численность.

Простейшие также являются активными хищниками для *E.coli*. Амеба рода *Vixillifera* и морские реснитчатые снижают содержание *E.coli*, способствуя самоочищению морской воды. Антибактериальные

вещества выделяются и планктонными организмами. Некоторые водоросли выделяют антибактериальные вещества, разрушающие кишечные бактерии. Например, акриловая кислота, присутствующая в водорослях *Phaeocystis*, угнетает ряд патогенных бактерий.

Воды с высокой численностью природной популяции микроорганизмов обладают большой способностью к самоочищению. Популяции хищников отмирают до исходного уровня при истощении источника пищи.

Нередко загрязнителями являются вирусы, которые попадают в морскую воду с канализационными стоками. Причем, очистка и хлорирование не снижают существенно их содержание, а выживаемость повышается при низких температурах. Большинство вирусов выживало в водах эстуария длительный срок: **зимой не менее 56 дней, а летом не менее 32**. Загрязненная вода увеличивала срок жизнеспособности полиовирусов до 35 дней по сравнению с 14 днями, в чистой. Установлено, что нормальная микрофлора морей, в целом, антагонистична к ним.

Повышение плотности бактериальной популяции ускоряло степень инактивации вирусов. **Инактивирующий фактор, природа которого не ясна, находится в профильтрованной морской воде.** Обсуждается возможность инактивации токсическими метаболитами или противовирусными ферментами.

### 8.3. БИОПОВРЕЖДЕНИЯ, ВЫЗЫВАЕМЫЕ МОРСКИМИ МИКРООРГАНИЗМАМИ

Биоповреждения — это нормальная реакция окружающей среды, биосферы на то новое, что вносит в нее человек. Создаваемые человеком искусственные материалы и изделия становятся частью естественных биоценозов, вовлекаются в природные процессы движения материи, группируют новые искусственные сообщества вокруг себя. Если природные сообщества стремятся увеличить скорость трансформаций" вещества искусственных сооружений и изделий, то интересы человека направлены, напротив, на сохранение на определенное время этих материалов, и лишь в последующем на разрушение без загрязнения окружающей среды. Управление процессами биодеструкции — задача социального значения ближайшего будущего. Важность ее решения подкрепляется экономическими расчетами: ущерб от биоповреждений в США только за 1975 г. оценен в 900 млн. долларов.

Возникновение этой эколого-технической проблемы поставило ученых перед необходимостью решения ряда сложных задач изучения видового состава организмов, вызывающих различные биоповреждения, их взаимосвязи с окружающей средой и способов защиты от них. При этом очень актуальным является поиск того звена биоповреждения, которое наиболее экономически выгодно временно блокировать, чтобы затормозить весь процесс.

В связи с этим внимание специалистов привлекает микробная биодеструкция как процесс, распространенный повсеместно, но и являющийся в определенных условиях первым, начальным звеном биоповреждений.

В силу высокой и разнообразной ферментативной активности микроорганизмов и их возможностей **окислять практически любое вещество**, если оно способно к окислению, объекты их «нападения» трудно даже перечислить.

Твердые искусственные поверхности в море подвергаются колонизации микроорганизмами. Концентрация питательных веществ на границе раздела двух фаз, твердой и жидкой увеличивает микробную активность в олиготрофных водах. В случае перифитонного роста, контакт между внеклеточными ферментами микроорганизмов и субстратом, будет более тесным и не таким рассеянным и редким как для планктонных форм (рис. 18).

Развитие микробных популяций на твердых поверхностях начали изучать с помощью метода «стеклообрастания» Н.Г. **Холодного** (1930), примененного **Хенрици** (Henrici, 1933) для водных экосистем. В последние десятилетия активно используется электронно-микроскопическая техника. Установлено, что небольшие палочки с длиной менее 0,8 мкм обратимо сорбированы на стеклянных поверхностях.

**Необратимая сорбция** является селективным процессом. Первыми колонизаторами становятся мелкие формы бактерии, которые могут быстро реагировать на высокий уровень питательных веществ в интерфазе и модифицировать свойства поверхности, продуцируя «мостовые» полимеры, поверхностно-активные вещества или факторы роста. Так; кислые полисахариды, изолированные из пленкообразующих морских бактерий, стимулируют бактериальное прилипание. Показано прямое вовлечение кислых полисахаридов в образование полимерных мостиков между бактериями и твердыми поверхностями.

Сукцессия микробных популяций на стеклах обрастания, погруженных в морскую воду, в зависимости от условий среды варьирует во времени и проходит в несколько стадий:

- 1) в течение часа наступает необратимая сорбция некоторого числа палочек малого размера (меньше 0,8 мкм в длину), которые остаются доминирующими формами и после 24 часов погружения;
- 2) после 6—8 часов наблюдается прочное прилипание кокков и спиральных форм бактерий;
- 3) после 24 часов появляются стебельковые и почкующиеся бактерии;
- 4) через 2—8 дней появляются хищные простейшие, через 5 дней — диатомовые водоросли, а динофлагелляты скользят вдоль микробной пленки, снижая скорость над поверхностью;
- 5) микробные пленки обрастания играют важную роль в поселении макроводорослей и таких морских животных, которые созревают как **«сидячие»** формы на твердых поверхностях, например,

.моллюски, ракообразные.

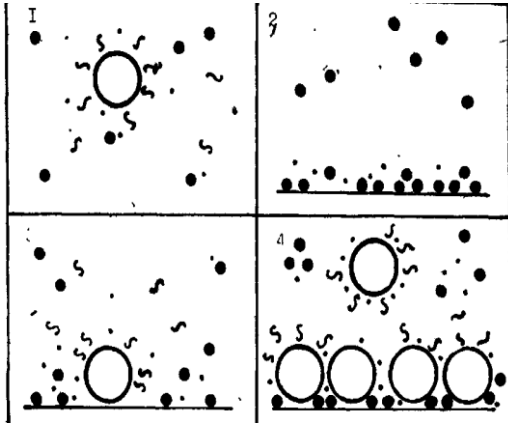


Рис. 18. Влияние твердо-жидкостной интерфазы на бактериальную активность (адаптировано по С.Е. ZoBell, 1943).

**Обозначения:** O — бактерия, ф — субстрат-внеклеточный гидролитический фермент, — продукт гидролиза, пригодный для ассимиляции бактериями. **Цифрами:** 1 — планктонная бактериальная клетка, окруженная несколькими частицами питательных веществ; 2 — монослой питательных субстратов, сконцентрированный на твердой поверхности; 3 — перифитонная бактерия в непосредственной близости к субстрату; 4 — колониальный рост в интерфазе

Неприятным для человека последствием обрастания является биологическое повреждение различных рабочих поверхностей, погруженных в море. В попытках найти подход к управлению биодеструкцией можно отметить два момента. **Первый** связан с задачей задержать ее и защитить рабочую поверхность. **Цель защиты**, как правило, заключается в применении **биоцинов** для ингибирования обрастания и различных защитных покрытий, используемых как первая мишень и **отодвигающих по времени микробную атаку на материал подводных сооружений**. **Второй** момент определяется необходимостью считаться с фактом самого обрастания. Если раньше прибрежные районы причалов с судами на стоянке рассматривались как источник убытков, то сейчас понимают, что это еще и высокопродуктивные районы. Так например, плотность мидиевых обрастаний гидросооружений может достигать 100 кг/м<sup>2</sup>. Исследования показали, что этих моллюсков можно использовать в хозяйственных целях: во-первых, как ценный источник питания в зверосовхозах, например, на норковых фермах, а переработанный материал раковин на птицефабриках; во-вторых, при создании искусственных рифов для снижения загрязнения прибрежной зоны, так как мидии являются активными фильтраторами.

Микробной атаке в море подвергаются любые твердые предметы, в том числе специально обработанные нейлоновые рыбацкие сети. Уже через несколько дней погружения в море они оказываются покрытыми бактериальной пленкой, что показано методом электронной микроскопии. Быстрой порче при попадании в море подвергаются такие органические материалы как кожа, пенька, бумага, ткани, дерево. Значение совместной деятельности макро- и микроорганизмов можно показать на примере разрушения дерева.

Биоповреждения, как правило, носят комплексный характер и осуществляются сообществами организмов. Предшествующее или одновременное нападение животных, продырявливающих при жевании внутренность материала, способствует введению в него как оксигенированной воды, так и микроорганизмов. Предварительная атака бактерий направлена на легко утилизируемые органические вещества, при этом целлюлоза остается резистентной. Далее ее **разрушают грибы**, которые колонизируют поверхность и пронизывают дерево через их сосуды и поры. Развитие грибов в значительной степени облегчают полости, оставленные приливными изоподами (лимнориями). Грибы, в свою очередь, привлекают корабельных червей (**тередос**), которые ослабляют дерево, оставляя позади себя лабиринт несоединенных тоннелей. **Мягкое гниение** завершается грибами и характеризуется появлением отличительных плодоносящих тел. Таким образом, в биодеструкции дерева на первых этапах участвуют изоподы и бактерии, затем грибы, корабельные черви и завершают гниение грибы. Любой процесс, нарушающий совместную деятельность макро- и микроорганизмов, **ингибирует процесс биопорчи**.

Недостаточность знаний о процессах биодеструкции в море показала находка неиспорченных закусок в хорошо законсервированных ящиках для ланчей в затонувшей исследовательской подводной лодке «Alvin», пролежавшей 10 месяцев в Атлантическом океане на глубине 1540 м. Найденные продукты быстро разложились при хранении в холодильнике. Сейчас известно, что бактериальную порчу существенно замедляют низкие температуры и гидростатическое давление даже в 5—10 атм. Полагают, что тщательная упаковка, препятствуя доступу животных и кислороду воды, также способствовала ингибированию биодеструкции. В связи с этим подвергается критике существующий метод сброса отходов в тюках или скоплениях, сводящий к минимуму проникновения животных и **ведущий к консервации чаще, чем к биодеструкции**.

Процессу биокоррозии подвергаются подводные металлические поверхности электростанций и сооружений для добычи нефти на шельфе, корпуса морских судов.

Советскими учеными при исследованиях процессов биокоррозии в открытых районах океанов (Саргассово море) установлено максимальное развитие бактерий на металлических поверхностях на глубине

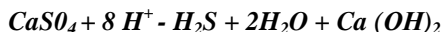
до 50 м. С увеличением глубины до 1000 м их количество резко тормозится понижением температуры. На поверхности из углеродистой стали общее число бактерий после 40 суток экспозиции достигало  $1,3 \cdot 10^9$  кл/см<sup>2</sup>, на алюминиевом сплаве — сотен миллионов клеток на 1 см<sup>2</sup> как и на нержавеющей стали. Меньшая численность бактерий наблюдалась на поверхности латуни из-за токсичных свойств меди.

**Бактерии-образователи** были представлены различными физиологическими группами: аммонификаторами, нитрификаторами, денитрификаторами, аэробными сапрофитами, гнилостными анаэробами. Наиболее распространенными родами оказались *Micrococcus*, *Bacterium*, *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Chromobacterium*. В зависимости от состава металла коррозионный процесс протекал по-разному. Наиболее интенсивно в морской воде корродирует углеродистая сталь, меньше корродирует (*вне зазора*) нержавеющая, а в зазорах активно разрушается вначале за счет деятельности аэробных, затем факультативно-анаэробных бактерий. Близкие результаты получены и в северо-западной части Тихого океана.

В прибрежной полосе Баренцева моря на поверхности стальных образцов через 150 суток наблюдения преобладали сульфатвосстанавливающие бактерии (до 81%) и отсутствовали нитрифицирующие, тогда как на стекле, развитие гнилостных бактерий шло значительно интенсивнее, особенно в первые дни.

Для морских акваторий показано значение в биокоррозии сульфатредуцирующих бактерий. Противообрастающие краски с пленкообразующей основой (канифоль, парафин) подвергаются атаке морскими бактериями, которые используют их ингредиенты в качестве источника углерода и энергии.

В морской воде применяется катодная защита, причем на ее экономичность положительно влияют известковые пленки, оседающие на катодно поляризуемую поверхность металлов. Затрудняя диффузию кислорода к металлической поверхности, они в десятки раз снижают силу тока, необходимую для эффективной защиты. Однако под влиянием развития агрессивных сульфатвосстанавливающих бактерий *Desulfovibrio desulfuricans* эффективность катодной защиты углеродистой стали снижается при сохранении тормозящего биокоррозионного эффекта, снижая его в 6 раз. Подобрана, оптимальная плотность защитного тока при наличии сульфатвосстанавливающих бактерий, которая не должна превышать 0,06 мА/см<sup>2</sup>. Катодная защита амфотерных металлов: меди и латуни (как и алюминия) менее эффективна, так как образуется мало известковой пленки. **Присутствие сульфатвосстанавливающих бактерий на этих металлических поверхностях снижает защитный эффект примерно в 4 раза.** При этом - ускоряется деполяризация на катодных участках согласно



### **Резюме**

**1.** Галофильные бактерии роды *Vibrio*, характерные для морской среды, являются возбудителями заболеваний человека и гидробионтов - объектов промысла и марикультуры. Некоторые виды (*V. parahaemolyticus*, *V. fischeri*) могут вызывать кишечные заболевания у человека после употребления

обсемененных морепродуктов, протекающие по типу пищевых отравлений, а также тканевые (раневые) инфекции (*V. alginolyticus*). *V. anguillarum* вызывает инфекционное заболевание рыб — вибриоз у ценных промысловых видов таких, как: морская форель, лосось, уторь, камбаловые и другие, которое сопровождается массовой гибелью гидробионтов или переходит в хроническое течение. Новый вид *V. tubiachii* является патогеном двусторчатых моллюсков, а ферментирующий лактозу штамм *V. vulnificus* высоко вирулентен для человека.

Интенсивное загрязнение прибрежных районов сточными водами стимулирует, за счет аллохтонного органического вещества развитие и естественных патогенов, таких как морские галофильные вибрионы, и привносимых микроорганизмов.

2. С хозяйственно-бытовыми и канализационными сточными водами в прибрежные экосистемы поступают несвойственные им микроорганизмы, в том числе патогенные, что означает биологическое загрязнение прибрежной зоны. Морские экосистемы, их микробный компонент реагирует гомеостатически, стремясь восстановить стабильность. При этом большое значение имеет исходная численность, разнообразие видового состава естественных популяций и взаимоотношения микроорганизмов разных трофических уровней. К частности, при самоочищении быстро возрастает численность популяций микробных хищников, число которых сокращается до исходного уровня при истощении источника пищи.

Выживаемость патогенных микроорганизмов в прибрежных морских водах и эстуариях в значительной степени определяется их способностью к самоочищению. Она повышается при низких температурах и колеблется от нескольких дней до нескольких месяцев. Для индикации бытового загрязнения морских вод наряду с кишечной палочкой порой используют и другую колиформную бактерию — *Enterobacter aerogenes*, особенно для донных осадков. С той же целью контролируют наличие и численность не только свободно живущих колиформных бактерий; но и выделяемых - из моллюсков — активных фильтратов морской воды.

3. Биоповреждения в морской среде возникают в ответ на то новое, что вносит человек, и отражают закономерный процесс поддержания гомеостаза, когда биодеструкции подвергаются все объекты, погруженные в море. Первыми их колонизаторами являются микроорганизмы. Концентрация питательных веществ на границе раздела твердой и жидкой, фаз обуславливает сукцессию микробных популяций на поверхности. В первую очередь, происходит **необратимая сорбция мелких палочек**, затем кокков и спиральных форм, позднее стебельковых и почкующих бактерий, что привлекает хищных простейших. Модифицированная поверхность привлекает микро- и макроводоросли, а также моллюсков и ракообразных. Изучение процессов биопорчи позволило установить важную роль деятельности морских животных, продырявливающих искусственные материалы и обеспечивающих доступ вглубь их оксигенированной воды и микроорганизмов. Биоповреждению подвергаются даже сверхпрочные стальные конструкции, причем, в образовании коррозионных продуктов участвуют сульфатвосстанавливающие и некоторые гетеротрофные бактерии.

Применение защитных покрытий в качестве первой мишени для микробной атаки и **биоцинов** ингибирует, на определенное время, процесс разрушения подводных объектов.

Рост экономического ущерба от биоповреждений в море, на фоне развивающегося освоения океана человеком, делает особо актуальной и социально значимой задачу управления процессами биодеструкции: сохранить на определенный срок искусственные материалы, а отходы разрушить без загрязнения окружающей среды. В настоящее время на стадии решения находится проблема использования обрастаний в народнохозяйственных целях. В дальнейшем предстоит углубленное изучение процессов биодеструкции в разных экологических ситуациях и поиск кардинальных решений.

## Глава 9

### РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ В ЗАЩИТЕ ОКЕАНА ОТ ЗАГРЯЗНЕНИЯ



За последние 100 лет развития человеческой цивилизации загрязняющие вещества постепенно распространились *из рек в эстуарии, в прибрежные зоны, шельфовые моря и в настоящее время обнаруживаются в открытом океане*. Эффекты загрязнений опасны в глобальных масштабах, например, при больших разливах нефти, так как нарушается обмен веществом (газо- и водообмен) и тепловой энергией через поверхность раздела океан-атмосфера, его интенсивность, количественные потоки. Тревожным сигналом неблагополучия морских экосистем является отчетливая тенденция к увеличению концентраций загрязнителей, поступающих в океан через границы раздела: суша — море, атмосфера — море, отложения — вода. Нет никаких оснований для оптимистических расчетов на то, что экосистемы океана выдержат любой натиск цивилизации, обладая мощной гомеостатической системой в виде микробных сообществ, обеспечивающих биогеохимические превращения различных соединений.

Участие микроорганизмов в процессе самоочищения океана будет рассмотрено на примере нефтяного загрязнения как наиболее крупномасштабного и интенсивно изучаемого, а также в связи с ростом нефтедобычи на шельфе. Однако даже процессы интенсивного микробного окисления, сокращающие нефтяное загрязнение, чреваты неблагоприятными для человека последствиями, такими, как возможное нарастание патогенных и условно-патогенных форм, изменение развития микробных популяций и трудно предсказуемом направлении. Так антропогенное воздействие на океан бумерангом может обернуться воздействием на человека.

### 9.1. КАНАЛЫ ПОСТУПЛЕНИЯ ЗАГРЯЗНЯЮЩИХ ВЕЩЕСТВ И ХАРАКТЕРИСТИКА ХИМИЧЕСКИХ ТОКСИКАНТОВ

В связи с общим техническим прогрессом в окружающую нас среду стали поступать в большом количестве отбросы индустрии и среди них синтетические химические соединения, с которыми ранее микроорганизмы в природе не сталкивались. Даже относительно небольшие количества этих веществ не безразличны для растительного, животного мира океана и для человека. В связи с этим организованы специальные службы слежения или мониторинга за состоянием воды и атмосферы.

В чем опасность загрязнений, особенно соединениями, несвойственными экологической системе? Взаимоотношения в экологической системе складывались на протяжении миллионов лет. Нарушение этих взаимоотношений может приводить к трагическим последствиям. Так, разлив нефти на поверхности моря приводит к гибели растительного и животного мира в районе бедствия и его опустошения на ряд лет.

*Предположение биологов о том, что новое соединение, попав в среду, вызовет адекватное изменение генотипа у микроорганизмов, и соединение начнет включаться в метаболизм, оказалось несостоятельным.* Изменения в метаболизме микроорганизма *возможны лишь в том случае, если затрагиваются ферментные системы, которые катализировали превращение веществ, сходных с впервые появившимися.* Таким образом, ряд новых соединений будет **накапливаться** в среде, не включаясь в круговорот веществ в биосфере. Другой ряд соединений может блокировать ферментные системы, нарушая нормальные процессы жизнедеятельности и приводя к гибели организма. Третий путь воздействия загрязнений проявляется в том, что организм может не погибать, но накапливать в клетке вещество, которое будет оказывать токсическое действие на другие организмы, связанные с ним в одну пищевую цепь.

Можно говорить о двух каналах поступления загрязняющих веществ в морскую воду.

1. Непосредственный сброс химических веществ в моря и океаны и их вынос с речным стоком.
2. Образование атмосферного резервуара техногенных примесей, т. е. переход ряда веществ с суши в атмосферу с последующим попаданием их на поверхность океана, главным образом, с атмосферными осадками.

Газообразные и аэрозольные загрязнения на примере продуктов ядерных взрывов приводят к ситуации глобального загрязнения Мирового океана, что, в свою очередь, может привести к экологическим аномалиям планетарного характера.

О величине и соотношении потоков основных химических токсикантов в Мировой океан можно судить по данным табл. 11.

Таблица 11

Характеристика производства и скорости поступления в Мировой океан основных загрязняющих веществ (по С.А. Патину, 1979)

Вещество	Мировая продукция, тыс. т за год	Поток в океан, тыс т в год		Процент атмосферного выпадения от суммарного потока в океан	Природный поток, тыс т в год
		Прямое загрязнение и сток с суши	Атмосферное выпадение		
Нефть	1820000	-	600	12	100
Углеводороды	-	5100	90000	96	-

нефтяного происхождения					
<b>Тяжелые металлы</b>					
свинец	3000	>3	300	>70	100
ртуть	9	>0,8	80	>90	3
кадмий	15	>0,1	10	—	0,5
<b>Хлорированные углеводороды</b>					
ДДТ	100	>1	25	>25	0
альдрин	100	>1	25	>25	0
бензил-гексахлорид	100	>1	50	>50	0
полихлорированные бифенилы	50—100	<5	20	>80	0
<b>Легколетучие органические соединения</b>					
дихлорэтан	5000	—	500	—	—
фреоны	500	—	500	—	—
Прочие	2 10 <sup>4</sup> — 3 10 <sup>4</sup>	—	3000	—	—

**Прим.:** Бензин, керосин и другие фракции нефти и продукты их неполного сгорания и деградации в атмосфере.

Ниже приводятся некоторые данные о веществах, загрязняющих океан (по состоянию на начало 1980-х годов).

1) Атмосферный поток антропогенных углеводородов равен 50—90 млн. т за год и возникает в связи с испарением, неполным сгоранием, и улетучиванием в атмосферу бензина, керосина и других легких фракций нефти. Около 90% этих веществ выводится в атмосферу в северном полушарии и находится в атмосфере **0,5—2,3 года**. Данные о составе подобных углеводородов, их поведении и трансформации в море практически отсутствуют.

2) Из группы тяжелых металлов наиболее распространены **ртуть, свинец и кадмий**. Эти элементы (особенно Hg и Pb-) выделяются преимущественно в атмосферу при сгорании всех видов ископаемого топлива. В частности, 90% ртути переходит в газовую фазу при сжигании размельченного угля. Пары ртути переходят в атмосферу в результате усиления дегазации верхних слоев земной коры при распаивании почвенного покрова и добыче ископаемых открытым способом.

Свидетельством нарастания глобального антропогенного потока ртути и свинца в океаны может служить обнаружение в ледниках Гренландии таких количеств этих металлов, которые превышают их природный уровень (измеренный в 1900 г.) в 560 раз. Свинец попадает в атмосферу как в результате сжигания каменного угля, выплавки металлов, так и за счет выброса в атмосферу продуктов неполного сгорания горючих смесей, обогащенных **тетраэтилсвинцом**. Существуют и другие источники локального или регионального загрязнения тяжелыми металлами, обусловленные их промышленным и сельскохозяйственным применением.

Если выброс ртути и свинца будет нарастать пропорционально количеству сжигаемого ископаемого топлива и количеству золы в атмосфере, то к 2000 году глобальный поток тяжелых металлов в атмосферу и океан увеличится не менее, чем в 6 раз. Полагают, что это минимальная оценка, не учитывающая других каналов поступления токсикантов.

3) Группа хлорированных углеводородов также относится к токсикантам глобальной распространенности и в отличие от нефти и тяжелых металлов не имеет природных аналогов.

Это пестицидные препараты (**ДДТ, алдрин, бензил-гексахлорид**) и полихлорированные бифенилы (**ПХБ**) — вещества, чрезвычайно широко применяющиеся сейчас в промышленности и сельском хозяйстве. Все они устойчивы и летучи и переходят в атмосферу в виде паров и аэрозолей, затем выпадая на поверхность суши и гидросферы. На стадии применения от 10 до 70% ДДТ распределяется в атмосфере, а около 50% поступает из верхних слоев почвы в атмосферу в результате испарения. Кроме того, ДДТ и полихлорированные бифенилы испаряются из почвы вместе с водой. Хлорорганические препараты и их метаболиты присутствуют в образцах морской фауны на всех широтах вплоть до Антарктики.

Количество синтезированных хлорорганических веществ сельскохозяйственного назначения превышает 3,5 млн. т, причем больше 1,5 млн. т уже распределено в водных и наземных биоценозах. Некоторые из развитых стран прекратили или резко сократили производство и применение ДДТ, однако вопрос о загрязнении этим токсикантом среды по-прежнему актуален. Особое опасение вызывают полихлорированные бифенилы, токсичные и высококумулятивные для живых организмов вещества, применяемые в более чем 100 видах производств.

4) Широкие масштабы выделения в окружающую среду получили и два типа веществ: низкокипящие органические жидкости, и газы (дихлорэтан, фреоны, растворители) и канцерогенные вещества, обладающие blastomogennymi свойствами (полициклические ароматические углеводороды типа бенз(А)пирена). Ежегодное поступление в атмосферу дихлорэтана и фреонов составляет не менее 1 млн. т, а низкокипящих органических растворителей до 2 млн. т.

Общее количество стойких углеводородов, поступающих в атмосферу, равно примерно 50 млн. т в год.

5) Следует оказать и о загрязнении морских вод остатками твердых пластмасс и органических пленок (мировое их производство 20 млн. т в год). Среднее содержание пластмассовых частиц в Саргассовом море составляет 290 т/км<sup>2</sup>.

6) Нефть сырая — около половины ее поступления в море связано с морским транспортом и нефтедобычей на шельфе.

7) Загрязнение органическими веществами различного состава и происхождения, детергентами и соединениями фосфора вызывает интенсивное развитие некоторых водорослей, что вторично загрязняет море продуктами их метаболизма и распада.

Наиболее загрязнена в океане полоса от 30° до 60° с. ш., где сосредоточены главные индустриальные и урбанизированные зоны. Повышенное загрязнение отмечено в эвфотическом слое, поскольку поверхностные воды являются первым коллектором атмосферных загрязнений, прибрежных сбросов, сточных вод и других отходов. Поверхностное загрязнение отмечено и в неритической зоне (зоне открытых вод). Если наложить зоны загрязнения и биопродуктивности, то оказывается, что они совпадают. Максимальная концентрация живых организмов отмечена в поверхностном слое и особенно в неритической зоне и внутренних морях. Там же сосредоточены основные потоки токсикантов.

Таким образом, процесс химического загрязнения морской среды характеризуется: 1) максимальными уровнями загрязняющих веществ в эвфотическом слое; 2) повышенным загрязнением экосистем неритической зоны и внутренних морей; 3) зональностью распределения токсических примесей и широтным эффектом (по широте источника); 4) «мозаичностью» концентраций токсикантов в воде за счет турбулентного перемешивания водных масс, специфики поведения микроколичеств веществ и мозаичности распределения жизни; 5) их локализацией в живых организмах гипонейстана и бентоса и 6) совпадением зон максимального загрязнения с областями высокой биомассы и продуктивности.

## 9.2. МИКРОБНОЕ ОКИСЛЕНИЕ НЕФТИ В МОРЕ

Нефть в море встречается в разных формах: а) в виде мономолекулярной пленки; б) пленки толщиной до нескольких см; в) пленок на скалах; г) нефти в осадках; д) эмульсий «вода в нефти»; е) эмульсий «нефть в воде»; ж) нефтяных агрегатов. Преобразование нефтяной пленки осуществляется в ходе ряда физико-химических и биологических процессов: испарение— эмульгирование — растворимость— окисление — образование нефтяных агрегатов — седиментация и биodeградация.

**9.2.1. Масштабы и источники загрязнения морской среды нефтью.** Среди химических загрязнителей Мирового океана поступление нефти и ее углеводородов представляет наибольшую опасность, как по объему и масштабам загрязнения, так и по степени отрицательного воздействия на водные экосистемы.

В зависимости от преобладания в сырых нефтях углеводородов определенного класса (до 5%) они делятся на парафинистые, нафтеновые и ароматические. Нефти отличаются, кроме того, содержанием смол, асфальтенов и других соединений.

Мировая добыча нефти растет: с 1820 млн. т/год в 1969 г. до 4 млрд. т в 1980 г. Увеличивается нефтедобыча на шельфе в северном полушарии, где процессы биodeградации углеводородов нефти замедлены из-за низких температур. Все это вызывает вполне понятную настороженность.

В настоящее время поступления нефти в море без учета разливов при авариях оцениваются в 6,25 млн. т/год и складываются следующим образом (в млн. т/год):

- 1) приток от морского транспорта — **2,25** (из всех поступлений);
- 2) через речные стоки и от приморских городов—**1,9**;
- 3) с береговым стоком — **0,8**;
- 4) из атмосферы — **0,6**;
- 5) с естественными выходами — **0,6**;
- 6) с потерями при добыче на шельфе — **0,1**.

В связи с увеличением транспортных перевозок, увеличением числа скважин на шельфе растут величины загрязнения моря от аварийных разливов. Все это может создавать ситуацию локального, регионального, полусферического и глобального загрязнений.

### 9.2.2. Видовое разнообразие, распространение и численность нефтеокисляющих микроорганизмов в морской среде.

В настоящее время выделено свыше тысячи штаммов углеводородоокисляющих микроорганизмов,

которые поддерживаются в различных коллекциях. Описано 70 родов углеводородоокисляющих микроорганизмов, из них 28 родов бактерий, 30 родов мицелиальных грибов и 12 родов дрожжей.

Среди нефтеокисляющих бактерий с высокой активностью можно выделить грамположительные коринеформные бактерии (*Mycobacterium*, *Nocardia*, *Corynebacterium*, *Arihrobacter* и др.), представителей рода *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Alcaligenes*.

Что касается нефтеокисляющих дрожжей, приуроченных, главным образом, к поверхностным слоям вод, то большинство их относится к родам *Candida*, *Rhotorula* и *Trichosporon*, реже активны представители родов *Debaryomyces*, *Endomyces*, *Pichia*, *Tolrulopsis*. Дрожжи окисляют в основном парафиновую фракцию нефти. В морских и пресноводных экосистемах встречаются практически одинаковые представители, разлагающие углеводороды нефти.

Среди мицелиальных грибов, наиболее активно окисляли нефть представители родов *Penicillium*, *Aspergillus*, *Fusarium*, *Mucor* и *Cladosporium*.

Следовательно, нефтеокисляющая микрофлора разнообразна, представлена как бактериями, самой многочисленной по генофонду группой, так и грибами, и отличается по активности возложении нефти и ее углеводородов.

Кроме того, нефтеокисляющая микрофлора обладает различным набором углеводород - деградирующих ферментов, а сам процесс минерализации нефти является **многостадийным** и требует **ассоциации различных видов микроорганизмов**. При этом роль групп бактерий, мицелиальных грибов, дрожжей и их видов **на различных стадиях окисления углеводородов различна**. В экспериментальных условиях, в смешанных культурах, наблюдалась **сукцессия микробных популяций, изменение численности отдельных родов, смена доминирующих видов**.

**Углеводородоокисляющие бактерии широко распространены** в различных акваториях Мирового океана, в частности, **парафиноокисляющие** бактерии являются обычными компонентами морских экосистем.

Когда для оценки численности углеводородоокисляющих бактерий используется **агаризованная среда с 1% нефтепродукта**, тогда в эту группу попадают и углеводородоустойчивые бактерии, питающиеся за счет агар-агара. При контрольных посевах на твердые среды на силикагелевой основе, содержащие нефтепродукт, численность истинно окисляющих углеводороды бактерий составляла лишь 42—80% от исходной.

Из других особенностей численности нефтеокисляющих бактерий необходимо отметить следующее: **1)** в местах хронического загрязнения их количество достигает  $10^3$ — $10^5$  кл/мл, что составляет от 35 до 80% популяции всех сапрофитов; **2)** при аварийных разливах нефти их численность может быстро повышаться за короткое время до  $10^7$ — $10^9$  кл/мл; **3)** в донных осадках прибрежных и открытых областей океана количественные колебания углеводородоокисляющих бактерий значительны — от 10 до  $10^9$  кл/г ила.

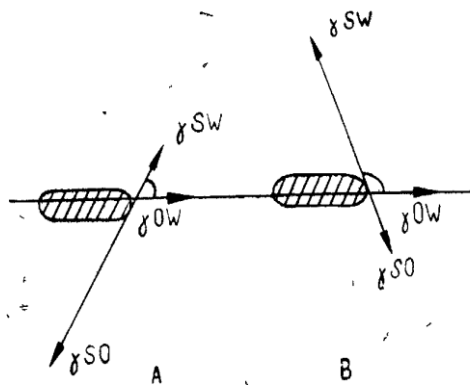
Следовательно, при интерпретации данных об углеводородоокисляющих бактериях в прибрежных водах и открытых районах следует соблюдать осторожность и использовать данные химического мониторинга, так как их численность может быть высокой в незагрязненных районах, а при превышении ПДК сверх 0,05 мг/л может не коррелировать с количеством углеводородов.

**9.2.3. Микробиологическая деградация нефти.** Самоочищение океана обеспечивается комплексом физико-химических и биологических превращений нефти. Важная роль в ее разрушении принадлежит микроорганизмам.

Судя по конечным результатам, можно выделить два типа биохимического окисления углеводородов микроорганизмами: **1)** превращение углеводородов в обычные промежуточные продукты, используемые для построения клеточного вещества, при этом микроорганизмы способны утилизировать его как единственный источник углерода и энергии; **2)** превращение углеводородов в промежуточные продукты, которые не усваиваются микробной клеткой, либо используются не полностью как ростовой субстрат, либо являются более токсичными.

В сложном процессе разрушения нефти микроорганизмами можно выделить три последовательные стадии: **1)** прямого контакта углеводородов с поверхностью клетки; **2)** поглощения путем пассивной диффузии и растворение углеводорода в липидных структурах клетки; **3)** внутриклеточного окисления с воздействием ферментных систем на углеводороды.

В понимании первой стадии прямого контакта микроорганизмов с нефтью большое значение имеет теория интерфазных взаимодействий. Известны различия в поведении обычных и кислотоустойчивых бактерий в нефтеводной интерфазе. **Кислотоустойчивые легко проходят через интерфазу в нефть и только в незначительном количестве остаются в интерфазе**. Некислотоустойчивые бактерии (*Vibrio parcolans*, *Salmonella typhi*, *Bacillus subtilis*) стабильно остаются в интерфазах, а подвижные могут плыть по направлению к водной фазе. На **рис. 19** отражены возможные ситуации с точки зрения интерфазных натяжений ( $\gamma$ ). Фазы обозначены: **s** — бактерия, **о** — нефть,



**Рис. 19.** Интерфазные натяжения, действующие на периферию бактерии, находящейся в равновесии в нефте-водной интерфазе (адаптировано по К. С. Marshall, 1976). Стрелки, их направление и длина указывают направление и интенсивность пограничных натяжений в отношении поверхности бактерий. **А**—когда  $\gamma_{so} > \gamma_{sw} + \gamma_{ow}$  бактерия движется вовнутрь водной фазы; **В**—когда  $\gamma_{sw} > \gamma_{so} + \gamma_{ow}$ , бактерия движется вовнутрь нефтяной фазы  
**Прим.:** \* Коронелли Т. В. Поглощение углеводов бактериями. // Acta biotechnol., 3. 1983, №4. 309-318.

Использование углеводов, как субстратов, начинается с их поглощения микроорганизмами. В последних исследованиях установлены различия в механизме пассивной диффузии у разных нефтеокисляющих бактерий. **Микобактерии** солируют парафин в толстой липофильной клеточной стенке, **артобактерии**, возможно, как в стенке, так и в особых липофильных каналах, подобно дрожжам, а **псевдомонады** — вне клетки. Последние выделяют во внешнюю среду **пептидогликолипид**, который, связываясь с молекулами углевода в силу гидрофобных взаимодействий, преобразует их в **амфифильные мицеллы** с аттрактными свойствами. **Псевдомонады** направленно движутся к ним, отыскивая в среде.

В усвоении углеводов важное значение имеет эмульгирование парафинов микроорганизмами. Образующиеся при этом эмульсии могут быть двух видов: крупнодисперсная (**макроэмульсия**) и мелкодисперсная (**микроэмульсия**) с диаметром капель меньше 1 мкм (вплоть до 1 молекулы). Макроэмульсия образуется как в результате увеличения числа клеток с липофильной поверхностью, так и **за счет выделения бактериями и дрожжами в окружающую среду эмульгаторов липидной природы.**

В случае микроэмульсии происходит **псевдорастворение парафинов**, важное для поглощения субстрата микроорганизмами с низкой гидрофобностью внешних слоев из родов *Pseudomonas*, *Arthrobacter* и *Acinetobacter*, а также некоторых дрожжей. **Псевдорастворение n-алканов** осуществляется внеклеточными эмульгаторами, например, у *Ps.aeruginosa* пептидогликолипидом, наиболее энергично выделяемым в конце экспоненциальной фазы роста. Следует подчеркнуть, что микроорганизмы с липофильной поверхностью эффективно используют как макро- так и микродисперсную форму углеводов.

**Биохимическое окисление углеводов нефти осуществляется внутриклеточно** - ферментными комплексами мембранных структур.

**Механизмы окисления углеводов нефти трех классов различны**, в связи с этим будут рассмотрены пути окисления парафинов, циклоалканов и ароматических углеводов.

Окисление **n-алканов** или **неразветвленных парафинов с прямой цепью атомов углерода** осуществляется неспецифическими гетеротрофным бактериями (за исключением метаноокисляющих), распространенными повсеместно. Они являются нормальным компонентом незагрязненных экосистем, и этим определяется высокая способность последних к самоочищению при попадании нефти. Окисление парафинов могут выполнять сапрофитные микобактерии и родственные им формы, ряд видов псевдомонад, некоторые роды дрожжей и мицелиальных грибов.

Превращение **n-алканов** осуществляется по схеме: субстрат=>первичные спирты=>альдегиды=>жирные кислоты=>- $\beta$ - (реже  $\phi$ -) окисление. Окисление начинается с введения в концевую метильную группу одного атома кислорода. Такое монотерминальное окисление обеспечивается **гидроксилазами** или **оксидазами смешанных функций**.

Окисление ароматических углеводов идет крайне медленно, особенно **полиароматических**.

Проникая в клетку, ароматические соединения могут нарушать проницаемость мембран, блокируют некоторые ферменты, т.е. действуют как **клеточные яды**. Несмотря на их высокую токсичность, существуют микроорганизмы, способные их расщеплять. Это представители родов *Nocardia*, *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, некоторые грибы, например, *Sporotrichum pulverulentum*.

Огромная роль в утилизации ароматических соединений принадлежит **процессам соокисления**, но при неполном окислении **могут накапливаться ещё более токсичные и мутагенные по сравнению с исходными продукты**. Окисление ароматических углеводов **не является свойством рода или вида микроорганизмов**, это штаммовый признак. Так, на фоне общего угнетающего действия токсиканта появляются штаммы, способные его расщеплять, и, которые, вероятно, являются **естественными мутантами**.

Следовательно, если парафины — субстрат, легко окисляемый нормальными микроорганизмами биоценоза, то ароматические углеводороды окисляются, скорее всего,

**мутантами**, а вовлечение их в круговорот является сложным и болезненным для микробиоценоза процессом. Ряд факторов, например, степень дисперсности, оказывает большое влияние на скорость разрушения углеводов. От нее зависит **площадь контакта с микроорганизмами, которая лимитирует этот процесс** (рис. 20).

В связи с этим применяют *дисперсанты*, однако некоторые из них из-за высокой токсичности могут наносить экосистеме больший урон, чем сама нефть. Другие могут ингибировать развитие углеороодооксиляющих микроорганизмов, и, наконец, *нетоксические дисперсанты*, в разной степени оказывают стимулирующий эффект. Следует подчеркнуть, что вносимые эмульгаторы, в свою очередь, загрязняют среду и скорость их биодegradации является предметом специальных исследований. В частности, описана аэробная деградация некоторых неионных дисперсантов морскими бактериями родов *Aeromonas*, *Pseudomonas* и *Flavibacterium*.

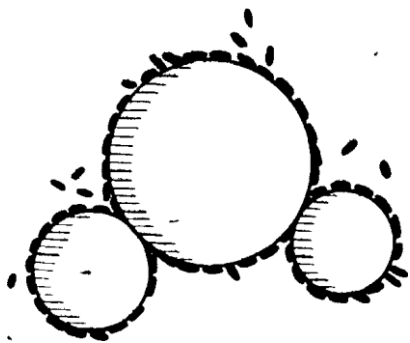


Рис. 20. Схематическое изображение керосинутилизующей бактерии (*Pseudomonas* sp.), оккупирующей большинство полей водно-керосиновой интерфазы (адаптировано по К.С. Marshall, 1976)

Адаптироваться микроорганизмам к условиям хронического загрязнения помогают **плазмиды (внехромосомные факторы наследственности)**, установленные у представителей широко распространенного рода *Pseudomonas*. Характерно, что в чистых водах они не обнаружены среди нефтеокисляющих бактерий. **Плазмиды кодируют экологические свойства и передаются от одних бактерий другим**. Так, из загрязненных нефтью районов плазмиды обнаружены у 21% штаммов морских бактерий, изолированных на сырой нефти как единственном источнике углерода, и у 17% штаммов, изолированных на полиароматических углеводородах. До 50% плазмидсодержащих штаммов имели несколько плазмид, а потому, обладали способностью утилизировать большее разнообразие углеводов нефти.

Основным фактором, **лимитирующим микробное окисление нефти**, является в большинстве случаев, **концентрация биогенных элементов, прежде всего, азота, затем фосфора и в меньшей степени железа**. С увеличением глубины концентрации азота и фосфора растут, а в приповерхностном слое и верхних горизонтах, минеральные формы активно потребляются фито- и бактериопланктоном, для развития которых они также являются факторами трофической лимитации.

**Кислород также является важным условием для биодegradации нефти, поскольку это аэробный процесс. Для окисления 1 мг углеводов необходимо от 3 до 3,73 м кислорода**. Он является **лимитирующим фактором в анаэробных зонах** и часто в донных осадках.

**Гидростатическое давление замедляет микробное разрушение углеводов**. В данных осадках на глубинах при низких температурах нефть сохраняется длительное время. Барофильные нефтеокисляющие бактерии неизвестны.

В заключение следует отметить, что роль микроорганизмов в защите океана от загрязнения нефтью выражается, **во-первых**, в том, что они являются главными **редуцентами углеводов**; **во-вторых**, в повсеместном распространении парафинооксиляющей микрофлоры, что определяет высокую способность экосистем к самоочищению при загрязнении этим углеводородом; **в-третьих, в адаптирующем значении плазмид, циркулирующих в микробной популяции псевдомонад в местах хронического загрязнения**; **в-четвертых**, в уникальном свойстве окислять, хотя и крайне медленно и часто в условиях соокисления, ароматические углеводороды, которые высокотоксичны и обладают канцерогенными свойствами.

Изучение экологических условий биодegradации нефти выявило факторы, лимитирующие ее,— низкие температуры, высокое гидростатическое давление, недостаток азота, фосфора, иногда кислорода в донных осадках.

**9.2.4. Экологические последствия разрушения нефти микроорганизмами.** Экологические эффекты деградации нефтяного загрязнения микроорганизмами в океане можно подразделить на **благоприятные и негативные**.

Известна главенствующая экологическая роль микроорганизмов в минерализации углеводов. Например, доля окисления нефти морскими бактериями в среднем составляет 50— 60% с колебаниями от 20

до 98% в зависимости от условий.

Помимо этого, нефтеакисляющие микроорганизмы, выделяя прижизненно и поставляя в среду после отмирания много разнообразных органических веществ, стимулируют в зонах своего размножения развитие других гетеротрофных микроорганизмов. При благоприятном влиянии экологических факторов в условиях океана происходит массовое развитие парафиноокисляющих бактерий. Из отрицательных последствий микробной деградации нефти, которая является аэробным процессом, следует назвать: 1) интенсивное потребление кислорода, который может лимитировать развитие других аэробных микробов; 2) возможное накопление продуктов неполного разложения ароматических -уг-леродов, оказывающих токсическое и мутагенное действие; 3) перестройка микробного ценоза и развитие родов, таксоно-мически близких к патогенным представителям *Mycobacterhyn tuberculosis*, *M. leprae*, *Corynebacterium diphtheriae*, *Candida albicans*, *Pseudofflonas aeruginosa*. Настораживают случаи заболевания, зарегистрированных в США, Канаде, Швеции, которое вызывает *Mycobacterium marinum*. Оно проявляется тяжелыми кожными поражениями (гиперкератоз) на локтях и коленях.

### 9.3. ТЕРМАЛЬНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

**Термальное загрязнение** — это сброс в море нагретых вод, прошедших через системы водного охлаждения электростанций и промышленных предприятий. Это второй по вредности существенный фактор загрязнения моря.

В связи с недостатком пресной воды водяное охлаждение все большего числа электростанций обеспечивается морской водой. С 1980 г. в США примерно 30% ТЭС работает вблизи эстуариев. Общий объем термального сброса еще никем не подсчитывался, но о масштабах его можно судить по ряду данных. В США для системы водного охлаждения ТЭС, работающих на угле и нефти, требуется 4 млн. кубометров пресной и морской воды в минуту, температура воды при сбросе на 5—15° выше температуры естественных вод. В Японии на охлаждение только атомных электростанций требуется 130 тыс. кубометров морской воды в минуту. **Температура вод заливов в районах сброса в поверхностных слоях повышается на 3—6°**. Это приводит к уменьшению их насыщенности кислородом, понижению вязкости, смещению сезонного ритма — **ненормальному удлинению гидрологического лета**. Это, в свою очередь, ведет к увеличению застойности вод, увеличению осадкообразования и заиливанию дна. Нагрев природных вод на 4—6° может привести к гибели и угнетению психрофильных видов микроорганизмов и появлению в биоценозе термотолерантных и термофильных, может измениться чувствительность видов к токсикантам.

### 9.4. РАДИОАКТИВНОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Радиоактивные элементы, содержащиеся в океане, имеют естественное и искусственное происхождение.

Основными источниками естественных радиоактивных элементов в океане являются терригенный материал (жидкий и твердый речной сток, жидкий и твердый ледовый сток, эоловой перенос, абразия берегов, атмосферные осадки) и подводные гидротермы.

Источниками антропогенного загрязнения биосферы радиоактивными элементами являются: 1) продукты ядерно-физических превращений элементов, в частности, спонтанное деление тяжелых элементов (урана, тория, плутония и др.); 2) взрывы ядерных устройств \*; 3) энергетические установки, работающие на ядерном топливе; 4) заводы по переработке ядерного топлива; 5) научно-исследовательские центры. (Прим.: \* После подписания договора о запрещении испытаний ядерного оружия в 1963\* г. Франция и КНР продолжали его испытания в атмосфере.)

Ю. В. Кузнецов и А. П. Лисицин (1979) отмечают следующие пути поступления радиоизотопов в моря и океаны: 1) выпадение радиоактивных осадков в месте взрыва; 2) глобальные выпадения продуктов ядерного взрыва из атмосферы в процессе ее самоочищения; 3) вынос радиоактивных загрязнителей речными системами; 4) сброс радиоактивных отходов судами с ядерными силовыми установками; 5) прямой сброс радиоактивных отходов в океан. (Прим.: \*\* В Советском Союзе применяют битумирование радиоактивных отходов атомной промышленности и захоронение в водонепроницаемых слоях суши.)

Современная радиоэкологическая ситуация такова, что в поверхностных водах и гидробионтах открытого океана содержание стронция-90 и цезия-137 относительно стабильно, но заметно нарастает количество радионуклидов в экосистемах внутренних морей.

Бактерии, как и другие гидробионты, способны накапливать радиоизотопы в своих телах. У водных **бактерий коэффициент накопления** стронция-90, составлял 440, рутения — 106—855, цезия-137—100, а цезия-144 — 11140. Эти коэффициенты являются **высокими и очень высокими**. Причем, эти радионуклиды могут передаваться по пищевой цепи высшим организмам.

## **Глава 10. Методы исследований в морской микробиологии.**

К настоящему времени морская микробиология располагает значительным арсеналом методов исследования. Они имеют свои особенности по сравнению с методами работы на пресноводных водоемах, связанные с условиями работы в океане, их глубинами, соленостью вод, со своеобразием морских микроорганизмов.

Стремительное развитие морской микробиологии за последнее десятилетие привело к появлению большого числа новых методов и к ревизии и модификации старых.

В разделе дается представление об основных методах, широко используемых при стандартных микробиологических исследованиях в океане. Описаны методы, которые отражают оригинальные подходы



к изучению морских микроорганизмов. Выбор метода исследования определяется конечной задачей работы. При этом существует определенная последовательность в изучении объекта. На первом этапе выявляется присутствие микроорганизмов, затем выясняется структура популяции, количество клеток и их морфологические особенности. Методы, определяющие активность микроорганизмов, логически связаны с определением их положения в общей классификационной системе.

## 10.1. ОТБОР ПРОБ

**10.1.1. Выбор места и времени взятия проб.** При изучении количества и состава микробных популяций анализируются обычно малые объемы, несопоставимые с теми массами воды или площадями дна, которые они должны представлять. Поэтому выбор времени для места взятия проб является очень важным, тем более что **морские водоемы не являются гомогенными системами**, а имеют определенную пространственную структуру и временную изменчивость, что следует учитывать при отборе проб.

Выбор места зависит от конкретных задач, которые стоят перед исследователем. При характеристике какой-либо акватории отбор проб воды производится в нескольких ее точках, которые называются **станциями**. Станции располагаются в определенном порядке, составляя разделы, или **полигоны**. Для изучения вертикального распределения микроорганизмов пробы берут на различных глубинах, чаще всего - соответствующих **стандартным гидрологическим горизонтам (0, 10, 25, 50, 75, 100 и т. д. м)**. В последнее время все чаще в практику океанологических исследований вводится прицельный отбор проб, проводящийся на основании непрерывного вертикального зондирования водной толщи.

Для изучения **динамики численности и состава микробных популяций во времени** ограничиваются небольшим количеством станций, но пробы отбирают **периодически** (раз в сезон, месяц, неделю и т. д.), с частотой, зависящей от конкретной задачи исследования.

**10.1.2. Приборы для отбора проб из морских местообитаний.** В зависимости от того, ставится ли задачей изучение микрофлоры, обитающей в водной толще, донных отложениях или на поверхностях раздела «вода — атмосфера» или «вода — донные отложения», прибегают к **пробоотборникам** следующих типов.

**10.1.2.1. Приборы для отбора проб воды.** При отборе проб воды для микробиологического анализа в океанических условиях микробиологи встречаются со значительно большими трудностями, чем при изучении микрофлоры внутриконтинентальных мелководных водоемов.

Общее требование ко всем микробиологическим пробоотборникам — изоляция внутреннего объема от окружающей среды во время спуска и подъема прибора во избежание занесения посторонних микроорганизмов — трудно удовлетворимо на больших глубинах из-за высокого гидростатического давления, достигающего величины в несколько сот атмосфер. Такое давление сплюсчивает стенки металлических батометров, если последние оказываются закрытыми при спуске, затрудняет работу спусковых механизмов и позволяет работать со стеклянными приборами только на ограниченной глубине. При работе на мелководье (до 30—40 м) можно пользоваться бутылками, укрепленными в утяжеленной раме (**батометры Францева, Родиной**).

Гидрологические батометры **типа батометра Нансена или батометра Ван-Дорна** представляют собой открытые с обоих концов металлические или пластмассовые цилиндры, которые закрываются на нужной глубине посыльным грузом, и в закрытом виде поднимаются наверх.

Они давно используются гидробиологами и достаточно надежны в работе. Эти батометры могут **безоговорочно применяться при определении общей численности микроорганизмов в фиксированных пробах, а при достаточно тщательной стерилизации (например, промывка этанолом) дают хорошие результаты и при других исследованиях**. Однако возможность заражения их внутренней поверхности в **момент прохождения поверхностного слоя воды, обогащенного микроорганизмами, а также в случае применения металлических батометров, бактерицидное действие их стенок нежелательно**.

Стремление микробиологов опускать пробоотборники на заданную глубину в закрытом виде привело к созданию многочисленных приборов, среди которых наиболее известны батометры Исаченко (1907), Буткевича (1934), Зобелла (1946), Сибурса (1963), Тага (1968) и их модификации. Большинство этих приборов представляют собою либо стеклянные баллоны, воздух из которых выкачивается перед спуском, либо резиновые груши, опускаемые в сжатом виде. Отбор воды осуществляется либо через стеклянные наконечники, разбиваемые посыльным грузом, либо после перерезания резиновых трубок. Эти **пробоотборники опускаются стерильными, но не обеспечивают герметизации проб после их отбора**, что не исключает возможности подсосывания в пробу воды с вышележащих горизонтов. Кроме того, хрупкость стеклянных частей делает ненадежным отбор проб с глубины в несколько сот метров.

В известной степени это относится к пробоотборникам, основной частью которых является стеклянный шприц большого объема. Эти приборы имеют преимущество в том, что во время отбора пробы шприц отскакивает в сторону, благодаря чему уменьшается опасность загрязнения пробы смазочным материалом от троса. В микробиологическом батометре, разработанном Сорокиным (1964), поршневая система служит для удаления из стеклянного баллона стерильного раствора NaCl, заполняющего баллон при спуске. Однако и поршневые приборы не получили широкого признания.

В настоящее время наиболее широко используется **батометр Нискина** (1962), имеющий вид мешка из полимерной пленки, который растягивается прикрепленными к нему пластинами на установленной глубине

и поднимается в закрытом виде. Однако **заборная резиновая трубка этого прибора остается открытой и при подъеме может произойти подсосывание воды с других горизонтов**, к тому же резервуар из пластика непрочен. Несмотря на указанные недостатки, этот прибор может считаться лучшим из имеющихся в настоящее время. Применяют серию этих мешков, вмонтированных в металлическую станину. Для микробиологов трудности получения проб с больших глубин океана связаны также с необходимостью не только обеспечить стерильность, но и предотвратить живые организмы от воздействия декомпрессии в момент подъема. **Яннашем** и его сотрудниками был разработан прибор, позволяющий сохранить в пробе повышенное давление как в момент отбора пробы, так и при подъеме на поверхность. Однако эти приборы очень сложны в обращении и пока существуют в одной-двух лабораториях. При всем многообразии микробиологических пробоотборников, в основу действия которых положены различные принципы, в настоящее время используются, преимущественно, микробиологические пробоотборники **Зобелла и Нискина**, а также гидрологические батометры **Нансена и Ван-Дорна**, хотя разработки новых приборов в СССР и за рубежом продолжаются.

**10.1.2.2. Отбор нейстона.** Отбор проб воды из тонкого поверхностного слоя, захватывающего область пленки поверхностного натяжения толщиной в несколько сот микрон, производится специальными приборами.

Прибор, предложенный **Цыбань** (1967) и названный бактерионейстонособирателем (БНС), представляет собой стеклянный баллон с сужениями на обоих концах, которые заканчиваются отверстиями. На поверхности моря он удерживается в горизонтальном положении двумя лесками и «облавливает» слой в 0—2 см толщиной.

Для отбора проб из самого тонкого поверхностного слоя в несколько сот микронов были предложены различные модификации экранов из металлической или капроновой сетки, которыми касаются поверхности моря, собирая слой в 150—250 мкм и даже 100 мкм. К таким приборам относятся экраны **Гаррета, Сибурса, Цыбань, Ильинского**.

Вместо сетчатых экранов иногда используют стеклянные пластины или поликарбонатные фильтры, благодаря применению которых удавалось захватить очень тонкий слой в 60—100 и даже всего в 25 мкм. Однако с уменьшением толщины облавливаемого слоя уменьшается и объем исследуемой пробы.

Отбор проб поверхностного микрослоя должен производиться либо со специального бота, либо с наветренной стороны судна, сразу после его остановки. Кроме того, рекомендуется контролировать загрязненность воздуха.

**10.1.2.3. Отбор донных отложений.** Для взятия проб донных отложений морей и океанов до настоящего времени не существовало специальных микробиологических приборов. Образцы микробиологи отбирают из проб, взятых приборами, которые предназначаются для геологических работ и сбора донных животных — **грунтовыми трубками и дночерпателями**. Оба типа этих приборов опускаются в открытом виде и закрываются после отбора пробы.

Основными типами морских отложений являются глины и илы. Отбор их осуществляется прямоточными грунтовыми трубками. Для микробиологических исследований больше всего подходят малые трубки, поскольку наиболее интенсивные микробиологические процессы осуществляются в поверхностном слое донных отложений и достаточно иметь короткие керны или колонки. Пробу для микробиологического анализа отбирают из центральной части колонки после того, как стерильным прожженным скальпелем очищают ее поверхностный слой, соприкасавшийся со стенками трубки. Обычно колонку разделяют на части, исследуя ее послойно (0—2, 2—5, и т. д. см). Серьезным недостатком существующих грунтовых трубок является то, что в них не сохраняется самый поверхностный слой грунта, который представляет наибольший интерес для микробиологов. При подъеме с больших глубин этот слой оказывается размывтым. В еще большей мере это касается дночерпательных проб, которые для микробиологического анализа грубых грунтов с небольших глубин могут использоваться очень ограниченно.

В предложенных конструкциях трубка доставляет интактную колонку грунта и сохраняет придонный слой воды.

Отбор придонного слоя воды представляет значительные трудности, поскольку при соприкосновении любых приборов с поверхностью грунта происходит взмучивание и нарушается естественный состав воды. Разработка приборов для получения такого слоя — перспективная задача: широкого применения имеющиеся конструкции пока не получили.

**10.1.3. Фиксация и хранение проб.** Пробы для определения количества жизнеспособных микроорганизмов и активности микробных сообществ, для выделения культур должны быть обработаны сразу же после их

отбора в береговой лаборатории или на борту судна. В первые же часы хранения проб происходят существенные изменения.

Пробы, предназначенные для определения общей численности микроорганизмов методом прямого счета или для изучения состава микробного сообщества с помощью электронной микроскопии, немедленно фиксируют. В качестве фиксирующих жидкостей могут быть использованы формалин, спирт, глутаральдегид. Обработка зависит от методики.

## 10.2. ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОЛИЧЕСТВА И БИОМАССЫ МИКРООРГАНИЗМОВ

При изучении микробных сообществ в той или иной среде обитания возникает, прежде всего, вопрос о том, какова численность этого сообщества. Методы, существующие в настоящее время для определения этого параметра в морской микробиологии, как и в пресноводной и почвенной микробиологии, методы можно разделить на три основные группы:

1. *Прямые микроскопические методы.*

2. Биохимические методы.

3. Методы, связанные с получением культур микроорганизмов.

Особенности использования этих методов в морской микробиологии, по сравнению с почвенной или пресноводной, состоят, **во-первых**, в том, что морские бактерии очень мелки и их трудно распознавать среди частиц детрита. Поэтому, острее встает вопрос о необходимости **специфического окрашивания**. **Во-вторых**, в том, что микробное население океана более разрежено, чем население континентальных водоемов, поэтому, **для всех трех групп методов широко используется концентрирование проб**. **В-третьих**, в том, что морские среды отличаются олиготрофностью и преобладанием низких температур, что приводит к необходимости соблюдения соответствующих условий культивирования в случае третьей группы методов.

**10.2.1. Прямые микроскопические методы определения численности клеток.** Данная группа методов включает непосредственное наблюдение или подсчет количества клеток в обычном световом, люминесцентном или электронном микроскопах.

Для проб морской воды, в особенности из открытых районов, **необходимо предварительное концентрирование проб**. Оно осуществляется посредством **фильтрации через фильтры с диаметром пор 0,2 мкм**; на поверхности этих фильтров и проводится наблюдение. В случае проб ила — «болтушку» ила, после осаждения крупной взвеси, микроскопируют либо на стеклах, либо на фильтрах.

Выбор типа фильтров зависит от метода наблюдения. Для наблюдений в светооптическом микроскопе больше всего подходят фильтры типа «СЫНПОР» производства ЧССР. Для эпифлуоресцентной микроскопии хорошие результаты дает применение ядерных фильтров, производимых Институтом Ядерных исследований в г. Дубна.

Фильтрацию следует проводить в мягких условиях, при вакууме не выше 0,3—0,4 атм., чтобы не произошло разрыва клеток микроорганизмов.

При проведении прямого подсчета обязательна тщательная промывка всей посуды (воронки для фильтрации, пипеток, колб для отбора проб и т. п.) профильтрованной водой. **Соблюдение стерильности не является обязательным**. **Фиксирующие жидкости** (формалин, глутаральдегид и т. д.) перед добавлением в пробу, также **необходимо фильтровать**.

**10.2.1.1. Световой микроскоп.** Метод подсчета клеток на мембранных фильтрах, окрашенных **эритрозин**ом, предложенный Разумовым (1932, 1962), наиболее распространен среди отечественных микробиологов. Подробное описание этого метода имеется в различных руководствах и монографиях: (Крисс, 1959; Родина, 1965; Романенко и Кузнецов, 1974; Сорокин, 1983). Эритрозин, как и любой другой адсорбционный краситель, **окрашивает все частицы, независимо от их природы**. Это вызывает серьезные трудности при выявлении клеток микроорганизмов, особенно в пробах со значительным содержанием взвеси, например, в прибрежных участках моря, в эстуариях и т. п.

Трудности дифференцирования бактерий среди множества мелких окрашенных частиц, размерами не отличающихся от бактериальных, могут быть значительно уменьшены при использовании **плоскопараллельных капилляров**, предложенных Перфильевым и Габе (1961). В этих капиллярах, хорошо просматриваемых при большом увеличении микроскопа, бактериальные клетки, взвешенные в морской воде, более различимы от посторонних частиц. **Другое преимущество этого метода состоит в том, что при этом объем бактерий почти не отличается от истинного**, в то время как при измерении на мембранных фильтрах приходится вводить поправочные коэффициенты (см, ниже).

Осложняет использование метода капиллярной микроскопии необходимость предварительной фильтрации для концентрирования проб.

**10.2.1.2. Эпифлуоресцентная микроскопия.** Проблему распознавания мелких бактериальных клеток среди детрита и неорганических частиц пытаются решить с помощью эпифлуоресцентной микроскопии, которая в

настоящее время широко используется зарубежными морскими микробиологами.

**Люминесцентная микроскопия** позволяет обнаруживать малые количества микроорганизмов по их яркому свечению на темном фоне, что обеспечивает высокий контраст.

При этом клетки, содержащие хлорофилл, обладают собственной или первичной флуоресценцией и для их выявления не требуется окрашивания. На этом основаны некоторые методы определения **фототрофного компонента** микропланктона.

**Живые организмы, не обладающие собственной люминесценцией, становятся люминесцирующими при обработке специальными красителями — флуорохромами.**

В качестве флуорохрома наиболее часто употребляют **акридиновый оранжевый** (в концентрации 1:30000). Для устранения **собственной флуоресценции** фильтров, снижающей контрастность изображения, фильтры обрабатывают специальными гасителями (например, **Суданом черным В**) или используют черные фильтры фирмы «Нуклепор». Акридиновый оранжевый вносят непосредственно в пробу, и подсчет клеток производят либо в счетных камерах после концентрирования центрифугированием, либо на фильтрах.

Надежные результаты получаются в том случае, если подсчет производят в свежееотобранных пробах или при фиксации, но хранившихся не более нескольких суток. В модификации этого метода, предложенного Циммерманом и Майер-Рейль (1974), фильтры просматривают также во влажном состоянии, что исключает длительное хранение.

Основной недостаток этого метода состоит в том, что акридиновый оранжевый, как любой адсорбционный краситель, окрашивает многие частицы немикробной природы.

В последнее время были предложены другие флуорохромы, специфически реагирующие с теми или иными компонентами микробной клетки. К числу таких красителей относятся **Хехст-33258** и **ДАФИ**, реагирующие с ДНК, а также **флуорескамин**. **Флуорескамин** специфически связывается с аминокруппами белка и его избирательность выше, чем у акридинового оранжевого. Кроме того, им можно окрашивать уже осажденные на фильтрах и фиксированные клетки, а окрашенные фильтры могут храниться в течение нескольких недель без потери яркости свечения.

Применение люминесцентной микроскопии и ее разновидности - эпифлуоресцентной микроскопии — являются весьма перспективными для изучения численности и состава морских микроорганизмов. Предложены методы, позволяющие разделять фототрофный и гетеротрофный компоненты микропланктона, используя освещение светом с различной длиной волны и различные комбинации фильтров. Начали входить в практику иммунофлуоресцентные методы, благодаря которым удается выявить и изучить распределение в пробах отдельных групп микроорганизмов.

**К числу недостатков люминесцентных методов**, как и методов наблюдений в светооптическом микроскопе, относится **невозможность изучения морфологии мелких клеток**, составляющих, по последним данным, большую часть микробного населения морской воды.

**Чтобы избежать ошибок, связанных с известной субъективностью при наблюдениях в люминесцентном микроскопе, следует учитывать только формы, имеющие четкие очертания, бактериальную форму и яркую флуоресценцию.**

**10.2.1.3. Электронная микроскопия.** Преимущество применения электронного микроскопа перед другими прямыми методами изучения морских микроорганизмов определяется его высокой разрешающей способностью, которая значительно превосходит разрешающую способность светооптических микроскопов. Применение электронного микроскопа позволило открыть ряд новых, неизвестных ранее микроорганизмов в пресноводных водоемах, а в морской воде **целый мир мелких бактериальных клеток**, размеры которых **выходят за пределы разрешающей способности светооптического микроскопа.**

Подготовка образцов морской воды или грунтов для исследования в электронном микроскопе имеет особенности, связанные с высоким содержанием солей в этих образцах. Освобождение от солей должно проводиться осторожно, чтобы не вызвать осмотического шока у клеток, которые находились в среде с высокой осмотической силой. Вместо буферных растворов, входящих в состав фиксирующих жидкостей, рекомендуется использовать морскую воду или проводить предварительную фиксацию в парах осмиевой кислоты или глутаральдегида.

В последнее время кроме просвечивающего электронного микроскопа в морских биологических исследованиях начинают применять также растровый или сканирующий электронный микроскоп, с помощью которого удается получить высокий контраст изображения поверхности объекта. Техника приготовления препаратов для сканирующего электронного микроскопа более сложна и требует специальных установок для быстрого замораживания объекта в вакууме

Принципиально отличен от существующих методов приготовления препаратов, предложенный в последние годы Спиваком с соавторами (1977) метод сканирования влажных объектов (**метод «скафандра»**), который предусматривает покрытие объекта на металлической подложке пленкой парлодия (коллодия или формвара). Эта пленка предохраняет препарат от высыхания и позволяет наблюдать как замороженные, так

и живые объекты.

Применение методов электронной микроскопии для подсчета количества клеток в морских средах **не является целесообразным**, хотя при некоторых работах были предприняты такие попытки. Метод является очень ценным при изучении морфологии клеток и только в отдельных случаях используется для измерения размеров **очень мелких клеток**, с учетом изменения их в процессе высушивания.

### **10.2.2. Определение биомассы микроорганизмов**

**10.2.2.1. Прямой метод.** При изучении вопросов, связанных с продуктивностью морских водоемов, возникает необходимость определения биомассы микроорганизмов как одной из частей живого вещества, которая обеспечивает круговорот веществ и является одним из звеньев трофической цепи.

Вычисление биомассы микроорганизмов производят после определения их общей численности и измерения среднего объема клетки по формуле:

$$B = N \times V$$

где  $N$  — число микроорганизмов (тыс./мл),  $V$  — средний объем клетки в мкм<sup>3</sup>,  $B$  — биомасса. Биомассу выражают в **весовых единицах** на определенный объем воды или вес грунта (мг/м<sup>3</sup>, мкг/мл, либо мкг С/мл, мг/г).

**Средний объем** клетки измеряют на основании промеров их диаметра и длины либо с помощью окуляр-микрометра непосредственно на фильтрах либо на микрофотографиях, полученных с этих же фильтров. При этом нужно иметь в виду, что размеры клеток зависят от уровня трофии вод, поэтому для различных районов и разных глубин **приходится делать свои измерения**.

Поскольку эта операция в случае окраски эритрозином проводится **на высушенных и фиксированных препаратах**, то приходится вводить **поправочный коэффициент, поскольку объем высушенных клеток отличается от истинного в 1,5—2 раза**. По нашим наблюдениям коэффициент 2,5, который был предложен Троицким и Сорокиным (1967) на основе измерения клеток из культур, является завышенным. По последним данным объем клеток морских бактерий в природных пробах изменяется в пределах в среднем в **1,5 раза**.

Наиболее точные размеры получают при микроскопировании концентрированной взвеси в водной среде — **во влажных мазках на стеклах или капиллярах**.

**10.2.2.2. Биохимические методы.** Значительная доля субъективизма, связанного с прямым определением общей численности микроорганизмов и приводящего к еще большим ошибкам при расчете биомассы, а также трудоемкость этого метода привели к появлению методов, основанных на химических определениях тех или иных компонентов микробных клеток.

Такие компоненты должны **а)** находиться во всех клетках, **б)** не быть связанными с детритом, **в)** содержание их в клетках **не должно зависеть от условий среды**, **г)** методика должна быть чувствительной и достаточно быстрой.

Наиболее широкое распространение среди биохимических методов получил метод определения биомассы микроорганизмов в морской воде и донных отложениях по концентрации аденозинтрифосфата (АТФ), предложенный Холм-Хансеном (1966). Метод основан на постулате, что **между концентрацией АТФ и органического углерода в клетках микроорганизмов наблюдается относительное постоянство**.

Содержание АТФ в экстрактах, полученных при кипячении фильтров с осажденными на них микроорганизмами, в трис-буфере измеряется фотометрически, с помощью **люциферин-люциферазного** метода, обладающего высокой чувствительностью:  $10^{-6}$ — $10^{-11}$  молей АТФ. Биомассу рассчитывают, умножая полученную концентрацию АТФ на коэффициент **250**.

При применении этого метода для анализа требуются большие объемы воды, в особенности в олиготрофных районах — до 2—4 л. Кроме того, поскольку АТФ является очень лабильным соединением, **результаты зависят от времени хранения экстрактов и от условия проведения анализов**. Осторожно следует подходить и к использованию коэффициента **Сорг/АТФ**, который **колеблется в значительной степени у различных групп микроорганизмов и зависит от физиологического состояния популяции**.

Но основным недостатком этого метода является то, что он дает представление **о суммарной биомассе микроорганизмов, находящихся на различных трофических уровнях — бактерий, фитопланктона и зоопланктона**. **Попытки разделить эти группы путем размерного фракционирования не приводят к успеху, тем более, что АТФ при фильтрации может разрушаться**.

Два другие метода, которые были предложены в последнее время, связаны с определениями таких компонентов клеточных стенок бактерий как **мурамовая кислота и липополисахариды**.

Метод, предложенный Мориарти (1975, 1977), основывается на определении содержания **мурамовой кислоты**, которая, входит в состав пептидогликанового слоя клеточных оболочек бактерий и цианобактерий. Однако этот метод является технически сложным, а кроме того, требует дополнительного, раздельного учета грамположительных и грамотрицательных бактерий в образце, поскольку по содержанию

данного компонента эти две группы различаются в значительной степени. Содержание ее составляет 10 мкг на 1 мг веса грамотрицательных и 40 мкг на 1 мг грамположительных бактерий. *Соотношение грамположительных и грамотрицательных форм Мориарти определяет на основе изучения колоний, выросших на агаризованных средах, что является не точным способом.* Пока этот метод был применен только для определения биомассы бактерий в донных осадках эвтрофных водоемов и в кишечниках животных. **Для оценки биомассы бактериопланктона он имеет недостаточную чувствительность.** Следующий метод определения биомассы бактерий **по содержанию липополисахаридов**, которые связаны с внешними клеточными мембранами грамотрицательных бактерий, также не получил распространения из-за его **сложности и экзотичности фермента**, необходимого для активации липополисахаридов. Фермент этот получают из некоторых морских крабов.

Таким образом, **из существующих к настоящему времени биохимических методов определения биомассы морских микроорганизмов пока ни один не может быть рекомендован для стандартных определений бактерий в морской воде и донных отложениях.**

t

### 10.2.3. Определение количества жизнеспособных микроорганизмов и их характеристика

**10.2.3.1. Методы посева.** Методы прямой микроскопии позволяют определить общую концентрацию микроорганизмов в воде или донных отложениях, но не дают представления об активности микрофлоры и ее участия в биогеохимических процессах, протекающих в том или ином участке моря. Интенсивность этих процессов и их направление определяется не только общим числом микроорганизмов, но и наличием тех или иных физиологических групп.

Присутствие и численность этих групп изучают путем посева на питательные среды. Состав среды определяется тем, какую группу микроорганизмов предполагается изучить. **Общепринятым** является определение количества гетеротрофных микроорганизмов, участвующих в минерализации органического вещества **путем посева на среды, содержащие белковые соединения — пептон и гидролизат казеина.** Большинство зарубежных микробиологов используют среду **Зобелла 2216Е** в составе: (в граммах на литр) пептон — 5,0; дрожжевой экстракт — 1,0; FePO<sub>4</sub> — 0,1; агар-агар — 15,0.

Хорошие результаты получают при посеве на среду Горбенко, содержащую сухой питательный агар (РПА) — 5 г, агар-агар — 13,5 г. *Пониженное, по сравнению с другими белковыми средами, содержание органического вещества в этой среде отражает четко наметившуюся к настоящему времени тенденцию к приближению условий культивирования морских микроорганизмов к природным.* Одной из важнейших отличительных особенностей морской среды является ее олиготрофность.

Для подсчета олиготрофных микроорганизмов употребляют «голодные среды», приготовленные на хорошо очищенном агаре, с низким содержанием органического вещества — глюкозы, аминокислот, органических кислот, **общее содержание которых не превышает 10—25 мг/л.** Для стимулирования роста микроорганизмов в такие среды добавляют **витамины и дрожжевой экстракт.**

При учете количества микроорганизмов в морских местообитаниях **иногда используют отвар из водорослей, вытяжки из животных или из донного ила.** **Недостатком всех этих сред является невозможность их стандартизации, трудность обеспечения благоприятных условий для развития абсолютно всех микроорганизмов, находящихся в данный момент в воде или грунте.**

В ряде исследований требуется изучение более узких специализированных форм микроорганизмов, **называемых физиологическими группами** и участвующих в том или ином этапе превращения органических или неорганических веществ. Для них были разработаны специальные среды для определения количества **агаролитических, амилолитических, липолитических** микроорганизмов, участвующих в отдельных стадиях превращения **азота, серы, железа, марганца** и т. д. Прописи этих сред имеются в руководствах, указанных в описке литературы.

**Все среды для морских микроорганизмов готовят на морской воде — либо натуральной, либо искусственной.** Свежесобранную морскую воду приходится выдерживать предварительно несколько месяцев в лабораторных условиях для того, чтобы разложились органические соединения, угнетающие рост микроорганизмов.

Существуют различные способы посева микроорганизмов на питательные среды. **Традиционный** метод определения количества бактерий по числу колоний, вырастающих на поверхности **агаризованных сред.** Этот метод используется в нескольких разновидностях, к которым относятся: **1)** метод рассева на поверхности питательной среды, **2)** метод разливок, при котором посевной материал вносится в расплавленный и охлажденный (но не затвердевший агар), и смесь разливается по чашкам; **3)** метод посева на **мембранные фильтры**, которые затем накладываются на агаризованную среду.

Каждый из этих методов имеет свои преимущества и ограничения, и выбор его

должен определяться задачей исследования. Так, в **олиготрофных областях** в связи с разреженностью микроорганизмов *необходимой процедурой является концентрирование*, и, следовательно, преимущество должно отдаваться **методу проращивания на мембранных фильтрах**. В районах с **более высокой** плотностью бактериального населения **хорошие результаты дает метод разливок**. Недостатком является использование расплавленного нагретого агара, могущего вызывать тепловой шок у микроорганизмов, особенно в глубоководных пробах.

Определение количества микроорганизмов по росту на жидких питательных средах — **методом предельных разведений** — дает более высокие величины, чем при использовании агаризованных сред, что, очевидно, связано с особенностями физиологии морских микроорганизмов. Преимуществом этого метода является также исключение из состава сред агара, который может оказывать ингибирующее действие и является источником органических соединений неопределенного состава.

Чтобы получить представление о разнообразии микроорганизмов и выделить чистые культуры, прибегают к высеву из разведений на твердые питательные среды.

Методы проточного и полупроточного культивирования микроорганизмов на жидких и твердых питательных средах не получили достаточного распространения.

Заслуживает внимания *предложенный В.И. Романенко и широко используемый в пресноводной микробиологии метод определения количества бактерий в воде и илах по росту на природной воде*.

Особые преимущества получают при этом **олигокарбофильные** бактерии. При применении этого метода на пресноводных водоемах были получены величины численности, близкие к тому, что дают методы прямого подсчета.

В основном же, методы посевов учитывают **не более 0,01—0,001 %** от того количества микроорганизмов, которое выявляется при прямом микроскопировании. Тем не менее эти методы продолжают оставаться основными при изучении качественного состава микрофлоры и распространения отдельных групп микроорганизмов — агентов определенных биогеохимических процессов.

**10.2.3.2. Комбинированные методы.** Разрыв в несколько порядков, который наблюдается при сопоставлении результатов прямого подсчета бактерий с данными посева на питательные среды, может быть обусловлен тем, что клетки в исследуемом материале могут находиться в **неактивном состоянии**. Для обнаружения активной части популяции прибегают к методам, представляющим собою комбинации прямого подсчета клеток с другими (с методом культивирования, ферментативным, микрорадиоавтографическим).

**1.** Подсчитывается число микроколоний, которые выросли на фильтрах после непродолжительной (до 3-х часов) инкубации их на поверхности питательной среды. В качестве последней может быть использована природная морская вода, без добавок или с небольшими количествами органического вещества. Предложенный польскими пресноводными микробиологами метод позволяет проводить инкубацию в проточных условиях.

**2.** Регистрируются **удлиненные клетки**, образовавшиеся после инкубации на среде с 0,002% **налидиксовой кислотой** и 0,025% **дрожжевого экстракта**. *Налидиксовая кислота не препятствует синтезу белка, но ингибирует синтез ДНК*, поэтому клетки перестают делиться и образуют, удлиненные формы, которые легко выявляются в эпифлуоресцентном микроскопе. По данным авторов метода — японских микробиологов — этот *метод дает величины на три порядка больше, чем при методе посева*.

**3. Активно дышащие клетки могут быть выявлены прямым микроскопическим методом после инкубации образцов с искусственными акцепторами электронов — солями тетразолия.** При восстановлении солей тетразолия в результате активности ферментов цепи переноса электронов происходит **образование окрашенных соединений—формазанов**, откладывающихся внутри клеток. Однако и этот метод дает затруднения при определении количества мелких клеток.

**4.** Сочетание радиоавтографического метода с прямой микроскопией дает возможность учитывать клетки, активно потребляющие соединения, меченые  $C^{14}$  или  $H^3$  (Ramsey, 1974; Meyer-Reil, 1978). Однако к проблеме, связанной с обнаружением мелких клеток, как в случае предыдущего метода, добавляется и другая — как считать зерна, поскольку в отдельных клетках их может откладываться несколько.

### 10.3. ИЗУЧЕНИЕ СОСТАВА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

**10.3.1. Прямые наблюдения.** Первое представление о составе микробных популяций, населяющих воду и донные отложения, можно получить при прямом микроскопическом изучении образцов на фильтре или на стекле в проходящем или отраженном свете обычного или люминесцентного микроскопа. *Это наблюдение дает возможность выявить палочковидные, кокковидные или нитевидные клетки*, обнаружить микроорганизмы с необычной морфологией и идентифицировать некоторые специфические группы

микроорганизмов — фотосинтезирующие бактерии, железобактерии, некоторые серобактерии. Представляет интерес *соотношение между одиночными и агрегированными клетками, бактериями, находящимися в свободном состоянии или связанными с частицами детрита*. Следует, однако, иметь в виду, что при приготовлении препаратов концентрата суспензии из воды на фильтре или из болтушки ила — нарушается естественное расположение микроорганизмов. В случае илов или обрастаний более точную картину природных сообществ можно получить с помощью капилляров Перфильева или отпечатков — «реплик» — с непрозрачных предметов камней, листьев и т. д. Новые возможности в этом плане открывает метод сканирующей электронной микроскопии.

**10.3.2. Идентификация бактерий.** Принадлежность микроорганизмов, растущих на лабораторных средах, к тому или иному роду или виду, т.е. их таксономическое положение, **может быть установлено после выделения этих микроорганизмов в чистую культуру**.

Данный раздел касается только идентификации бактерий, поскольку они составляют основную часть гетеротрофного наиопланктона. **Дрожжи и мицелиальные грибы** — и в особенности **актиномицеты** — встречаются значительно реже. Морские грибы изучены еще недостаточно, и их определение требует особых подходов.

Выяснение таксономической принадлежности бактерий представляет собою сложную задачу, которая решается на основании изучения многочисленных морфологических, культуральных и биохимических признаков. При этом **тесты, используемые для классификации бактерий, очень разнообразны — от простого описания морфологии клеток и образуемых ими колоний до таких высоко специфических тестов как определение нуклеотидного состава или генетический анализ**.

При выявлении морфологических особенностей отмечают **форму и размер клеток, наличие или отсутствие жгутиков, характер их расположения, наличие капсул и различных внутриклеточных включений, а также способность окрашиваться по Граму**.

В качестве культуральных характеристик используют такие признаки как: **форму колоний на твердых средах, консистенцию колоний, форму их края и поверхности**, а на жидких средах — образование **мути, осадка или пленки**.

Среди физиологических признаков внимание уделяется отношению бактерий к **кислороду** и концентрации **NaCl**, а также **температурным границам** роста.

Особенности обмена веществ выявляются по способности микроорганизмов расти на диагностических средах и образовывать при этом определенные продукты, в том числе специфические. К числу **биохимических тестов** относится также изучение химического состава клеток и некоторых видов ферментативной активности (оксидазная, каталазная). Определяют также **процентное содержание Г+Ц** в ДНК. К специальным методам относят методы **серологии, фаготипирования и генетический анализ**. Число тестов при длительном изучении таксономической принадлежности бактерий очень велико, а в нумерической, или числовой таксономии их количество доходит до 100—300. Следует также отметить, что **стандартных методов для классификации бактерий очень мало** и во многих случаях используются признаки, **специфичные для каждого таксона или их группы**.

Чтобы свести число используемых тестов до минимума, рекомендуется соблюдать следующую последовательность проведения тестов.

**Прежде всего**, необходимо установить к какой главной физиологической группе относится данный микроорганизм — **хемолитотрофным, автотрофом, фотосинтезирующим или хемогетеротрофом**. Это становится очевидным *на первом этапе выделения культур*.

При установлении **родовой принадлежности бактерий** первым шагом является **морфологическое исследование**, при котором наблюдения следует проводить в течение нескольких дней, поскольку для многих морских бактерий характерен **плеоморфизм** и **сложные циклы развития**. Обязательным приемом при предварительном изучении всех культур является также **проведение окраски по Граму и выяснение способа движения клеток**.

Изучение **особенностей жгутикового аппарата** проводится или посредством специальной окраски, или с помощью электронной микроскопии.

При всей простоте этих тестов их необходимо проводить с достаточной тщательностью, т. к. наиболее частые случаи ошибочной классификации бактерий связаны с неправильным определением их формы, способности окрашиваться по Граму и подвижности.

Среди физиолого-биохимических тестов, которые необходимо применять прежде всего, следует выделить: изучение отношения к **кислороду** и способа **диссимилиации (окислительного и броидильного) углеводов**, в первую очередь, глюкозы.

Все вышеперечисленные тесты **ведут к группам родов** и дальнейший путь определения зависит от группы. Морские бактерии в большинстве своем относятся к грамотрицательным палочкам, классификации которых уделялось наибольшее внимание. Было предложено несколько схем. Наиболее известной является схема Шуэна, которая была несколько видоизменена Сибурсом (рис. 4).

Тесты, наиболее часто употребляемые для **идентификации бактерий до уровня вида**, включают определения **оксидазной, каталазной и уреазной** активности, способности восстанавливать **нитраты**, образовывать **H<sub>2</sub>S** или **индол**, образовывать кислоту или газ из сахара. Среди **физиологических признаков** важными оказываются **температурные границы роста или солеустойчивость**.



Классификация морских бактерий еще недостаточно хорошо разработана, и среди морских бактерий много организмов, которые относятся к видам с *«неустановленным систематическим положением»*.

#### 10.4. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

**Обнаружение** в воде или грунтах представителей различных физиологических групп микроорганизмов, осуществляющих трансформацию определенных веществ, *еще не является доказательством* того, что эти процессы протекают в природных условиях, *поскольку на элективных средах микроорганизмы могут развиваться из покоящихся, неактивных форм. Только прямое определение интенсивности процессов в условиях, максимально приближенных к естественным, позволяет подойти к правильной количественной оценке микробиологической деятельности в природных местообитаниях.*

В настоящее время существуют различные методы измерения микробиологической активности в морской воде и донных отложениях. В основном они делятся на две большие группы: **а)** методы, прослеживающие судьбу отдельных субстратов и **б)** методы оценки изменений в пределах микробного сообщества. В данном разделе (10.4) рассматриваются методы первой группы.

**10.4.1. Измерение деструкции органического вещества.** Основная роль бактерий в океане состоит в минерализации органического вещества и изучению этой стороны деятельности морских бактерий, или гетеротрофной активности, уделялось наибольшее внимание.

**10.4.1.1. Кислородный метод.** Один из первых, методов оценки деятельности, микроорганизмов в водоеме был предложен **Винбергом** (1934) для изучения интенсивности фотосинтеза и дыхания водорослей и бактерий. Метод состоит в том, что определяется изменение содержания кислорода в темных и светлых склянках, заполненных исследуемой водой и помещенных в водоем на сутки. Разница между содержанием кислорода в исходной пробе и его содержанием в темной склянке через сутки и соответствует количеству кислорода, пошедшего на окисление органического вещества. Чтобы перейти к количеству органического вещества, *полученную величину умножают на коэффициент 0,93*, а к количеству углерода — *на 0,37 (массовые)*.

Достоинства этого метода состоят, во-первых, в том, что он не требует применения сложной и дорогостоящей аппаратуры, и, во-вторых, — что очень существенно, — кислород является естественным и универсальным субстратом, потребляющимся при окислении органического вещества. Метод получил широкое распространение при изучении продукции и деструкции органического вещества в пресноводных водоемах. Однако, низкая чувствительность метода (*им улавливаются изменения концентрации не менее 0,01 мг O<sub>2</sub>/сутки*) позволяет использовать его только в эвтрофных прибрежных водах, лагунах и эстуариях и делает его **непригодным** для работы в открытом океане, где преобладают **олиготрофные условия**.

При применении этого метода невозможно разделить количество кислорода, идущего на дыхание бактерий, микрофлагеллят или простейших. *Попытки же размерного разделения этих групп приводят к тому, что нарушается сложившееся в естественных условиях равновесие.*

**10.4.1.2. Радиоизотопные методы.** Методы обычного химического анализа оказываются недостаточно чувствительными при регистрации изменений концентрации различных соединений, потребляемых или образуемых микроорганизмами в природных условиях. Новые возможности открылись благодаря разработке высокочувствительных радиоизотопных методов.

Использование таких методов в водной микробиологии проводится по общей для различных изотопов схеме. Образец воды или ила **инкубируется с меченым радиоактивным соединением** (которое вводится непосредственно в образец) в течение непродолжительного времени в условиях, максимально приближенных к естественным. После этого проводится измерение радиоактивности микробной массы или продуктов ее жизнедеятельности, либо той и другой.

Один из таких методов, предложенный **Романенко** (1965) и примененный им при работе на пресноводных водоемах, позволяет определить интенсивность деструкции органического вещества по гетеротрофной ассимиляции C<sup>14</sup>O<sub>2</sub>.

В опытах как с чистыми культурами, так и с природной водой было установлено, что *между потреблением кислорода и количеством ассимилированной углекислоты имеется постоянное соотношение: на 1 мг использованного на дыхание O<sub>2</sub> ассимилируется 7 мкг C/CO<sub>2</sub>*. Благодаря этому возможно определять потребление O<sub>2</sub> на дыхание по гетеротрофной ассимиляции C<sup>14</sup>O<sub>2</sub>. Последнюю определяют, инкубируя пробы воды с меченым C<sup>14</sup> карбонатом в темноте в течение суток.

Следует при этом иметь в виду, что значительные трудности возникают при попытке разделить количество CO<sub>2</sub>, ассимилированного хемосинтезирующими и гетеротрофными бактериями. Поэтому к *использованию этого метода в тех условиях, где можно ожидать присутствия обеих групп бактерий, следует подходить с большой осторожностью. Для анаэробных условий этот метод непригоден.*

Некоторые зарубежные авторы (**Banse, Overbeck**) считают, что этот метод дает завышенные величины и полученное в условиях пресноводных водоемов соотношение между O<sub>2</sub> и C, при переходе на тропические

морские водоемы нуждается в перепроверке.

За рубежом широкое признание получил метод определения гетеротрофной активности по потреблению низких концентраций органических субстратов (глюкозы, ацетата, гидролизата белка) меченых  $C^{14}$ . Метод был вначале введен Парсонсом и Стрикландом (.1962) и далее развит Хобби и Райтом (1966), которые показали, что низкомолекулярные органические соединения потребляются фитопланктоном и бактериями по-разному, при низких концентрациях субстрата бактерии получают преимущество благодаря особенностям транспортных систем. Потребление небольших количеств глюкозы и ацетата следует кинетическому уравнению Михаэлиса-Ментена. Максимальная скорость потребления субстрата ( $V_{max}$ ) была названа Хобби и Райтом *относительным гетеротрофным потенциалом*. Расчет скорости потребления субстрата этим методом проводится графическим путем. При этом можно измерять природные концентрации субстрата, если они не поддаются измерению химическими методами. Время инкубации с субстратам должно быть кратким. К числу недостатков этого метода относится прежде всего то, что **нет субстратов, которые бы использовались всеми бактериями, и отмечается потеря части  $C^{14}$  в процессе обработки фильтра.**

#### 10.4.2. Измерение интенсивности процессов сульфатредукции, окисления сульфидов и сероводорода.

Радиоизотопные методы широко используются при изучении микробиологических процессов круговорота серы — восстановления сульфатов, окисления сульфидов и сероводорода.

Сущность метода, предложенного Ивановым (1956, 1959) для измерения сульфатредукции, состоит в том, что в образец воды или ила вносят радиоактивный сульфат натрия ( $Na_2^{35}SO_4$ ) и после 2—3-х дней инкубации производят отгонку образовавшегося сульфида и определяют его радиоактивность. Метод позволяет уловить изменения в соотношении сульфатов и сероводорода, измеряемые сотнями и тысячами долями мг/л.

При переходе к измерению интенсивности этих процессов в морских донных отложениях было предложено (Иванов с соавт., 1976) увеличить чувствительность данного метода за счет использования высокоактивных растворов сульфата и увеличения срока экспозиции илов до 6—8 месяцев

Поскольку сероводород, образующийся при сульфатредукции, быстро вступает во вторичные реакции с образованием элементарной, пиритной и органически связанной серы, для полного баланса рекомендуется учитывать радиоактивность и этих фракций ( $H_2S$ , кислоторастворимые сульфиды, элементарная сера, пиритная сера, органическая сера).

10.4.3. Азотфиксирующая активность. При изучении микробиологической активности в море, особенно в прибрежных районах, значительное внимание уделяют изучению *процесса азотфиксации в воде и илах или на поверхности водорослей-макрофитов.*

Общепринятым является *ацетиленовый метод измерения активности нитрогеназы*, ферментного комплекса, который восстанавливает не только молекулярный азот, но и другие соединения с тройной связью, как ацетилен. При этом, **ацетилен восстанавливается до этилена в количестве, пропорциональном количеству азота**, которое может, быть восстановлено в тех же условиях. Количество образовавшегося этилена определяют методом газовой хроматографии.

Метод позволяет проводить измерения не только в лабораторных, но и полевых условиях. Полученные после определенного срока инкубации в этих условиях пробы газа можно хранить до проведения анализа уже в стационарных условиях. Более сложным, но и более точным является масс-спектрометрический метод определения азотфиксирующей активности, проводимый с помощью  $N^{15}$ , а в последнее время и других изотопов азота.

10.4.4. Ферментативные методы. Ферментативные методы оценки микробиологической активности в водных местообитаниях еще не получили достаточного распространения.

Впервые ферментативный подход при изучении использования кислорода в образцах фитопланктона был применен Пакардом и сотрудниками (1971), которые измеряли активность системы переноса электронов в дыхательной цепи (ETS) по восстановлению солей тетразолия в окрашенные формазаны.

### 10.5. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ

Как уже говорилось выше (10.4), интенсивность микробиологических процессов можно оценить не только по скорости потребления отдельных субстратов или образования тех или иных продуктов обмена, но и по тем изменениям, которые отмечаются в пределах самого микробного сообщества. К таким изменениям относится **возрастание численности клеток или их биомассы**, т. е. **бактериальная продукция**. Существуют две группы методов измерения продукции бактерий в водоемах — прямые микроскопические и радиоуглеродный метод.

10.5.1. Прямые микроскопические методы. Наиболее распространенный *прямой метод определения бактериальной продукции* в водоемах состоит в определении **прироста численности микроорганизмов в изолированных пробах воды**, которые инкубируют в условиях, возможно приближенных к условиям *in situ*.

Инкубация обычно продолжается от 1—6 до 24—48 часов, в зависимости от трофности водоема.

**Правильный выбор времени инкубации является существенным моментом.**

Поскольку изменение бактериальной численности является величиной, зависящей от двух процессов — скорости размножения бактерий и их выедания простейшими и зоопланктоном, **продукцию бактерий рассчитывают после измерения их численности в двух параллельных пробах:** в одной из которых планктон удален фильтрованием через мельничный газ или предварительный мембранный фильтр. Метод измерения скорости размножения бактерий — по времени удвоения их численности в изолированных пробах воды был разработан **Разумовым (1948)** для сапрофитных популяций и затем модифицирован **Ивановым (1954, 1955)** для измерения скорости размножения общей микрофлоры. Время удвоения численности рассчитывают по формуле такого вида:

$$g = [(t \lg^2) / (\lg B_f - \lg b_f)]$$

где:  $t$  — время;  $\lg b_f$ , — логорифм исходной численности бактерий;  $\lg B_f$  — логорифм численности в конце опыта.

В основе лежит предположение, что в пробах воды, где зоопланктон удален фильтрованием, бактерии размножаются в геометрической прогрессии, с коэффициентом прогрессии, равным 2.

Дальнейший расчет продукции приводится достаточно подробно в руководствах (см. литературу).

Недостатком этого метода, кроме тех недостатков, которые связаны с инкубацией изолированных проб и так называемым «скляночным эффектом»: факторы влиянием масштабов процесса - объема пробы и влияния стенок сосуда – поверхностные явления, является и ряд других допущений. В частности то, что время удвоения численности бактерий в результате внешнего вмешательства при **удаления фито- и зоопланктона, а также частично другой взвеси**, может быть качественно иным, чем в условиях in situ.

Учесть же действие этих факторов, пока не представляется возможным.

Чтобы избежать нежелательных явлений связанных с «скляночным эффектом» - при истощении субстрата а также в связи с вероятным накоплением токсических продуктов в замкнутых системах, некоторые микробиологи **предлагают проводить инкубацию не в закрытых сосудах, а в диффузионных камерах (Сибурс и др. 1977) или в открытых проточных системах (Яннаш, 1969).**

Выступая с критикой, метода определения скорости размножения бактерий в изолированных пробах воды, **Крисс и Рукина (1952)** предложили рассчитывать эту величину **после определения роста микроорганизмов на стеклах обрастания, инкубированных в самом водоеме.** В этом случае учитываются не только одиночные клетки, но и отдельные микроколонии – соответственно, и количество клеток в микроколонирах.

Однако в этом случае уже **невозможно учесть эффект выедания зоопланктоном**, который также может здесь иметь место. Кроме того, часть клеток может смываться со стекол, и что также очень существенно — **для определения скорости размножения бактерий в океане этим методом требуется остановка судна на сутки.**

**Разновидностью прямого метода** измерения бактериальной продукции является предложенный недавно (**Newell at Christian, 1981**) метод определения **частоты встречаемости делящихся клеток**, основанный на наблюдении, что **между частотой деления клеток и скоростью роста популяции имеется корреляция.**

Этот метод не требует проведения инкубации, что является его преимуществам. Однако возникают серьезные трудности, связанные с **точным распознаванием делящихся клеток среди морских микроорганизмов, клетки которых имеют очень малые размеры.**

**10.5.2. Радиоизотопные методы определения продукции.** **Романенко (1963, 1964)** был предложен метод определения бактериальной продукции по гетеротрофной ассимиляции  $CO_2$ . Метод основан на том наблюдении, что **около 6% углерода бактериальной биомассы гетеротрофных бактерий образуется за счет углекислоты.**

Были также предложены методы по измерению скорости поглощения **меченых предшественников ДНК и РНК (Karl, 1981, Fuhrttian at Azam, 1980)**, т.е. {аденина— $2H^3$ } и {метил— $H^3$ —тимидина}.

Заканчивая этот краткий обзор основных методов, применяемых в настоящее время в морской микробиологии, следует подчеркнуть **необходимость максимально возможного приближения к тем условиям, которые имеются в исследуемом водоеме, на данной глубине и в данный момент.** Особые трудности возникают при работе с глубоководными микроорганизмами, обитающими в условиях постоянно действующего повышенного гидростатического давления.

## **Список рекомендуемой литературы:**

### **А.- История развития морской микробиологии:**

Исаченко Б.Л. Избранные труды.—М.-Л.: Изд. АН СССР, 1951, т. 1.

ZoBell C. E. Marine microbiology.— Walthamf, Mass. USA, 1946.

### **Б.- Среда обитания морских микроорганизмов:**

Биология океана. Биологическая структура океана.— М.: Наука, 1977, т. 1.

Биология океана. Биологическая продуктивность океана.— М.: Наука, 1977, т.2.

Химия океана. Химия вод океана.— М.: Наука, 1979, т. 1.

Химия океана. Геохимия донных осадков.— М.:Наука, 1979, т. 2.

Геология океана. Осадкообразование и магматизм океана.— М: Наука, 1979.

Жизнь микробов в экстремальных условиях./Под ред. Д. Кашнера.— М.: Мир, 1981.

Крисс А.Е. Жизненные процессы и гидростатическое давление.— М.: Наука, 1973.

Мишустина И.Е., Батурина М.В. Ультрамикрорганизмы и органическое вещество океана.— М.: Наука, 1984.

Effect of the ocean environmental on microbial activities. Ed. Colwell R. R.. Morita R.Y. Baltimore-London, Univ. Park Press, 1974.

Rheinheimer G. Aquatic microbiology. London, Wiley, 1980.

Sieburth J.M. Sea microbes. N.Y., Oxford Univ. Press, 1979.

### **В.- Эволюционно-экологические представления о микробных ценозах океана:**

Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона.— Киев,:Наукова думка, 1977.

Иванов М.В. Распределение и геохимическая деятельность бактерий в осадках океана.— В кн.: Химия океана. М.: Наука, 1979, т. 2, с. 312—349.

Мишустина И.Е. Гетеротрофные микроорганизмы открытых районов океана, литерали и суши. Автореф... докт. дисс.— М., 1981.

Цыбань А.В. Морской бактерионейстон. Автореф....., докт. дисс.— М., 1976.

### **Г.- Таксономия микроорганизмов мирового океана:**

- Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. — М.: Наука, 1981.
- Краткий определитель бактерий Берги./Под ред. Г.А. Заварзина.— М.: Мир, 1980.
- Bergey's manual of systematic bacteriology, v.1. Williams at Wilkins, Baltimore, London, 1984.
- География морских микроорганизмов
- Крисс А. Е. Микробиологическая океанография.—М.г Наука, 1976.
- Крисс А.Е., Мишустина И.Е., Мицкевич И.Н., Земцова Э.В. Микробное население Мирового океана. Видовой состав. Географическое распределение. — М.: Наука, 1964.
- Мишустина И.Е. Гетеротрофные микроорганизмы в биоценозах открытых районов океана, литорали и суши. Автореф....., докт. дисс.—М.: 1981.
- Сорокин Ю.И. Вертикальное распределение бактериопланктона,— В кн.:Биология океана. М.: Наука, 1977, т. 1, с. 128.
- Д.- Геохимическая роль морских микроорганизмов:**
- Батурин Г.Н. Фосфориты на дне океанов.— М.: Наука, 1978.
- Глобальный биогеохимический цикл серы и влияние на него деятельности человека./Под ред. М. В. Иванова.— М.: Наука, 1983.
- Иванов М.В., Леин А.К. Распространение микроорганизмов и их роль в процессах диагенетического минералообразования.— В кн.: Геохимия диагенеза осадков Тихого океана. М.:Наука, 1980.
- Иванов М.В. Роль микробиологических процессов в генезисе месторождений самородной серы.—М.: Наука, 1964.
- Лисицин А.П. и др. Биогеохимия океана.— М.: Наука, 1983.
- Пшенин Л.Н. Биология морских азотфиксаторов.— Киев: Наукова думка, 1966.
- Fenchel T., and Blackburn T. H. Bacteria and Mineral Cycling. London etc. Acad. Press, 1979.
- Fogg G.E. Nitrogen cycling in sea waters. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B-296, 511—520, 1982.
- Е.- Роль бактерий в продуктивности мирового океана**
- Зенкевич Л.А. Фауна и биологическая продуктивность моря — Сов.. наука, 1951.
- Океанология. Биология океана, т. II. Биологическая продуктивность океана.—М.: Наука, 1977.
- Van Es. F.B., Meyer — Reil L.-A. Biomass and productivity of heterotrophs. In: «Advances in microbial ecology». v. 6. Plenum Press, N. Y, London, 1982.
- Функционирование пелагических сообществ тропических районов./ Под ред. Виноградова М.Е —М.; 1971, с. 123—156.
- Ж.- Микроорганизмы прибрежной полосы моря урбанизированных и промышленных районов:**
- Микробиология загрязненных вод./Под ред. Р. Митчелла.— М.: Медицина, 1976.
- Обрастание и биокоррозия в водной среде.— М.: Наука, 1981. Микробиологическая коррозия металлов в морской воде. Некоторые методы защиты.— М.: Наука, 1983.
- З.- Роль микроорганизмов в защите океана от загрязнения:**
- Гусев М.В., Коронелли Т.В., Ильинский В.В. Нефтяные загрязнения и микрофлора морских экосистем.— Человек и биосфера. М., 1980, вып. 5, с. 36—53.
- Ильинский В.В., Гусев М.В., Коронелли Т.В. Углекислородфиксирующая микрофлора незагрязненных морских вод.— Микробиология, 1979, т. 48, № 2, с. 346.
- Коронелли Т.В. Микробиологическая деградация углеводородов нефти и ее экологические последствия. Биол. науки, 1982, № 3, с 5— 13.
- И.- Методы исследований в морской микробиологии:**
- Родина А.Г. Методы водной микробиологии. — М.-Л.: Наука, 1966.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство.— Л.: Наука, 1974.
- Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений./Под ред. А. И. Цыбань.— Л.: Гидрометеиздат, 1980.
- Современные методы количественной оценки распределения морского планктона—М.: Наука, 1983.
- Van Es F. B., Meyer —Reil L.-A. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. In: «Advances in microbial ecology». V. 6. Plenum Press, N. Y., London, 1982, p. 111—170.

### *Приложение 1.*

- В первом томе Определителя Берги-9 (1984) приводятся сведения о следующих микроорганизмах:**
- Часть 1 — Спирохеты.
- Часть 2 — Аэробные (микроаэрофильные, подвижные, спиральные) вибрионные, грамтрицательные бактерии.
- Часть 3 — Неподвижные (или подвижные в редких случаях, грамтрицательные изогнутые бактерии).
- Часть 4 — Грамтрицательные аэробные палочки и кокки.
- Часть 5 — Факультативно-анаэробные грамтрицательные палочки.
- Часть 6 — Анаэробные грамтрицательные прямые, изогнутые и извитые палочки.
- Часть 7 — Бактерии, редуцирующие сульфиты и серу.
- Часть 8 — Анаэробные грамтрицательные кокки.
- Часть 9 — Риккетсии и хламидии.

Часть 10 — Микоплазмы.  
Часть 11 — Эндосимбионты.

**Приложение 2.**

Список журналов, в которых публикуются работы по морской микробиологии

1. Микробиология, Москва, АН СССР, основан в 1932 году.
2. Океанология, Москва, АН СССР, основан в 1961 году.
3. Canadian Journal of Microbiology, Канада.
4. Deep Sea Research, США.
5. Limnology and Oceanography, США.
6. International Revue des gesamten Hydrobiologie, ГДР.
7. Marine Biology, США.
8. Marine Ecology, ФРГ.
9. Nature.
10. Science, США.

Мишустина Ирина Евгеньевна, Щеглова Ирина Константиновна, Мицкевич Ирина Николаевна.  
**МОРСКАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ**

Редактор Ю. А. Калганов Худ. редактор В. П. Трофимов Техн. редактор Л. М. Кабалик, Корректор Л. З.  
Анипко  
ИБ № 109

ВД 12621. Сдано в набор 27.05.85. Подписано в печать 25 IV.85. Формат 60x84/16. Бумага тип. К« 3. Печать высокая. Усл. печ. л. 10,7. Уч.-изд. л. 11,19 Тираж 1000 экз. Заказ 7217. Цена 40 коп.

Издательство Дальневосточного университета, (690600, г. Владивосток, ул. Октябрьская, 27.).  
Приморский полиграфический комбинат управления издательств, полиграфии и книжной торговли  
Приморского крайисполкома. 690600, г. Владивосток, Океанский проспект, 69.