



УДК 574.583:591.149:551.464.6(262.5)

А. В. Пархоменко, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

ЧИСЛЕННЫЕ ОЦЕНКИ РЕГЕНЕРАЦИОННОГО ПОТОКА АЗОТА В ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

Рассмотрены результаты расчётов экскреции азота зоопланктоном в глубоководной области Чёрного моря. Скорость экскреции азота зоопланктоном в слое 0 – 150 м зимой варьировала от 20 до 23, весной – 34 - 59, летом – 66 – 86, осенью – 89 - 28 $\text{мгN}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. Средняя величина регенерационной первичной продукции, рассчитанная относительно первичной продукции, измеренной радиоуглеродным методом, зимой составляла 24 %, весной – 49 %, летом – 91 %, осенью – 76 %, в среднем за год – 60 %. Обсуждается вопрос о роли регенерационного потока азота в формировании первичной продукции в эвфотическом слое открытой части Чёрного моря.

Ключевые слова: азот, экскреция, зоопланктон, Чёрное море

Зоопланктон играет важную роль в формировании регенерационного потока азота в пресноводных и морских водоёмах, так как планктонные животные в результате жизнедеятельности потребляют и минерализуют органическое вещество пищи с последующим выделением минеральных и органических соединений азота в виде аммиака, мочевины, аминокислот [26, 28, 49]. Количественные оценки скорости экскреции азота отдельными видами планктонных животных и зоопланктоном в целом имеют несомненный интерес, поскольку при малом запасе азота и фосфора в зоне фотосинтеза глубоководных районов морских и океанических вод уровень первичной продукции зависит не столько от пула биогенных элементов, сколько от скорости потоков, обеспечивающих их круговорот в морской воде [39, 50]. В связи с этим оценка регенерационного потока азота является не только показателем участия и роли планктонных животных в биотическом цикле азота, но и важна для понимания механизма формирования первич-

ной продукции. Согласно литературным данным, экскреция азота мезопланктоном может оказывать значительное влияние на рост и развитие фитопланктона в водоёмах, обеспечивая его ежедневные потребности в различные сезоны года от 5 до 100 % [33, 43, 48]. В Чёрном море, из-за отсутствия данных по экскреции азота планктонными животными, судить о роли регенерационного потока азота в формировании первичной продукции не представляется возможным.

Цель работы – количественно оценить сезонную изменчивость регенерационного потока азота и его роль в обеспечении фитопланктонного сообщества глубоководной области Чёрного моря.

Материал и методы. Расчёт экскреции азота гетеротрофными организмами выполнен на основании результатов исследования размерно-видовой структуры зоопланктона глубоководной области Чёрного моря за период с 1978 по 1995 гг. (табл. 1).

Табл. 1 Информация о рейсах, количестве станций и времени проведения исследований размерно-видовой структуры зоопланктона в Чёрном море

Table 1 The information on cruises, stations quantity and researches periods of zooplankton's size-specific structure in the Black Sea

Название судна, № рейса	Год	Месяц	Кол-во станций	Источник
НИС «Витязь» № 64	1978	сентябрь – октябрь	8	[18,19]
НИС «Пр. Водяницкий» № 9	1980	июль – сентябрь	16	[12]
НИС «Витязь», № 6	1984	апрель – май	12	[18]
НИС «Витязь», №15	1988	март	10	[18]
НИС «Витязь», №15	1988	апрель	12	[18]
НИС «Витязь», №16	1988	сентябрь	2	[18]
НИС «Менделеев», № 44	1989	июль – сентябрь	25	[17,18]
НИС «Пр. Водяницкий», №32	1990	сентябрь	8	[12]
НИС «Витязь», № 21	1991	февраль	7	[18,20]
НИС «Витязь», № 21	1991	март	12	[18,20]
НИС «Витязь», № 21	1991	апрель	4	[18,20]
НИС «Пр. Водяницкий», №35	1991	октябрь - ноябрь	14	[12]
НИС «Киев», № 2	1995	январь	8	[11]
НИС «Киев», № 3	1995	апрель	7	[11]
НИС «Киев», № 4	1995	август	9	[11]
НИС «Киев», № 5	1995	ноябрь	12	[10]

Для оценки вклада животных из различных трофэкологических групп в суммарную экскрецию азота зоопланктоном использовали полученные сотрудниками Института океанологии им. Ширшова РАН данные о среднем весе массовых видов зоопланктона, входящих в ту или иную трофэкологическую группу, и их биомассе. В этих исследованиях зоопланктонное сообщество представлено в виде трофэкологических групп, объединённых по характеру питания и относительно однородных по размеру: простейших, нано- и эврифагов, ойтон, сагитт, ноктилюки, плеуробрахии, аурелии, мнемииопсиса [17, 18, 19, 20]. Результаты исследований размерно-видовой структуры зоопланктона, полученные в Ин-БЮМ НАНУ, использовали для расчёта скорости экскреции азота отдельными видами животных из разных систематических групп [10, 11, 12]. Энергетический эквивалент простейших, отдельных видов зоопланктона и трофэкологических групп животных рассчитывали по [1, 21]. Для расчёта содержания углерода и азота в теле животных использовали отношение 1 кал = 0.1 мгС и общепринятое атомарное соотношение С:N:P = 100:16:1, соответственно.

80

Следует отметить, что рассчитанные величины содержания азота в теле животных были сопоставимы или близки с экспериментально измеренными величинами для простейших, массовых видов рачкового зоопланктона и желетелого макропланктона [2, 3, 22, 23, 45]. Величину сухой массы простейших оценивали в 15 % [32], ракообразного зоопланктона – 15 % [7], сагитт – 7 % [15], полихет – 15 % [25], личинок рыб – 15 % [25], ноктилюки – 2 % [15], желетелых организмов – 2 % [1, 2, 3]. Суточные траты на обмен у животных из разных систематических групп зоопланктона рассчитывали по уравнениям [14, 17]. Физиологические характеристики планктонных животных, принятые для расчёта экскреции азота, см. в табл. 2.

Суммарную скорость экскреции азота зоопланктоном рассчитывали по алгоритму [9, 13].

$$E_n^{\Sigma} = \sum_{i=a}^q N_i R_i Z_i F_i$$

где E_n^{Σ} – суммарная скорость экскреции азота зоопланктоном, $mgN \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$; N_i – биомасса организмов в трофэкологических группах,

выраженная в $\text{мгN}\cdot\text{м}^{-2}$; i – индекс трофэкологической группы животных; R_i – суточные траты на обмен для среднего веса одной особи, $\text{мкал}\cdot\text{сут}^{-1}$; $Z_i = e_n/W_q$, где e_n – содержание азота в особи, $\text{мгN}\cdot\text{экз}^{-1}$, W_q – калорийность особи, мкал ; F_i – температурная поправка, её вводили

при расчёте интенсивности обмена гетеротрофных организмов из разных трофэкологических групп зоопланктона с учётом их обитания в слоях над и под термоклинном, рассчитывали по формуле $F = Q_{10}^{(t-20)/10}$, $Q_{10} = 2.25$ [5].

Табл. 2 Физиологические характеристики планктонных животных
Table 2 The physiological characteristics of plankton animals

Элементы планктона	R = a W ^b		G, кал мг ⁻¹	C, мг C мг ⁻¹	N, мг N мг ⁻¹	N ^I , %	S, %
	a	b					
Наногетеротрофы	0.14	0.8	1.0	0.1	0.0175	11.7	15
Инфузории	0.4	0.8	0.9	0.09	0.0158	10.5	15
Простейшие	0.32	0.78	0.9	0.09	0.0158	10.5	15
Нанофаги	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Эврифаги	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Ойтоны	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Аппендикулярии	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Полихеты	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Сагитты	0.6	0.8	0.4	0.04	0.007	10	7
Ноктилюка	0.6	0.8	0.05	0.005	0.0009	4.5	2
Микрозоопланктон	0.6	0.8	0.9	0.09	0.0158	10.5	15
Копеподы	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Кладоцера	0.6	0.8	0.5	0.05	0.09	5.9	15
Калянус	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Личинки рыб	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0123	8.2	15
Плеуробрахия	0.34	0.84	0.015	0.0015	0.00026	1.3	2
Аурелия	0.48	0.84	0.01	0.001	0.00018	0.9	2
Мнемиопсис	0.31	0.84	0.01	0.001	0.00018	0.9	2

Примечание: R – суточные траты на обмен, $\text{мкал}\cdot\text{экз}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$; G – калорийность сырой массы, кал; C – содержание углерода в сырой массе, $\text{мгC}\cdot\text{мг}^{-1}$; N – содержание азота в сырой массе, $\text{мгN}\cdot\text{мг}^{-1}$; N^I – содержание азота в сухой массе, %; S – сухая масса, %.

Результаты и обсуждение. Экскреция азота планктонными организмами. Результаты расчётов показали, что средняя скорость экскреции азота, нормированная на сухую массу зоофлагеллят и инфузорий, зимой может составлять – 1.8 ± 0.28 и 1.35 ± 0.16 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, летом – 4.61 ± 0.62 и 2.71 ± 0.35 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, соответственно. Удельная скорость экскреции азота для отдельных видов рачкового зоопланктона *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Paracalanus parvis*, *Acartia clausi*, *Oitona similis*, *O. nana*, *O. dioica* зимой изменялась от 0.26 ± 0.045 до 0.51 ± 0.06 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, летом от 0.39 ± 0.05 до 1.67 ± 0.22 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$. Средние величины удельной скорости экскреции азота для желетелого макропланктона были

значительно ниже, чем для простейших и рачкового зоопланктона. Зимой величина этого показателя для *Mnemiopsis leidy* в среднем составляла 0.006 ± 0.0013 , *Aurelia aurita* – 0.0065 ± 0.0018 , *Pleurobrachia rhodopsis* – 0.008 ± 0.0016 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, в летнее время для *M. leidy* – 0.019 ± 0.0046 , *A. aurita* – 0.012 ± 0.0025 , *P. rhodopsis* – 0.015 ± 0.0033 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$. Средние величины скорости экскреции азота, нормированные на сухую массу простейших (зоофлагеллята, инфузории) в летнее время составляли 3.66 ± 0.48 , рачкового зоопланктона – 1.14 ± 0.33 , желетелого макропланктона – 0.016 ± 0.0036 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, зимнее – 1.57 ± 0.22 , 0.37 ± 0.09 и 0.007 ± 0.0016 $\text{мкгN}\cdot\text{мг}^{-1}\cdot\text{ч}^{-1}$, соответственно. Расчёты показали, что скорость экскре-

ции азота, нормированная на сухую массу животных из разных систематических групп (простейших, мезопланктона и желетелого макропланктона), может варьировать в широком диапазоне - от 0.006 ± 0.0013 до 4.61 ± 0.62 $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Согласно [24, 30, 45, 53, 56], более 80 % флуктуаций величин скорости экскреции азота обусловлено индивидуальным размером тела животных, температурой воды, количест-

вом и качеством пищи. Наибольшие величины скорости экскреции азота и их диапазон колебания отмечаются для простейших (флагеллят и инфузорий) [28]. Экспериментами показано, что при изменении температуры скорость экскреции азота флагеллят изменялась от 3 до 51 $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ (табл. 3). Например, в экспериментах с флагеллятами *Monas* sp. удельная скорость экскреции азота с повышением температуры от 3 до 30°C возрастала с 6.4 до

Табл. 3 Скорость экскреции азота, нормированная на сухую массу планктонных животных
Table 3 Rate excretion of nitrogen normalized on dry weight of plankton animals

Виды зоопланктона	Температура, °C	Скорость экскреции азота, $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$	Источник
FLAGELLATES			
<i>Paraphysomonas imperforata</i>	20 – 24	3 – 20	[36]
<i>Monas</i> sp.	3 – 30	6.4 – 51	[47]
<i>Monas</i> sp.	20	10 – 17	[47]
<i>Ochromonas</i> sp.	18 – 20	28	[23]
<i>Paraphysomonas</i> sp.	25	4.75 – 32.6	[45]
<i>Spumela</i> sp.	25	4.75 – 32.6	[45]
CILIATES			
<i>Paramecium aurelia</i>	20 – 22	1.0 – 4.0	[49]
<i>Tintinnopsis vasculum</i>	5 – 15	1.5 – 3.0	[54]
<i>T. acuminata</i>	15 – 25	4.3 – 10	[54]
<i>Euplotes vannus</i>	25	3.0	[35]
METAZOA			
<i>Eucalanus pileatus</i>	20	1.2	[34]
<i>E. subcrassus</i>	22	0,23	[40]
<i>Calanus finmarchicus</i>	11	0.62	[27]
<i>C. helgolandicus</i>	11	0.39	
<i>C. finmarchicus</i>	11	0.41	
<i>C. helgolandicus</i>	11	0.23	
<i>C. finmarchicus</i>	11	0.49	
<i>C. helgolandicus</i>	11	0.23	
<i>C. helgolandicus</i> (смесь)	14	0.21	
<i>Neocalanus plumchrus</i>	15.1	0.22	[40]
<i>N. gracilis</i>	19.7	0.20	
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	8.6	0.17	
<i>Paracalanus parvus</i>	22	0.44	
<i>Acartia clausi</i>	14.8	0.71	
<i>A. tonsa</i>	22	0.86	
<i>A. australis</i>	22	0.50	
<i>A. clausi</i>	15	2.2	[44]
MACROZOOPLANKTON			
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	10 – 24.5	0.006 – 0.021	[41]
<i>M. leidyi</i>	20	0.009	[41]

51 $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а при температуре 20°C её величина составляла 13.5 $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [47]. При температуре 20°C для флагеллят *Ochromonas*

sp. она изменялась в пределах 3 – 10, а при 24°C – 9 – 20 $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [36]; в условиях комнатной температуры этот показатель соста-

вил $28 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [23]. В зависимости от стехиометрического соотношения C : N в бактериях, использованных в качестве пищи для пресноводных флагеллят *Paraphysomonas* sp. и *Spumella* sp., скорость экскреции азота при 25°C варьировала от 4.32 до $32.6 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [45]. По [23, 36, 45, 47], в интервале температуры $18 - 25^\circ\text{C}$ скорость экскреции азота флагеллятами изменялась от 3 до $32.6 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, в среднем $15 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Эта величина отличалась от рассчитанной нами средней величины всего в 3.2 раза. В экспериментах с инфузориями, где в качестве корма использовали одноклеточные водоросли, удельные скорости экскреции азота в зависимости от температуры были значительно ниже - $1 - 10 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [35, 49, 54]. В условиях комнатной температуры этот показатель для инфузорий *Paramecium aurelia* изменялся от 1 до $4 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [49], в опытах при $5 - 15^\circ\text{C}$ для *Tintinnopsis acuminata* от 1 до $3 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а в диапазоне температуры $15 - 25^\circ\text{C}$ от 4.3 до $10 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [54], при 25°C для *Euplotes vannus* - $3.0 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [35]. Осреднённая величина скорости экскреции азота инфузориями при $15 - 25^\circ\text{C}$, по [35, 49, 54], составляла $4.5 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ и в 1.6 раза отличалась от рассчитанной нами для летнего периода.

Д Кэрон с соавторами [28], используя данные разных авторов, получили несколько зависимостей между интенсивностью экскреции азота и сухой массой отдельных животных многоклеточного зоопланктона с верхним и нижним пределом массы 10^2 и 10^{-2} мг. Путём аппроксимации они оценили удельную скорость экскреции азота для инфузорий с сухой массой особи $2 \cdot 10^{-4}$ и флагеллят - $2 \cdot 10^{-8}$ мг. Согласно расчётам, интенсивность экскреции азота простейшими со средней сухой массой $2 \cdot 10^{-4}$ мг изменялась в интервале $0.38 - 7.48 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, а с массой особи $2 \cdot 10^{-8}$ мг - $0.87 - 562 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Сопоставление рассчитанных нами удельных скоростей экскреции азота для зоофлагеллят и инфузорий показало, что они находятся в пределах колебаний как экспери-

ментальных, так и предсказанных величин скорости экскреции азота для простейших с разной сухой массой.

Удельные скорости экскреции азота, рассчитанные для отдельных видов рачкового зоопланктона - *Calanus euxinus*, *Pseudocalanus elongates*, *Paracalanus parvis*, *Acartia clausi*, *Oitona similes*, *O. nana*, *O. dioica*, были значительно меньше, чем для простейших. По нашим расчётам, скорость экскреции азота для зимнего периода изменялась от 0.26 ± 0.045 до $0.51 \pm 0.06 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, летнего - от 0.39 ± 0.05 до $1.67 \pm 0.22 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, средние величины этого показателя составляли 0.37 ± 0.09 и $1.14 \pm 0.33 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, соответственно. Рассчитанные скорости экскреции для рачкового зоопланктона в целом согласуются с литературными данными. Например, в экспериментах при температуре $3 - 7^\circ\text{C}$ с одним или двумя видами копепод на разных стадиях развития скорость экскреции азота изменялась от 0.16 до $1.35 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [24]. В опытах с самками и самцами *C. helgolandicus* и *C. finmarchicus*, проведенных при 11°C , она варьировала в диапазоне $0.21 - 0.62 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [27]. В экспериментальных условиях, когда температура изменялась от 15 до 23°C , удельная скорость экскреции азота для *A. clausi* при 15°C составляла $2.2 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [44], *Eucalanus pileatus* при 20°C - $1.2 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [32], *Tigriopus brevicornis* при 23°C - $1.3 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ [34]. Близкие величины скорости получены для *A. clausi* при температуре 15°C - $0.71 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, *A. tonsa* и *A. australis* при 22°C - $0.86, 0.50 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, *P. parvus*, *E. subcrassus*, *Neocalanus* sp. при 22°C - $0.44, 0.23$ и $0.20 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, соответственно [40]. Следует отметить, что скорость экскреции азота у отдельных видов рачкового зоопланктона в интервале температуры $3 - 23^\circ\text{C}$, в отличие от простейших имела относительно узкий предел колебаний - $0.16 - 1.35 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Её средняя величина для отдельных видов рачкового зоопланктона в температурном диапазоне $3 - 11^\circ\text{C}$, по [24, 27],

равна $0.55 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, в интервале $15 - 23^\circ\text{C}$, по [34, 38, 40, 44], - $0.85 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Сравнение этих средних величин с рассчитанными нами для зимнего и летнего периодов показало, что они были близки и отличались лишь в 1.5 и 1.3 раза, соответственно.

Скорость экскреции азота, нормированная на сухую массу желелетелых организмов (гребневика, медузы), была значительно ниже, чем для простейших и рачкового зоопланктона. В зимний период величины этого показателя для *M. leidyi*, *A. aurita*, *P. rhodopis* составили 0.006 ± 0.0013 , 0.0065 ± 0.0018 и $0.008 \pm 0.0016 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, в летнее время - 0.019 ± 0.0046 , 0.012 ± 0.0025 и $0.015 \pm 0.0033 \text{ мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, соответственно. Эти результаты были сопоставимы с экспериментально измеренными величинами для *M. leidyi* - 0.0066, 0.0099, 0.011, 0.0098, 0.0147, 0.021 $\text{мкгN} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ при температуре 10.3, 15.8, 18, 20, 21.8 и 24.5°C , соответственно [41]. Таким образом, рассчитанные нами скорости экскреции азота, нормирован-

ные на сухую массу планктонных животных из разных систематических групп зоопланктона, на наш взгляд, вполне реалистичны, так как они близки или сопоставимы с имеющимися в литературе данными, полученными в экспериментах или рассчитанными для массовых видов из разных систематических групп морского и пресноводного зоопланктона.

Сезонные изменения регенерационного потока азота. Наличие разрозненных данных и отсутствие непрерывных исследований полной структуры зоопланктонного сообщества в глубоководной области Чёрного моря не позволяют оценить изменение регенерационного потока азота в течение одного года. Поэтому для его оценки использовали осреднённые скорости экскреции азота зоопланктоном, рассчитанные по месяцам, но в разные годы с 1978 по 1995 гг. Получено, что годовая динамика регенерационного потока азота в слое 0 – 150 м имела одновершинный характер (рис. 1).

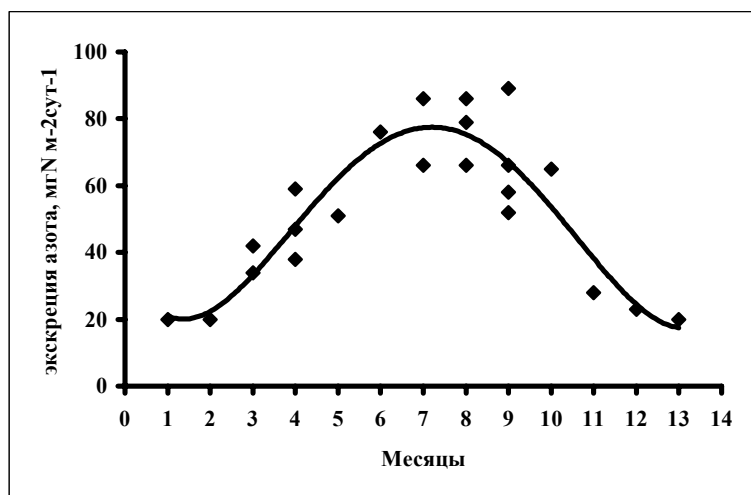


Рис. 1. Численные оценки сезонного изменения регенерационного потока азота в глубоководной области Чёрного моря

Fig. 1. Quantitative estimation of seasonal dynamics of nitrogen regeneration flow in deep-water area of the Black Sea

Зимой скорость его экскреции была минимальной и варьировала в пределах $20 - 23 \text{ мгN} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, что связано с низкой температурой воды ($6 - 8^\circ\text{C}$) и относительно небольшой биомассой зоопланктона, по сравнению с другими сезонами года. С марта по май, наряду с повышением температуры в верхнем перемешанном слое (ВПС) и возрастанием интенсивности обмена животных и биомассы зоопланк-

тона в целом, скорость регенерационного потока азота увеличивалась и изменялась в пределах $34 - 59 \text{ мгN} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. В летнее время скорость экскреции азота зоопланктоном варьировала в пределах $66 - 86 \text{ мгN} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, что обусловлено повышением температуры до $20 - 24^\circ\text{C}$ в ВПС и наиболее высокой биомассой зоопланктона, по сравнению с другими сезонами года. Осенью, наряду с понижением

температуры, что способствует снижению интенсивности обмена у животных и биомассы зоопланктона в целом, наблюдается уменьшение суммарной скорости экскреции азота от 89 до 28 $\text{мгN}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. Как видно из представленных данных, в тёплый период года (май – октябрь), когда в глубоководной области моря устанавливается температурная стратификация вод, а температура воды в ВПС изменяется от 16 до 24 $^{\circ}\text{C}$, были получены относительно высокие скорости экскреции азота, которые варьировали в интервале 47 – 89 $\text{мгN}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. В холодный период года (ноябрь – апрель) регенерационный поток азота снижался и изменялся от 20 до 42 $\text{мгN}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$.

Оценка вклада основных трофологических групп зоопланктонного сообщества в суммарную экскрецию азота показала, что в глубоководной области Чёрного моря на долю простейших приходится значительная часть регенерируемого азота. В различные сезоны за период с 1978 по 1995 гг. вклад простейших в суммарную экскрецию азота, по нашим расчётам, изменялся от 35 до 65 %, что согласуется с современными представлениями о роли простейших в регенерации азота и фосфора. В водных экосистемах простейшие выполняют ключевую роль в экскреции биогенных элементов по ряду причин: во-первых, дыхание простейших составляет значительную часть от полного дыхания планктонного сообщества; во-вторых, простейшие рассматриваются, как первичные потребители бактерий, цианобактерий и могут быть важным потребителем мелкоразмерного фитопланктона [28, 39]. Вклад мезопланктона и желетелого макропланктона в суммарную экскрецию азота в различные сезоны за период с 1978 по 1988 гг. варьировал в пределах 45 – 63 % и 9 – 14 %, соответственно. Однако, начиная с летнего периода 1989 г. по 1992 г., наблюдалась тенденция снижения вклада мезопланктоном с 39 до 19 %, в то время как вклад желетелого макропланктона в суммарную экскрецию азота возрастал с 16 до

32 %. Как известно, с 1978 по 1992 гг. изменялась не только биомасса зоопланктона, но и соотношение биомасс его отдельных элементов [8, 18]. В период массового развития медуз с 1978 г., а с сентября 1988 г. также и гребневика *Mnemiopsis leidyi*, биомасса желетелого макропланктона в феврале и марте 1991 г. достигала 99.6 % от сырой суммарной биомассы мезо- и макропланктона [18]. Массовое развитие *M. leidyi* в Чёрном море привело к снижению кормового зоопланктона в 6, сагитт в 10, калянуса в 2 раза. При этом биомасса бактерий и простейших практически оставалась на одном уровне [8, 18]. Начиная с 1993 г. и особенно с 1996 г., в глубоководной области моря наблюдалось медленное снижение популяции мнемииопсиса, а численность и биомасса кормового зоопланктона постепенно возрастали [16]. После появления берое в 1999 г., уже весной 2001 г. мнемииопсис практически отсутствовал, а численность и биомасса зоопланктона были сопоставимы с показателями, отмечаемыми до появления мнемииопсиса в Чёрном море [16]. Таким образом, полученные нами оценки вклада основных трофологических групп зоопланктона в суммарную экскрецию азота позволяют предположить, что интенсивное развитие как мнемииопсиса, так и берое может влиять не только на перераспределение составляющих регенерационного потока азота, но и на изменение его скорости в глубоководной области Чёрного моря.

"Новую" и регенерационную первичную продукцию обычно оценивают по измерениям скорости потребления нитратов и аммония фитопланктоном [29]. Однако известен и другой подход, когда регенерационная первичная продукция рассчитывается по скорости экскреции азота зоопланктоном [33, 43]. При использовании этого подхода важно знать, в какой форме и в каких соотношениях находится азот в конечном продукте выделения животными из разных систематических групп зоопланктона. В исследованиях с простейшими, отдельными видами рачкового зоопланк-

тона и желетелого макропланктона установлено, что основным продуктом экскреции является аммонийный азот, который составляет 75 – 85 % от общего азота выделенного животными [26, 28, 36, 41, 49, 52]. На долю мочевины в этом процессе приходится приблизительно 10 – 20 %, аминокислот – 10 – 15 % [26]. Исходя из выше изложенного, для оценки регенерационной первичной продукции использовали общепринятое атомарное соотношение $C : N : P = 106:16:1$ и расчётные оценки сезонной изменчивости скорости экскреции азота зоопланктоном для глубоководной области Чёрного моря, без учёта потоков азота, связанных с окислительно-восстановительными, сорбционными и седиментационными процессами. Принимали, что на долю бактерий в

суммарном поглощении аммонийного азота микропланктоном (бактерии, фитопланктон) для холодного и тёплого периодов года и в переходные месяцы от одного периода к другому (ноябрь и апрель) приходится 10, 30 и 15 % соответственно [31, 37, 55, 57]. Регенерационную и "новую" первичную продукцию, выраженную в процентах, находили относительно среднемесячных величин первичной продукции, измеренной радиоуглеродным методом в глубоководной области Чёрного моря [4, 51]. По нашим расчётам, регенерационная первичная продукция в зимнее время в среднем может составлять 24 %, весной – 49 %, летом – 91 %, осенью – 76 %, средняя за год – 60 % от суммарной первичной продукции (рис. 2).

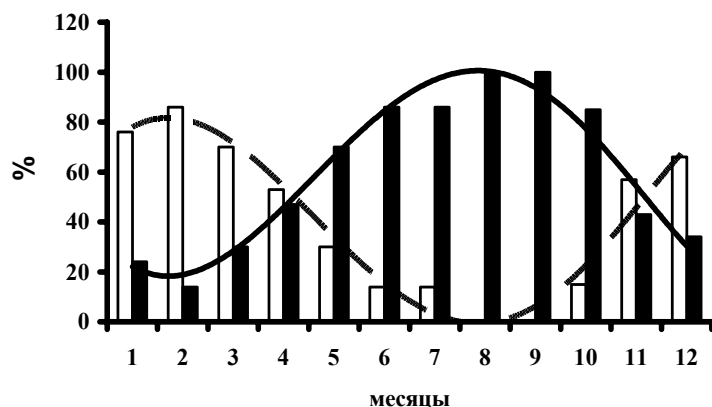


Рис. 2 Сезонные изменения регенерационной и "новой" первичной продукции в глубоководной области Чёрного моря (белый цвет – "новая", чёрный цвет – регенерационная первичная продукция).
Fig. 2 Seasonal changes of regeneration and "new" primary production in deep-water area of the Black Sea (white color - "new", black color - regeneration primary production).

Сопоставление полученных нами оценок регенерационной первичной продукции и имеющихся в литературе данных показало, что среднегодовая величина регенерационной первичной продукции совпадает с результатами вычислений этого показателя выполненных на основе экспериментально измеренных скоростей потребления нитратов и аммония микропланктоном в глубоководной области Чёрного моря [42]. Средние величины регенерационной первичной продукции для весеннего и осеннего периодов были также сопоставимы. Однако для зимнего и летнего периодов доля регенерационной первичной продукции, вычисленная на основе данных по скорости потребления

нитратов и аммонийного азота микропланктоном, составляла 69 и 59 % соответственно, против 24% (зимой) и 91 % (летом), полученной нами. Вероятнее всего, это несоответствие можно объяснить различными масштабами пространственного и временного осреднения данных, используемых при оценке регенерационной первичной продукции в работе [42] и в проведенных нами расчетах.

Хорошее согласие полученных нами оценок наблюдается с результатами физико-биохимической модели продуктивности планктона и азотного цикла в Чёрном море [46]. Результатами этой модели показано, что в эвфотической зоне (0 – 50 м) Чёрного моря

60 % годовой первичной продукции обеспечивается аммонийным азотом, а, начиная с марта и по октябрь, первичная продукция образуется в основном за счёт регенерационных процессов. Около 15 % «новой» первичной продукции создается в результате повторного цикла нитрата в пределах эвфотической зоны за счёт аммонификационных и нитрификационных процессов, остальные 25 % - за счёт нитрификации в слое между эвфотической зоной и субоксидным слоем (50 – 75 м) [46]. На основании анализа пространственно-временной изменчивости аммонийного азота в глубоководной области Чёрного моря также отмечается, что в фотическом слое (0 – 50 м) основная масса первичной продукции создается за счёт аммонийного азота [6]. Таким образом, имеющиеся в литературе сведения о соотношении регенерационной и "новой" первичной продукции для глубоководной области Чёрного моря в целом согласуются с результатами наших расчётов. Из анализа полученных нами расчётных оценок следует, что в тёплый период года (май – октябрь) развитие фитопланктона обеспечивается в основном экскрецией ам-

монийного азота зоопланктонным сообществом. В это время доля регенерационной первичной продукции может составлять 72 – 100 % от общей первичной продукции, измеренной радиоуглеродным методом. В холодный период года (ноябрь - апрель) в суммарной первичной продукции преобладает «новая» продукция – 53 – 86 %.

Выводы 1. Результаты расчётов показали, что в глубоководной области Чёрного моря в тёплый период года скорость экскреции азота зоопланктоном может изменяться в интервале от 47 до 89 мгN·м⁻²·сут⁻¹, в холодный – 20 – 46 мгN·м⁻²·сут⁻¹. 2. Потенциально возможная регенерационная первичная продукция в глубоководной области Чёрного моря зимой в среднем составляла 24 %, весной – 49 %, летом – 91 %, осенью – 76 %, среднегодовая – 60 %. 3. Согласно выполненным расчётам, в тёплый период года развитие фитопланктонного сообщества в основном может обеспечиваться в результате экскреции азота зоопланктоном, в холодный период года – поступления минерального азота с глубинными водами за счёт гидрофизических процессов.

1. Аннинский Б. Е. Химический состав разноразмерных особей трёх видов студенистого макропланктона Черного моря // Биология моря. - 1994. - 20, № 5. - С. 390 - 395.
2. Бородкин С. О., Коржикова Л. И. Химический состав гребневика *Mnemiopsis leidyi* и оценка его роли в трансформации биогенных элементов в Черном море // Океанология. - 1991. - 31, № 5. - С. 754 - 757.
3. Бородкин С. О., Налбандов Ю. Г. Стунжас П. А. Элементарный химический состав морских медуз *Aurelia aurita* и их роль в круговороте химических элементов в Чёрном море // Сезонные изменения черноморского планктона. - М. Наука, 1983. - С. 133 - 188.
4. Ведерников В. И., Демидов А. Б. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны в глубоководных районах Чёрного моря // Океанология. - 1997. - 37, № 5. - С. 754 - 757.
5. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии

- // Журн. общ. биол. - 1983. - 44, № 1. - С. 31 - 42.
6. Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А. Экосистема Черного моря. - М.: Наука, 1992. - 112 с.
 7. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. - М.: Наука, 1987. - 240 с.
 8. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Временные изменения структуры зооценоа открытых районов Черного моря // Океанология. - 1992. - 32, № 4. - С. 709 - 717.
 9. Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого. (Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона). - Л.: Наука, 1986. - 154 с.
 10. Загородняя Ю. А., Ковалёв А. В., Островская Н. А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994 - 1995 гг. // Экология моря. - 2001.- Вып. 55. - С. 17 - 22.

11. Ковалёв А. В., Загородняя Ю. А., Островская Н. А. Исследования зоопланктона Черного моря в 1995 г. // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. Севастополь, 1996. - С. 254 - 265.
12. Ковалёв А. В., Островская Н. А., Скрябин В. А., Загородняя Ю. А. Состояние зоопланктона, как кормовой базы рыб в Чёрном море // Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря. - Севастополь, 1996. - С. 131 - 152.
13. Лебедева Л. И. Планктонные организмы и регенерация фосфора в океане // Океанология. - 1987. - 27, № 6. - С. 980 - 984.
14. Пархоменко А. В. Экскреция фосфора зоопланктоном в Чёрном море // Морск. экол. журн. - 2005. - IV, №4. - С. 17 - 32
15. Петина Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. - К.: Наук. думка, 1981. - 245 с.
16. Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В., Мирзоян З. А. Мартынюк М. Л. Гребневики вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо - восточной части Чёрного моря // Известия АН Серия биол. 2003. - №2. - С. 225 - 325.
17. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Изменения планктонного сообщества Черного моря и воздействие на него гребневика мнемипсиса // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. - С. 248 - 261.
18. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Многолетние изменения биомассы планктона в открытых районах Черного моря // Океанология. - 1991. - 31, № 6. - С. 973 - 980.
19. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Умнов А. А. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря в осенний период 1978 г. // Экосистемы пелагиали Черного моря. - М.: Наука, 1980. - С. 223 - 243.
20. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Николаева Г. Г., Мусаева Э. И. Распределение мезозоопланктона и структурно-функциональный анализ пелагических сообществ открытых районов Черного моря зимой 1991 г. // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - М.: Ин-т океанологии РАН, 1992. - С. 119 - 130.
21. Шушкина Э. А., Лебедева Л. П., Мусаева Э. И. Продукционные и деструкционные процессы в планктоне Черного моря в поздневесенний период 1984 г. // Современное состояние экосистемы Черного моря. - М.: Наука, 1987. - С. 197 - 207.
22. Andersen T., Hessen D. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton // Limnol. Oceanogr. - 1994. - 36, № 4. - P. 807 - 814.
23. Anderssen A., Lee C., Azam F., Hagstrom A. Release of amino acids by heterotrophic marine microflagellates // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1985. - 23. - P. 99 - 106.
24. Atkinson A., Whitehouse M. J. Ammonium regeneration by Antarctic mesozooplankton: an allometric approach // Mar. Biol. - 2001. - 139. - P. 301 - 311.
25. Beers J. R. Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea of Bermuda // Limnol. Oceanogr. - 1966. - 11. - P. 520 - 558.
26. Bidigare R. R. Nitrogen excretion by marine zooplankton // In : Carpenter E. J., Capone D.C. (ed.) Nitrogen in the marine environment. Academic Press, New York, 1983. - P. 385 - 409.
27. Butler E. I., Corner E. D., Marshall F. R. S. On the nutrition and metabolism of zooplankton VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus // J. mar. biol. Ass. U.K. - 1969. - 49. - P. 977 - 1001.
28. Caron D. A., Goldman J. C. Protozoan nutrient regeneration / Ecology of marine protozoa. - New York, Oxford University Press. - 1990. - P. - 283 - 306.
29. Dagdale R. C., Goering J. J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity // Limnol. Oceanogr. - 1967. - 12. - P. 196 - 206.
30. Debs C. A. Carbon and nitrogen budget of the calanoid copepod *Temora stylifera*: effect of concentration and composition of food // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1984. - 15. - P. 237 - 246.
31. Donald K. M., Join I., Rees A. P., Woodward E. M. S., Savidge G. Uptake of carbon, nitrogen and phosphorus by phytoplankton along the 20° W meridian in the NE Atlantic between 57.5° and 37° N // Deep Sea Res. Part 11. - 2001. - 48. - P. - 873 - 897.
32. Fenchel T., Finlay B. J. Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoan // Microb. Ecol. - 1983. - 9. - P. 99 - 122.
33. Ganf G., Blazka P. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda) // Limnol. Oceanogr. - 1974. - 19. - P. 80 - 94.
34. Gardner W. S., Paffenhöfer G. A. Nitrogen regeneration by the subtropical marine copepod *Eucalanus pileatus* // J. Plankton Res. - 1982. - 4. - P. 725 - 734.
35. Gast H., Horstmann U. N - remineralization of phyto- and bacterioplankton by the marine ciliate *Euplotes vannus* // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1983. - 13. - P. 55 - 60.

36. Goldman J. C., Caron D. A., Andersen O. K., Dennett M. R. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: 1. Nitrogen dynamics // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1985. - 24. - P. 231 – 242.
37. Goldman J. C., Dennett M. R., Ammonium regeneration and carbon utilization by marine bacteria grown on mixed substrates // Mar. Biol. - 1991. - 109. - P. 369 - 378.
38. Harris, R. P. Feeding, growth, reproduction, and nitrogen utilization by the harpacticoid copepod *Tigriopus brevicornis* // J. mar. biol. Ass. U. K. - 1983. - 35. - P. 785 – 800.
39. Harrison W. G. Regeneration of nutrients: in Primary productivity and biogeochemical cycles in the Sea / Edit. P. G. Falkowski, A. D. Woodhead. - Plenum press, New York. - 1992. - P. 385 – 407.
40. Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K., Shinnada A. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature // Mar. Biol. - 2001. - 139. - P. 587 – 596.
41. Kremer P. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Mar. Biol. - 1977. - 44, № 1. - P. 43 - 50.
42. Krivenko O. V., Burlakova Z. P., Eremeeva L. V. Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. - Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. - 1. - P. 121 – 136.
43. Martin J. H. Phytoplankton – zooplankton relationships in Narragansett Bay. 3. Seasonal changes in zooplankton excretion rates relation to phytoplankton abundance // Limnol. Oceanogr. - 1968. - 13. - P. 63 - 71.
44. Mayzaud P. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. Studies of the metabolic characteristics of starved animals // Mar. Biol. - 1973. - 21. - P. 19 – 28.
45. Nakano S. I. Carbon: nitrogen: phosphorus ratios and nutrient regeneration of a heterotrophic flagellate fed on bacteria with different elemental ratios // Arch. Hydrobiol. - 1994. - 129, № 3, P. 257 - 271.
46. Oguz T., Duclov H. W., Maloneta – Rizzoli P., Murray J. W., Shuschkina E. A., Vedernikov V. I., Unluata U. A physical – biochemical model of plankton productivity and nitrogen cycling in the Black Sea // Deep Sea Res. - 1999. - 46. - P. - 597 - 636.
47. Sherr B. F., Sherr E., B., Berman T. Grazing, growth, and ammonium excretion rates of a heterotrophic microflagellate fed with four species of bacteria // Appl. environ. Microbiol. - 1983. - 45. - P. 505 – 514.
48. Smith S. L., Whittedge T. E. The role of zooplankton in regeneration of nitrogen in costal upwelling system of northwest Africa // Deep Sea Res. - 1977. - 24. - P. - 45 – 96.
49. Soldo A. T., Wagtenbonk W. G. Nitrogen metabolism in *Paramecium aurelia* // J. Protozool. - 1961. - 8. - P. 41 – 55.
50. Sorokin Y. I. Radioisotopic methods in hydrobiology – Berlin: Springer. - Verlag, - 1999. - 322 p.
51. Stelmakh L. V., Yunev O. A., Finenko Z. Z., Vedernikov V. J., Bologna A. S., Churilova T. Y., Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black sea // Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black sea. - 1998. - 1. - P. 93-104.
52. Stout J. D. The role of protozoa in nutrient cycling and energy flow // Adv. Microb. Ecol. - 1980. - 4. - P. 1 – 50.
53. Vadineanu A., Muntean R. The correlation between the filtering zooplankton and the phytoplankton. I. Recycling of the principal nutrients, nitrogen and phosphorus, by the filtering zooplankton // Rev.-Roum.-Biol.-Anim. - 1982. - 27, № 1. - P. 71 - 75.
54. Verite P. G. Grazing, respiration, excretion and growth rates of tintinnides // Limnol. Oceanogr. - 1985. - 30. - P. 1268 - 1282.
55. Wambeke F. V., Bianchi M. A. Bacterial biomass production and ammonium regeneration in Mediterranean seawater supplemented with amino acids. 2. Nitrogen flux through heterotrophic microplankton food chain // Mar. Ecol. Prog. Ser.- 1985. - 23. - P. 117 – 128.
56. Wen H. Y., Peters R. H. Empirical models of phosphorus and nitrogen excretion rates by zooplankton // Limnol. Oceanogr. - 1994. - 39, № 7. - P. 1669 - 1679.
57. Wheeler P. A., Kirchman D. L. Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems // Limnol. Oceanogr. - 1986. - 31 (5). - P. 998 - 1009.

Поступила 26 января 2007 г.

Кількісна оцінка регенераційного потоку азоту в відкритій частині Чорного моря. О. В. Пархоменко. Розглянуто результати розрахунків екскреції азоту зоопланктоном у глибоководній області Чорного моря. Величини швидкості екскреції азоту зоопланктоном в шарі 0 – 150 м взимку варіювали в межах 20 – 23, навесні – 34 – 59, влітку – 66 – 86, восени – 89 – 28 мгР·м⁻²·доба⁻¹. Середня величина регенераційної первинної продукції, розрахованої відносно первинної продукції, виміряної радіовуглецевим методом, складала взимку – 24 %, вісною – 49 %, літом – 91%, та восени – 76%. В середньому за рік це дорівнювало 60%. Обговорю-

ється питання про роль регенераційного потоку азоту в формуванні первинної продукції в евфотичній зоні глибоководної частини Чорного моря.

Ключові слова: азот, швидкість, екскреція, зоопланктон, Чорне море

Quantitative estimation of nitrogen regeneration flow in the open part of the Black Sea. A. V. Parkhomenko.

The results of quantitative estimation of nitrogen excretion by zooplankton in deep-water area of the Black sea have been considered. The nitrogen excretion rate values by zooplankton in a layer 0 – 150 m varied from 20 to 23 mgN·m⁻²·day⁻¹ in winter, 34 – 59 mgN·m⁻²·day⁻¹ in spring, 66 – 86 mgN·m⁻²·day⁻¹ in summer, 89 – 28 mgN·m⁻²·day⁻¹ in autumn. The average regeneration primary production was 24 % in winter, 49 % in spring, 91 % in summer, 76 % in autumn, and 60 % for whole year. The problem of the role of regeneration flow nitrogen in primary production formation for the open part of the Black Sea is discussed.

Key words: nitrogen, excretion, zooplankton, Black Sea

ЗАМЕТКА

Применение лазерной интерференционной микроскопии (ЛИМ) в гидробиологии [Використання лазерної інтерференційної мікроскопії (ЛИМ) у гідробіології; Using of laser interferetion microscopy in hydrobiology.].

Лазерная интерференционная микроскопия (ЛИМ), разновидность фазово-контрастной микроскопии, нашла в последнее время широкое применение в медицине и технике. Важными достоинствами ЛИМ являются возможность исследования живых объектов, оценить внутреннюю структуру клетки, а также её физиологическое состояние и получить быстрый ответ. Однако до настоящего времени ни в микробиологии, ни в гидробиологии метод не использовался, хотя существует острая потребность в экспресс-оценке физиологического состояния отдельных клеток или микробных сообществ. Настоящая работа является первой попыткой оценить возможность применения ЛИМ к бактериям-гидробионтам. В работе использовался автоматизированный интерференционный микропрофилометр (АИМ), разработанный в Институте ВНИИОФИ (Москва, Россия). Прибор позволяет получать как фотографические, так и интерференционные изображения объекта. Минимальное время получения фазового изображения составляет 1.25 с. Объектами исследования являлись представители разных физиологических групп микроорганизмов солёных озёр Крыма: галофильные цианобактерии, нефототрофные бактерии и микробные сообщества. Основной отличительной способностью ЛИМ является способность с высокой точностью оценить оптическую плотность объекта и в дальнейшем оценить его объём. На примере галофильной цианобактерии *Rhabdodenna lineare*, выращенной в условиях различной солёности, показано, что при солёности 90 ‰ размеры клеток увеличивались в 4 раза, при этом плотность (фазовая высота) увеличивалась лишь в 1.5 раза. Это говорит о том, что содержимое клеток отличается в разных опытах. Оказалось, что при большей солёности концентрация белка в клетке на порядок меньше, чем в контрольном варианте (10‰). Ещё более выразительные результаты получены при измерении фазовой высоты живых и мертвых клеток. Разница составляла 100%. Объясняется это тем, что локальное изменение оптической плотности пропорционально произведению толщины клеточной мембраны на локальный показатель преломления, который зависит от свойств клетки в данной точке. Различие в фазовой высоте в данном случае можно объяснить большим количеством воды в чехле и, следовательно, меньшей оптической плотностью. Живая клетка откачивает лишнюю воду, поэтому её показатель преломления выше, чем в чехле. При помощи ЛИМ также можно оценить неоднородность в строении клеток, что подтверждается результатами электронной микроскопии. Так, на живых неокрашенных препаратах бактерий с размером 0.5 мкм были продемонстрированы образование вакуолей и их строгая локализация вдоль клеточной мембраны при повышении солёности в среде. При изучении морфологии микробных сообществ можно легко определить толщину бактериальной пленки, расположение, взаимосвязь и расстояние между отдельными клетками. Итак, ЛИМ позволяет получить объемное изображение любого гидробиологического объекта с большим разбросом размеров (от десятых долей мкм и выше), определить фазовую плотность объекта, определять толщину биопленок, расстояние между отдельными клетками в сообществе, показать субклеточный рельеф цитоплазмы и органелл клетки в условиях естественного функционирования клетки. На основании полученных данных можно прогнозировать образование тех или иных продуктов метаболизма, осуществлять контроль их синтеза, делать прогноз возможного масштаба цветения водоема. Все это позволяет утверждать, что ЛИМ является перспективным методом в гидробиологии. **А. И. Юсипович, Г. В. Максимов** (Московский госуниверситет, Россия), **Ю. Ю. Берестовская, О. С. Миходюк, Л. М. Герасименко** (Институт микробиологии, Москва, Россия), **Н. В. Шадрин** (Институт биологии южных морей, Севастополь, Украина).