

ПРОВ. 1200

ПРОВ 98

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

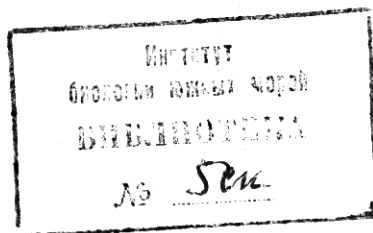
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ
МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 39

ВОПРОСЫ ГИДРОБИОЛОГИИ ПЕЛАГИАЛИ
И ПРИБРЕЖНЫХ ВОД
ЮЖНЫХ МОРЕЙ



КИЕВ «НАУКОВА ДУМКА» 1976

Э. А. Чепурнова

ХАРАКТЕРИСТИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ОБМЕНА У МОРСКОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА

В связи с изучением роли бактерий в процессах круговорота веществ в море, их участия в минерализации органических компонентов, возникает необходимость оценить физиологическую активность морских бактерий в различных экологических условиях. Определение интенсивности обмена у бактерий представляет тем больший интерес, что среди всех живых организмов они обладают наиболее высокой скоростью метаболизма.

Физиологическая активность у бактерий обычно измеряется количеством питательных веществ, потребляемых единицей микробной биомассы в единицу времени. У аэробов эта величина определяется скоростью поглощения кислорода, что составляет «дыхательную активность» и является хорошим показателем величины энергетического обмена.

Средняя физиологическая активность q за отрезок времени $t_1 - t_0$ характеризуется следующим уравнением [8]:

$$q = \frac{S}{(t_1 - t_0) \cdot m_{\text{ср}}}, \quad (1)$$

где S — количество потребленных веществ; $m_{\text{ср}}$ — средняя за исследуемый промежуток времени биомасса бактерий.

Известно, что суммарная физиологическая активность у бактерий складывается из двух величин: 1) затрат питательного вещества на образование единицы биомассы, 2) расхода питательных веществ на поддержание жизни единицы биомассы в течение единицы времени. Вторую величину можно определить только при отсутствии размножения бактерий (при так называемом состоянии покоящейся культуры).

На основании изложенного выражение физиологической активности у бактерий может быть представлено в виде следующего уравнения [8]:

$$q = a\mu + b, \quad (2)$$

где μ — удельная скорость роста бактерий; a — трофический коэффициент, т. е. затраты питательного вещества на образование единицы биомассы; b — коэффициент основного обмена, т. е. расход питательных веществ на поддержание жизни единицы биомассы в течение единицы времени.

Под удельной скоростью роста μ подразумевается прирост биомассы за единицу времени, пересчитанный на единицу растущей биомассы:

$$\mu = \frac{v}{m} = \frac{(m_1 - m_0)}{(t_1 - t_0) m_{\text{ср}}}, \quad (3)$$

где v — валовая (общая) скорость роста, характеризующая абсолютный прирост биомассы за единицу времени; m_1 и m_0 — биомасса бактерий за время t_1 и t_0 ; $m_{\text{ср}}$ — средняя за исследуемый отрезок времени биомасса.

Как видно из уравнения (2), существует прямая зависимость физиологической активности от скорости размножения бактерий. При этом, если скорость размножения велика, первый член уравнения во много раз больше второго. По мере замедления роста величина его уменьшается. В неразмножающейся культуре член $a\mu = 0$ и $q = b$. В этом случае физиологическая деятельность бактерий сокращается до того минимума, который необходим для поддержания их жизнеспособ-

ности. У подвижных форм сюда же, видимо, необходимо включить энергетические затраты на движение.

Интересно учесть количество энергии, затрачиваемое бактериальной клеткой на движение. Для этого необходимо знать скорость движения клетки и рассчитать ее коэффициент трения в морской воде.

В работе Моровица [18] дано определение расхода энергии на движение для клеток *Bacillus subtilis*, скорость их движения составляла 10 мкм/сек. Эта величина для одной бактериальной клетки за сутки была равна $0,04 \cdot 10^{-12}$ кал. При объеме клеток *Bac. subtilis* 1 мкм^3 и энергетической ценности клетки $1 \cdot 10^{-9}$ кал расход энергии на движение составил 0,004% энергетической ценности клетки. Таким образом, у клеток *Bac. subtilis* энергетические затраты на активный обмен весьма незначительны.

Характерным показателем физиологического состояния бактериальной культуры и соотношения между скоростью роста и физиологической активностью бактерий является экономический коэффициент. Он представляет собой частное от деления скорости роста на физиологическую активность бактерий:

$$Y = \frac{\mu}{q} = \frac{1}{a + \frac{b}{\mu}} \quad (4)$$

Этот коэффициент показывает, какая доля использованного субстрата превращается в вещество тела. Экономический коэффициент очень изменчив, так как зависит от скорости роста.

Значение экономического коэффициента меняется в зависимости от целого ряда условий: химического состава питательной среды, pH, степени аэрации. Изменения экономического коэффициента могут быть связаны с переходом дыхания на брожение, накоплением в клетках резервных веществ, когда он повышается, или с повышением доли субстрата, сжигаемого без ассимиляции «на холостом ходу», когда он снижается. В зависимости от условий аэрации и качества субстрата величины экономического коэффициента могут изменяться в пределах 8,3—66% [11].

Подставив в уравнение (4) значения μ и q из уравнения (1) и (3), получаем

$$Y = \frac{\mu}{q} = \frac{m_1 - m_0}{S} \quad (5)$$

где $m_1 - m_0$ — прирост биомассы за время $t_1 - t_0$; S — ассимилированная энергия.

Таким образом, коэффициент Y из уравнения (5) является показателем эффективности использования ассимилированного субстрата на синтез биомассы бактерий.

Как известно, показатель соотношения между скоростью роста и интенсивностью обмена у организмов широко используется в гидробиологии. Это соотношение выражается коэффициентом K_2 , величина которого определяется из уравнения

$$K_2 = \frac{\Pi}{\Pi + T} \quad (6)$$

где $\Pi + T$ — ассимилированная энергия, равная сумме прироста (Π) и затрат на обмен (T). При этом Π и T выражаются в одних и тех же единицах, лучше всего в калориях или эквивалентных единицах органического вещества, сухого вещества, органического углерода и т. д.

K_2 — безразмерная величина, выражающая эффективность использования усвоенной энергии на рост (коэффициент второго порядка, по В. С. Ивлеву) [6, 7].

На основании уравнения (6) можно найти соотношение между ростом и дыханием организмов по формуле

$$P = \frac{K_2}{1 - K_2} \cdot T. \quad (7)$$

Как видно из сравнения уравнений (5) и (6), коэффициенты Y и K_2 являются аналогами. Поэтому, заменив m_{cr} на B , можно представить q как $\frac{P+T}{B}$, а как $\frac{P}{B}$, а уравнение (2) в следующем виде:

$$\frac{P}{B} + \frac{T}{B} = a \cdot \frac{P}{B} + b. \quad (8)$$

При отсутствии размножения $P = 0$ и $b = \frac{T}{B}$. При активном размножении член уравнения (8) $a \cdot \frac{P}{B}$ во много раз превосходит b , поэтому, пренебрегая величиной b , можно определить a как $\frac{P+T}{P}$ или $\frac{1}{K_2}$.

Н. Д. Иерусалимский [9] определил значения трофического коэффициента 2—4 (за сутки), в среднем 3, коэффициента основного обмена за сутки — 0,3—0,8, в среднем 0,5.

Целью своей работы мы поставили изучение интенсивности обмена и определение соотношения между ростом и энергетическими тратами у морского бактериопланктона.

Опубликованные данные по дыхательной активности бактерий весьма ограничены и касаются в основном пресных водоемов (табл. 1). Как видно из табл. 1, скорости дыхания бактерий (с учетом общего их содержания в пробе), по результатам разных авторов, изменяются в широких пределах — от $0,09 \cdot 10^{-9}$ до $1,20 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 на одну клетку в сутки. Если при расчетах пользоваться не общей численностью бактерий, а только количеством их по выросшим колониям на питательной среде [19], цифры скорости дыхания получаются на порядок выше (табл. 2). Это объясняется тем, что в данном случае не полностью учитывается вся микрофлора, участвующая в процессе потребления кислорода.

Как уже отмечалось, активность потребления кислорода бактериями во многом зависит от физиологического состояния бактериальных клеток и состава питательной среды, в которой происходит их развитие (табл. 2). Потребление кислорода неразмножающимися клетками на порядок ниже, чем при активном росте культуры.

В настоящей работе приводим результаты наблюдений за дыханием бактерий в пробах морской воды из различных районов Черного, Средиземного морей и тропической зоны Атлантического океана. Нами получены материалы по интенсивности обмена у бактерий при слабом или активном их размножении, в зависимости от условий существования.

Исследования проводились во время 69-го рейса НИС «Академик А. Ковалевский» в район Черного — Средиземного морей зимой 1971/72 г. и 27-го рейса НИС «Михаил Ломоносов» в район тропической Атлантики зимой 1972/73 г. [14, 15].

«Дыхательную активность» морских бактерий определяли в фильтрованных пробах морской воды при суточной экспозиции в темных склянках объемом 250—300 мл. Воду отбирали предварительно простерилизованным 96-градусным спиртом пластмассовым батометром сплошной проточности. Фильтрацию производили через плотный обеззоленный бумажный фильтр с диаметром пор $\sim 1,0$ — $2,5$ мкм (фильтры с синей полосой для тонких взвесей). Содержание растворенного в воде кислорода в начале и в конце опыта определяли по методу Винклера с использованием 0,01-н раствора гипосульфита. Из каждой склян-

Таблица 1

Скорость потребления кислорода бактериями
(по литературным данным)

Объект исследования	Литература	Потребления O_2 при $t=20^\circ C$, 10^{-9} мг клетки $^{-1} \times$ $\times$ сутки $^{-2}$
Культура		
бактерий из морской воды	[17]	0,48
<i>Staphylococcus cereus aureus</i>	[10]	0,14
		0,10
		0,09
перифитонных палочек, оз. Глубокое	»	1,20
		1,14
планктонных палочек, оз. Глубокое	»	0,82
палочек, оз. Белое	»	0,47
Бактериопланктон		
оз. Белое, первые сутки, зима	[4]	0,24
оз. Святое, первые сутки, зима	»	0,26
оз. Белое и Святое, первые сутки, лето	»	0,66
Бактериальная флора, Клязьминское водохранилище	Разумов, Захарова, 1948	0,12
Бактериопланктон		
оз. Минское и р. Свислочь, период активного роста	[3]	0,50
оз. Баторин	[1]	0,10
Киевское водохранилище	[5]	0,22
р. Волга и ее водохранилища	»	0,12
небольшой неглубокий пруд, Япония	[19]	1,22
лето, 1966	»	1,26
зима, 1967	»	1,71
пруд Химонья, весна 1966, Япония	»	0,82
оз. Шува, лето, 1966, Япония	»	5,99
то же	»	17,47

Таблица 2

Влияние физиологического состояния бактерий на скорость их дыхания
(по литературным данным)

Объект исследования	Литература	Потребление O_2 при $t=20^\circ C$, 10^{-9} мг клетки $^{-1} \times$ $\times$ сутки $^{-1}$
Бактериальная культура в состоянии активного роста	[2]	3,70—7,06
«Покоящиеся» клетки при наличии субстрата	»	0,07—0,21
То же, без субстрата	»	0,01—0,10
Бактериальные клетки в фазе логарифмического роста:		
штамм 1	[19]	4,019
штамм 3	»	0,238
100—1	»	0,962
<i>E. coli</i>	»	0,437
«Покоящиеся» клетки без субстрата:		
штамм 1	»	0,221
штамм 3	»	0,014
100—1	»	0,094
100—6	»	0,030
<i>S</i>	»	0,096
<i>E. coli</i>	»	0,003

ки оттитровывали три повторных пробы по 50 мл. Одновременно с определением содержания кислорода в воде склянок в начале и в конце опыта учитывали количество бактерий методом прямой микроскопии на мембранных ультрафильтрах чешского изготовления марки Сынпор № 6 (диаметр пор — 0,3—0,5 мкм, диаметр фильтрующей поверхности — 10 мм).

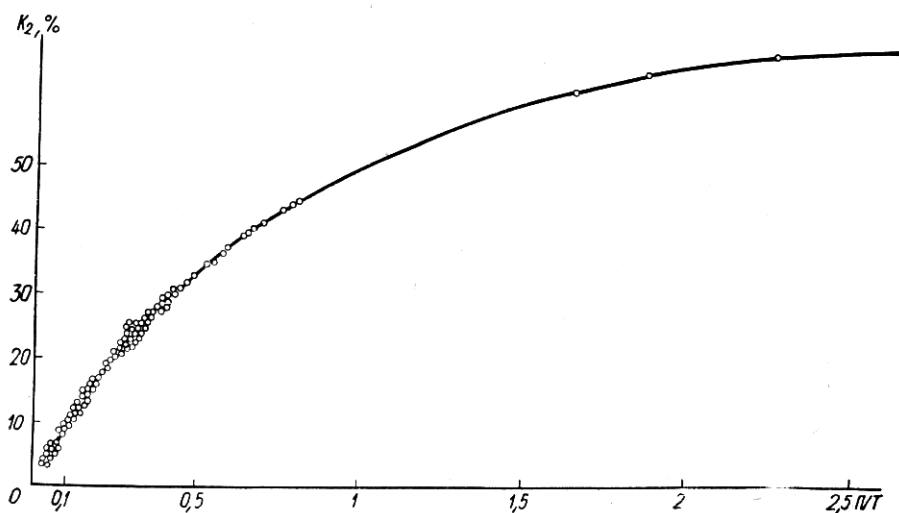


Рис. 1. Значения эффективности биосинтеза K_2 у морского бактериопланктона при различных величинах отношения продукции P к тратам на обмен T .

Расчет скорости потребления кислорода одной клеткой за единицу времени в случае экспоненциального роста бактерий производили по формуле Бьюкенена и Фульмера [16]:

$$Q_{O_2} = \frac{2,303 R_t \lg \frac{N_t}{N_0}}{(N_t - N_0) t}, \quad (9)$$

где N_0 и N_t — исходное и конечное количество бактерий в склянках; R_t — количество кислорода, потребленное бактериальной популяцией за время t .

Если количество бактерий в склянках за время экспозиции почти не изменялось, Q_{O_2} рассчитывали следующим образом:

$$Q_{O_2} = \frac{2R_t}{(N_0 + N_t)t}. \quad (10)$$

Минимальные величины потребления кислорода бактериями ($0,08—0,09 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 на клетку в сутки) установлены в открытых районах Средиземного моря, максимальные ($0,54 \cdot 10^{-9}$ мг O_2) — в Черном море, в приустьевом районе р. Дуная (табл. 3). В среднем, для открытых районов моря скорость дыхания бактерий составила $0,18 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 , для приустьевых районов — $0,38 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 на одну клетку в сутки при $20^\circ C$.

На основании данных скорости роста (P/B) и интенсивности обмена (T/B) у бактериальных сообществ изученных районов были найдены величины соотношения между этими показателями (P/T) и рассчитаны коэффициенты эффективности биосинтеза (K_2) для каждой исследуемой пробы воды (рис. 1). При этом величины P , B и T выражались в одинаковых единицах измерения (калориях) с учетом того, что 1 мг сырой биомассы бактерий соответствует 1 кал, а 1 мг кислоро-

да — 3,38 кал. Как видно из рис. 1, эффективность биосинтеза у морского бактериопланктона в большинстве случаев была 10—30% (в среднем 20—25%, табл. 3).

У Ю. И. Сорокина [12] средняя эффективность биосинтеза при использовании органического вещества морской воды естественными популяциями бактериопланктона тропических районов Тихого океана также составляла 20—25%.

При сравнении с пресными водоемами оказалось, что эффективность биосинтеза у пресноводных бактерий выше, чем у морских, почти вдвое. Коэффициент K_2 находился в пределах 27—60%. [1, 4, 5, 13].

На основании приведенного в данной работе материала мы смогли оценить интенсивность обмена у бактерий при разной активности их роста и энергетические траты при отсутствии размножения. На рис. 2 изображена зависимость общей физиологической активности бактерий (q) от скорости их роста (μ) при разной эффективности биосинтеза (от 5 до 40%).

Численные значения коэффициентов a и b в уравнении $q = a\mu + b$ рассчитывали методом наименьших квадратов (табл. 4). Как видно из табл. 4, значения a изменялись в зависимости от коэффициента K_2 в пределах 2,3—8,0, b — от 0,4 до 1,2. На основании этого оказалось, что при отсутствии размножения ($\Pi/Б = 0$) энергетические потребности бактерий составляли 40—120% энергетической ценности наличной биомассы, в то время как при построении единицы биомассы ($\Pi/Б = 1$) общие энергетические затраты возрастали до 300—900% в зависимости от эффективности использования субстрата. При этом затраты на построение в 6—9 раз превосходили потребности основного обмена.

В результате проведенной работы сделаны следующие выводы:

1. Потребление кислорода бактериями морской воды в расчете на 1 клетку при 20°С в сутки составляло для открытых районов $0,09—0,27 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 (в среднем $0,18 \cdot 10^{-9}$ мг O_2), для приустьевых районов — $0,16—0,54 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 (в среднем, $0,38 \cdot 10^{-9}$ мг O_2).

2. Интенсивность дыхания бактериальной биомассы (мг O_2 /мг сырого веса) при 20°С в сутки в открытых районах находилась в пределах $0,3—0,9$ мг O_2 (в среднем 0,6), в приустьевых районах — $0,5—1,6$ мг O_2 (в среднем 1,1).

3. Эффективность биосинтеза бактерий морской воды, в среднем, составляла 20—25% (при колебаниях на отдельных горизонтах от 5 до 40%).

4. Численные значения трофического коэффициента a и коэффици-

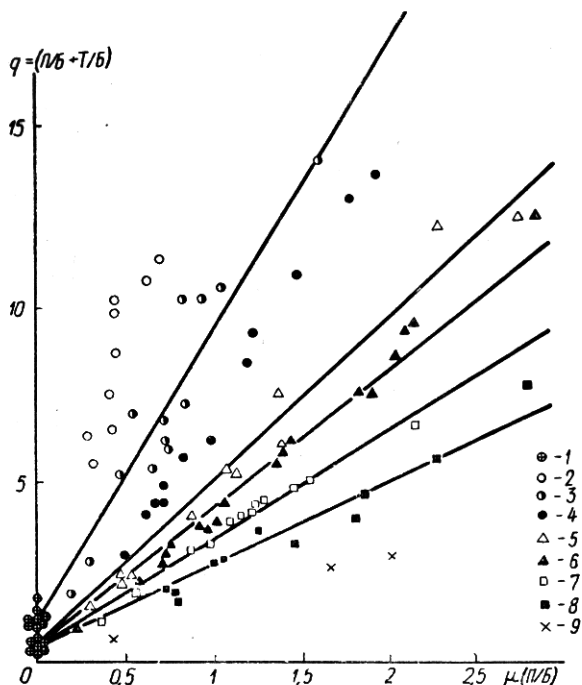


Рис. 2. Зависимость общей физиологической активности бактерий от скорости их роста при разной эффективности биосинтеза:

1 — при отсутствии роста; при K_2 : 2 — около 5%, 3 — 10%, 4 — 15%, 5 — 20%, 6 — 25%, 7 — 30%, 8 — 40%, 9 — 60%.

Таблица 3

Сравнительная характеристика интенсивности дыхания бактерий в различных районах исследования

Район исследования	Номер станции	Время работ	Количество опытов	Слой воды, м	Потребление O_2 бактериями в сутки при $t=20^\circ C$		Эффективность биосинтеза K_2 , %
					$10^{-9} \text{ мг} \times \times \text{клетку}^{-1}$	мг/мг сырого веса	
Атлантика Район Уолфишбея (апвеллинг) Открытые районы	2159	II. 1973	12	0—240	$0,12 \pm 0,03^*$	0,3	—
	2163	II. 1973	16	0—3000	$0,20 \pm 0,04$	0,7	25,94
	2172	III. 1973	16	0—2500	$0,27 \pm 0,08$	0,9	22,19
	2166	II. 1973	6	0—250	$0,18 \pm 0,07$	0,6	25,44
Средиземное море	70	XII. 1971	4	0—100	$0,09 \pm 0,06$	0,3	—
	2188	IV. 1973	6	25—1500	$0,08 \pm 0,03$	0,3	—
Среднее					$0,18 \pm 0,03$	0,6	24,52
Приустьевые районы Черного и Средиземного морей							
	Дунай	XI. 1971	7	0—45	$0,54 \pm 0,34$	1,1	22,81
	По	XI. 1971	11	0—30	$0,16 \pm 0,06$	0,5	31,10
	Рона	XII. 1971	12	0—100	$0,37 \pm 0,12$	1,2	17,76
	Эбро	XII. 1971	16	0—100	$0,47 \pm 0,14$	1,6	11,86
Среднее					$0,38 \pm 0,08$	1,1	20,88

* $x_{\text{ср}} \pm I_{95}$

Таблица 4

Значение коэффициентов a и b при разной эффективности биосинтеза морского бактериопланктона

Эффективность биосинтеза K_2 , %	Трофический коэффициент a	Коэффициент основного обмена b	a/b
40	2,3	0,4	6
30	3,0	0,4	8
25	3,8	0,5	8
20	4,5	0,5	9
15	6,0	0,7	9
10	8,0	1,2	7

ента основного обмена b при эффективности биосинтеза 20—25% составляли соответственно 3,8—4,5 и 0,5. При этом в случае активного размножения бактерий затраты на биосинтез в 8—9 раз превосходили потребности основного обмена.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беляцкая-Потаенко Ю. С. Интенсивность газообмена у водных бактерий.— Микробиология, 1962, 31, 1, с. 135—139.
2. Винберг Г. Г. Интенсивность дыхания бактерий.— Усп. соврем. биол., 1946, 21, 3, с. 401—413.
3. Винберг Г. Г., Ломоносова М. С. Общее число бактерий и скорость потребления кислорода в водах разной степени загрязнения.— Микробиология, 1953, 22, 3, с. 294—304.
4. Винберг Г. Г., Яровицина Л. И. Размножение бактерий и поглощение кислорода в воде.— Микробиология, 1946, 15, 6, с. 499—508.
5. Гак Д. З. Бактериопланктон водохранилищ Днепра и его роль в экосистеме. Докт. дис., 1974.

6. *Ивлев В. С.* О превращении энергии при росте беспозвоночных.— Бюлл. МОИП, отд. биол., 1938, 47, с. 267—277.
7. *Ивлев В. С.* Энергетический баланс карпов.— Зоол. журн. 18, 1939, с. 308—318.
8. *Иерусалимский Н. Д.* Основы физиологии микробов.— М., Изд-во АН СССР, 1963, с. 1—242.
9. *Крисс А. Е.* Морская микробиология (глубоководная). М., Изд-во АН СССР, 1959, с. 1—452.
10. *Лягина Н. М., Кузнецов С. И.* Определение интенсивности дыхания у некоторых видов водных бактерий при различных температурах в лабораторных условиях.— Микробиология, 1937, 6, 1, с. 21—27.
11. *Работнова И. Л., Иванова И. И.* Рост и развитие микробных культур.— Успехи микробиологии, 1971, 7, с. 67—107.
12. *Сорокин Ю. И.* Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана.— В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., «Наука», 1971, с. 92—122.
13. *Сорокин Ю. И., Чердынцева Л. М.* Эффективность и механизм использования растворенного органического вещества в планктонных сообществах.— Тр. Ин-та биол. внутр. вод, 22(25), 1971, с. 27—34.
14. *Чепурнова Э. А.* Интенсивность потребления кислорода в пробах фильтрованной воды из различных районов Черного и Средиземного морей.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном и Черном морях. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 108—116.
15. *Чепурнова Э. А.* Скорость дыхания бактерий в пробах воды из приустьевых районов Черного и Средиземного морей.— В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном и Черном морях. Киев, «Наукова думка», 1975, с. 117—125.
16. *Buchanan K. E., Fulmer E. I.* Physiology and biochemistry of bacteria. Baltimore, 1930.
17. *Johnson F. H.* The oxygen uptake of marine bacteria.— J. Bacteriol., 1936, 31, p. 547—548.
18. *Morowitz H. J.* Energy requirements for bacterial motility.— Science, 1954, 119, 3087, p. 286.
19. *Tezuka J.* A method for estimating bacterial respiration in natural water.— Jap. J. Ecol. 1968, 18, 2, p. 60—65.

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

Поступила в редколлегию
10.IX 1975 г.

УДК 591.132 : 531.31

Г. А. Печень-Финенко, Т. В. Павловская

О МЕХАНИЗМЕ РЕГУЛЯЦИИ ЭФФЕКТИВНОСТИ УСВОЕНИЯ ПИЩИ У МОРСКОГО ВЕСЛОНОГОГО РАЧКА *ACARTIA CLAUSI* (GIESBR.)

Для количественной характеристики участия планктонных ракообразных в процессах трофодинамики в водоемах большой интерес представляет взаимосвязь между концентрацией пищи и эффективностью ее усвоения животными.

Одни исследователи отмечают существование у планктонных ракообразных обратной связи между усвояемостью и концентрацией пищевых частиц [15, 17, 22, 24, 28], другие указывают на постоянство величин усвояемости в широком диапазоне концентраций корма [21, 23]. Однако обращает на себя внимание то обстоятельство, что та или другая из этих закономерностей характерна для определенных видов. Так, влияние концентрации пищи на эффективность ее усвоения наблюдается, как правило, у таких ракообразных, как *Daphnia*, *Artemia*, а постоянство эффективности усвоения — у видов родов *Calanus*, *Acartia* и т. д. У животных первой группы, которых можно назвать автоматическими фильтраторами, единственным способом питания является фильтрация с помощью грудных ножек; она представляет собой непрерывный процесс, так как одновременно с питанием должна обеспечивать и дыхание животных. Ракообразные второй группы (в дальнейшем мы будем называть их животными с селективным питанием) могут наряду с фильтрацией активно захватывать пищевые частицы [3, 8, 7, 21, 4].