

УДК 579:574.587(262.5)

АБСОРБЦИЯ КИСЛОРОДА ДОННЫМИ ОСАДКАМИ ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНОВ СЕВАСТОПОЛЯ (ЧЁРНОЕ МОРЕ) В ПРОЦЕССЕ УТИЛИЗАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

© 2016 г. **В. П. Чекалов**, м. н. с.

Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия

E-mail: valch@mail.ru

Поступила в редакцию 25.05.2016 г. Принята к публикации 21.12.2016 г.

Формирование кислородного режима водоёмов тесно связано с интенсивностью биологических процессов в донных отложениях. Целью нашей работы являлось определение, в том числе с использованием оригинальных методических подходов, роли различных групп бактерий в утилизации кислорода при окислении органических веществ в донных отложениях прибрежных вод Севастополя. Суммарное потребление кислорода (СПК) бактериальным сообществом рассматривается как совокупность процессов аэробного потребления кислорода (АПК) и кислородной нейтрализации восстановленных продуктов анаэробного (КНВС). В поверхностном 0.01-см слое связывалось в среднем порядка 40 % кислорода. Значения АПК изменялись в направлении от устья к кутовой части Севастопольской бухты, снижаясь с 2.69 до 1.82 $\text{мкгO}_2 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$. Сопоставимые величины его потока через единицу поверхности различных по механическому составу донных осадков являются следствием соотношения разной глубины проникновения в их толщу кислорода и плотности бактериального населения. Возможные темпы утилизации органического углерода в поверхностном слое грунтов колебались в пределах 1.57–2.76, а в палеорусле рек Чёрная и Бельбек они достигали соответственно 1.13 и 0.34 $\text{мкгC} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Скорость продуцирования восстановленных соединений в пересчёте на сероводород колебалась от 0.10 до 0.65 $\text{мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. В условиях реальных температур доля активной анаэробной микрофлоры составляла 7.5–87.5 % от возможного при этом максимума, а оксифильной — 0.2–31.0 %. Таким образом, при избытке кислорода соотношение его потребления аэробной и, через окисление продуктов метаболизма, анаэробной микрофлорой определяет их потенциальный вклад в процессы редукции органики. Однако реализация этой возможности лимитирована реальным содержанием кислорода и температурным фактором.

Ключевые слова: донные отложения, потребление кислорода, бактериобентос, Чёрное море

Донные отложения принимают активное участие в формировании кислородного режима водоёмов. В некоторых случаях потребление ими кислорода может в 2–4 раза превышать его утилизацию в столбе воды [19]. Диапазон изменения этого показателя для морей и океанов колеблется в пределах 1–50 $\text{мМ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ [2], [23], [25]. Проявление высокой интенсивности биогеохимических процессов отмечено в Чёрном море в осадках Голубой бухты, где полное исчерпание кислорода в рабочем боксе наступало всего за 16 ч. Поток кислорода составил более 130 $\text{мМ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ или 17 $\text{мкгO}_2 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, что на порядок превышает типичные для морей значения [14].

Сведения по содержанию кислорода и ряда восстановленных соединений в донных осадках Севастопольских бухт обычно не содержат данных по их динамике [8], [11]. Полученная расчётным путём величина годового потока кислорода на границе донных отложений бухты оказалась значительно ниже приведённых для Чёрного моря значе-

ний [13]. Цель настоящей работы — сравнить, в том числе с использованием новых методических подходов, темпы потребления кислорода при окислении органических соединений различными по отношению к нему группами бактериобентоса в донных отложениях Севастопольской бухты и прилегающих акваторий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы донных отложений отбирали с помощью дночерпателя Петерсена в бухтах Севастопольская и Южная в конце мая 2007 г., в конце октября и декабре 2008 г. (рис. 1). В палеорусле р. Чёрная в разные периоды 2008–2013 гг. были исследованы осадки на станции № 28 (44° 37.848 N, 33° 25.076 E), расположенной на склоне, и русской станции № 6 (44° 37.257 N, 33° 28.054 E). В палеодельте р. Бельбек на ст. 15 (44° 37.098 N, 33° 28.452 E) отбор грунта осуществлён в конце мая 2013 г. с помощью трубчатого грунтоотборника с последующим послойным

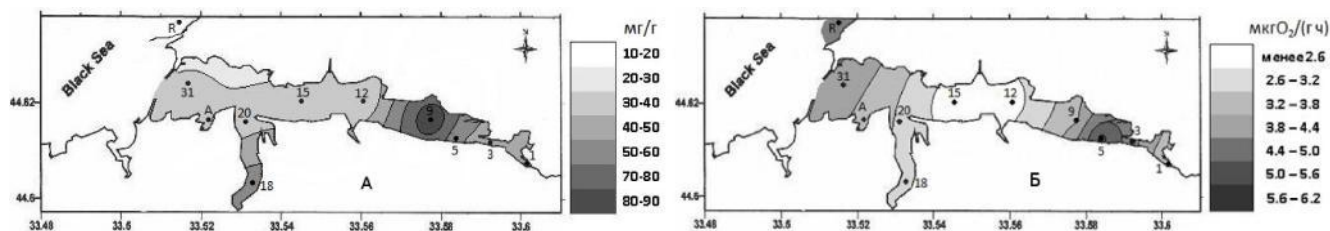


Рис. 1. Распределение органического вещества (А) и потенциальной окислительной активности (Б) в донных осадках Севастопольской бухты

Fig. 1. Distribution of organic matter (A) and potential oxidative activity (B) in the bottom sediments of Sevastopol Bay

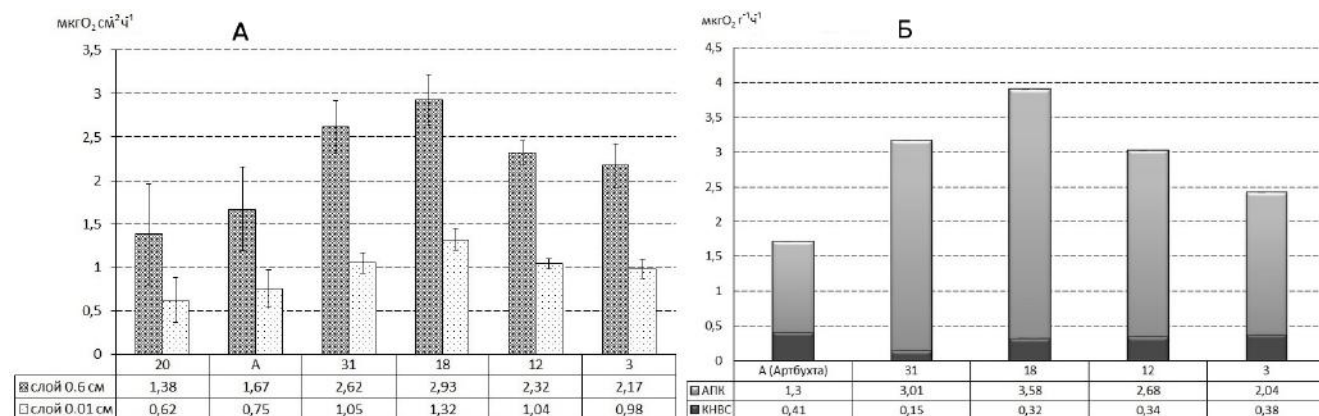


Рис. 2. Суммарное потребление кислорода на единицу поверхности в 0.6- и 0.01-см слоях донных отложений (А); соотношение аэробного потребления кислорода (АПК) и его нейтрализации восстановленными соединениями (КНВС) в грунтах Севастопольской бухты (Б)

Fig. 2. Total consumption of oxygen per unit of surface of 0.6- and 0.01-cm layers of sediment (A); the ratio of aerobic oxygen consumption (АПК) and its neutralization by reduced compounds (КНВС) in sediment from the Sevastopol Bay (Б)

исследованием образцов.

Влажность донных отложений и содержание органического вещества определяли гравиметрическим методом соответственно после сушки при +105 °C и прокаливании навесок при 500 °C. Измерение pH и Eh осуществляли портативным иономером Sention-1 (Hach, США).

Потенциальную окислительную активность (ПОА) бактериобентоса определяли по ранее предложенной методике, основанной на эффекте реверсного возрастания оптической плотности метиленового синего в пробах, предварительно прошедших через анаэробную экспозицию, при их повторном контакте с кислородом воздуха [17].

Измерение суммарной скорости потребления кислорода (СПК) проводили с помощью респирометрической камеры объёмом 60 мл, герметично соединённой с кислородным датчиком LDO-оксиметра HQ40d (Hach, США). Ёмкость заполняли морской водой, вносили 0.2 см³ исследуемого ила и плотно закрывали специальной пробкой с газоотводной трубкой. Материал распределяли в слое толщиной примерно 0.01 см на площади 20 см². В некоторых случаях проводили измерение в колонках грунта объёмом 2 см³ при высоте порядка 0.6 см и поверхно-

сти, равной 3.3 см². Полученные таким образом результаты считали соответственно максимальным (max) и фактическим (fact) уровнями кислородного потребления. Измерение осуществляли ежечасно в течение суток. При этом в зависимости от цели исследования в измерительном контейнере поддерживалась либо оптимальная температура (20–25 °C), либо близкая к естественной (8–10 °C). Сообщалось, что на реальную интенсивность поглощения кислорода донные отложения выходят с 8 по 24-й час опыта [9]. У нас линейный вид кривая приобретала после пятого часа.

Определение исходного значения кислородной нейтрализации восстановленных соединений (КНВС) проводили аналогичным образом, предварительно подавив жизнедеятельность бактерий и создав благоприятные условия для окисления восстановленных веществ. Учитывая, что снижение pH смещает соотношение сернистых соединений в воде (S²⁻, HS⁻, H₂S) в сторону преобладания наиболее активно окисляемого сероводорода [3], водородный показатель в ёмкости доводили 0.1N серной кислотой до 5. Этим также достигалось подавление микрофлоры, наряду с внесением в измерительную ёмкость стрептомицина из расчёта конечной концентрации 0.1 мг·мл⁻¹, а также

последующим инкубированием ёмкости в условиях пониженных температур (8–10 °C). Для определения скорости обогащения среды восстановленными соединениями (ВС) часть образцов сохранялась в условиях эксперимента в течение 30–60 суток с последующим измерением потребления кислорода. Разность полученного значения и исходного за определённый интервал времени, соответствующую стабилизации показаний, пересчитывали на количество окисленного сероводорода, учитывая, что в водных растворах при ограниченном поступлении кислорода сероводород окисляется, как правило, до серы и воды [10].

Для учёта численности аэробных (Аэ), анаэробных (АнАэ) и сульфатредуцирующих гетеротрофных бактерий (СРБ) использовали модифицированную по [4] среду Вильсона – Блера. Ранее нами показана возможность применения этой среды для культивирования аэробной гетеротрофной микрофлоры донных осадков [16].

Для выявления анаэробных бактерий использовали две пробирки разного размера: посевную (П2-21-200) и вытесняющую (П2-16-150). Посев разведений производили стандартно в расплавленную и быстро остуженную до 40–45 °C среду, после чего в неё погружали вытесняющую пробирку. Объём среды подбирали эмпирически так, чтобы при погружении вытесняющей пробирки её уровень был ниже кромки на 1–2 см. В оставшееся пространство между пробирками вносили несколько капель стерильного вазелинового масла, посевная ёмкость закрывалась ватно-марлевой пробкой и в таком виде инкубировалась до регистрации результатов. В дальнейшем темноокрашенные колонии учитывались как СРБ, а светлые — как анаэробные гетеротрофные бактерии.

Часть ёмкостей с посевами термостатировали при оптимальной для развития бактерий температуре (20–25 °C), а другую — при условиях, соответствующих *in situ* [16]. В дальнейшем рассчитывали уровень температурной адаптации для физиологически активных представителей (T_a) как процентное соотношение колоний, впервые визуально обнаруженных на чашках «холодной» инкубации, к численности колоний, появившихся за тот же интервал времени в посевах, растущих при оптимальной температуре. Это соотношение, но через 10–12 суток, считали потенциальным максимумом адаптации (T_m) при данных температурных условиях. То есть:

$$T_a(T_m) = \frac{N_{real} \times 100}{N_{optim}}, \quad (1)$$

где N_{real} — количество визуально различимых колоний гетеротрофов, проявившихся либо впервые (T_a), либо через 10–12 суток (T_m) культивирования посевов при реальной температуре, соответствующей среде обитания; N_{optim} — то же, но при оптимальной температуре (20–25 °C) соответственно.

Результаты статистической обработки данных, в частности прямые почасовые измерения СПК, представлены в виде средних значений с доверительным интервалом ($p = 0.95$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Донные отложения в бухтах Севастопольская и Южная представлены в основном сильно восстановленными илами и песками разной степени заиленности со значительными следами антропогенного воздействия. Водородный показатель в поверхностном 3-см слое колебался в слабощелочном диапазоне 7.65–8.38, а окислительно-восстановительный потенциал изменялся в мае от -150 до -220 мВ, доходя в октябре до -377 мВ. При этом в фоновой пробе зафиксировано положительное значение (110 мВ). Содержание органического вещества, закономерно возрастающая с 40–45 мг·г⁻¹, достигало в кутовых оконечностях бухты Севастопольская 91, а в Южной бухте — 66 мг·г⁻¹. Обнаруживая слабую корреляционную связь ($r = 0.48$), оно в целом совпадало с изменением потенциальной окислительной активности микрофлоры (ПОА). Из этого ряда выпала лишь фоновая точка (R), находящаяся, однако, за пределами бухты (рис. 1).

По данным [12], кислород проникает в толщу отложений Севастопольской бухты не более чем на 0.5 см. В ряде проб из палеорула реки Чёрная (ст. 6) мы измерили в лабораторных условиях его поток через единицу поверхности в слое проникновения (0.6 см), а также в наиболее активном поверхностном слое толщиной 0.01 см. Средние значения составили соответственно 1.57 ± 0.77 и 0.62 ± 0.15 мкгO₂·см⁻²·ч⁻¹. Таким образом, в нашем случае поверхностью грунта, представленного средней степени заиленным песком, связывалось 39.3 % кислорода. Поскольку глубина проникновения кислорода зависит от гранулометрического состава осадков, можно предположить, что в песках доля его поглощения 0.01-сантиметровым слоем снижается до 30 %, тогда как в илах, наоборот, возрастает до 45–50 %. Такие соотношения в дальнейшем мы использовали для интерполяции данных на толщину слоя донных отложений.

По станциям в Севастопольской бухте результаты суммарного поглощения кислорода на единицу поверхности дна, полученные в осеннюю съёмку (ст. 3–31) при температуре придонного слоя воды порядка 18 °C, различаются незначительно — в диапазоне 0.98–1.32 в поверхностном слое и 2.17–2.93 мкгO₂·см⁻²·ч⁻¹ — в 0.6-сантиметровом (рис. 2А). Имеются данные, что независимо от гранулометрических характеристик донных отложений на одну бактериальную клетку приходится порядка 100–400 мкм² поверхности, которая суммарно значительно выше в мелкодисперсных илистых грунтах [21]. Отсюда при пересчёте на единицу объёма количество бактерий в илах, как правило, в несколько раз выше, чем в более грубых субстратах, но толщина «деятельного» слоя вследствие кислородного истощения оказывается практически во столько же раз меньше. Этим, по всей видимости, и объясняются близкие значения потока O₂ через поверхность различных по составу грунтов.

Восстановленные соединения (КНВС) связывали лишь от 5 % кислорода у выхода из бухты до 16 % в её верхо-

Таблица 1. Изменение некоторых окислительных показателей в донных отложениях палеорусла р. Чёрная при оптимальной и реальной температурах**Table 1.** Change of some oxidative parameters in paleoriverbed sediments of Chernaya River at the optimal and real temperature.

№	Дата (Ч.М)	ПОА, мкгО ₂ /(г·ч)	T optim / real, °C	СПК, мкгО ₂ /(г·ч), в слое		АПК, мкгО ₂ /(г·ч), в слое	
				0.6 см (fact)	0.01 см (max)	0.6 см (fact)	0.01 см (max)
28 склон	04.04	1.33	20 °C / 8.5 °C	0.97 / 0.58	18.40 / 11.08	0.72 / 0.33	13.66 / 6.34
	04.04	4.46	21 °C / 9 °C	1.51 / 0.31	38.39 / 7.86	1.15 / -0.05	29.19 / -1.35
	25.04	—	21 °C / 8 °C	1.74 / 0.80	44.25 / 20.41	1.56 / 0.62	39.7 / 15.86
6 ложе	12.05	3.69	19 °C / —	1,79 / —	45,61 / —	—	—
	20.07	—	— / 11 °C	— / 0,98	— / 25,02	— / 0.95 (0.04)*	— / 24.09 (0.92)*
	17.08	—	25 °C / 11 °C	2.52 / 1.21	64.30 / 30.95	2.44 / 1.13	62.26 / 28.90

()* — АПК грамположительной микрофлоры

вье. Максимум (24 %) зафиксирован в отложениях бухты Артиллерийская (рис. 2Б). Таким образом, в суммарном потреблении кислорода преобладал аэробный путь. Значения АПК по оси бухты к её кутовой части (ст. 31, 12, 3) снижались с 3.01 до 2.04, а ПОА, наоборот, возрастали с 2.19 до 5.79, составляя в среднем 2.83 ± 0.63 и 3.44 ± 1.27 мкгО₂·см⁻²·ч⁻¹ соответственно. По всей видимости, это — результат ухудшения в донных отложениях, прежде всего, редокс-условий, что и проявляется через падение реальной утилизации кислорода оксифильной микрофлорой. Если принять потенциальную окислительную активность (ПОА) за максимальный уровень, на который способно микробное сообщество, то мощности окислительной системы, при достаточно широком диапазоне в грунтах различных участков бухты, в среднем задействованы на 82 %.

Согласно формуле Редфилда для органического вещества планктона (C₁₀₆N₁₆P) и соотношения расхода кислорода (106/138) при его окислении [22, 24], потенциально возможные темпы утилизации органического углерода в донных осадках бухты находятся в пределах 1.68–4.45 мкгС·г⁻¹·ч⁻¹. В условиях же реальных температур диапазон колебания скорости окисления С сокращается до 1.57–2.76. Тогда, исходя из принятого коэффициента пересчёта содержания С в органическое вещество, равного 2 [1], количество окисляемой в течение часа органики составляет от 3.14 до 5.52 мкг·г⁻¹. Для поддержания стабильного состояния данной системы приведённые значения также являются пороговыми для седиментации органических соединений из водной толщи. При отсутствии притока извне и с учётом выявленных темпов окислительных процессов полное разложение накопленной органики в грунтах устья бухты возможно через год, а в её кутовой части — через 3.5 года. Следует также учитывать органическое вещество, вовлекаемое в ассимиляционные потоки при формировании структурных компонентов клеток. Считается, что у бактерий на покрытие нужд энергетического обмена идёт 30–50 % утилизированного субстрата

[5]. Следовательно, в нашем случае трансформации может подвергаться в целом от 6.28 до 11.04 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ органики.

Для определения влияния температуры на активацию анаэробных процессов проба со ст. А (Артбухта) была разделена на две части, одну из которых хранили в холодильнике при 9 °C, а другую — при оптимальной для развития бактерий температуре 21 °C. По истечении 30 суток экспозиции в холодных условиях мы не обнаружили обогащения среды восстановленными соединениями, в то время как в другой части пробы, содержащейся при температурном оптимуме, скорость прироста КНВС составила 0.31 мкгО₂·г⁻¹·ч⁻¹, что оказалось в 4 раза меньше АПК. Это соответствует продуцированию примерно 0.61 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ сероводорода. Суммарное поглощение кислорода в нашем случае достигало 1.71 мкгО₂·г⁻¹·ч⁻¹, из которых 0.41 мкг расходовались на окисление ВС. Поток кислорода через границу донных отложений в Севастопольской бухте ранее [13] оценили, по всей видимости, расчётным путём, в 0.03–0.5 М·м⁻²·год⁻¹ или 0.01–0.18 мкгО₂·см⁻²·ч⁻¹. Это весьма низкие значения для черноморских грунтов. Примерно такой же уровень и даже несколько выше мы получили для кислорода, пошедшего только на окисление продуктов анаэробного (рис. 2В).

На участке дна за выходом из бухты Севастопольская, являющемся, по существу, палеоруслом реки Чёрная [6], для донных осадков характерны более высокие, чем в самой бухте, значения редокс-потенциала. В русловой точке (ст. 6) они колебались в пределах от -68 до -185. На склоне (ст. 28) наблюдалась большая вариабельность, но и здесь преобладали восстановительные условия. Активная реакция среды слабокислая — 6.70 по руслу и 6.97 на склоне. Содержание органического вещества не превышало 50 мг·г⁻¹, что в среднем несколько меньше относительно бухты Севастопольская.

Примерно такие же значения указанных выше параметров получили в пробе из палеорусла р. Бельбек, распо-

ложенного на современном морском шельфе на трассе пос. Любимовка, с более выраженным, однако, смещением в нейтральную область pH и пониженной до $30 \text{ мг} \cdot \text{г}^{-1}$ органической составляющей. В отличие от сильно заиленных песков, выстилающих палеоложе р. Чёрная, здесь преобладают пески с незначительным наилом.

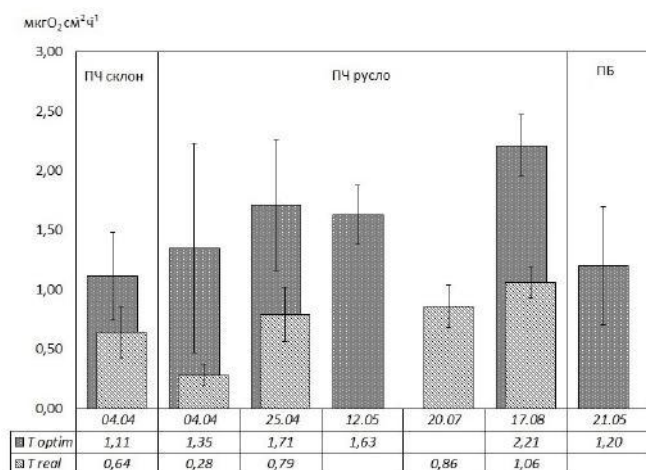


Рис. 3. Суммарное потребление кислорода на единицу площади поверхности в 0.6-см слое донных отложений чернореченского палеорусла (ПЧ) и р. Бельбек (ПБ) при оптимальной и реальной температурах

Fig. 3. Total consumption of oxygen per unit of surface of 0.6- and 0.01-cm layers of paleoriverbed sediments of Chernaya (ПЧ) and Belbek (ПБ) rivers at the optimal and real temperatures

Потенциальная окислительная активность донных осадков р. Чёрная на русловой станции была в 3 раза выше, чем на склоне (табл. 1). СПК и АПК имели более сглаженный вид с характерными сезонными изменениями. Соотношение СПК в грунтах русловой станции и склона при оптимальной температуре (20°C) совпадало с ПОА, тогда как в реальных условиях (8.5°C) изменялось на противоположное (рис. 3, от 04.04). Относительная стабильность СПК, особенно на единицу поверхности, достигалась за счёт увеличения накопления к весне восстановленных соединений, а летом — интенсификации аэробного поглощения кислорода. Так, с начала апреля и к середине августа, несмотря на незначительное колебание температуры донных отложений (в $2\text{--}3$ градуса), АПК в условиях реальных температур увеличилось с 0 до $1.13 \text{ мкгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ при обратных тенденциях изменения КНВС. В среднем утилизации подвергалось порядка $0.47 \text{ мкгC} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. При температурном оптимуме количество окисляемого органического углерода возрастало более чем в два раза, достигая $1.13 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. На склоне значение АПК, однократно измеренное в апреле, при температурных условиях, приближённых к естественным, составляло $0.33 \text{ мкгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Это эквивалентно окислению $0.25 \text{ мкгC} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ или, в пересчёте на органическое вещество, $0.50 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. В ложе палеорусла усреднённая по весенне-летнему периоду скорость окис-

ления органики в донных отложениях несколько выше — $0.10 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Эти значения меньше полученных для грунтов Севастопольской бухты, что при тех же величинах ПОА обуславливает в целом снижение реальной окислительной активности до 25 % на склоне и до 15 % — в русловой точке. Оптимизация температуры повышала этот уровень примерно в 2 раза — до 54 и 36 % соответственно. Прирост КНВС также оказался ниже, чем в отложениях непосредственно бухты, и колебался в диапазоне $0.09\text{--}0.19 \text{ мкгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, что соответствует темпам продукции H_2S от 0.19 до $0.41 \text{ мкг} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Сообщалось [7], что интенсивность сульфатредукции в поверхностном слое грунта в бухтах Севастополя колебалась в пределах $20\text{--}93 \text{ мкм} \cdot \text{дм}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, т. е. $0.01\text{--}0.13 \text{ мкг} \cdot \text{см}^{-3} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Использование для подавления жизнедеятельности микрофлоры пенициллина (13 тыс. Ед/мл) позволило косвенно оценить вклад грамположительных представителей бактериобентоса в суммарное потребление кислорода (см. табл. 1 от 20.07.). Оно составило лишь 0.04 из $0.98 \text{ мкгO}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. По литературным данным, естественная микрофлора природных водоёмов в основном представлена именно грамотрицательными формами [15].

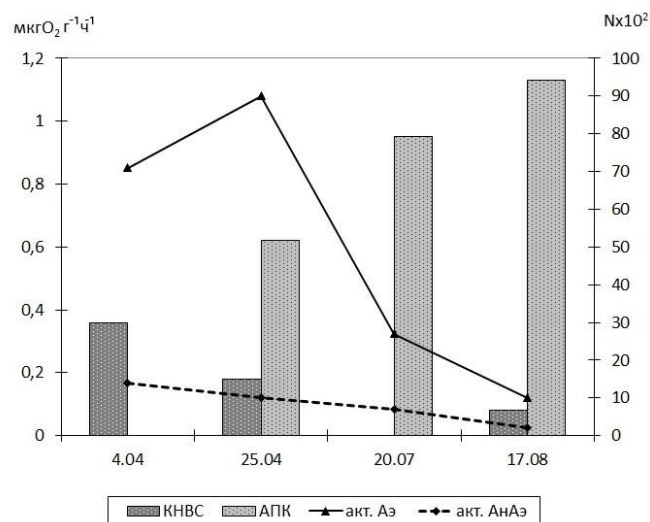


Рис. 4. Изменение численности аэробных и анаэробных бактерий на фоне АПК и КНВС в течение весенне-летнего периода в грунтах палеорусла р. Чёрная

Fig. 4. Change of the number of aerobic and anaerobic bacteria on the АПК and КНВС background in the paleoriverbed sediments of Chernaya River during spring and summer

В условиях реальных температур изменение численности активной анаэробной микрофлоры повторяло профиль кислородной нейтрализации восстановленных соединений, а изменение количества аэробных бактерий и АПК имело, скорее, разнонаправленный характер (рис. 4). При этом в рядах сезонных изменений численности активных представителей как аэробного, так и анаэробного бактериобентоса наблюдается низкая, практически в пределах одного порядка, амплитуда колебаний. Диапазон же

изменения максимальной численности оксифильной микрофлоры охватывает три порядка, не достигая, тем не менее, значений активной составляющей при росте в условиях температурного оптимума (табл. 2). Известно, что в природной среде какая-то часть бактерий пребывает в экологически обусловленном депрессивном состоянии [18], [20].

Разрыв между активной и максимальной численностью микрофлоры при температурном оптимуме незначителен: активными являлись 68–90 % аэробной группы и до 100 % у анаэробов. В условиях же реальных температур доля активной оксифильной микрофлоры составляла лишь 0.2–31.0 % от возможного при этом максимума, тогда как анаэробной — от 7.5–87.5 %. Несколько ниже, но близки к ним и уровни температурной адаптации. Наибольшие значения T_a и T_m были отмечены в конце апреля, когда, по всей видимости, достигается максимальная степень адаптации микрофлоры к конкретным температурным условиям. При этом температурная адаптация анаэробов, как активных форм, так и потенциально способных к активации, оказалась выше, чем у аэробов, что, возможно, связано со сравнительно стабильными условиями их основного биотопа — подповерхностного слоя грунта. Поверхность же дна подвергается воздействию более сложного комплекса факторов, в том числе поступлению из вышележащей водной среды оксифильной микрофлоры, деятельность которой благодаря специфическим условиям (температура, наличие сероводорода, дефицит кислорода) в той либо иной мере подавляется.

В палеорусле р. Бельбек исследуемые горизонты отложений практически не различались по количеству аэробных гетеротрофов $1,4\text{--}1,6 \times 10^6$ КОЕ·г⁻¹ (рис. 5А). В то же время в слое 2–3 см выявлено снижение числа анаэробных бактерий до 600, тогда как на горизонтах выше и ниже оно составило соответственно 3300 и 3500 КОЕ·г⁻¹. Сульфатредукторы в количестве 100 КОЕ·г⁻¹ были обнаружены лишь в поверхностном слое.

Данные по кислородному поглощению представлены максимальными значениями, т.е. измеренными в слое 0.01 см при достаточной концентрации кислорода. Несмотря на его ограниченную диффузию в толщу грунта в природе, при искусственной аэрации респираторная активность бактериального сообщества здесь, наоборот, повышается (рис. 5В). Причём рост аэробной составляющей с глубиной даже опережал увеличение связывания кислорода восстановленными соединениями, что, в свою очередь, приводит к падению доли КНВС с 32 до 13 %. АПК на единицу донной поверхности в этом районе составило 0.42 мкгО₂·см⁻²·ч⁻¹ или 0.44 мкг·ч⁻¹ на грамм влажного грунта. Согласно соотношению Редфилда, такое количество кислорода способно окислить 0.34 мкгС·г⁻¹·ч⁻¹ или 0.68 мкг·г⁻¹·ч⁻¹ органического вещества. Скорость прироста КНВС максимальна в подповерхностном горизонте — 0.15 — и снижается в слое 4–5 см до 0.05 мкгО₂·г⁻¹·ч⁻¹, что эквивалентно скорости об-

разования H₂S соответственно 0.32 и 0.10 мкг·г⁻¹·ч⁻¹.

Заключение. При неограниченной диффузии кислорода в донные отложения в его суммарном потреблении преобладает окислительный метаболизм. Однако значительная часть черноморских грунтов находится в условиях либо гипоксии, либо полной аноксии. Интенсивность аэробных процессов зависит от концентрации кислорода, а их локализация приурочена преимущественно к узкому поверхностному слою. Разнотипные донные осадки, в частности Севастопольской бухты, несмотря на существенные колебания в их толще удельной интенсивности поглощения кислорода, имеют, тем не менее, близкие значения при пересчёте его потока через единицу площади поверхности дна. Очевидно, в рыхлых песчанистых грунтах граница «активного» слоя залегает несколько глубже, чем в более плотных илах, но в силу относительно низкой бактериальной плотности показатели окислительной активности оказываются вполне сопоставимы. Соответственно в поверхностном 0.01-см слое связывается от 30 % кислорода в песчанистых грунтах и до 50 % — в илах.

В нижерасположенной толще грунтов по мере исчерпания кислорода и снижения редокс-потенциала активизируется деятельность анаэробной микрофлоры, что приводит к накоплению восстановленных соединений. В свою очередь, они также способны связывать кислород, составляя своеобразную «анаэробную составляющую» в суммарной утилизации кислорода. Следовательно, по соотношению потребления кислорода аэробной и, опосредованно, через окисление продуктов метаболизма, анаэробной микрофлорой можно судить о потенциальном, т.е. максимальном вкладе каждой из них в процессы редукции органики. Реализация же этой возможности лимитирована реальным содержанием кислорода, причём более зависимой является оксифильная микрофлора. Так, несмотря на снижение окислительной активности вследствие затруднённого проникновения кислорода в толщу донных отложений палеоруслa р. Бельбек, при достаточной аэрации их потенциал в нижележащих слоях, наоборот, возрастал. В подповерхностном слое (2–3 см) максимальной была и продукция восстановленных соединений. Наиболее же высокая скорость образования продуктов анаэробного пересчёта на сероводород зафиксирована в донных отложениях Севастопольской бухты — 0.65 мкг·г⁻¹·ч⁻¹, что в 2–6 раз выше, чем в грунтах палеоруслa рек Чёрная и Бельбек.

В условиях реальных температур (8–10 °С) скорости как окислительных процессов, так и продуцирования восстановленных соединений снижались в 2 и более раз. В поверхностном 0.6-см слое грунтов Севастопольской бухты возможная скорость окисления органического вещества находилась в пределах 3.14–5.52 мкг·г⁻¹·ч⁻¹, а в палеоруслaх рек Чёрная и Бельбек — 2.26 и 0.68 соответственно. Достаточно низка при естественных температурах и доля активной оксифильной микрофлоры — 0.2–31.0 %. При этом степень температурной адаптации анаэробных бактерий, как активных форм, так и потенциально способ-

Таблица 2. Изменение некоторых окислительных показателей в донных отложениях палеорусла р. Чёрная при оптимальной и реальной температурах

Table 2. The active component and the potential maximum number of bacteriobenthos in paleoriverbed sediments of Chernaya River at the optimal and real temperature

Группы	Численность ($\times 10^2$)	T, °C	28 склон	6 русло			
			04.04	04.04	25.04	20.07	17.08
Аэ	активные формы	real	6	71	90	27	10
		optim	6200	2700	320	8000	370
		T_a (%)	0.1	2.6	28.1	0.3	2.7
	потенциальный максимум	real	3700	2100	290	940	40
		optim	6900	3600	470	9400	470
		T_m (%)	54.3	58.1	61.7	10	8.5
АнАэ	активные формы	real	16	14	10	7	2
		optim	23	41	23	18	40
		T_a (%)	69.6	34.1	43.5	38.9	5
	потенциальный максимум	real	23	16	20	94	26
		optim	23	48	23	100	63
		T_m (%)	100	33.3	87	94	41.3

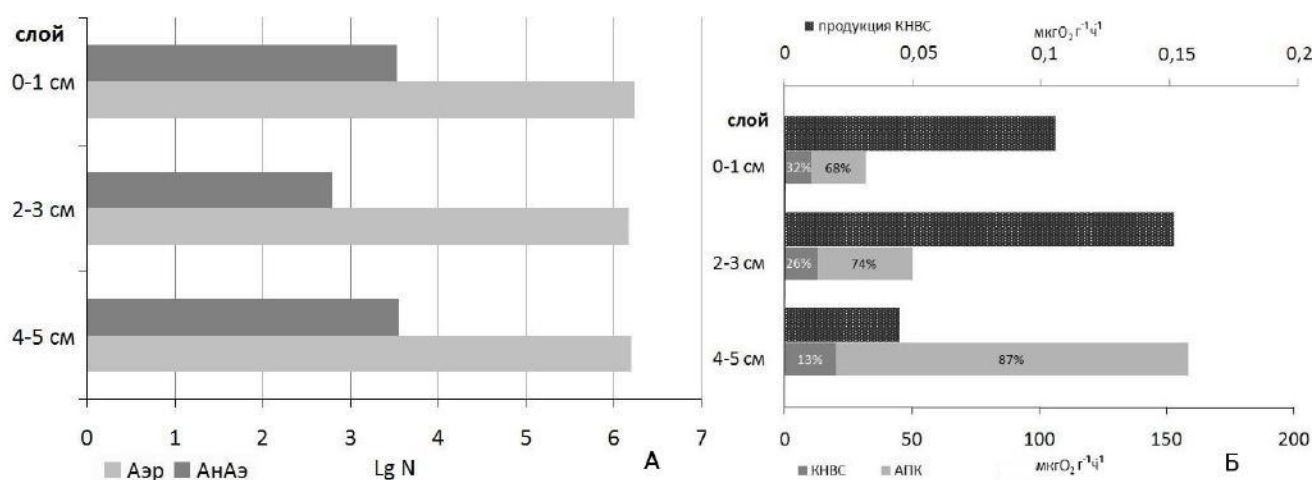


Fig. 5. Vertical distribution of bacteriobenthos (A) and oxygen uptake (B) in paleoriverbed sediments of Belbek River

ных к активации, оказалась выше, чем аэробных представителей.

Благодарности. Автор выражает признательность к.б.н. М. Б. Гулину за плодотворное сотрудничество в исследовании палеорусел на морском шельфе Севастопольского региона, а также за обсуждение материалов настоящей работы, м. н. с. В. А. Тимофееву — за помощь в сборе материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Агатова А. И., Аржанова Н. В., Лапина Н. М., Торгунова Н. И., Красюков Д. В. Пространственно-временная изменчивость органического вещества в прибрежных экосистемах Кавказского шельфа

Чёрного моря // *Океанология*. 2005. Т. 45, № 5. С. 670–677. [Agatova A. I., Arzhanova N. V., Lapina N. M., Torgunova N. I., Krasnyukov D. V. Spatiotemporal variability of the organic matter in the coastal ecosystems of the Caucasian shelf of the Black Sea. *Oceanology*, 2005, vol. 45, no. 5, pp. 670–677. (in Russ.)]

- Богдановская В. В., Вершинин А. В., Розанов А. Г. Поток кислорода на границе вода-осадок (по результатам исследований в Кандалакшском заливе Белого моря) // *Геохимия*. 1998. № 11. С. 1172–1178. [Bogdanovskaya V. V., Verшинin A. V., Rozanov A. G. Oxygen fluxes at the water-sediment interface evidence

- from Kandalaksha Bay, White Sea. *Geokhimiya*, 1998, no. 11, pp. 1172–1178. (in Russ.).
3. Бусев А. И., Симонова Л. Н. *Аналитическая химия серы*. Москва : Наука, 1975. 272 с. [Busev A. I., Simonova L. N. *Analiticheskaya khimiya sery*. Moscow: Nauka, 1975, 272 p. (in Russ.).]
 4. Горбенко Ю. А. О наиболее благоприятном количестве «сухого питательного агара» в средах для культивирования морских гетеротрофных микроорганизмов // *Микробиология*. 1961. Т. 30, вып. 1. С. 168–172. [Gorbenko Yu. A. On the most favourable amount of "dry nutrient agar" in media for cultivating marine microorganisms - heterotrophs. *Mikrobiologiya*, 1961, vol. 30, iss. 1, pp. 168–172. (in Russ.).]
 5. Готтшалк Г. *Метаболизм бактерий*. Москва : Мир, 1982. 310 с. [Gottshalk G. *Metabolizm bakterii*. Moscow: Mir, 1982, 310 p. (in Russ.).]
 6. Гулин М. Б., Коваленко М. В. Палеорусл рек Чёрная и Бельбек на шельфе юго-западного Крыма — новый объект экологических исследований // *Морской экологический журнал*. 2010. Т. 9, № 1. С. 23–31. [Gulin M. B., Kovalenko M. V. Paleo-rivers Chernaya and Belbek at the continental shelf of southwestern Crimea — new object ecological researches. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 23–31. (in Russ.).]
 7. Егоров В. Н., Пименов Н. В., Малахова Т. В., Канапцкий Т. А., Артёмов Ю. Г., Малахова Л. В. Биогеохимические характеристики распределения метана в воде и донных осадках в местах струйных газовыделений в акватории Севастопольских бухт // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 3. С. 41–52. [Egorov V. N., Pimenov N. V., Malakhova T. V., Kanapatskii T. A., Artemov Yu. G., Malakhova L. V. Biogeochemical characteristics of methane distribution in sediment and water at the gas seepage site of Sevastopol Bay. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 3, pp. 41–52. (in Russ.).]
 8. Заика В. Е., Коновалов С. К., Сергеева Н. Г. Локальные и сезонные явления гипоксии на дне Севастопольских бухт и их влияние на макробентос // *Морской экологический журнал*. 2011. Т. 10, № 3. С. 15–25. [Zaika V. E., Kononov S. K., Sergeeva N. G. The events of local and seasonal hypoxia at the bottom of the Sevastopol bays and their influence on macrobenthos. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2011, vol. 10, no. 3, p. 15–25. (in Russ.).]
 9. Ломова Д. В. *Потребление кислорода донными отложениями водохранилища долинного типа* : автореф. дис. ...канд. геогр. наук. Москва, 1995. 17 с. [Lomova D. V. *Potreblenie kisloroda donnymi otlozheniyami vodokhranilishcha dolinnogo tipa*: avtoref. dis. ...kand. geogr. nauk. Moscow, 1995, 17 p. (in Russ.).]
 10. Некрасов Б. В. *Основы общей химии* : в 2 т. Москва : Химия, 1973. Т. 1. 656 с. [Nekrasov B. V. *Osnovy obshchei khimii*: v 2 t. Moscow: Khimiya, 1973, vol. 1, 656 p. (in Russ.).]
 11. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Кислород и сероводород в донных осадках Севастопольской бухты // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. Севастополь, 2009. Вып. 18. С. 48–56. [Orekhova N. A., Kononov S. K. Oxygen and sulfide in bottom sediments of the Sevastopol bay. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*: sb. nauch. tr. Sevastopol, 2009, iss. 18, pp. 48–56. (in Russ.).]
 12. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Изменение геохимических характеристик в донных осадках Крымского побережья // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа* : сб. науч. тр. Севастополь, 2013. Вып. 27. С. 284–288. [Orekhova N. A., Kononov S. K. Izmenenie geokhimicheskikh kharakteristik v donnykh osadkakh Krymskogo poberezh'ya. In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*: sb. nauch. tr. Sevastopol, 2013, iss. 27, pp. 284–288. (in Russ.).]
 13. Орехова Н. А., Коновалов С. К. Анализ потоков кислорода и сероводорода на границе донных отложений Крымского побережья как метод оценки состояния акватории // *Современное состояние и перспективы наращивания морского ресурсного потенциала юга России* : тезисы докладов международной научной конференции (Кацивели, 15–18 сентября 2014 г.). Севастополь : ЭКОСИ–Гидрофизика, 2014. С. 61–62. [Orekhova N. A., Kononov S. K. Analiz potokov kisloroda i serovodoroda na granitse donnykh otlozhenii Krymskogo poberezh'ya kak metod otsenki sostoyaniya akvatorii. In: *Sovremennoe sostoyanie i perspektivy narashchivaniya morskogo resursnogo potentsiala yuga Rossii*: tezisy dokladov mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii (Katsiveli, 15–18 sentyabrya 2014). Sevastopol: EKOSI–Gidrofizika, 2014, pp. 61–62. (in Russ.).]
 14. Розанов А. Г., Вершинин А. В., Егоров А. В. Исследование химического обмена на границе вода–дно в Голубой бухте Чёрного моря // *Водные ресурсы*. 2010. Т. 37, № 3. С. 341–350. [Rozanov A. G., Vershinin A. V., Egorov A. V. Studing chemical exchange across the water-bed interface in Golubaya Bay, the Black Sea. *Vodnye resursy*, 2010, vol. 37, no. 3, pp. 341–350. (in Russ.).]
 15. Стейниер Р., Эдельберг Э., Ингрэм Дж. *Мир микробов* : в 3 т. Москва : Мир, 1979. Т. 3. 486 с. [Steinier R., Edelberg E., Ingrem Dzh. *Mir mikrobov*: v 3 t. Moscow: Mir, 1979, vol. 3, 486 p. (in Russ.).]
 16. Чекалов В. П. Методические аспекты учета численности бактериобентоса в условиях сезонного колебания температур // *Вісник Дніпропетровського Університету : Біологія. Екологія*. 2012. Т. 20, № 7/1. С. 101–

107. [Chekalov V.P. Metodicheskie aspekty ucheta chislennosti bakteriobentosa v usloviyakh sezonnoy kolebaniya temperatur. *Visnik Dnipropetrovs'kogo Universitetu : Biologiya. Ekologiya*, 2012, vol. 20, no. 7/1, pp. 101–107. (in Russ.)].
17. Чекалов В.П. Эффект реверсного восстановления окраски метиленового синего и возможность его применения для оценки функционального состояния бактериальных сообществ // *Морской экологический журнал*. 2012. Т. 11, № 1. С. 74–80. [Chekalov V. P. Effect of reverse restoration of methylene blue colouring and opportunity of its application for estimation of functional ability of bacterial community. *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2012, vol. 11, no. 1, pp. 74–80. (in Russ.)].
18. Юдин И.П. Современные подходы к оценке жизнеспособности бактерий с акцентом на феномене некультурабельности // *Annals of Mechnikov Institute*. 2007. № 3. С. 8–16. [Yudin I. P. Sovremennye podkhody k otsenke zhiznesposobnosti bakterii s aktsentom na fenomene nekul'turabel'nosti. *Annals of Mechnikov Institute*, 2007, no. 3, pp. 8–16. (in Russ.)].
19. Burns N. M. Oxygen depletion in the central and eastern basins of Lake Erie, 1970. *J. Fish. Res. Board Can.*, 1976, vol. 33, no. 3, pp. 512–519.
20. Colwell R. R. Bacterial death revisited. *Nonculturable microorganisms in the environment* Ed. D. J. Grimes. Washington, D. C. ASM Press, 2000, pp. 325–342.
21. Dale N. G. Bacteria in intertidal sediments: factors related to their distribution. *Limnol. Oceanogr.*, 1974, vol. 19, no. 3, pp. 509–518.
22. Froelich P. N., Klinkhammer G. P., Bender M. L., Luedtke N. A., Heath G. R., Cullen D., Dauphin P., Hammond D., Hartmann B. Early oxidation of organic matter in pelagic sediments of the eastern equatorial Atlantic: suboxic diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 1979, vol. 43, pp. 1075–1090.
23. Glud R. N., Gundersen J. K., Jorgensen B. B., Revsbech N. P., Schulz H. D. Diffusive and total oxygen uptake of deep-sea sediments in the eastern South Atlantic Ocean: in situ and laboratory measurements. *Deep-Sea Research*, 1994, vol. 41, pp. 1767–1788.
24. Schulz H. D. Quantification of early diagenesis: dissolved constituents in marine pore waters. In: *Marine Geochemistry*. Berlin; Heidelberg; New York: Springer, 2000, pp. 85–128.
25. Stahl H., Tengberg A., Brunnegard J., Bjornbom E., Forbes T. L., Josefson A. B., Kaberi H. G., Karle Hasselov I. M., Olsgard F., Roos P., Hall P. O. J. Factors influencing organic carbon recycling and burial in Skagerrak sediments. *Journal of Marine Research*, 2004, vol. 62, pp. 867–907.

Oxygen absorption in the oxidation of organic compounds in the coastal sediments of Sevastopol (the Black Sea)

V. P. Chekalov

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: valch@mail.ru

The formation of the oxygen regime of water bodies is closely related to the intensity of the biological processes in the bottom sediments. The aim of this work was the defining the role of different groups of bacteria in the utilization of oxygen in the oxidation of organic compounds in the sediments of the coastal areas of Sevastopol, including using original methodological approaches. The total oxygen absorption of the bacterial community is considered as set of processes of aerobic utilization and oxidation of the reduced products of anaerobiosis. Oxygen absorbed in 0.01-cm surface layer is about 40 %. The values of oxygen flux through a unit surface of various mechanical composition of bottom sediments were quite comparable due to differences in the bacterial density and the depth of penetration of oxygen. The values of aerobic oxygen absorption changed from the mouth to the inner part of Sevastopol Bay from 2.69 to 1.82 $\text{mkgO}_2 \cdot \text{sm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Utilization rate of organic carbon in the surface layer of Sevastopol Bay sediments was evaluated within 1.57–2.76 $\text{mkgC} \cdot \text{sm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ and reached 1.13 and 0.34 in paleoriverbeds of Chernaya and Belbek. The production of reduced compounds in recalculation on H_2S ranged from 0.096 to 0.65 $\text{mkg} \cdot \text{sm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. The share of active anaerobic microflora of the maximum possible in conditions of real temperature was 7.5–87.5 % and oxyphilic — 0.2–31 %. Thus, the ratio of aerobic oxygen demand and, through metabolism products oxidation, anaerobic microbiota determines their potential contribution to processes of decomposition of organic matter. However, realization of this possibility is limited by the factors of actual oxygen content and temperature.

Keywords: sediments, oxygen consumption, bacteriobentos, Black Sea