

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

ISSN 0203-4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



29
—
1988

PHYTOPLANKTON AND HYDROCHEMICAL CHARACTERISTIC OF THE SEA OF AZOV IN SUMMER

Summary

The hydrochemical characteristic and phytoplankton on the Sea of Azov were studied in the summer of 1983. Limits of variations of hydrochemical indices are shown. Species diversity and quantitative development of phytoplankton as well as its size structure are described. The correlation analysis method has revealed interrelation between phytoplankton and certain hydrochemical indices.

УДК 591.05:574.586(262.5)

В. А. ТАМОЖНЯЯ, С. А. ГОРОМОСОВА

ВНЕШНИЙ АЗОТИСТЫЙ И УГЛЕВОДНЫЙ МЕТАБОЛИЗМ МИКРОСООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОНА И ВЗВЕСИ

Функционирование сообщества морских обрастаний в значительной степени определяется жизнедеятельностью микроорганизмов — первых поселенцев любых твердых субстратов, погруженных в море. Главными составляющими поверхностной слизистой пленки в море являются бактерии и диатомовые водоросли, играющие важную роль в последующем формировании фито- и зооценозов. Между бактериями и водорослями в сообществе устанавливаются метаболические взаимоотношения, о чем свидетельствует корреляция численности гетеротрофных бактерий и диатомовых уже после суточного погружения стеклянных пластин в море [2], причем последующее массовое развитие диатомовых водорослей только ограничивает увеличение численности бактерий, но не угнетает развития уже осевших гетеротрофов.

В настоящее время проблема обмена метаболитами в бактерио- и микропланктоне пристально изучается. По литературным данным, в сообществах гетеротрофная утилизация растворенных в морской воде веществ, таких, как свободные аминокислоты, аммоний [6, 7, 11], дополняется выделительной способностью микроводорослей — основных продуцентов низкомолекулярных соединений в водоемах [8, 9, 12]. Исследования такого рода в сообществах микрообрастаний не проводились. В связи с этим представляет интерес проследить за динамикой важнейших компонентов растворенной органики — углеводов и азотсодержащих веществ — в среде обитания микроорганизмов ценоза обрастания на протяжении годового цикла и за изменениями их содержания, вызванными жизнедеятельностью сообщества.

Материал и методика. Исследования проводили в Севастопольской бухте Черного моря ежедекадно на протяжении 1983—1985 гг. Объектами служили микроорганизмы (бактерии и микроводоросли) сообщества обрастаний — перифитона, выращенного в море на стеклянных пластинах размером 9×9 см, а также микроорганизмы взвеси, собранной в сосуды с такой же глубины (1,5—2 м). Экспозиция стеклянных пластин и сосудов для сбора взвеси составляет 10, 20 и 30 сут, что соответствует возрасту сообщества, сформировавшемуся за этот период.

В качестве показателей определяли: общую массу сырого и сухого вещества, численность гетеротрофных бактерий и живых диатомовых водорослей (фонды отдела биологии обрастаний ИнБЮМ, Ю. А. Горбенко), «видимую» метаболическую активность сообщества, измеренную по количеству углеводов, аммония и нингидринположительных веществ (НПВ), поглощенных или выделенных в морскую воду (250 мл) после 2-часовой экспозиции живой биомассы перифитона и взвеси. Уровень утилизации и выделения органических веществ определяли по разности между содержанием их в морской воде до и после экспозиции.

НПВ регистрировали на ФЭК-56м в области поглощения 580 нм с нингидриновым реактивом фирмы «Реанал» [5]. Аммоний определяли

Таблица 1. Биомасса и численность микроорганизмов перифитона и взвеси на разных стадиях формирования сообщества (4 пластины 9×9 см)

Возраст, ценоза, сут	Сухая биомасса, г	Гетеротрофные бактерии, lg численности	Диатомовые водоросли, lg численности	Сумма микроорганизмов, lg численности
Перифитон, зима (XII—II), n=5—6				
10	0,008±0,003	5,28±0,55	7,10±0,67	7,16
20	0,036±0,013	5,47±0,36	7,65±0,78	7,67
30	0,059±0,021	5,67±0,44	8,03±0,63	8,04
Перифитон, лето (VI—VIII), n=5—6				
10	0,097±0,039	5,03±0,25	7,96±0,41	7,96
20	0,450±0,087	5,47±0,17	8,03±0,23	8,03
30	0,990±0,250	5,60±0,39	8,21±0,19	8,22
Взвесь, зима (XII—II), n=5—6				
10	0,830±0,090	7,30±0,72	7,68±1,03	7,83
20	0,678±0,076	7,10±0,83	7,50±0,98	7,64
30	0,823±0,156	7,16±1,13	7,38±1,23	7,58
Взвесь, лето (VI—VIII), n=5—6				
10	0,715±0,150	7,06±0,51	7,46±0,61	7,61
20	1,300±0,500	7,13±0,62	7,40±0,33	7,55
30	0,767±0,341	7,23±0,75	7,37±0,54	7,54

колориметрически с реактивом Несслера против светофильтра № 3 (400 нм). Для цветной реакции брали 2,3 мл исследуемой жидкости, добавляли 0,1 мл насыщенного 60%-ного раствора сегнетовой соли и 0,1 мл прозрачного реактива Нессера. Окраска развивалась в течение 10 мин при комнатной температуре. Измерения проводили против дистиллированной воды в кюветах объемом 2,5 мл и ходом луча 0,5 см [4].

Содержание суммарных растворенных в воде углеводов определяли с *l*-триптофановым реагентом [1]. Моносахаридные производные, количественно реагируя с *l*-триптофаном, образуют окрашенные комплексные соединения, интенсивно поглощающие на длине волны 540 нм (светофильтр № 6 ФЭК-56м). Содержание метаболитов выражали мкг·мл⁻¹, скорость поглощения или выделения — в мкг·ч⁻¹·г⁻¹ сухой массы, а также в мкг·ч⁻¹·ед⁻¹ численности гетеротрофов и диатомовых в логарифмической форме.

Результаты. Динамика биомассы, численности и метаболической активности в сообществе микроорганизмов (возрастные изменения). Сообщества перифитона и взвеси, сформировавшиеся в течение месячной экспозиции за 10, 20 и 30 сут, представляют собой различные ступени в развитии сообщества микроорганизмов, или три разные возрастные группы, имеющие свои особенности. Численность основных составляющих микроценоз — гетеротрофных бактерий и диатомовых водорослей — очень быстро нарастает за первую десятидневку. При дальнейшей экспозиции она незначительно увеличивается в перифитоне (приблизительно на 10—20%), во взвеси даже несколько уменьшается (табл. 1).

Биомасса перифитона каждые 10 сут возрастает в несколько раз (от 4 до 10), причем зимой меньше, чем летом. Увеличение биомассы происходит в основном за счет минеральной части отмирающих диатомовых, а также (особенно в теплое время года) в связи с оседанием и началом развития простейших организмов, личинок баланусов, гидроидов, мшанок, ботриллюсов и проростков макрофитов. В отличие от перифитона биомасса взвеси в течение месяца остается практически одинаковой, причем колебания численности микроорганизмов еще меньше, чем на пластинах обрастания, и соотношение количества гетеротрофных бактерий и микроводорослей различны. Если во взвеси они присутствуют примерно в равных количествах, то на пластинах обра-

Т а б л и ц а 2. Уровень «видимой» метаболической активности сообщества микроорганизмов перифитона и взвеси разного возраста, зима (XII—II), n=5—6 (в — выделение, п — потребление)

Возраст пленки, сут	В мкг·ч ⁻¹ ·ед ⁻¹ lg численности				В мкг·ч ⁻¹ ·г ⁻¹ сухой массы			
	аммоний	углеводы	НПВ×10 ⁻³		аммоний	углеводы	НПВ×10 ⁻³	
	п	п	п	в	п	п	п	в
Перифитон								
10	0,78	0,35	1,39	2,15	606,5	216,5	1,00	0,50
20	0,49	0,40	3,58	1,30	62,6	50,0	0,12	0,22
30	0,70	0,38	1,43	0,80	63,3	43,5	0,04	0,18
Взвесь								
10	0,84	0,45	0,51	1,28	7,4	3,6	0,01	0,01
20	0,50	0,48	0,46	0,92	4,5	1,5	0,01	0,01
30	0,74	0,42	0,72	0,33	4,5	2,9	0	0

стания обнаруживается на 2—3 порядка больше диатомовых по сравнению с гетеротрофами.

«Видимая» метаболическая активность этих двух сообществ также характеризуется общими и отличительными признаками (табл. 2). Общей чертой является преобладание процессов поглощения из морской воды таких метаболитов, как аммоний и углеводы, в то же время НПВ не только утилизируются сообществом, но и в определенные периоды жизнедеятельности могут экскретироваться в окружающую среду. Уровень потребления микроорганизмами углеводов и аммония существенно превышает таковой для НПВ (табл. 2).

Незначительные колебания численности микроорганизмов (диатомовые+гетеротрофы) на 10, 20 и 30-суточных образцах как во взвеси, так и в перифитоне обусловили, по всей вероятности, довольно стабильные величины потребления сообществом аммония и углеводов. По скорости утилизации этих компонентов РОВ в пересчете на единицу логарифма численности перифитон и взвесь очень похожи. Различия проявляются в интенсивности обмена с окружающей средой органическими соединениями азота: поглощение и выделение НПВ в перифитоне осуществляется в несколько раз быстрее, чем во взвеси.

Т а б л и ц а 3. Коэффициенты корреляции между численностью микроорганизмов в сообществе обрастаний и их метаболической активностью

Коррелирующие показатели	Возраст, сут					
	10	20	30	10	20	30
Перифитон						
Аммоний и гетеротрофы	+0,37	-0,47	-0,16	+0,27	+0,17	+0,10
Аммоний и живые диатомовые	-0,23	-0,16	-0,37	+0,12	+0,21	-0,43
Аммоний и сумма микроорганизмов	-0,22	-0,37	-0,43	+0,17	+0,16	-0,23
Углеводы и гетеротрофы	+0,36	+0,40	-0,06	+0,48	+0,33	+0,02
Углеводы и живые диатомовые	+0,10	+0,16	-0,34	+0,28	+0,14	-0,11
Углеводы и сумма микроорганизмов	+0,10	+0,10	-0,29	+0,45	+0,23	-0,24
Аммоний и НПВ	+0,15	+0,02	+0,06	+0,09	-0,03	-0,06
Углеводы и НПВ	+0,06	+0,54	-0,44	+0,04	-0,44	+0,24
Углеводы и аммоний	+0,58	+0,46	+0,34	+0,71	+0,43	+0,42
n	25	19	20	25	18	19
r _{min} при данном числе наблюдений	0,40	0,46	0,44	0,40	0,47	0,46
Взвесь						

Сравнительный анализ метаболической активности возрастных групп показывает, что в зимний период на ранних этапах формирования микроценоза (10 сут) скорость обмена компонентами РОВ в нем наиболее высока (табл. 2). Потребление и выделение НПВ, утилизация аммония и углеводов в пересчете на 1 г сухой массы характеризуются максимальными значениями. С увеличением возраста сообщества (20 и 30 сут) падает интенсивность обмена с окружающей средой: в перифитоне уменьшается на порядок, во взвеси только вдвое.

Годовая динамика «видимой» метаболической активности в сообществе. На протяжении двух годовых циклов 1983—1985 гг. сезонная динамика определяемых метаболитов в морской воде Севастопольской бухты имела общие черты, хотя и различалась по абсолютным величинам (рис. 1). В содержании углеводов за период наблюдений прослеживалось два максимума — поздней весной (май — июнь) и осенью (сентябрь — ноябрь). Колебания в содержании аммония были более частыми, отмечалось пять пиков — III, V, VII, IX и XI. Еще более сложную картину представляет динамика НПВ, где максимумы чередуются с минимумами через интервалы — 1,5—2 мес.

Метаболическая деятельность сообществ перифитона и взвеси вносит существенные коррективы в динамику содержания исследуемых компонентов РОВ. Сезонные наблюдения за развитием микроценоза в морской воде в течение 2-часовой экспозиции выявили следующие закономерности (рис. 2—3). Аммоний почти полностью утилизируется сообществом, причем величина поглощения практически не зависит от исходной концентрации NH_4^+ и количества биомассы, вероятно, вследствие высокого метаболического сродства микроорганизмов к аммонии. Утилизация углеводов коррелирует не только с биомассой, но и с первоначальным содержанием их в морской воде, хотя строгой прямой зависимости получить не удалось. На протяжении годового цикла максимальные пики поглощения углеводов наблюдаются в июле и в сентябре (как в сообществе перифитона, так и в сообществе взвеси).

В сезонных колебаниях выделительной и поглощательной способности микроценоза по отношению к НПВ не прослеживается каких-либо четких тенденций. Однако следует подчеркнуть возрастные особенности функционирования сообществ: на ранних этапах формирования ценоза (10 сут) процессы поглощения и выделения чередуются друг с другом, уровень их одинаков: 30-суточное сообщество характеризуется преимущественно процессами выделения НПВ в окружающую среду.

Интересным представляется факт, что в двух разных сообществах — перифитона и взвеси — наблюдается большое сходство в сезонных изменениях метаболических процессов.

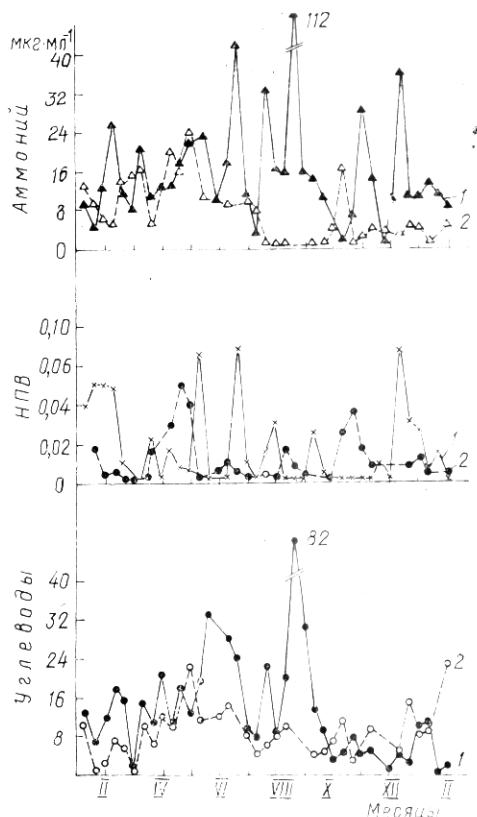


Рис. 1. Годовая динамика содержания аммония, суммарных углеводов и НПВ в морской воде Севастопольской бухты на протяжении 1983—1984 (1) и 1984—1985 (2) гг. Здесь и далее римские цифры — месяцы.

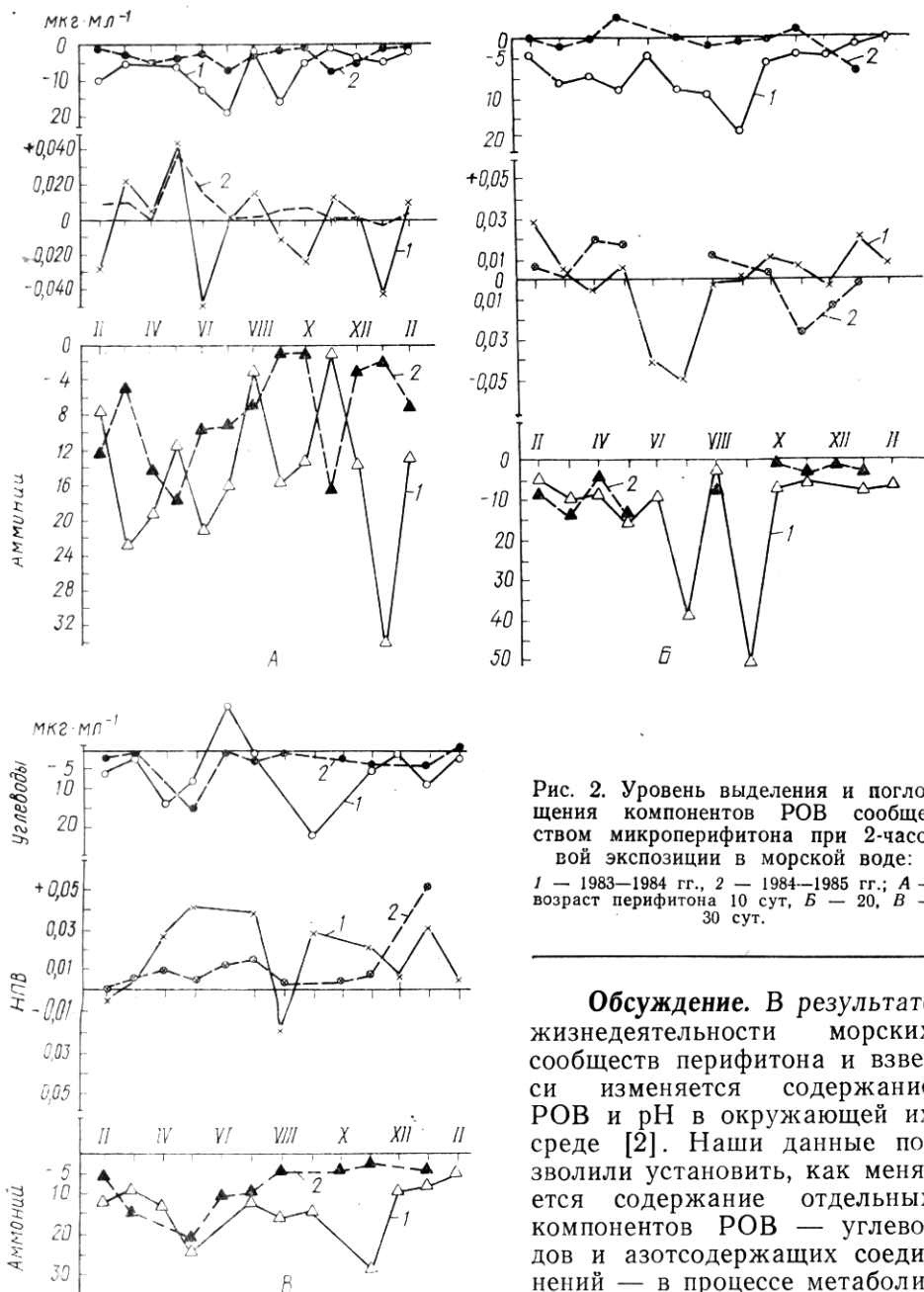
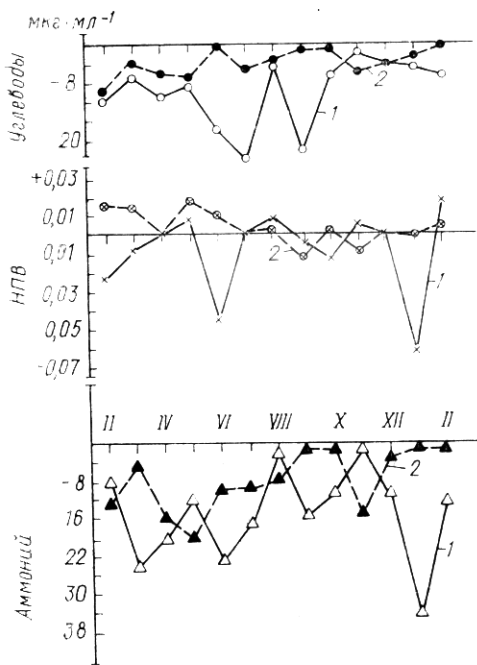


Рис. 2. Уровень выделения и поглощения компонентов РОВ сообществом микроперифитона при 2-часовой экспозиции в морской воде:

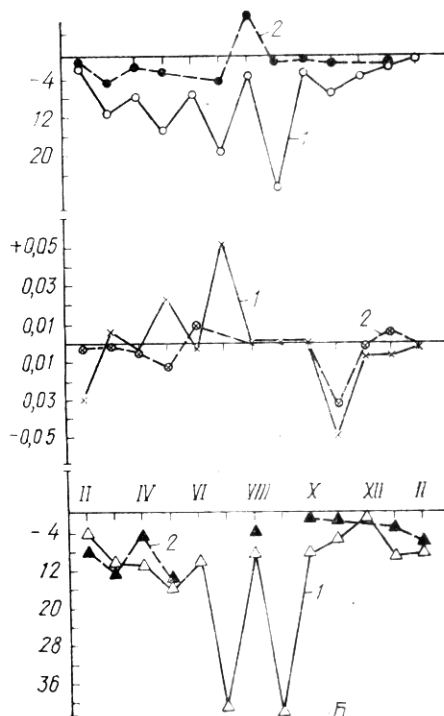
1 — 1983—1984 гг., 2 — 1984—1985 гг.; А — возраст перифитона 10 сут, Б — 20, В — 30 сут.

Обсуждение. В результате жизнедеятельности морских сообществ перифитона и взвеси изменяется содержание РОВ и рН в окружающей их среде [2]. Наши данные позволили установить, как меняется содержание отдельных компонентов РОВ — углеводов и азотсодержащих соединений — в процессе метаболической активности микросообществ. Представленные мате-

риалы свидетельствуют о преимущественной утилизации микроорганизмами растворенных в воде углеводов и аммония, причем максимумы поглощения наблюдаются весной и осенью. После 2-часовой инкубации взвеси и пластин с обрастанием почти полностью исчезает из морской воды аммоний. По литературным данным [10], полное потребление аммония и высокий уровень его регенерации отмечены также в планктонном сообществе при высокой численности бактерий, которым ион NH_4^+ необходим для размножения. Считается, что наряду с бактериями около 36% аммония потребляется фитопланктоном, обладающим быстрой реминерализационной способностью, тогда как максимальный вклад гетеротрофных бактерий в регенерацию NH_4^+ — приблизительно 25% [10]. В других экспериментах на безбактериальной культуре диатомовых

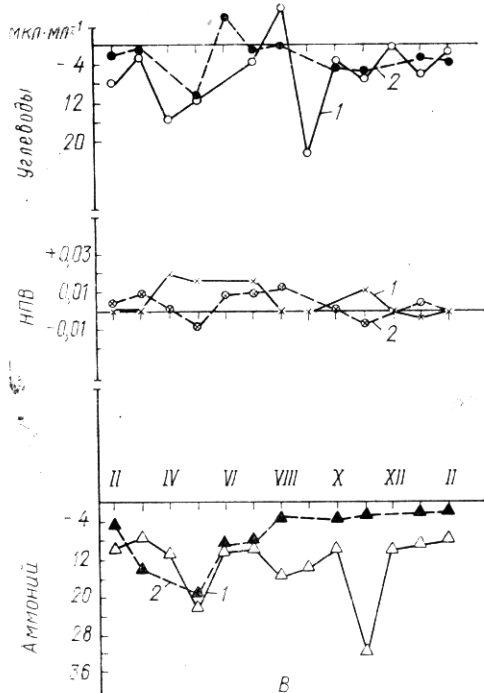


А



Б

Рис. 3. Уровень выделения и поглощения компонентов РОВ сообществом взреси разного возраста. Обозначения те же, что и на рис. 2.



В

водорослей показано, что диатомовые сами эффективно потребляют аммоний и аминокислоты, конкурируя с бактериями в гетеротрофной утилизации [9]. Потребление аммония фитопланктоном часто используется в качестве показателя регенерирующей продукции.

НПВ, основная часть которых представлена свободными аминокислотами, могут либо накапливаться в окружающей среде, либо уменьшаться в ней по сравнению с контролем в отличие от аммония и углеводов. Периодичность этих циклов на протяжении года

(рис. 2—3) характеризует метаболическую деятельность микросообщества и свидетельствует о чередовании процессов выделения и поглощения органических соединений азота, причем с увеличением возраста ценоза (30 сут) в нем преобладают выделительные процессы. Подобная периодичность ассоциируется с циркадными ритмами свободных аминокислот и аммония в океанических сообществах [9, 12], причем в период роста у морских диатомовых преобладают процессы поглощения ами-

нокислот, тогда как в стационарной фазе — выделение. Четкая суточная флуктуация азотистых продуктов обмена — результирующий эффект, показывающий, что доминирует тот или другой процесс. Несмотря на невысокое содержание аминокислот в общем фонде РОВ (0,2—0,3% общего растворенного углерода) [7], скорость «оборота» их довольно велика из-за высокой пищевой ценности аминокислот; основной путь включения — через утилизацию бактериями [11].

Согласно данным табл. 3, численность гетеротрофов в перифитоне и взвеси 10- и 20-суточного возраста с определенной долей вероятности согласуется с их способностью поглощать из морской воды аммоний и углеводы. Коэффициенты корреляции между этими показателями близки статистически достоверным, тогда как для диатомовых водорослей такой зависимости не прослеживается.

Необходимо отметить одну интересную особенность в метаболизме сообществ перифитона и взвеси, выявленную в результате математической обработки: потребление углеводов сообществом хорошо коррелирует с уровнем поглощения другого метаболита — аммония. Степень связи этих двух рядов величин при старении сообщества ослабевает. Коэффициенты корреляции ($+0,58 \div 0,71$), показывающие прямую тесную зависимость между поглощением углеводов и аммония в 10-суточных перифитоне и взвеси, уменьшаются до $+0,46 \div 0,43$ в более зрелом сообществе, становясь статистически недостоверными ($0,34—0,42$) к 30 сут, что, вероятно, обусловлено максимальным видовым разнообразием микроценоза такого возраста, а также ослаблением метаболической активности стареющего сообщества.

И совершенно не обнаружено какой-либо четкой зависимости между количеством микроорганизмов в ценозе и процессами выделения и поглощения органических форм азота (НПВ). Имеющиеся публикации по этому вопросу дают противоречивые сведения. С одной стороны, такая зависимость существует для бактерий и фитопланктона [8], с другой — ее нет [10]. Высказывается предположение, что накопление РОВ связано с уменьшением бактериальной активности за счет антибиотического действия метаболитов. Сложная картина динамики НПВ и отсутствие корреляций между этим показателем и каким-либо другим связано, очевидно, со спецификой видового состава изучаемых нами сообществ, где есть как продуценты свободных аминокислот (водоросли), так и потребители (бактерии).

Следовательно, конечная концентрация метаболитов в морской воде не является функцией одного процесса и зависит от многих факторов, в частности от физиологического состояния популяций бактерий и водорослей, соотношения их численности в сообществе, времени года, возраста сообщества и уровня метаболического фона в среде обитания. Установленные нами сходства и различия «видимой» метаболической активности перифитона и взвеси являются еще одним подтверждением постулата Ю. А. Горбенко [3] о том, что, несмотря на определенные различия, эти два сообщества подобны по структуре, взаимосвязям, составу и характеру сукцессии.

Выводы. Функционирование сообщества морских микроорганизмов перифитона и взвеси характеризуется как общими, так и отличительными признаками. Они выражаются в следующем: 1) доминирующим процессом в метаболизме двух сообществ является поглощение из морской воды углеводов и аммония, причем скорость утилизации этих компонентов на 2—3 порядка выше таковой для НПВ; 2) в перифитоне и взвеси на протяжении годового цикла процессы поглощения органических форм азота чередуются с их выделением в окружающую среду (с увеличением возраста сообщества в нем преобладают процессы выделения над потреблением НПВ); 3) интенсивность нарастания биомассы перифитона и уровень обмена метаболитами с окружающей средой падают с увеличением возраста микроценоза; 4) потребление углеводов перифитоном и взвесью во все сезоны коррелирует с высокой

степенью достоверности ($r = +0,58 \div 0,71$ при $P < 0,01$) с уровнем поглощения ими другого метаболита — аммония. Зависимость эта при старении сообществ ослабевает.

1. Агатова А. И., Полуяков В. Ф. Определение суммарных углеводов в морской воде, взвеси и осадках с *l*-триптофаном // Методы исследования органического вещества в океане. — М.: Наука, 1980. — С. 115—121.
2. Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона. — Киев: Наук. думка, 1977. — 252 с.
3. Горбенко Ю. А. Микробиоценотическое образование взвеси морскими микроорганизмами // Изв. АН СССР. Сер. биол. — 1986. № 4. — С. 505—515.
4. Гавриленко М. Я. Определение общего азота колориметрически с реактивом Несслера // Методы физиолого-биохимического исследования водорослей в гидробиологической практике. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 103—105.
5. Кузьменко М. И. Определение аминного азота нингидриновым реактивом нового состава // Там же. — С. 116—118.
6. Amano M., Hara S., Taga N. Utilisation of dissolved amino acids in seawater by marine bacteria // Mar. Biol. — 1982. — 68, N 2. — P. 31—36.
7. Bölter M., Dawson R. Heterotrophic utilisation of biochemical compounds in antarctic waters // Neth. J. Sea Res. — 1982. — N 16. — P. 315—322.
8. Eberlein K., Leal M. T., Hammer K. D., Hickey W. Dissolved organic substances during a *Phaeocystis pouchetii* bloom in the German Bight (North Sea) // Mar. Biol. — 1985. — 89, N 3, P. 311—316.
9. Hammer K. D., Brockmann U. H. Rhythmic release of dissolved free amino acids from partly synchronized *Thalassiosira rotula* under nearly natural conditions // Ibid. — 1983. — 74, N 3. — P. 305—312.
10. La Roche J. Ammonium regeneration: its contribution to phytoplankton nitrogen requirement in a eutrophic environment // Ibid. — 1983. — 75, N 2. — P. 231—240.
11. Palumbo A. V., Ferguson H. J. Efficient utilization of dissolved free amino acids by suspended marine bacteria // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. — 1983. — 69, N 2. — P. 257—266.
12. Poulet S. A., Martin-Jezequel V. Relationships between dissolved free amino acids, chemical composition and growth of the marine diatom *Chaetoceros debilis* // Mar. Biol. — 1983. — 77, N 1. — P. 93—100.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 16.12.86

V. A. TAMOZHNYAYA, S. A. GOROMOSOVA

EXTERNAL NITROGEN AND CARBOHYDRATE METABOLISM OF PERIPHYTON AND SUSPENSION MICROCOMMUNITIES

Summary

The metabolic activity of two communities of microorganisms — periphyton and uneven-aged suspension (10, 20 and 30 days) has been studied for a period of two-year cycle. Seasonal variations in the abundance of heterotrophic bacteria and diatoms in microcenoses are insignificant. The periphyton biomass increases several times (from 4 to 10) each ten days, suspension biomass changes slightly. Community of microorganisms during two-hour exposition in the sea-water completely utilizes (by 60-80%) ammonium, carbohydrates. Dynamics of ninhydrin-positive substances (NPS) in the medium with the community reflects alternation of the excretion and absorption processes, community aged 30 days mainly excreting NPS. Intensity of the biomass growth and metabolic activity of the young (10 days) periphyton and suspension community is the highest. The level of carbohydrates uptake by the periphyton and suspension is in good correlation with the level of their uptake of another metabolite-ammonium. This dependence with microcenosis aging weakens.