

УДК 574.554;581.132

ВНЕКЛЕТОЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ГЕТЕРОТРОФНОЙ АКТИВНОСТИ БАКТЕРИЙ

© 2021 г. В. В. Бульон®

Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия

®E-mail: vboulion@mail.ru

Поступила в редакцию 12.11.2018 г.

После доработки 07.11.2019 г.

Принята к публикации 07.11.2019 г.

Обсуждается экологическая роль экстрацеллюлярной продукции фитопланктона. Эксперименты с применением радиоуглеродного метода в сочетании с дифференциальной фильтрацией проб воды показали, что в морских и пресных водах разной трофности в среднем ~20% продукции фитопланктона трансформируется в бактериальную продукцию.

DOI: 10.31857/S0002332921030048

Основная функция гетеротрофных бактерий в планктоне — ассимиляция органических веществ, продуцируемых автотрофными организмами, и трансформация их на верхние трофические уровни. Этим объясняется часто наблюдаемая корреляция между показателями роста фито- и бактериопланктона (Гусева, 1952; Кузнецов, 1952, 1970; Сорокин, 1964; Романенко, 1965; Overbeck, 1972; Фурсенко, Кузьмицкая, 1975; Godlewska-Lipowa, 1976; Rai, 1978; Кузьмичева, 1979; Потаенко, 1979; Aizaki *et al.*, 1981; Bird, Kalff, 1984; Currie, 1990; Бульон, 1994; Бульон, Павельева, 1998). Тем не менее среди трофических связей взаимоотношение между этими ключевыми группами планктона остается наименее изученным.

Для выяснения механизма взаимодействия фито- и бактериопланктона имеют значение данные о скорости ассимиляции гетеротрофными микроорганизмами первичной продукции планктона и органических субстратов, близких по своей природе к продуктам фотосинтеза. Согласно сложившимся к настоящему времени представлениям часть продуцируемого фитопланктоном органического вещества представлена растворенной фракцией и именно в этом виде оно ассимилируется бактериями.

Выделение растворенного органического вещества (РОВ) фитопланктоном подтверждено рядом экспериментальных исследований. Считается, что продукция РОВ (известная как внеклеточная продукция фитопланктона) служит одним из основных источников энергии для бактериопланктона, а ее трансформация в бактериальную продукцию — основным потоком органического углерода в пелагиали пресных и морских вод (Derenbach *et al.*, 1974; Harrison *et al.*, 1977; Cole *et al.*,

1982; Larson, Hagström, 1982; Wolter, 1982; Sondergaard *et al.*, 1985; Baines, Pace, 1991; Gomes *et al.*, 1991).

Несмотря на то что продукция РОВ чаще всего отождествляется с прижизненными выделениями клеток водорослей, не менее вероятной представляется гипотеза, предполагающая образование РОВ при отмирании автотрофных организмов. С этой точки зрения вирусный лизис и фотолит клеток фитопланктона, а также потери при выедании его зоопланктоном — такой же важный источник энергии для бактерий, как и прижизненные выделения (Fouilland *et al.*, 2014).

Независимо от природы внеклеточной продукции по-прежнему актуальна ее экологическая роль. Важно знать, какая доля первичной продукции трансформируется в бактериальные тела за определенный отрезок времени. Данные, наиболее адекватно отражающие этот процесс, могут быть получены с использованием радиоактивного изотопа ¹⁴C. Практика показывает, что радиоуглеродный метод — наиболее перспективный и, возможно, единственный способ решения проблемы взаимоотношения фитопланктона и бактерий.

Стандартный радиоуглеродный метод, разработанный для определения скорости фотосинтеза планктона, основан на измерении радиоактивности взвешенного органического вещества (Steemann Nielsen, 1952). Радиоактивность РОВ, выделяемого клетками водорослей, этим методом не учитывается. Для более полной оценки первичной продукции было разработано несколько модификаций радиоуглеродного метода, позволивших с той или иной точностью измерять внеклеточную про-

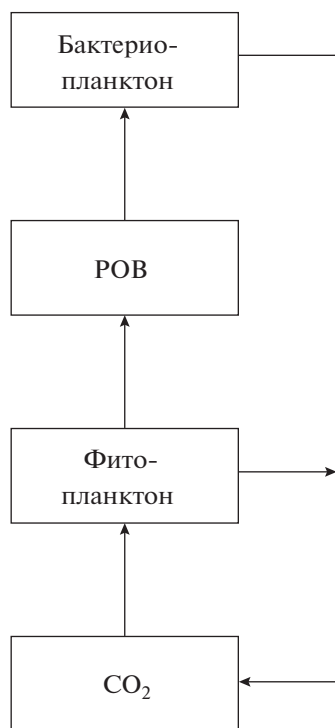


Рис. 1. Схема потока углерода в сообществе автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов.

дукцию фитопланктона (Lasker, Holmes, 1957; Eppley, Sloan, 1965; Hellebust, 1965; Fogg, 1966; Nalewajko, 1966; Watt, 1966; Anderson, Zeutschel, 1970; Сорокин, 1971; Samuel *et al.*, 1971; Thomas, 1971; Бульон, 1983; Robarts, Sephton, 1989). В основе всех модификаций лежит измерение радиоактивности РОВ в фильтрах.

Наблюдается дефицит данных, с помощью которых можно было бы определить, какая часть первичной продукции трансформируется в бактериальные тела и как соотносятся между собой общая бактериальная продукция и продукция бактерий за счет выделений фитопланктона. Согласно немногочисленным данным в бактериальную фракцию может переходить от 10 до 50% первичной продукции, что обеспечивает от 20 до 100% общей бактериальной продукции (Sondergaard *et al.*, 1985; Vaines, Pace, 1991; Decy *et al.*, 2002).

Получены также данные, позволяющие предполагать, что потребление РОВ гетеротрофными организмами тесно связано с его продуцированием, поэтому выделяемые фитопланктоном растворенные продукты фотосинтеза почти не аккумулируются в воде (Waite, Duthie, 1975; Iturriaga, Норре, 1977; Weibe, Smith, 1977; Cole *et al.*, 1982; Gomes *et al.*, 1991; Decy *et al.*, 2002; Morana *et al.*, 2014). Такая точка зрения подтверждается результатами экспериментов с легкоусвояемыми органическими субстратами, например с глюкозой,

ацетатом и аминокислотами (Wright, Hobbie, 1966; Hobbie, Grawford, 1969; Azam, Holm-Hansen, 1973). В своих исследованиях автор данной работы исходил из предпосылки, что РОВ, выделяемое клетками фитопланктона (прижизненно или при отмирании), почти сразу же и практически полностью ассимилируется бактериями. Это означает, что подавляющая часть внеклеточной продукции фитопланктона может быть измерена не в истинной ее форме, а только в виде бактериальной продукции.

Таким образом, план экспериментальных исследований должен быть построен с учетом того, что при экспозиции проб озерной или морской воды с $^{14}\text{CO}_2$ радиоактивный углерод трансформируется в органическое вещество фитопланктона, затем часть его очень быстро выходит во внешнюю среду в составе РОВ и утилизируется бактериями. Следовательно, техника исследований должна включать в себя дифференциацию меченных по углероду клеток водорослей и бактерий, подсчет и сравнение их радиоактивностей. Для достижения этой цели предлагается радиоуглеродный метод в сочетании с дифференциальной фильтрацией проб воды.

В схеме потока углерода в сообществе автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов (рис. 1) учитывается также тот факт, что часть ассимилированного фитогенного РОВ тратится бактериями на дыхание. Доля первичной продукции, рассеиваемая при дыхании гетеротрофов, — слабо изученная сторона потока углерода в планктонных системах (Marra, Barber, 2004). Очевидно, что без решения этой проблемы велик риск значительного недоучета внеклеточной продукции фитопланктона и, следовательно, общей первичной продукции планктона.

Цель работы — обобщить литературные и собственные данные для разнотипных вод (морских и пресных, от олиготрофных до эвтрофных, расположенных в разных географических зонах) и оценить, какая доля первичной продукции, создаваемая в растворенной форме, преобразуется в бактериальную продукцию и рассеивается при дыхании бактерий.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Обобщены собственные материалы, собранные в разные годы для озер Монголии и северо-запада России (Псковская обл.), а также ряда точек в юго-западной части Тихого океана (25° – 57° ю.ш. и 126° – 158° в.д.). Автотрофная ассимиляция $^{14}\text{CO}_2$ и гетеротрофное потребление меченного по углероду РОВ измерялись в параллельных пробах воды с помощью фракционирования микропланктона (рис. 2). На озерах Аннинском и Лавровском (Псковская обл.) пробы экспонировались с $^{14}\text{CO}_2$

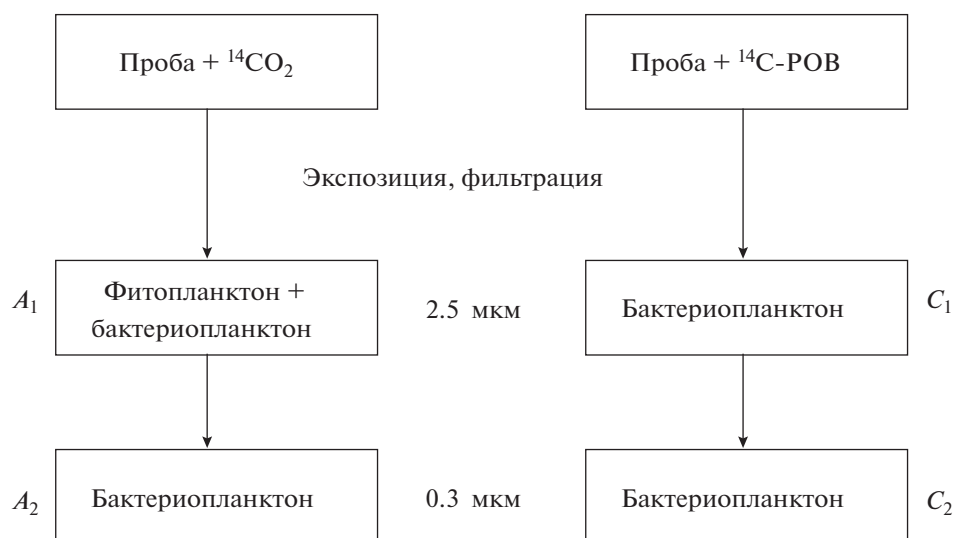


Рис. 2. Схема дифференциальной фильтрации проб воды. A_1 и A_2 – радиоактивность планктона на фильтрах с размером пор 2.5 и 0.3 мкм после экспозиции проб с $^{14}\text{CO}_2$; C_1 и C_2 – то же после экспозиции с радиоактивным органическим субстратом.

в течение 12 ч, с 13:00 до 1:00. Экспозиция охватывала светлое (с 13:00 до 19:00) и темное (с 19:00 до 1:00) время суток. Оценивались потери меченых продуктов фотосинтеза в темноте. Предполагалось, что эти потери связаны с дыханием фито- и бактериопланктона.

По окончании экспозиции пробы фиксировались раствором Люголя и отфильтровывались сквозь фильтры с размером пор 2.5 мкм для удержания клеток фитопланктона. Поскольку в процессе фильтрации плотность фильтров возрастала вследствие их “засорения”, то, естественно, фильтры этого типа адсорбировали на себе также часть бактериальных клеток из размерной фракции <2.5 мкм. Проникшие в фильтрат бактериальные клетки концентрировались на фильтрах с размером пор 0.3 мкм.

Предполагалось, что на первом этапе ступенчатой фильтрации на мембранных фильтрах удерживались все клетки фитопланктона и часть бактериальных клеток. Суммарная радиоактивность этих клеток и эквивалентное ей количество ассимилированного углерода обозначались A_1 . На втором этапе фильтрации (с использованием более плотных фильтров) удерживалась оставшаяся часть бактериопланктона, радиоактивность которого и эквивалентное ей количество ассимилированного углерода обозначались A_2 .

Чтобы учесть распределение гетеротрофных микроорганизмов на фильтрах разной плотности (с размерами пор 2.5 и 0.3 мкм), по той же схеме (рис. 2) проводилось фракционирование микропланктона, предварительно проэкспонированного с радиоактивным органическим субстратом. В качестве субстрата использовался гидролизат

растительного белка с высокой удельной активностью, что позволяло вносить его в экспериментальные сосуды в следовых количествах. Тем самым предотвращалось диффузионное включение субстрата в клетки водорослей.

Если предположить, что в экспериментах гидролизат ассимилировался только бактериями, то соотношения их радиоактивностей на фильтрах с размерами пор 2.5 и 3.0 мкм (C_1 и C_2), должны отражать распределение бактериальных клеток на этих фильтрах. Продолжительность экспозиции проб с ^{14}C -гидролизатом была такой же, как и с $^{14}\text{CO}_2$. Динамика потребления РОВ бактериями устанавливалась по результатам дробных экспозиций 3, 6, 9 и 12 ч.

Накопление бактериями ^{14}C -РОВ, синтезированного, а затем выделенного фитопланктоном за период инкубации с $^{14}\text{CO}_2$, рассчитывалось по формуле

$$A_b = A_2(C_1/C_2) + A_2, \quad (1)$$

где A_b – радиоактивность всех бактерий, перешедшая к ним от меченых продуктов фотосинтеза; A_2 – радиоактивность бактерий, полученная от продуктов фотосинтеза, в размерной фракции 0.3–2.5 мкм; C_1 – радиоактивность бактерий за счет аккумуляции меченого гидролизата в размерной фракции >2.5 мкм; C_2 – то же в размерной фракции 0.3–2.5 мкм. Для оценки доли бактерий, проникших сквозь фильтры с размером пор 2.5 мкм, удобно использовать коэффициент $c = C_2/(C_1 + C_2)$. С введением этого коэффициента уравнение (1) принимает вид

$$A_b = A_2/c. \quad (2)$$

Таблица 1. Первичная продукция планктона в размерных фракциях >2.5 мкм (A_1) и 0.3–2.5 мкм (A_2) в озерах Псковской обл. (август 1994–1997 гг.)

Озеро	n	A_1 , мкг С/(л · ч)	A_2 , мкг С/(л · ч)	$A_2/(A_1 + A_2)$
Аннинское	3	30.9 ± 17.4	2.0 ± 1.1	0.06 ± 0.03
»	5	25.6 ± 10.6	2.4 ± 0.9	0.09 ± 0.02
»	5	11.0 ± 5.4	1.8 ± 1.1	0.18 ± 0.20
»	3	12.5 ± 5.9	2.2 ± 0.3	0.17 ± 0.07
Лавровское	3	11.9 ± 5.9	1.5 ± 1.1	0.11 ± 0.09

Примечание. n – число наблюдений; для табл. 1, 3, 5.

Радиоактивность бактерий за счет аккумуляции меченых продуктов фотосинтеза (A_b), отнесенная к суммарной радиоактивности фито- и бактериопланктона ($A_1 + A_2$), показывает, какая доля первичной продукции усваивается бактериями за время эксперимента:

$$A_b/(A_1 + A_2) = (A_2/A_1)(C_1/C_2 + 1)/(A_2/A_1 + 1). \quad (3)$$

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно результатам 6-часовых экспозиций на свету (с 13:00 до 19:00) скорость утилизации CO_2 размерной фракцией планктона >2.5 мкм (A_1) составляла в озерах Аннинском и Лавровском в среднем от 11 до 31 мкг С/(л · ч). На размерную фракцию 0.3–2.5 мкм приходилось от 6 до 18% общей утилизации углекислоты (табл. 1). Предполагалось, что A_1 – продукция фитопланктона в сумме с продукцией бактерий, усвоивших часть продукции фитопланктона, A_2 – продукция фитопланктона, трансформированная в бактериальную продукцию.

Для контроля полноты удержания фитопланктона мембранными фильтрами с размером пор 2.5 мкм подсчитывалась биомасса фитопланктона в фильтрах. В случае проникновения клеток фитопланктона в фильтрат накопление бактериями меченых продуктов фотосинтеза предлагается рассчитывать по формуле (Currie, Kalff, 1984)

$$A_b = [b(A_1 + A_2) - A_1]/(b + c - 1), \quad (4)$$

где $b = B_1/(B_1 + B_2)$, B_1 – биомасса фитопланктона на фильтрах с размером пор 2.5 мкм, B_2 – биомасса фитопланктона в фильтрах, $c = C_2/(C_1 + C_2)$. Во всех экспериментах наблюдалось практически 100%-ное удержание фитопланктона на фильтрах с размером пор 2.5 мкм, т.е. значение b в уравнении (4) было близко к единице (табл. 2). Отметим, что при таком условии уравнение (4) преобразуется в уравнение (2).

Распределение бактериопланктона по размерным фракциям определялось по их радиоактивности, накопленной за время экспозиции с ^{14}C -гидролизатом. Фильтры с размером пор 2.5 мкм

пропускали ~50% радиоактивных бактерий (табл. 3). Распределение клеток бактерий по фракциям по их радиоактивности контролировалось подсчетом их численности. С этой целью рассчитывался коэффициент

$$n = N_2/(N_1 + N_2), \quad (5)$$

где N_1 – численность бактериальных клеток на фильтрах с размером пор 2.5 мкм, N_2 – их численность в фильтрах. Значения $C_2/(C_1 + C_2)$ были ближе всего к значениям относительной численности мелких клеток бактерий (диаметром 0.3 мкм). Между численностью крупных клеток (диаметром 0.9 мкм) и радиоактивностью бактериопланктона корреляция была слабая (табл. 4). По-видимому, мелкие палочки и кокки несли основную ответственность за общую ассимиляционную активность гетеротрофных микроорганизмов.

Расчеты, проводившиеся по формуле (3), показали, что бактериопланктон утилизировал в среднем 10–36% продукции фитопланктона (табл. 5). Наблюдая за динамикой потребления $^{14}\text{CO}_2$ в течение 12 ч (6 ч на свету и 6 ч в темноте), можно сделать вывод, что потери углерода при дыхании фитопланктона и, возможно, бактериопланктона, усвоившего часть меченных по углероду продуктов фотосинтеза, составили $27 \pm 16\%$ (при медиане 25%) валовой продукции фитопланктона (рис. 3а). Близкий результат был получен в опытах с добавками ^{14}C -гидролизата: при дыхании микрогетеротрофов утрачивалось $30 \pm 19\%$ (при медиане 22%) ассимилированного углерода (рис. 3б).

Результаты исследований, выполненных на двух озерах Псковской обл., хорошо согласуются с ранее собранными материалами на трех озерах Монголии и в шести точках Тихого океана (25° – 57° ю.ш. и 126° – 158° в.д.), хотя эксперименты на этих водных объектах проводились по несколько иной схеме. Экспозиция проб воды с $^{14}\text{CO}_2$ составляла 1 сут. Пробы отфильтровывались сквозь мембранные фильтры с размером пор 1.5 мкм (озерная вода) или 0.85 мкм (морская вода). Фильтраты пропускались сквозь фильтры с размером пор 0.23 мкм. Для учета распределения гетеротрофных микроорганизмов на фильтрах раз-

Таблица 2. Общая биомасса фитопланктона ($B_1 + B_2$), потери при фильтрации (B_2) и степень удержания фитопланктона мембранными фильтрами с размером пор 2.5 мкм (коэффициент b) в оз. Аннинском

Дата наблюдения	Биомасса фитопланктона, мг/л		$b = B_1/(B_1 + B_2)$
	$B_1 + B_2$	B_2	
Август 1995			
15	7.77	0	1.000
18	6.70	0	1.000
21	4.85	0.027	0.994
24	5.66	0	1.000
27	5.91	0.052	0.991
Среднее	6.18 ± 1.11	0.016 ± 0.023	0.997
Август 1996			
15	2.60	0.180	0.931
18	2.94	0.007	0.998
21	2.88	0.070	0.976
24	2.39	0.097	0.959
27	3.53	0.051	0.986
Среднее	2.87 ± 0.43	0.081 ± 0.064	0.970

Таблица 3. Отношение радиоактивности бактерий к исходной радиоактивности субстрата для размерных фракций >2.5 мкм (C_1) и 0.3–2.5 мкм (C_2)

Озеро	n	C_1	C_2	$C_2/(C_1 + C_2)$
Аннинское	3	0.012 ± 0.002	0.023 ± 0.009	0.64 ± 0.07
»	5	0.046 ± 0.014	0.078 ± 0.021	0.63 ± 0.05
»	5	0.089 ± 0.046	0.089 ± 0.062	0.47 ± 0.27
»	3	0.040 ± 0.009	0.062 ± 0.031	0.58 ± 0.11
Лавровское	3	0.072 ± 0.024	0.086 ± 0.021	0.55 ± 0.10

ной плотности проводилась дифференциальная фильтрация проб воды, предварительно проэкспонированных с ^{14}C -ацетатом и ^{14}C -глюкозой (в опытах с озерной водой) или ^{14}C -гидролизатом растительного белка (в опытах с морской водой).

Дифференциальная фильтрация показала, что в юго-западной части Тихого океана при экстре-

мально низком фотосинтезе планктона (1–4 мкг $\text{C}/(\text{л} \cdot \text{сут})$) значения отношений A_2/A_1 были в среднем в 3 раза выше, а значения C_1/C_2 почти во столько же раз ниже, чем в озерах, где скорость фотосинтеза была почти на два порядка выше (табл. 6). Значения C_1/C_2 свидетельствовали о том, что большая часть микрогетеротрофов озер-

Таблица 4. Отношение радиоактивности и численности бактерий в размерной фракции <2.5 мкм к общей радиоактивности и численности бактерий (оз. Аннинское, август 1995 г.)

Дата наблюдения	$C_2/(C_1 + C_2)$	Относительная численность клеток		
		всех	мелких	крупных
15	0.57	0.54	0.56	0.31
18	0.58	0.51	0.67	0.19
21	0.64	0.62	0.64	0.44
24	0.67	0.60	0.57	0.86
27	0.67	0.41	0.61	0.15
Среднее	0.63 ± 0.05	0.54 ± 0.08	0.61 ± 0.05	0.39 ± 0.26

Таблица 5. Скорость утилизации внеклеточной продукции фитопланктона бактериями (A_b) и доля утилизированной ими первичной продукции ($A_b/(A_1 + A_2)$)

Озеро	n	A_b , мкг С/(л · ч)	$A_b/(A_1 + A_2)$
Аннинское	3	3.08 ± 1.53	0.10 ± 0.05
»	5	3.83 ± 1.40	0.14 ± 0.03
»	5	4.27 ± 2.41	0.36 ± 0.21
»	3	3.76 ± 0.20	0.28 ± 0.08
Лавровское	3	2.57 ± 1.69	0.19 ± 0.13

Таблица 6. Утилизация растворенных продуктов фотосинтеза планктона бактериями в некоторых озерах Монголии (лето 1979 г.) и юго-западной части Тихого океана (январь–февраль 1985 г.)

Места наблюдений	$A_1 + A_2$, мкг С/(л · сут)	A_2/A_1	C_1/C_2	A_b , мкг С/(л · сут)	$A_b/(A_1 + A_2)$
Озера					
Хара-Нур	115	0.044	5.9	30	0.26
Ногон-Нур	305	0.033	7.4	98	0.32
Дургэн-Нур	83	0.038	2.3	10	0.12
Тихий океан					
ст. 3042	2.5	0.196	0.82	0.82	0.33
ст. 3045	1.57	0.121	0.19	0.19	0.12
ст. 3049	1.02	0.146	0.24	0.24	0.24
ст. 3052	1.58	0.097	0.22	0.22	0.14
ст. 3055	2.29	0.123	0.44	0.44	0.19
ст. 3065	3.3	0.080	0.49	0.49	0.13

ной воды (70–88%) задерживалось на фильтрах с размером пор 1.5 мкм. Из морской воды, отличающейся высокой прозрачностью и, следовательно, малым содержанием взвешенных веществ, на фильтрах с размером пор 0.85 мкм задерживалось 35–65% гетеротрофных микроорганизмов.

Подставляя значения A_2/A_1 и C_1/C_2 в уравнение (3), легко оценить долю первичной продукции планктона, усвоенную бактериальными организмами. Установлено, что в озерных и океанических водах, сильно различающихся по уровню продуктивности, в бактериальную фракцию планктона включалось 12–33% продукции фитопланктона (табл. 6).

Для оценки возможных потерь мелкоклеточно-го фитопланктона размером <0.2 мкм (пикофитопланктона) при фильтрации проб океанической воды сквозь фильтры с размером пор 0.23 мкм измерялась продукция автотрофных организмов четырех размерных фракций и общая продукция ($A_{\text{общ}}$):

$$A_{\text{общ}} = A_1 + A_2 + A_3 + A_4, \quad (6)$$

где A_1 , A_2 и A_3 – автотрофная продукция органического вещества, дифференцированная путем последовательной фильтрации проб воды (после экспозиции с $^{14}\text{CO}_2$) сквозь фильтры с размерами

пор соответственно 0.85, 0.23 и 0.045 мкм; A_4 – продукция в конечных фильтрах, т.е. фракции <0.043 мкм. Содержание меченых продуктов фотосинтеза в фильтрах анализировалось после окисления органического углерода персульфатом аммония (Сапожников, Соколова, 1978; Бульон, 1983).

По данным 30 измерений с увеличением $A_{\text{общ}}$ от 0.1 до 10 мкг С/(л · сут) значения A_1 повышались от 0.07 до 8.7 мкг С/(л · сут). Потери меченого материала при фильтрации снижались в среднем от 30 до 13% общей первичной продукции (табл. 7). Образовавшиеся фильтраты пропускали через фильтры с размером пор 0.23 мкм. Потери меченого органического вещества снизились в среднем до 11%. Главный результат выполненного эксперимента – пропускание вторичных фильтратов сквозь ядерные мембраны с размером пор 0.043 мкм фактически устраняло потери ^{14}C (табл. 7), т.е. сколь угодно значимое присутствие пикофитопланктона во фракции 0.043–0.23 мкм не прослеживалось.

Представленные здесь экспериментальные данные не противоречат результатам немногочисленных аналогичных или близких по теме работ (Derenbach *et al.*, 1974; Larson, Hagström, 1979), согласно которым 20–30% ассимилированной в

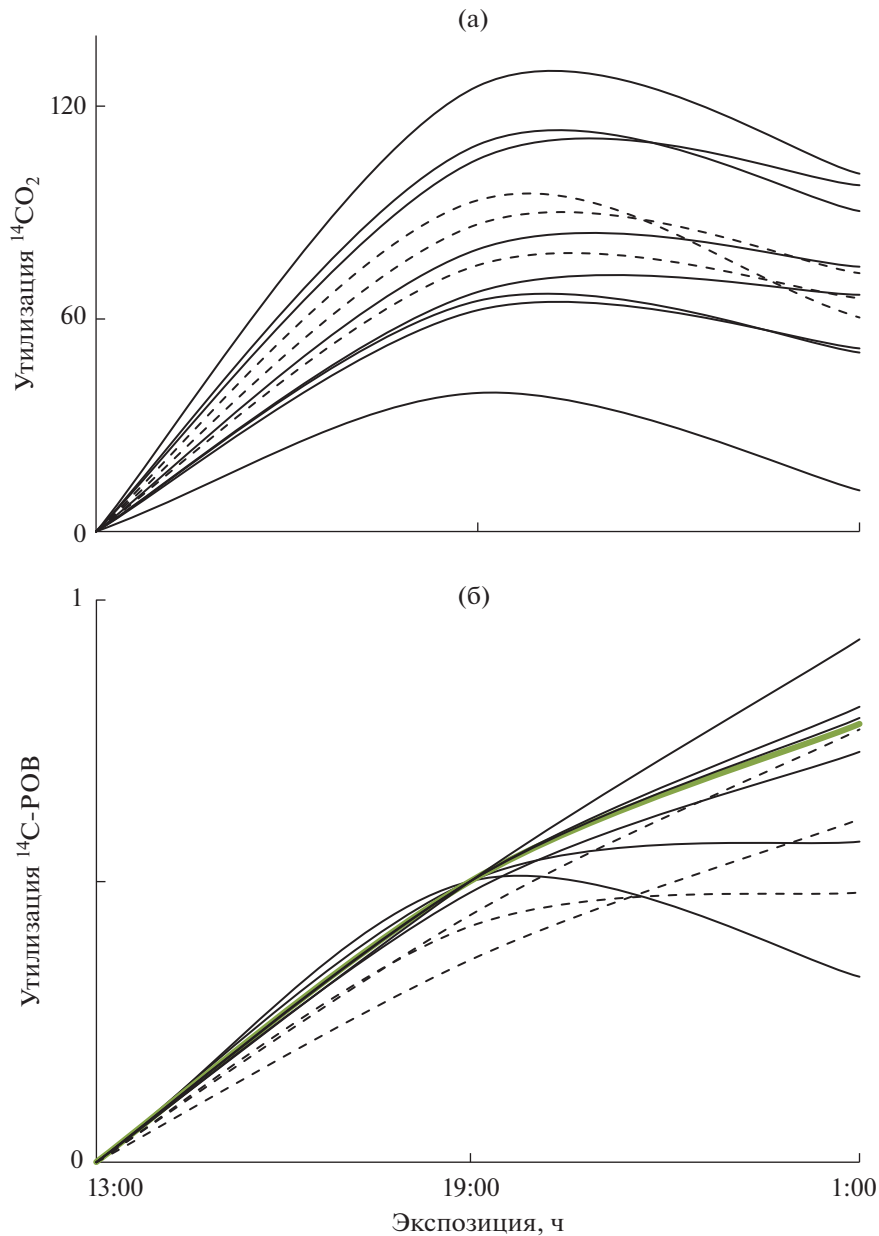


Рис. 3. Скорость утилизации $^{14}\text{CO}_2$ фитопланктоном (мкг С/(л · ч)) в светлое (с 13:00 до 19:00) и темное (с 19:00 до 1:00) время суток (а) и доля ^{14}C -РОВ, утилизированного бактериопланктоном (б). Сплошные линии – оз. Аннинское, штриховые – оз. Лавровское.

процессе фотосинтеза планктона радиоактивной углекислоты трансформируется в бактериальную продукцию. Отношение $A_b/(A_1 + A_2)$, по-видимому, слабо зависит от первичной продукции и длительности экспозиции. Есть основания полагать, что скорость потребления углекислоты планктоном ($A_1 + A_2$) – это видимая продукция фитопланктона, так как она помимо продукции автотрофных организмов включает в себя продукцию бактериопланктона за счет потребления им растворенных продуктов фотосинтеза (A_b).

Часть утилизированной бактериями первичной продукции подвергается минерализации до CO_2 , однако ее размер трудно поддается экспериментальному определению и обычно оценивается расчетным путем. Можно оценить потери первичной продукции при дыхании бактериопланктона в зависимости от эффективности его роста (K_1). Например, если отношение $A_b/(A_1 + A_2) = 0.2$, то при $K_1 = 0.4$ потери при минерализации составят 23% валовой первичной продукции. Расчетное значение укладывается в пределы потерь,

Таблица 7. Средние результаты ступенчатой фильтрации проб океанической воды после экспозиции с $^{14}\text{CO}_2$

$A_{\text{общ}}$	A_1	Потери при фильтрации, %	$A_1 + A_2$	Потери при фильтрации, %	$A_1 + A_2 + A_3$	Потери при фильтрации, %
0.1	0.07	30	0.09	11	0.1	0
0.4	0.29	27	0.36	11	0.39	2
1.0	0.77	23	0.89	11	0.97	3
4.0	3.3	18	3.6	10	3.8	4
10	8.7	13	9.0	10	9.5	5

Примечание. $A_{\text{общ}}$, A_1 , A_2 и A_3 в мкг С/(л · сут).

установленных в экспериментах с ^{14}C -гидролизатом растительного белка (рис. 3б).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для определения продукции фитопланктона в озерах и морских водах разной трофности применен радиоуглеродный метод в сочетании с дифференциальной фильтрацией проб воды, позволяющей разделять автотрофные и гетеротрофные микроорганизмы. Полученные результаты дают основание полагать, что в процессе экспозиции с $^{14}\text{CO}_2 \sim 25\%$ продукции фитопланктона непосредственно включается в бактериальную фракцию планктона. Приблизительно такая же доля первичной продукции окисляется при дыхании водорослей и бактерий.

Фито- и бактериопланктон – неотъемлемые структурно-функциональные элементы пищевых сетей водоемов. Они играют первостепенную роль в трансформации органического вещества в трофической цепи водных экосистем и являются источником энергии для нехищного метазойного и протозойного планктона. Пищевые связи между этими группами организмов образуют в пищевой цепи так называемую микробиальную петлю. Накопленные результаты в области функционирования микробиальных сообществ успешно используются для создания масс-балансовых моделей биотического потока вещества и энергии в морских и пресноводных экосистемах.

Работа выполнена при финансовой поддержке государственного задания № АААА-А19-119020690091-0 “Исследования биологического разнообразия и механизмов воздействия антропогенных и естественных факторов на структурно-функциональную организацию экосистем континентальных водоемов. Систематизация биоразнообразия соленых озер и неполносоленых внутренних морей в зоне критической солености, изучение роли солоноватоводных видов в экосистемах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бульон В.В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Бульон В.В.* Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
- Бульон В.В., Павельева Е.Б.* Взаимосвязь между численностью бактерий и содержанием хлорофилла в планктоне пресных вод // Микробиология. 1998. Т. 67. № 2. С. 26–266.
- Гусева К.А.* “Цветение” воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1952. Т. 4. С. 3–92.
- Кузнецов С.И.* Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 300 с.
- Кузнецов С.И.* Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.
- Кузьмичева В.И.* Оптимальные условия развития фитопланктона в рыбоводных прудах // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 236–246.
- Потаенко Ю.С.* Численность, биомасса и продукция бактериопланктона // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 80–102.
- Романенко В.И.* Первичная продукция и бактериальные процессы деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск: Изд-во БГУ, 1973. С. 110–125.
- Сапожников В.В., Соколова Ю.И.* Определение валового азота // Методы гидрохимических исследований океана. М.: Наука, 1978. С. 208–215.
- Сорокин Ю.И.* Роль темновой бактериальной ассимиляции углекислоты в трофике водоемов // Микробиология. 1964. Т. 33. № 5. С. 880–886.
- Сорокин Ю.И.* Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана // Функционирование пелагических сообществ тропических регионов океана. М.: Наука, 1971. С. 92–122.

- Фурсенко М.В., Кузьмицкая Н.К.* Микробиологические исследования // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1975. Т. 57. С. 53–76.
- Aizaki M., Otsuki A., Fukushima T., Hosomi M., Muraoka K.* Application of Carlson's trophic state index and other parameters // Verh. Int. Verein. Limnol. 1981. Bd 21. Pt 1. S. 675–681.
- Anderson G.C., Zeuschel R.P.* Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific Ocean // Limnol. Oceanogr. 1970. V. 15. № 3. P. 402–407.
- Azam F., Holm-Hansen O.* Use of tritiated substrates in the study of heterotrophy in seawater // Mar. Biol. 1973. V. 23. № 3. P. 191–196.
- Baines S.B., Pace M.L.* The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. P. 1078–1090.
- Bird D.F., Kalff J.* Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. № 7. P. 1015–1023.
- Cole J.J., Likens G.E., Strayer D.L.* Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria // Limnol. Oceanogr. 1982. V. 27. № 6. P. 1080–1090.
- Currie D.J.* Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus // Limnol. Oceanogr. 1990. V. 35. № 7. P. 1437–1455.
- Currie D.J., Kalff J.* A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus // Limnol. Oceanogr. 1984. V. 29. № 2. P. 298–310.
- Derenbach J.B., Le P.J., Willams P.J.* Autotrophic and bacterial production: fractionation of planktonic population by differential filtration of samples from English Channel // Mar. Biol. 1974. V. 25. № 4. P. 263–269.
- Descy J.P., Leporeq B., Viroux L., François C., Servais P.* Phytoplankton production, exudation and bacterial re-assimilation in the River Meuse (Belgium) // J. Plankton Res. 2002. V. 24. № 3. P. 161–166.
- Eppley R.W., Sloan P.R.* Carbon balance experiments with marine phytoplankton // J. Fish. Res. Board Can. 1965. V. 22. № 4. P. 1083–1097.
- Fogg G.E.* The extracellular products of algae // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 1966. V. 4. P. 195–212.
- Fouilland E., Tolosa I., Bonnet D., Bouvier C., Bouvier T., Bouvy M., Got P., Le Floch E., Mostajir B., Roques C., Sempere R., Sime-Ngando T., Vidussi F.* Bacterial carbon dependence on freshly produced phytoplankton exudates under different nutrient availability and grazing pressure conditions in coastal marine waters // FEMS Microbiol. Ecol. 2014. V. 87. P. 757–769.
- Godlewska-Lipowa W.A.* Bacteria as indicator of the degree of eutrophication and degradation of lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. 1976. V. 23. № 3. P. 341–356.
- Gomes H., Pant A., Goes J.I., Parulekar A.H.* Heterotrophic utilization of extracellular products of phytoplankton in a tropical estuary // J. Plankton Res. 1991. V. 13. № 3. P. 487–498.
- Harrison W.G., Azam F., Renger E., Eppley R.W.* Some experiments of phosphate assimilation by coastal marine plankton // Mar. Biol. 1977. V. 40. № 1. P. 9–18.
- Hellebust J.A.* Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton // Limnol. Oceanogr. 1965. V. 10. № 2. P. 192–206.
- Hobbie J.E., Grawford C.C.* Respiration correction for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters // Limnol. Oceanogr. 1969. V. 14. № 4. P. 528–532.
- Iturriaga R., Hoppe H.G.* Observations of heterotrophic activity on photoassimilation organic matter // Mar. Biol. 1977. V. 40. № 2. P. 101–108.
- Larson U., Hagström A.* Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria // Mar. Biol. 1979. V. 52. № 3. P. 199–206.
- Larson U., Hagström A.* Fractionated phytoplankton primary production, exudates release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient // Mar. Ecol. 1982. V. 67. № 1. P. 57–70.
- Lasker R., Holmes R.W.* Variability in retention of marine phytoplankton by membrane filters // Nature. 1957. V. 180. № 4597. P. 1295–1296.
- Marra J., Barber R.T.* Phytoplankton and heterotrophic respiration in the surface layer of the ocean // Geophys. Res. Lett. 2004. V. 31. № 9. P. 1–12.
- Morana C., Sarmiento H., Descy J.P., Gasol J.M., Borges A.V., Bouillon S., Darchambeau F.* Production of dissolved organic matter by phytoplankton and its uptake by heterotrophic prokaryotes in large tropical lakes // Limnol. Oceanogr. 2014. V. 59. № 4. P. 1364–1375.
- Nalewajko C.* Photosynthesis and excretion in various plankton algae // Limnol. Oceanogr. 1966. V. 11. № 1. P. 1–10.
- Overbeck J.* Distribution pattern of phytoplankton and bacteria, microbial decomposition of organic matter and bacterial production in eutrophic, stratified lakes // Productivity problems of freshwater. Warszawa; Krakow: Pol. Sci. Publ., 1972. P. 227–237.
- Rai H.* Chlorophyll pigments in the Central Amazon lake ecosystems // Verh. Int. Verein. Limnol. 1978. Bd 20. Pt 2. S. 1192–1197.
- Robarts R.D., Sephton L.M.* Phytoplankton extracellular dissolved organic carbon production in a hypertrophic African Lake // Hydrobiologia. 1989. V. 182. P. 131–148.
- Samuel S., Shah N.M., Fogg G.E.* Liberation of extracellular products of photosynthesis by tropical phytoplankton // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1971. V. 52. № 4. P. 793–798.
- Sondergaard M., Riemann B., Jorgensen N.O.G.* Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production // Oikos. 1985. V. 45. № 3. P. 323–332.
- Steemann Nielsen E.* The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea // J. Cons. 1952. V. 18. № 1–3. P. 117–140.

- Thomas J.F.* Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton // *Mar. Biol.* 1971. V. 11. № 4. P. 311–323.
- Waite D.T., Duthie H.C.* Heterotrophic utilization of phytoplankton metabolites of Sunfish Lake, Ontario // *Verh. Int. Verein. Limnol.* 1975. Bd 19. Pt 1. S. 672–680.
- Watt W.D.* Release of dissolved organic matter from the cells of phytoplankton population // *Proc. Roy. Soc. B.* 1966. V. 164. № 997. P. 521–551.
- Weibe W.J., Smith D.F.* Direct measurement dissolved organic carbon released by phytoplankton and incorporation by microheterotrophs // *Mar. Biol.* 1977. V. 42. № 3. P. 213–223.
- Wolter K.* Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton population // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982. V. 17. № 3. P. 287–295.
- Wright R.T., Hobbie J.R.* Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems // *Ecology.* 1966. V. 47. № 3. P. 447–454.

Extracellular Phytoplankton Production and Its Importance for Heterotrophic Activity of Bacteria

V. V. Bouillon[#]

Zoological Institute RAS, Universitetskaya nab. 1, Saint Petersburg, 199034 Russia

[#]*e-mail: vbouillon@mail.ru*

The ecological role of the extracellular production of phytoplankton is discussed. Experiments using the radiocarbon method in combination with differential filtration of water samples have shown that on average ~20% of phytoplankton production in sea and fresh waters of different productivity is transformed into bacterial production.