

УДК 574

УГЛЕВОДЫ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ И ИХ ВОЗМОЖНАЯ СВЯЗЬ С ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬЮ ОРГАНИЗМОВ РАЗЛИЧНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ УРОВНЕЙ

© 2019 г. А. Л. Рижинашвили*

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН,
Санкт-Петербург, Россия

*E-mail: railway-ecology@yandex.ru

Поступила в редакцию 16.04.2018 г.

После доработки 26.07.2018 г.

Принята к публикации 26.07.2018 г.

Дается анализ накопленных в водной экологии сведений о содержании и составе углеводов в водных экосистемах. Состав углеводов рассматривается в связи с жизнедеятельностью организмов разных трофических уровней экосистем (продуценты, консументы, редуценты). Показано, что повышенное содержание углеводов в воде часто наблюдается при интенсивном развитии фитопланктона. Высказано предположение, что наличие и концентрация углеводов могут быть связаны с фотосинтетической активностью фитопланктона водоема. Основным источником углеводов в этом случае, вероятно, может служить экстрацеллюлярная продукция планктонных водорослей. Выделяемые водорослями вещества могут служить субстратом для бактерий, а также участвовать в формировании режима взвешенных веществ. Вместе с тем, масштабы как экстрацеллюлярной продукции, так и участия экссудатов фитопланктона в метаболизме бактерий, пока еще не получили надежной количественной оценки. Намечены перспективы дальнейших исследований в направлении анализа и оценки взаимосвязи содержания низкомолекулярных органических соединений и интенсивности функциональных процессов (продукция и деструкция) в экосистемах.

Ключевые слова: водная экология, функционирование водных экосистем, моносахариды, продуценты, консументы, редуценты

DOI: 10.1134/S0042132419010083

ВВЕДЕНИЕ

В современной экологической науке считается практически полностью разработанной теория функционирования водных экосистем, особенно в части актуальной проблемы эвтрофирования пресных водоемов (Алимов и др., 2013). Обширный опыт составления биотических балансов этих экосистем, основанный на продукционных энергетических расчетах, находит широкое применение в оценке сырьевых ресурсов и прогнозе самоочистительных возможностей водоемов. В зарубежных исследованиях акцент в вопросах продукционного потенциала и эвтрофирования смещен в сторону бюджета углерода и режима органических веществ (ОВ), что нашло свое крайнее выражение в анализе масштабов эмиссии CO₂ озерами (кстати, такой подход применяется не только к водным, но и к наземным экосистемам). Анализ баланса углерода в любых экосистемах неизбежно выводит нас на биохимические аспекты, то есть идентификацию веществ и метаболических процессов, являющихся звеньями круго-

ворота ОВ в природных системах. Так, почвоведы анализируют различие состава низкомолекулярных карбоновых кислот в водных вытяжках почв хвойных и лиственных лесов (Соколова и др., 2011); набор аминокислот и скорость их выделения в воду водными экологами увязываются с интенсивностью обменных процессов фитопланктона и продукции/деструкции в экосистеме моря (Несветова, 2002); микологами рассматривается выделение эпилитными грибами органических кислот в условиях дефицита питательных элементов (Сазанова, 2015) и др. Совершенно очевидно, что без знания химической природы соединений, составляющих пул органического углерода в водных экосистемах, невозможно дальнейшее развитие продукционной гидробиологии и экологии в целом. Разные соединения обладают неодинаковой реакционной способностью, а, следовательно, могут играть различную роль в метаболизме гидробионтов и в экологическом метаболизме экосистем в целом (Хайлов, 1971). Однако для водных и особенно пресноводных экосистем до сих пор нет общей картины состава и динамики

ОВ различных классов, служащих участниками процессов продукции и деструкции. Эта ситуация сложилась, несмотря на то, что изучение ОВ в водах имеет давнюю историю (Birge, Juday, 1926). Назрела необходимость упорядочения известных сведений о молекулярном составе фонда ОВ в водоемах в связи с процессами функционирования их экосистем.

Какие же низкомолекулярные органические соединения (НОС) обнаружены в воде? По материалам многочисленных публикаций, основную долю НОС в составе растворенного (РОВ) и взвешенного (ВОВ) органического вещества воды составляют углеводы (монозы и реже диозы), органические (карбоновые) кислоты, реже — аминокислоты, альдегиды, кетоны, спирты, эфиры и некоторые их производные (сахароспирты, например). Из перечисленных групп углеводы являются основными продуктами фотосинтеза. Может ли их содержание быть связано с первичной продукцией?

В настоящем обзоре мы ставим цель проанализировать имеющиеся в литературе сведения о содержании и составе углеводов в пресных и морских водах. Анализ впервые будет проведен с позиции оценки возможной связи этих веществ с процессами функционирования водных экосистем.

УГЛЕВОДЫ И ПРОДУЦЕНТЫ

Обнаружена положительная взаимосвязь концентрации углеводов (особенно глюкозы) в воде и биомассы фитопланктона, сочетанная с дефицитом биогенных элементов на фоне высокого содержания сахаров. Это показано для моря (Ittekkot et al., 1981), где максимум концентрации углеводов наблюдался к концу “цветения” воды водорослями, и также для пресных вод, в которых пики содержания глюкозы и биомассы *Microcystis aeruginosa* (Kützing) и других водорослей оказались хорошо согласованы (величина коэффициента корреляции Спирмена составила 0.55) (Vieira et al., 2013). Отмечено повышение концентрации углеводов (также и белковоподобных веществ) и одновременное увеличение биомассы фитопланктона в притоках р. Днепр (Васильчук, Клоченко, 2003). При этом относительное количество редуцирующих сахаров (низкомолекулярных углеводов) было максимально весной и осенью. В лагуне Мерин (Бразилия) концентрация растворенных в воде углеводов была тесно взаимосвязана с плотностью фитопланктона, $r = 0.71$ (Guimaraes et al., 2013). Сила выявленных связей позволила авторам этого исследования предложить модели взаимодействия режима углеводов и активности фито- и бактериопланктона. Сообщалось и о тесной положительной связи суммы углеводов и концентрации хлорофилла *a* (Miyashita, Miyazaki, 1992; Thornton et al., 2010).

Общепризнанно, что углеводы — главный компонент в прижизненных выделениях фитопланктона (Benner, 2003). Действительно (Барашков, 1972), Chlorophyta (вольвоксовые) выделяли 20–25% всего ОВ, но в виде полимеров — гемиполлюлоз. По этим же данным, разные виды хлореллы выделяли до 15% общего содержания углеводов в клетках в составе водорастворимых полиоз; культуры морских золотистых водорослей выделяли до 25% общего содержания углеводов. В последнем случае выделению способствовал, в том числе, недостаток азота. По данным (Vieira et al., 2013), 92% растворенных в воде углеводов приходится на долю полимеров, и только 8% — на свободные моносахариды. Есть указание, что большое количество углеводов образуется планктонными диатомеями, особенно при нехватке биогенных элементов (D'Souza et al., 2005). В клетках хлореллы при недостатке азота отмечено 60% углеводов от сухого вещества, в то время как в норме их не более 11% (Барашков, 1972). Выказано и мнение, что ускорение высвобождения углеводов фитопланктоном провоцируется повышением фотосинтетической активности вследствие увеличения продолжительности светового дня, температуры, концентрации фосфата и даже электропроводности (Guimaraes et al., 2013). Так, содержание глюкозы в естественных скоплениях диатомовых водорослей возрастало при увеличении содержания нитрата и фосфата (D'Souza et al., 2005).

Приведенные данные разных исследователей позволяют предположить, что наличие углеводов связано с фотосинтетической активностью фитопланктона, и, следовательно, их содержание в воде может отображать ее уровень.

МОНОСАХАРИДНЫЙ СПЕКТР УГЛЕВОДОВ В ВОДОЕМАХ И МОРЯХ

Глюкоза, по данным очень многих авторов, в целом является главным (иногда единственным) компонентом среди растворенных углеводов в пресных и морских водах (Rich et al., 1996; Amon et al., 2001; Kaplan, Newbold, 2003; Kirchman, 2003; Vieira et al., 2013) и ведущим углеводным компонентом фитопланктона (в составе запасных полимеров гликогена, крахмала, ламинарана, а также структурного полимера целлюлозы) (Барашков, 1972; Janse et al., 1996; D'Souza et al., 2005). С другой стороны, глюкоза — и наиболее быстро потребляемый (быстро оборачивающийся) мономер в реках, озерах и морях (Hedges et al., 1994; Hama, Yanagi, 2001; Kirchman, 2003; Vieira et al., 2013). Среди других моносахаридов в водоемах и морских (включая лед арктических морей) водах исследователями обнаружены: фруктоза, галактоза, манноза, ксилоза, арабиноза, рибоза, а также дезоксисахара: рамноза и фукоза (Amon et al., 2001; Hama, Yanagi, 2001;

Maie et al., 2005). Редко выявляют ликсозу (Hedges et al., 1994). Авторы отмечают практически полную идентичность моносахаридного спектра для РОВ, выделенного из разных объектов (рек, озер, океана, поровых вод морских отложений, морского льда) (Maie et al., 2005). Это, по крайней мере для морских вод, считается результатом бактериальной трансформации поступающих ОВ, которая унифицирует состав моноз в воде (Amon et al., 2001). Возможно, причина и в том, что набор моноз у большинства водорослей примерно одинаков (Барашков, 1972). Вместе с тем, появление разных моносахаридов связывают с различными источниками РОВ. Так, источником ксилозы считают растения (Maie et al., 2005). Правда, не уточняется, какие конкретно формы растений имеются в виду (судя по дальнейшему тексту, и водоросли, и макрофиты), а лишь указывается, что растительный материал содержит ксилозу в составе полимера ксилана – важнейшего компонента гемицеллюлозы. Отсюда авторы делают вывод, что именно этот материал, а не почва, служит основным источником РОВ в системе Эверглейд (Флорида, США). Также предполагается (Oakes et al., 2010), что источниками углеводов для донных осадков являются: наземная растительность (если в составе углеводов осадков доминирует глюкоза), макроводоросли (если преобладает галактоза), покрытосеменные в целом (ксилоза), высшие растения (арабиноза), микрофитобентос и/или бактерии (рамноза и фукоза). Дополнительно отмечается, что по мере микробальной деградации РОВ в его составе уменьшается доля глюкозы и повышается вклад деоксисахаров рамнозы и фукозы. Об этом также пишут Амон с соавт. (Amon et al., 2001), попутно делая акцент на росте относительного вклада маннозы в итоге деструкции РОВ. Высказано (Kirchman, 2003) необычное предположение, требующее экспериментальной проверки: потоки глюкозы могут быть выше в тех озерах, которые испытывают аллохтонную нагрузку от наземных растений, ведь их органы содержат структурный полимер глюкозы – целлюлозу. Опыты (Nama, Yanagi, 2001) позволяют предположить, что основным источником глюкозы служит экскреция запасного полимера глюкана морскими диатомовыми. Авторы ссылаются на ряд источников, в которых галактоза, рамноза, фукоза, ксилоза и манноза указаны как главные компоненты в культуральной жидкости фитопланктона. Также указывается, что эти же моносахариды встречаются и в РОВ морской воды, а арабиноза и рибоза находятся в низких концентрациях и в морской воде, и в культуральной жидкости. Авторы делают вывод о том, что экскретируемые фитопланктоном растворенные углеводы состоят из двух главных групп полимеров – глюкана и гетерополисахаридов. Выделения фитопланктона, по их мнению, и составляют

главный источник углеводов, в частности моносахаридов, в морской воде. Предпринимались попытки определить моносахаридный спектр экстрацеллюлярных полимеров, выделяемых определенными видами фитопланктона (Vieira et al., 2013). Так, наиболее богаты они глюкозой у *Anabaena spiroides* (Klebahn) (29.3%), а ксилозой – у *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen (24.5%). Для различных участков Северного моря в период весеннего “цветения” воды *Phaeocystis* sp. отмечено преобладание арабинозы и ксилозы (Бельгийское побережье) или галактозы и маннозы (Датское побережье) (Janse et al., 1996), что сами авторы связывают с наличием различных штаммов этих водорослей.

При сравнении (Hedges et al., 1994) моносахаридного состава РОВ и ВОВ (грубая и тонкая взвесь) р. Амазонка и вытяжек листьев наземных древесных растений выяснилось, что спектр альдоз грубого ВОВ практически идентичен составу листьев. При изучении (Лазарева, Романкевич, 2012) углеводного спектра планктона, взвеси и донных осадков разных водных объектов (рек и морей) сделан вывод, что основными моносахаридами в составе взвеси являются рамноза, арабиноза, ксилоза и рибоза. В то же время, по данным авторов, основные компоненты в гидролизатах планктона – глюкоза и галактоза.

Не всегда углеводы могут иметь только растительное происхождение: например, галактоза выделяется из органического материала клеток зоопланктона (Ittekkot et al., 1981). Фруктоза может иметь как биотическое, так и абиотическое происхождение (Ittekkot et al., 1981): по мнению авторов, она способна образовываться в результате изомеризации глюкозы при старении РОВ, и, следовательно, соотношение концентраций глюкозы и фруктозы может быть использовано для оценки его “свежести”. Стабилизация (созревание, старение) РОВ происходит вследствие образования металлических комплексов фруктозы с железом.

Приведены данные (Kaplan, Newbold, 2003) по потреблению глюкозы и арабинозы в связи со скоростью течения воды в водотоках (опыты с инъекцией веществ): оказалось, что скорость поглощения глюкозы возрастает с увеличением скорости течения. Арабиноза же в целом более устойчива к поглощению микроорганизмами, и ее потребление не меняется в зависимости от гидродинамики. Интересно, что высокие концентрации глюкозы и галактозы наблюдались в эвфотической зоне эвтрофного озера, а рамнозы – в его профундальной зоне (Ochiai, Nanya, 1980). В дистрофном же озере распределение концентраций моносахаридов от поверхности водоема ко дну не демонстрировало градиентов.

В целом состав моносахаридов, обнаруживаемых в пресных и морских водах, не является спе-

цифичным ни в плане таксономической принадлежности водорослей, ни в отношении маркировки источников поступления РОВ в водный объект. На сегодня можно лишь сказать, что глюкоза, вероятно всего, действительно является продуктом фотосинтеза (даже если она образуется как продукт распада своих полимеров). Рамноза и фукоза появляются большей частью в ходе бактериальной деградации органических соединений. Однако эти же деоксисахара входят и в состав полимеров водорослей (Барашков, 1972). Нельзя забывать, что рамноза и фукоза – производные маннозы и галактозы соответственно (Кретович, 1971), поэтому, мы считаем, могут быть связаны с ними в ходе деградации гликополимеров фитопланктона. Фруктоза, находящаяся не столь часто по сравнению с другими моносахаридами, в ряде случаев может быть продуктом изомеризации глюкозы, как ферментативной (Кретович, 1971), так и абиотической.

ИСТОЧНИКИ И ПУТИ ПОСТУПЛЕНИЯ УГЛЕВОДОВ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Вопрос об источниках и путях появления моносахаридов (как, впрочем, и других компонентов РОВ) в воде водоемов остается пока не до конца выясненным. Во-первых, необходимо ответить на вопрос: всегда ли эти соединения имеют автохтонную природу. Задуматься над этим заставляет тот факт, что гумусовые вещества содержат в своем составе углеводные (моносахаридные) фрагменты (Линник и др., 2004). Как хорошо известно, поступление терригенного гумуса с водосбора водоема – существенная составляющая бюджета органического углерода в нем. Эти гумусовые вещества, вероятно, могут служить субстратом для водных бактерий (Pullin et al., 2004; Steen et al., 2008). Проанализировано (Попов, 2004) множество литературных источников по составу гумусовых веществ разного происхождения: до 25% их массы составляют такие моносахариды, как глюкоза, галактоза, манноза, ксилоза, арабиноза, рибоза, рамноза, фукоза, фруктоза и др. То есть это те же вещества, что характерны для планктонных водорослей. Причем среди моносахаридов на долю глюкозы в гумусовых веществах может приходиться до 20%. Сходство динамики содержания углеводов и гумусовых веществ отмечено для Киевского водохранилища (Васильчук и др., 2010), хотя авторы не говорят о гумусном происхождении углеводов, а рассматривают их как метаболиты фитопланктона.

Если же рассматривать монозы воды как исключительно автохтонные по происхождению, то каким образом они в ней оказываются? Это всегда активное выделение водорослями их запасных полисахаридов, или это распад структурных

компонентов клеток при их отмирании? Наконец, насколько значима по масштабам экскреция фитопланктоном готовых моносахаридов, если она имеет место? Как справедливо замечено (Kirchman, 2003), мы пока не в состоянии дать убедительные ответы на эти вопросы. Большинство авторов указывают на выделение водорослями полисахаридов (Mannino, Harvey, 2000; Gros-sart et al., 2007), которые в дальнейшем могут подвергнуться ферментативному расщеплению, и, что немаловажно, РОВ может разрушаться фотоллизом за счет приходящей солнечной энергии (Bertilsson, Tranvik, 2000). Полисахариды считают (Pakulski, Benner, 1994) активным компонентом круговорота углерода в верхних слоях Мирового океана. С другой стороны, учитывается (Kaplan, Newbold, 2003) активная экскреция мономеров водорослями, бактериями и даже планктонными животными. В опытах с разными видами хлореллы, показано, что зеленые водоросли могут выделять глюкозу и фруктозу, содержащиеся в их клетках примерно в равном соотношении (Барашков, 1972). Водоросли способны выделять и олигосахариды (дисахариды). Так, в воде эвтрофного озера отмечено появление мальтозы (а также мальтотриозы и мальтотетраозы) как результата экссудации фитопланктона (Meon, Juttner, 1999).

В небольших количествах любое выделение углеводов – нормальный физиологический процесс, но увеличение интенсивности выделения наблюдается в условиях дефицита минерального питания (Nama, Yanagi, 2001), особенно азота (Ittekkot et al., 1981). Безотносительно к природе экстрацеллюлярных продуктов отмечена наибольшая интенсивность выделения их фитопланктоном в олиготрофных водах с низкой концентрацией фосфата и высоким уровнем освещенности (Morana et al., 2014). Отметим, что в этих же условиях голодания водоросли могут и накапливать в клетках углеводы (как моно-, так и полисахариды) (Барашков, 1972; Nama, Yanagi, 2001). С другой стороны, нами уже приводились данные о том, что повышенный уровень высвобождения углеводов из клеток наблюдается тогда, когда имеются благоприятные условия для фотосинтеза водорослей и, соответственно, образования его продуктов (Guimaraes et al., 2013).

Выделение водорослями и цианобактериями углеводов в составе экзополимеров имеет особое и разнообразное функциональное значение для водных экосистем (Simon et al., 2002). В частности, эти полимеры могут набухать и образовывать коллоидную систему наподобие слизи (transparent exopolymer particles, TEP) (Janse et al., 1996; Corzo et al., 2000), которая, с одной стороны, защищает клетки от избыточного освещения, с другой стороны, к ней же легко прилипают бактерии

(Hama, Yanagi, 2001; Guimaraes et al., 2013). Такое прилипание обеспечивает минерализацию бактериями этого полимерного субстрата, что способствует поддержанию пула (рециклингу) биогенных элементов¹, то есть замыканию микробальной петли (Guimaraes et al., 2013). Интересно, что при нехватке азота (нитратного) образование ТЕР более интенсивно (Corzo et al., 2000). Более того, как выяснилось, сама экскреция полисахаридов индуцирует активность гидролитических ферментов в воде (например, β -D-глюкозидазы) (Vieira et al., 2013). Для Черного моря было показано, что повышение трофности водоема сопровождается увеличением активности гидролаз (Ведерников и др., 1996). Энзиматическая активность микроорганизмов наряду со скоростью продукции и экссудации фитопланктона возрастала с ростом трофности в Мазурских озерах Польши (Chrost, Siuda, 2006). В то же время высвобождение липополисахаридов и гликогена из разрушенных клеток *Microcystis aeruginosa*, содействуя повышению плотности бактерий, не стимулировало активность соответствующих литических ферментов (Vieira et al., 2013).

Таким образом, экстрацеллюлярная продукция ведет к увеличению содержания углеводов в воде и в ряде случаев одновременно благоприятствует деструкционным процессам.

УГЛЕВОДЫ И МИКРОБИАЛЬНАЯ ПЕТЛЯ – КОНТУРЫ ПРОБЛЕМЫ

Микробальная петля – важнейшая составляющая трофических отношений в гидроэкосистемах, включающая бактерии (и другие микроорганизмы) и РОВ (Алимов и др., 2013). Если признать, что экстрацеллюлярная продукция углеводов существенно пополняет фонд РОВ, то оценка вклада бактерий в их утилизацию заслуживает особого внимания. С какой эффективностью потребляются внеклеточные углеводы бактериями? Ответ на этот вопрос позволит уяснить функциональное значение пула углеводов в водных экосистемах. Иными словами, идет выход на такой важный показатель, как соотношение бактериальной продукции и первичной продукции (фитопланктона) в водоемах. В целом продукция бактериопланктона составляет от 10 до 100% от продукции фитопланктона, по данным разных исследователей (Бульон, 1994; Алимов и др., 2013; Апонасенко, Щур, 2016; Hornak et al., 2017). Данные по африканским озерам Киву и Танганьика указывают на

то, что экстрацеллюлярная продукция фитопланктона может на 42–64 и 36–117% соответственно обеспечивать потребность бактерий в углероде (Morana et al., 2014). По оценкам многих авторов, именно глюкоза поддерживает до 50% продукции бактерий (Rich et al., 1996). Расчеты (Kaplan, Newbold, 2003) показывают, что глюкозоподобные мономеры могут на 100% удовлетворять потребности бактерий в углероде. Однако для бактериального роста “на углеводах” необходим дополнительный источник азота (Freese et al., 2007). Если снять ограничение по азоту, то углеводы становятся активно используемым ресурсом (Misic, Harriague, 2007). По нашему мнению, не исключено, что встречающееся азотное лимитирование первичной продукции в водоемах с высоким уровнем содержания лабильных органических соединений (высоким БПК₅) является следствием конкуренции фито- и бактериопланктона за азот (Рижинашвили, Максимова, 2017). Между тем, по экспериментальным данным (Amon et al., 2001), моносахариды морского льда усваивались с большей (в 1.65 раза) скоростью по сравнению с аминокислотами. По мнению авторов, разная биологическая лабильность углеводов и аминокислот объясняется всего лишь тем, что углеводы преобладают в экссудатах фитопланктона, тогда как аминокислоты – в самих клетках. В оз. Констанц (Германия) скорость усвоения углеводов и аминокислот менялась по сезонам: летом преимущество потребления получает глюкоза, тогда как весной – аминокислоты (Weiss, Simon, 1999).

Не все моносахариды одинаково интенсивно потребляются бактериями. В качестве наиболее быстро потребляемых указываются глюкоза (большинством авторов) и ее изомер – фруктоза, а также манноза и ксилоза (Guimaraes et al., 2013). Вообще есть указание, что микроорганизмы способны утилизировать также пентозы и деоксисахара как единственный источник углерода (Vieira et al., 2013). Опыты (Meon, Juttner, 1999) показали, что вкупе с моносахаридами планктонные бактерии могут успешно употреблять олигосахариды (мальтозу). Более того, по мнению авторов, это энергетически выгоднее, чем расщепление полимеров и последующее потребление мономеров. Сами бактерии могут накапливать в своих клетках рибозу и галактозу наряду с рамнозой и фукозой (Hedges et al., 1994; D’Souza et al., 2005). Интересно (Steen et al., 2008), что разные участки эстуария отличаются по предпочитаемому бактериями источнику ОВ: в более соленых участках – это экссудаты водорослей, а в менее соленых – терригенный гумус.

Очевидно, что выделяемые во внешнюю среду метаболиты фитопланктона, в частности, углеводы (среди них – особенно гексозы), играют заметную роль в поддержании продукции бактерий.

¹ Очевидно, авторы полагают, что какое-то количество биогенных элементов (азота и фосфора) может содержаться в полисахаридах. Это действительно так. По крайней мере, например, в крахмале действительно содержится фосфор (Кретович, 1971). С другой стороны, вероятно, имеется в виду вовлечение в деградацию органических веществ также и других классов.

Однако на сегодня точные количественные оценки потоков углеводов через сообщества бактериопланктона в разнотипных водных объектах практически отсутствуют.

УГЛЕВОДЫ, ВЗВЕСЬ И КОНСУМЕНТЫ

Содержание взвеси — системообразующий элемент в водоемах, от которого зависит прозрачность воды (а значит, световые и тепловые условия), трофические условия для организмов-фильтраторов, седиментационные процессы и т.д. Углеводы входят в состав, как РОВ, так и ВОВ. Важно понять, насколько их связь с этими разными фракциями ОВ воды отображает процессы продукции и деструкции в водоемах. На примере озер Нарочанской группы (Беларусь) предложено (Остапеня, 1987) эмпирическое уравнение, связывающее концентрацию РОВ, ВОВ и показатель БПК₅: $POV/VOV = 10BPK_5^{-0.75}$. Согласно современным взглядам, БПК₅ есть мера содержания в воде легко окисляемых органических соединений. Для эвфотной зоны Балтийского моря показано (Zsolnay, 1975), что концентрация хлорофилла *a* и БПК₅ тесно связаны ($r = +0.86$). Тот же характер связи доказан (Кулишева, Стравинская, 1988) для озер Латгальской возвышенности (Латвия). Видимо, БПК₅ может быть связано с уровнем первичного продуцирования, то есть образования лабильных органических соединений, в том числе углеводов. В первом приближении можно предложить возможную схему механизмов, лежащих в основе выявленных зависимостей. Увеличение скорости первичной продукции приводит к росту продукции экстрацеллюлярной и, соответственно, к увеличению концентрации углеводов в водной среде. Количество взвеси всегда увеличивается с ростом биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла (Бульон, 1994), и углеводы агрегируются на взвешенных частицах (хотя бы в силу образования ТЕР). Это приводит к росту активности бактериопланктона в благоприятных условиях БПК-опыта (и, вероятно, в самом водоеме), выражаясь в интенсивном потреблении кислорода.

Важнейшие потребители взвеси в водных экосистемах — животные-фильтраторы, наиболее крупные из которых — двустворчатые моллюски. Нами был проведен анализ скорости роста двух распространенных видов семейства Unionidae — *Unio tumidus* Retzius и *U. pictorum* (L.), в частности, в реках и озерах с различным уровнем концентрации взвешенных частиц, БПК₅ и т.д. (Рижинашвили, 2009). Моллюски одного из видов, *U. pictorum*, обнаруживают оптимум константы роста при довольно высоких величинах биохимического потребления кислорода и одновременно при высоком содержании взвеси. Близкий вид *U. tu-*

midus не демонстрирует оптимумов роста по содержанию взвеси и БПК₅. Можно предположить, что *U. pictorum* в наибольшей степени зависим от продуктивности гидроэкосистемы, более эффективно потребляя фитопланктонную взвесь. Примечательно, что животные этих двух видов различаются по окраске тела: *U. tumidus* имеет бледную окраску мягких тканей и яйцеклеток, тогда как *U. pictorum* обладает ярко окрашенными раковинной, мягким телом, яйцеклетками. Это может быть связано с повышенным содержанием в организме последнего вида каротиноидов. Каротиноиды, в свою очередь, поступают при фильтрации воды с водорослями. Так, для черноморского двустворчатого моллюска *Anadara inaequivallis* Brugiere показана взаимосвязь цикличности содержания каротиноидов в тканях и динамики фитопланктона (Бородина, 2013).

Очевидно, что режим углеводов в водных экосистемах определяет пищевые условия не только для бактериального звена, но и для консументов. Можно сделать вывод, что углеводы служат своеобразной осью потока вещества и энергии в водоемах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ дает возможность предположить, что содержание углеводов в воде может быть связано с уровнем фотосинтетической активности фитопланктона водоема. По крайней мере, на это указывает постоянно проявляющаяся и доказанная исследователями статистически взаимосвязь между концентрацией углеводов и характеристиками развития фитопланктона (биомасса, содержание хлорофилла и т.д.). Но выяснение природы появления в водоемах тех или иных групп углеводов (монозы, полиозы, гексозы, пентозы, деоксисахара и т.п.) и индивидуальных веществ — задача дальнейших исследований. Основным источником углеводов, очевидно, служит экстрацеллюлярная продукция планктонных водорослей. Интенсивность внеклеточной продукции может регулироваться биогенными элементами, особенно обращает на себя внимание указание авторов на лимитирование азотом. Эта продукция может в свою очередь поддерживать бактериальную продукцию, то есть влиять на деструкционные, самоочистительные процессы в водоемах. Масштабы как экстрацеллюлярной продукции, так и участия экссудатов фитопланктона в метаболизме бактерий все еще не получили надежной количественной оценки. Если учесть, что режим углеводов и взвеси в водных экосистемах, возможно, могут быть тесно взаимосвязаны, то значение сахаров для метаболизма гидроэкосистем еще более велико, однако также не получило пока достаточных оценок.

Несмотря на то, что в последнее время, особенно за рубежом, возросло количество гидро-

биологических исследований, в которых рассматривается молекулярный состав органических веществ в воде различных водных объектов, эти данные практически не увязываются с функциональными аспектами круговорота вещества и энергии в их экосистемах. Кроме того, сложность проблемы заключается, по нашему мнению, в ее комплексности. Такая тематика находится на стыке сразу нескольких отраслей биологического знания (классической гидробиологии, биохимии, микробиологии), а также гидрохимии и биогеохимии. Определенное значение имеют и методические трудности изучения общей концентрации углеводов и их моносахаридного спектра: необходимость применения нетривиального оборудования, специальные условия выделения веществ, часто содержащихся в воде в невысоких концентрациях, и т.д. Это делает невозможным исследование состава углеводов воды в рамках рутинного гидробиологического обследования водоема или его мониторинга. Однако это не означает отказа от подобных работ, но указывает на необходимость привлечения к таким исследованиям специалистов химического и биохимического профиля.

Проведенный обзор, на наш взгляд, создает некоторые наметки для ставшего насущно необходимым объединения продукционно-гидробиологических исследований с познанием химической индивидуальности соединений, участвующих в вещественно-энергетическом круговороте в экосистемах морских и пресных вод.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М.* Продукционная гидробиология. СПб: Наука, 2013. 343 с.
- Апонасенко А.Д., Шур Л.А.* Соотношение биомасс и продукций сообществ бактерио- и фитопланктона // Микробиология. 2016. Т. 85. № 2. С. 211–218.
- Барашков Г.К.* Сравнительная биохимия водорослей. М.: Пищевая промышленность, 1972. 336 с.
- Бородина А.В.* Каротиноиды тканей черноморских моллюсков с различным типом питания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Институт гидробиологии НАН Украины, 2013. 24 с.
- Бульон В.В.* Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб: Наука, 1994. 222 с.
- Васильчук Т.А., Клоченко П.Д.* Компонентный состав растворенных органических веществ некоторых притоков р. Днепр и его взаимосвязь с развитием планктонных водорослей // Гидробиол. журн. 2003. Т. 39. № 5. С. 101–114.
- Васильчук Т.А., Осипенко В.П., Евтух Т.В.* Особенности миграции и распределения основных групп органических веществ в воде Киевского водохранилища в зависимости от кислородного режима // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46. № 6. С. 105–115.
- Ведерников В.И., Демидов А.Б., Корнеева Г.А.* Особенности распределения продукционных характеристик фитопланктона и скорость гидролиза природных полимеров в Черном море в осенний период // Океанология. 1996. Т. 36. № 2. С. 250–259.
- Кретович В.Л.* Основы биохимии растений. М.: Высшая школа, 1971. 465 с.
- Кулишева Ю.И., Стравинская Е.А.* Гидрохимическая характеристика // Изменение структуры экосистем озер в условиях возрастающей биогенной нагрузки / Ред. В.Г. Драбкова, М.Я. Прыткова Л.: Наука, 1988. С. 101–115.
- Лазарева Е.В., Романкевич Е.А.* Углеводы как индикаторы биогеохимических процессов // Океанология. 2012. Т. 52. № 3. С. 362–371.
- Линник П.Н., Васильчук Т.А., Линник Р.П.* Гумусовые вещества природных вод и их значение для водных экосистем // Гидробиол. журн. 2004. Т. 40. № 1. С. 81–107.
- Несветова Г.И.* Гидрохимические условия функционирования экосистемы Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО, 2002. 295 с.
- Остапеня А.П.* Соотношение между взвешенным и растворенным органическим веществом в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем / Ред. А.Ф. Алимов. Л.: Наука, 1987. С. 109–115.
- Попов А.И.* Гуминовые вещества: свойства, строение, образование / Ред. Ермаков Е.И. СПб: СПбГУ, 2004. 248 с.
- Рижинашвили А.Л.* Рост, функциональное и биоиндикационное значение популяций перловиц (*Bivalvia*, *Unionidae*) в экосистемах водоемов Европейской части России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: ИНОЗ РАН, 2009. 24 с.
- Рижинашвили А.Л., Максимова О.Б.* Оценка обеспеченности первичной продукции в малом озере и его трофический статус // Гидробиол. журн. 2017. Т. 53. № 6. С. 31–42.
- Сазанова К.В.* Органические кислоты грибов и их эколого-физиологическое значение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб: СПбГУ, 2015. 26 с.
- Соколова Т.А., Терехин В.Г., Шмарикова Е.В.* Взаимное влияние химических свойств почв и состава и функционирования биоты в связи с проблемой сохранения биологического разнообразия // Роль почвы в формировании и сохранении биологического разнообразия. М.: КМК, 2011. С. 214–236.
- Хайлов К.М.* Экологический метаболизм в море. Киев: Наукова Думка, 1971. 252 с.

- Amon R.M.W., Fitznar H.P., Benner R.* Linkages among the bioreactivity, chemical composition, and diagenetic state of marine dissolved organic matter // *Limnol. Oceanogr.* 2001. V. 46. № 2. P. 287–297.
- Benner R.* Molecular indicators of the bioavailability of dissolved organic matter // *Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter.* London, San Diego: Elsevier Science, 2003. P. 121–137.
- Bertilsson S., Tranvik L.J.* Photochemical transformation of dissolved organic matter in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. № 4. P. 753–762.
- Birge E.A., Juday C.* Organic content of lake water // *Bull. Bureau Fisheries.* 1926. V. XLII. P. 185–205.
- Chrost R.J., Siuda W.* Microbial production, utilization and enzymatic degradation of organic matter in the upper trophogenic layer in the pelagial zone of lakes along a eutrophication gradient // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. № 1 (Pt 2). P. 749–762.
- Corzo A., Morillo J.A., Rodriguez S.* Production of transparent exopolymer particles (TEP) in cultures of *Chaetoceros calcitrans* under nitrogen limitation // *Aqu. Microb. Ecol.* 2000. V. 23. P. 63–72.
- D'Souza F., Garg A., Bhosle N.B.* Seasonal variation in the chemical composition and carbohydrate signature compounds of biofilm // *Aqu. Microb. Ecol.* 2005. V. 41. P. 199–207.
- Freese H.M., Gors S., Karsten U., Schumann R.* Dissolved inorganic nutrients and organic substrates in the river Warnow (North-Eastern Germany) – utilisation by bacterioplankton // *Limnologica.* 2007. V. 37. P. 264–277.
- Grossart H.-P., Engel A., Arnosti C. et al.* Microbial dynamics in autotrophic and heterotrophic seawater mesocosms. III. Organic matter fluxes // *Aqu. Microb. Ecol.* 2007. V. 49. P. 143–156.
- Guimaraes P.S., Zigiotta L., Garcia M. et al.* Phytoplankton relationship with bacterioplankton, dissolved carbohydrates and water characteristics in a subtropical coastal lagoon // *J. Limnology.* 2013. V. 72. № 3. P. 543–554.
- Hama T., Yanagi K.* Production and neutral aldose composition of dissolved carbohydrates excreted by natural marine phytoplankton populations // *Limnol. Oceanogr.* 2001. V. 46. № 8. P. 1945–1955.
- Hedges J.I., Cowie G.L., Richey J.E. et al.* Origins and processing of organic matter in the Amazon River as indicated by carbohydrates and amino acids // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. № 4. P. 743–761.
- Hornak K., Kasalick V., Simek K., Grossart H.-P.* Strain-specific consumption and transformation of alga-derived dissolved organic matter by members of the Limnhabitans-C and Polynucleobacter-B clusters of Betaproteobacteria // *Env. Microbiol.* 2017. V. 19. № 11. P. 4519–4535.
- Ittekkot V., Brockmann U., Michaelis W., Degens E.T.* Dissolved free and combined carbohydrates during a phytoplankton bloom in the northern North Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1981. V. 4. P. 299–305.
- Janse I., van Rijssel M., Gottschal J.C. et al.* Carbohydrates in the North Sea during spring blooms of *Phaeocystis*: a specific fingerprint // *Aqu. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. P. 97–103.
- Kaplan L.A., Newbold J.D.* The role of monomers in stream ecosystem metabolism // *Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter.* London, San Diego: Elsevier Science, 2003. P. 97–119.
- Kirchman D.L.* The contribution of monomers and other low-molecular weight compounds to the flux of dissolved organic material in aquatic ecosystems // *Aquatic ecosystems: interactivity of dissolved organic matter.* London, San Diego: Elsevier Science, 2003. P. 217–241.
- Maie N., Yang Ch., Miyoshi T. et al.* Chemical characteristics of dissolved organic matter in an oligotrophic subtropical wetland/estuarine ecosystem // *Limnol. Oceanogr.* 2005. V. 50. № 1. P. 23–35.
- Mannino A., Harvey H.R.* Biochemical composition of particles and dissolved organic matter along an estuarine gradient: sources and implications for DOM reactivity // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. № 4. P. 775–788.
- Meon B., Juttner F.* Concentrations and dynamics of free mono- and oligosaccharides in a shallow eutrophic lake measured by thermospray mass spectrometry // *Aqu. Microb. Ecol.* 1999. V. 16. P. 281–293.
- Misic C., Harriague A.C.* Enzymatic activity and organic substrates on a sandy beach of the Ligurian Sea (NW Mediterranean) influenced by anthropogenic pressure // *Aqu. Microb. Ecol.* 2007. V. 47. P. 239–251.
- Miyashita S., Miyazaki T.* Seasonal changes in neutral sugars and amino acids of particulate matter in Lake Nakanuma, Japan // *Hydrobiologia.* 1992. V. 245. № 2. P. 95–104.
- Morana C., Sarmento H., Descy J.-P. et al.* 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.
- Oakes J.M., Eyre B.D., Middelburg J.J., Boschker H.T.S.* Composition, production, and loss of carbohydrates in subtropical shallow subtidal sandy sediments: rapid processing and long-term retention revealed by ¹³C-labeling // *Limnol. Oceanogr.* 2010. V. 55. № 5. P. 2126–2138.
- Ochiai M., Hanya T.* Vertical distribution of monosaccharides in lake water // *Hydrobiologia.* 1980. V. 70. № 1. P. 165–169.
- Pakulski J.D., Benner R.* Abundance and distribution of carbohydrates in the ocean // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. № 4. P. 930–940.
- Pullin M.J., Bertilsson S., Goldstone J.V., Voelker B.M.* Effects of sunlight and hydroxyl radical on dissolved organic matter: bacterial growth efficiency and production of carboxylic acids and other substrates // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. № 6. P. 2011–2022.
- Rich J.H., Ducklow H.W., Kirchman D.L.* Concentrations and uptake of neutral monosaccharides along 140°W in the equatorial Pacific: contribution of glucose to heterotrophic bacterial activity and the DOM flux // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. № 4. P. 595–604.
- Simon M., Grossart H.-P., Schweitzer B., Ploug H.* Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems // *Aqu. Microb. Ecol.* 2002. V. 28. P. 175–211.
- Steen A.D., Hamdan L.J., Arnosti C.* Dynamics of dissolved carbohydrates in the Chesapeake Bay: insights from enzyme activities, concentrations, and microbial metabolism // *Limnol. Oceanogr.* 2008. V. 53. № 3. P. 936–947.

- Thornton D.C.O., Kopac S.M., Long R.A.* Production and enzymatic hydrolysis of carbohydrates in intertidal sediments // *Aqu. Microb. Ecol.* 2010. V. 60. P. 109–125.
- Vieira A.A.H., Colombo-Corbi V., Bagatini I.L. et al.* Rhamnose and hydrolysis of MUF- α -L-rhamnopyranoside coupled with producers of rhamnose-rich extracellular polysaccharides in a hypereutrophic reservoir // *Aqu. Microb. Ecol.* 2013. V. 69. P. 169–181.
- Weiss M., Simon M.* Consumption of labile dissolved organic matter by limnetic bacterioplankton: the relative significance of amino acids and carbohydrates // *Aqu. Microb. Ecol.* 1999. V. 17. P. 1–12.
- Zsolnay A.* Total labile carbon in the euphotic zone of the Baltic Sea as measured by BOD // *Mar. Biol.* 1975. V. 29. P. 125–128.

Carbohydrates in Aquatic Ecosystems and Their Possible Relation with Life Activities in Organisms of Different Trophic Levels

A. L. Rizhinashvili*

*Saint Petersburg Branch, Vavilov Institute for the History of Science and Technology,
Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

*E-mail: railway-ecology@yandex.ru

Received July 5, 2018

Revised July 26, 2018

Accepted July 26, 2018

The literature data on the content and composition of carbohydrates in aquatic ecosystems are analyzed for the first time. The composition of carbohydrates is considered in relation to the life activity of organisms of the main ecosystem trophic levels (producers, consumers, and decomposers). The higher content of carbohydrates in water is usually observed along with the intensive growth of phytoplankton. The content of carbohydrates in waters is suggested to reflect the level of primary production. The main source of carbohydrates is probably extracellular production of plankton algae. Algae-released substances can serve as a substrate for bacteria, as well as participate in the formation of a suspended matter regime. Substances released by algae can be used by bacteria and also take part in the formation of suspended organic matter. The production volume and the role of released substances have not been quantified. The results of the work permit to reveal the pathways for analysis of interrelationships between the content of low-molecular organic compounds and the intensity of functioning processes (production and destruction) in aquatic ecosystems.

Keywords: aquatic ecology, functioning of aquatic ecosystems, monosaccharides, producers, consumers, decomposers