

УДК 593.17:574.587:262.5:210.5:57.047

А. В. Курилов, к.б.н., зав. лаб.

Одесский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского
НАН Украины, отдел экологической интеграции биоциклов, лаборатория микро-
биоты, ул. Пушкинская, 37, Одесса, 65011, Украина
тел.: +(038) 048 725 09 18, +(038) 068 259 22 45; e-mail: akur@ukr.net

ВЛИЯНИЕ ПРОДУКТОВ РАЗЛОЖЕНИЯ ШТОРМОВЫХ ВЫБРОСОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ-МАКРОФИТОВ НА ИНТЕРСТИЦИАЛЬНУЮ ЦИЛИОФАУНУ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

В лабораторных условиях исследовалось влияние продуктов разложения водорослей-макрофитов на интерстициальную цилиофауну. Поставлено 3 эксперимента – с живыми свежесорванными макрофитами (контроль) и разлагающимися макрофитами штормовых выбросов. Показано существенное влияние продуктов разложения на состав инфузорий псаммона, структуру сообщества и его динамику, а также скорость сукцессионных изменений. На вторую неделю эксперимента отмечено ингибирующее влияние, через месяц – стимулирующее. Свежие макрофиты, по сравнению с отмершими, оказывают более выраженный и продолжительный ингибирующий эффект.

Ключевые слова: штормовые выбросы, разложение, водоросли-макрофиты, интерстициальная цилиофауна, структура сообщества.

Водоросли-макрофиты являются неотъемлемым компонентом морских прибрежных экосистем. В результате естественного отмирания или механического повреждения талломы водорослей попадают в водную толщу, и в дальнейшем, под влиянием волновой деятельности, выносятся на берег, формируя основную массу штормовых выбросов. С одной стороны, данный процесс способствует экспорту органического вещества (ОВ) из морских систем в наземные, с другой – продукты разложения водорослевой массы вновь вовлекаются в круговорот веществ с участием гидробионтов, обитающих как в самой массе штормовых выбросов, так и под ними, в частности в интерстициали песчаных пляжей. Процессы разложения макрофитов и их вклад в энергетику прибрежных экосистем изучались в естественных и лабораторных условиях ещё со второй половины прошлого столетия [19], и представляют существенный интерес в наши дни [17]. Было показано, что в процессах разложения штормовых выбросов принимает участие целый комплекс организмов – от бактерий до макрофауны. На первых этапах происходит интенсивная колонизация бактериями, которые, подвергая лизису клетки макрофитов, инициируют процессы разложения всей массы, из которой 23 – 27 % конвертируется в бактериальную биомассу *in situ*, а остальная минерализуется с участи-

ем микроорганизмов интерстициали [12]. В природных условиях сообщества микроорганизмов интерстициали на площади 1 м² способны потреблять 206 – 1641 мг органического углерода в сутки. Таким образом, интерстициальное население играет ключевую роль в переработке и трансформации веществ и энергии в прибрежных экосистемах, влияя на рекреационное качество пляжей [22]. Одна из ключевых групп среди микроорганизмов интерстициали – инфузории [8]. Они заселяют практически всю толщу песка, распределяясь в зависимости от потребностей в кислороде и играя важную роль в распределении биогенов между кислородным и бескислородным слоями в интерстициали [6]. Их фильтрационная деятельность способствует ускорению транспорта многих биогенных веществ в интерстициальных растворах по сравнению с простой диффузией, причём такое увеличение напрямую зависит от плотности инфузорий в песке [10]. В свою очередь, инфузории служат пищей многим интерстициальным беспозвоночным, в частности, нематодам [11], что, наряду со способностью очень быстро колонизировать песчаный субстрат, определяет их ключевую роль в процессах трансформации органических веществ [2].

В северо-западной части Чёрного моря (СЗЧМ) интерстициальная цилиофауна изучалась только в сублиторали на предмет состава и распределения [3, 4, 5, 18]. Работ по влиянию продуктов разложения штормовых выбросов на структуру сообществ инфузорий песка в супралиторали в данном регионе в доступной литературе найти не удалось.

Цель работы – оценить влияние штормовых выбросов, состоящих из водорослей-макрофитов, в процессе их разложения на инфузориное население нижележащего слоя песка в условиях лабораторного эксперимента, моделирующего естественную систему.

Материалы и методы исследования

Для постановки эксперимента были собраны 3 установки (рис. 1), состоящие из пластиковых кювет (для пищевых нужд), размером 41×29×8 см, в которые помещали песок слоем 7 см. Песок (сухой) отбирался на побережье Чёрного моря в приурезовой зоне. Перед постановкой экспериментов песок увлажнялся морской водой, отобранной здесь же, на урезе воды. Водоросли-макрофиты укладывались на слой увлажнённого песка. В одну кювету (вариант 1) помещались водоросли, собранные в толще воды (недавно оторванные волнением), находящиеся в стадии вегетации и на начальных стадиях разложения талломов, в две другие кюветы (варианты 2 и 3) – водоросли, собранные в разных местах в приурезовой зоне. Два варианта опыта с такими выбросами необходимы, поскольку невозможно оценить, как давно были выброшены водоросли на берег и на какой стадии разложения они находятся. Таким образом, их можно рассматривать как варианты по отношению к «контролю» (свежеоторванные макрофиты). Масса макрофитов во всех трёх вариантах эксперимента была

одинаковою. Основу видового складу вибросов по масі (більше 90 %) складала *Ulva intestinalis* (L.) Link, около 5% приходилось на *Cladophopra sericea* (Huds.) Kütz., остальна маса складалась з *Bryopsis plumosa* (Huds.) Agardh, *U. linza* (L.) Agardh, *Ulva* sp. (CHLOROPHYTA), *Ceramium deslongchampii* Chauv. ex Dubi in DC, *C. rubrum* auct. Krauss, *C. siliquosum* var. *elegans* (Roth) Furnari, *Polysiphonia denudata* (Dillwyn) Kütz. (RHODOPHYTA). Склад водорослей із товщі води був подобран відповідним чином.

Експериментальні установки експонувались на відкритому повітрі (балкон лабораторного приміщення, північна сторона) з 2 серпня по 15 вересня 2011 г. Для підтримання вологості піску та стабільної солоності порової води по мірі її випаровування, був забезпечений неперервний приток дистильованої води із стаціонарно встановленого посуду, з'єднаного з піском за допомогою пластикового кільця, необхідного для безперешкодного засасування повітря в посуд.

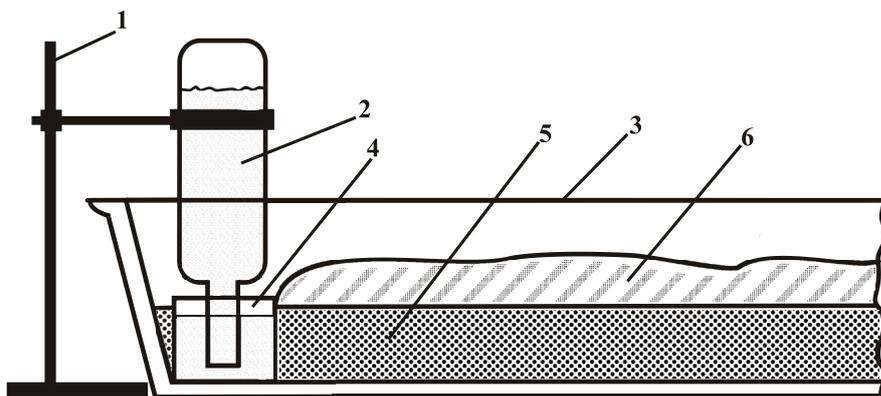


Рис. 1. Схема експериментальної установки: 1 – штатив, 2 – ємкість з дистильованою водою, 3 – пластикова кювета, 4 – пластикове кільце, 5 – пісок, 6 – водорослі

Проби піску відбирались при допомозі пластикового шприця об'ємом 20 см³ зі зрізаним наконечником. Кожна проба представляла собою ядро піску об'ємом 9 см³. За один раз рандомізовано відбиралося по 3 проби вказаного об'єму із кожної кювети. Відбір проб був начат після тижня після постановки експерименту і далі здійснювався щотижня, крім останньої збірки, проведеної через 2 тижні. У варіанті 1 (контроль) остання збірка не здійснювалась внаслідок механічного пошкодження кювети та висихання піску. Тривалість експерименту обмежувалась об'ємом експериментального матеріалу (піску). Усього було проведено 5 збірок.

Проби піску оброблялись методом Уліга [21] для екстракції инфузурій в фільтровану морську воду. Екстракти кожної із трьох проб внаслідок об'єднання. Підрахунок инфузурій здійснювався в живому вигляді в усьому об'ємі екстракту (15–22 см³). Для ідентифікації та вимірювань готувались

временные и постоянные препараты с использованием методов суправитальной окраски и импрегнации серебром [9, 15]. В каждой пробе учитывались видовой состав, численность, рассчитывалась биомасса инфузорий [1], а также индексы выравненности, разнообразия (индексы Пайлоу, Шеннона), индекс подобия видового состава (Сёренсена). Определение видов осуществлялось по сводке Ф. Кери [7], а также публикациям с описаниями видов.

Результаты и их обсуждение

Цилиофауна песка в экспериментальных кюветах была представлена 61 таксоном инфузорий. Ввиду трудности одновременной идентификации и учёта этих организмов, до вида определены всего 19. Не идентифицированные до видового уровня инфузории, тем не менее, имели чёткие различия, что дало право в дальнейшем оперировать ими как отдельными видами при оценках сходства состава и анализе видовой структуры сообщества. По количеству таксонов варианты эксперимента отличались: в установках с выбросами обнаружено 35 и 40 видов, тогда как в варианте со свежими макрофитами – 22. Несмотря на такие различия в количестве видов, попарное сходство видового состава (по индексу Сёренсена) вариантов эксперимента было невысоким, составляя в парах 1↔2 и 1↔3, соответственно, 35,5 и 63,2 %, тогда как в паре 2↔3 – 42,7 %. Данный факт свидетельствует о том, что формирование набора видов, участвующих в утилизации продуктов разложения макрофитов, зависит не столько от стадии их разложения, сколько от вероятности заноса покоящихся стадий инфузорий на выбросы в прибрежной зоне с брызгами волн, птицами, беспозвоночными и т.п. По сути, в эксперименте наблюдалось 3 варианта сукцессий цилиобентоса с разным набором видов. В данном случае, для оценки влияния выбросов, находящихся на разной стадии разложения, на состав цилиофауны был проведён анализ попарного сходства видового состава в пробах между отдельными съёмками для каждого варианта. Полученные данные позволяют судить о скорости сукцессионных изменений: чем выше сходство, тем медленнее протекают сукцессионные процессы, и наоборот. Так, в варианте со свежими макрофитами на начальных этапах наблюдалось увеличение скорости; во втором варианте – плавное снижение к четвёртой съёмке, а для варианта 3 – снижение скорости сукцессионных изменений наблюдалось к концу эксперимента (рис. 2). Для всех вариантов можно отметить достаточно высокие абсолютные скорости (исходя из низких значений индекса подобия), что неудивительно, учитывая высокий темп размножения инфузорий.

В отличие от реакций на уровне видов в разных вариантах эксперимента, количественно сообщество цилиобентоса реагировало на продукты разложения сходным образом (рис. 3). На вторую неделю эксперимента наблюдалось снижение численности и биомассы инфузорий в вариантах с выбросами. Это может быть связано как с поступлением в песок каких-то продуктов разложения водорослей, негативно влияющих на развитие инфузорий, прямо, или опосредованно, так и динамикой поступления в песок компонентов (ОВ, бак-

терии, мелкие протисты), обеспечивающих их пищевые потребности. В пользу последнего фактора свидетельствуют флуктуации численности биомассы, которые могут быть объяснены неодинаковой скоростью бактериальной деструкции отдельных химических составляющих макрофитов.

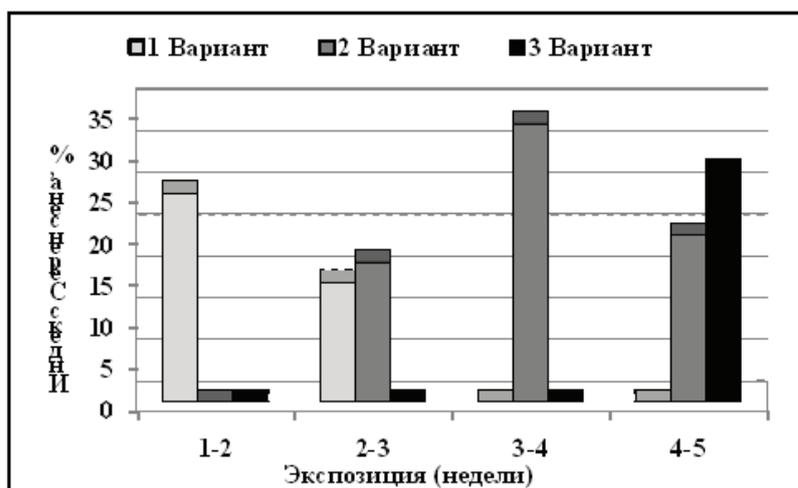


Рис. 2. Сходство видового состава инфузорий между отдельными съёмками в различных вариантах эксперимента по разложению водорослей-макрофитов. Вариант 1 – контроль (живые макрофиты).

Так, было показано [14], что вещества, входящие в состав слизистых соединений некоторых видов водорослей утилизируются неравномерно: 50 % элиминация маннитола наблюдается в эксперименте за 48 ч, тогда как альгинаты и полисахариды – за 6–10 дней. Установлено, что максимум биомассы бактерий наблюдается на 7–10 день экспозиции и контролируется потребителями [13]. Разные части талломов также разлагаются с неодинаковой скоростью. Быстрее всего такие процессы происходят на слизистой поверхности таллома, основная же масса разлагается гораздо медленнее [20]. Резкий подъём численности и биомассы инфузорий к концу эксперимента (5-я неделя) может свидетельствовать в пользу того, что к этому времени водорослевая масса подвергается той стадии разложения, продукты которого становятся наиболее доступны, как напрямую, так и по трофической цепи.

В варианте со свежими макрофитами на протяжении всего эксперимента численность и биомасса оставались невысокими, а минимум был сдвинут на неделю, по сравнению с выбросами, т. е. наблюдался спад, аналогичный вариантам 2 и 3. Принимая во внимание то, что живые или недавно оторванные макрофиты практически лишены инфузорий на своей поверхности (по данным собственных наблюдений), можно предполагать, что имеет место воздействие каких-то ингибирующих веществ.

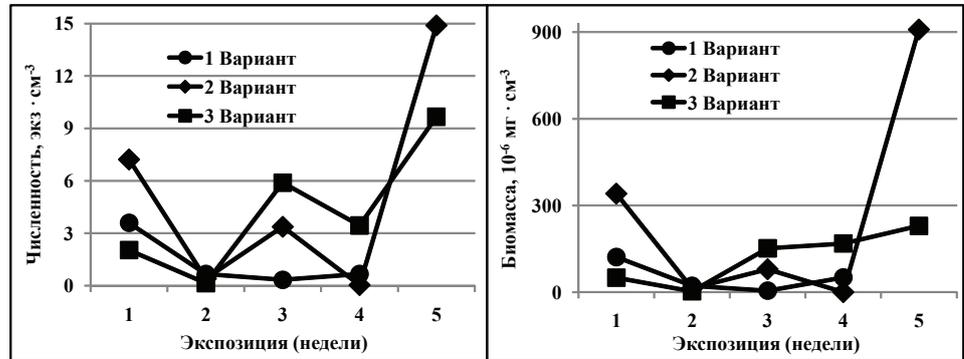


Рис. 3. Динамика численности и биомассы инфузорий в ходе эксперимента

Анализ динамики компонентов видовой структуры сообщества (рис. 4) показал, что видовое разнообразие инфузорий имеет тенденцию к снижению с последующим возрастанием к концу эксперимента, что, прежде всего, обусловлено динамикой видового богатства (распределение количества видов в пробе аналогично таковому видового разнообразия). Различия в вариантах состоят в том, что в случае со свежими макрофитами минимум сдвинут ближе к середине эксперимента, т.е. прослеживается вышеупомянутое влияние каких-то продуктов распада водорослей.

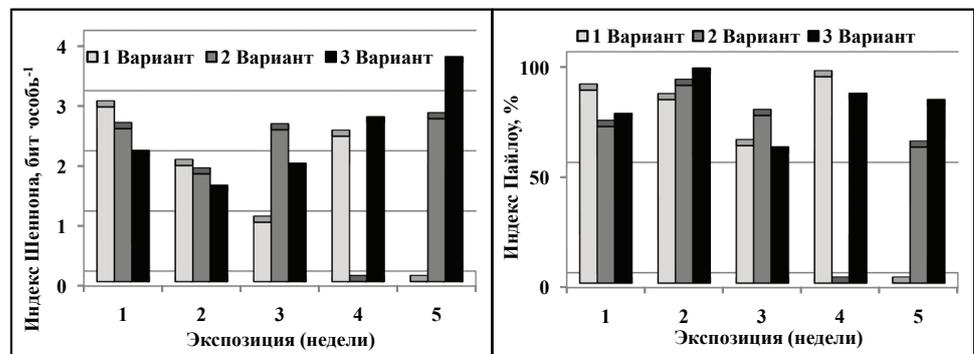


Рис. 4. Динамика видового разнообразия (индекс Шеннона) и выравненности видов по численности (индекс Пайлоу) инфузорий

Интересно, что в случае с выбросами выравненность несколько повышается при снижении разнообразия. Вероятно, в данном случае низкие показатели численности инфузорий на фоне обеднённого состава способствовали выравниванию доминирования отдельных таксонов. К концу эксперимента, на фоне повышения численности и биомассы (рис. 3), увеличиваются как видовое

разнообразии, так и доминирование, что свидетельствует о диверсификации экологических ниш, прежде всего, трофических, за счёт различной пищевой специализации отдельных таксонов, и даже отдельных особей. Например, среди особей *Prorodon* sp., составлявших 44–61 % общей численности в последних съёмках эксперимента, чуть менее половины (45 %) имели внутри клеток, кроме привычной пищи (диатомовые водоросли), в том или ином количестве заглоченные песчинки (рис. 5). Известно, что их поверхность служит прекрасным субстратом для микроорганизмов [16].

Таким образом, продукты разложения макрофитов оказывают существенное влияние на развитие цилиофауны в нижележащем слое песка. Оно отражается как на видовом составе, так и на структуре сообщества и его динамике, причём прослеживается зависимость от степени распада самих выбросов.

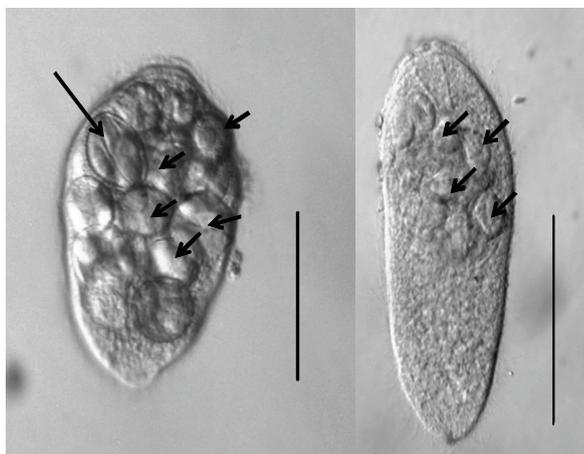


Рис. 5. Особи *Prorodon* sp. с песчинками (короткие стрелки) и диатомовой водорослью (длинная стрелка) внутри клетки. Шкала на обоих снимках соответствует 50 мкм

На определённом этапе разложения в песок проникают вещества, оказывающие негативное влияние на цилиобентос, особенно под свежими макрофитами. Признаки стабилизации сообщества – повышение разнообразия и численности – наблюдаются приблизительно через месяц после начала эксперимента. В отличие от эксперимента, в естественных условиях пляжа, где имеют место постоянный приток воды в супралитораль, не ограничен пул инфузорий – потенциальных потребителей продуктов разложения, присутствует постоянная элиминация части инфузорий в результате влияния комплекса абиотических и биотических параметров, скорость протекания процессов разложения макрофитов с участием инфузорий, вероятнее всего, значительно увеличивается. Насколько существенны различия между процессами, проходящими в естественных и экспериментальных условиях, может дать ответ лишь натурный

експеримент, постановка которого связана с известными трудностями. Тем не менее, выявленные в ходе лабораторных исследований закономерности должны непременно учитываться при проведении полевых экспериментов, а также позволят правильное интерпретировать полученные в их ходе данные.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность д.б.н., проф. Б.Г. Александрову, к.б.н., ст.н.с. А.Ю. Гончарову, м.н.с. С.Е. Никоновой и м.н.с. О.П. Гаркуше за помощь в подготовке и проведении эксперимента, м.н.с. Е.С. Калашник за помощь в определении макрофитов.

Список использованной литературы

1. *Брянцева Ю. В.* Расчёт объёмов клеток микроводорослей и планктонных инфузорий Чёрного моря: [Методическое руководство] / Ю. В. Брянцева, А. В. Курилов – Севастополь: ИнБЮМ, 2003. – 23 с.
2. *Бурковский И. В.* Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ / И. В. Бурковский. – М.: МГУ, 1992. – 208 с.
3. *Джуртубаев М. М.* Видовой состав и вертикальное распределение псаммофильных инфузорий в Одесском заливе / М. М. Джуртубаев // Гидробиол. журн, 1977. – 13. – С. 73–77.
4. *Джуртубаева Л. А.* Инфузории илистых грунтов Одесского залива / Л. А. Джуртубаева, Х. И. Мохаммед // Науч. Тр. Зоол. музея ОГУ им. И. И. Мечникова, 1995. – 2. – С. 5–18.
5. *Ковалёва В. Г.* Инфузории мезопсаммона песчаных бухт Чёрного моря / В. Г. Ковалёва // Зоол. журн. – 1966. – 45 (11). – С. 1600–1611.
6. *Berninger U-G.* Vertical distribution of benthic ciliates in response to the oxygen concentration in an intertidal North Sea sediment / U-G. Berninger, S. Epstein // Aquat. microb. Ecol. – 1995. – 9. – P. 229–236.
7. *Carey P. G.* Marine Interstitial Ciliates: An Illustrated Key / P. G. Carey. – London; New York: Chapman Hall, 1992. – 351 p.
8. *Fenchel T.* The Ecology of Protozoa / T. Fenchel. – Berlin: Science Tech, Inc. Madison/Springer-Verlag, 1987. – 197 p.
9. *Foissner W.* Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates / W. Foissner, H. Berger, J. Shaumburg. – Munich: Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft, Heft, 1999. – V. 3. – P. 9–26.
10. *Glud R. N.* The importance of ciliates for interstitial solute transport in benthic communities / R. N. Glud, T. Fenchel // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1999. – 186. – P. 87–93.
11. *Hamels I.* Trophic interactions between ciliates and nematodes from an intertidal flat / I. Hamels, T. Moens, K. Muylaert, W. Vyverman // Aquat. Microb. Ecol. – 2001. – 26. – P. 61–72.
12. *Koop K.* Biodegradation and carbon flow based on kelp (*Ecklonia maxima*) debris in a sandy beach microcosm / K. Koop, R. C. Newell, M. I. Lucas // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1982. – 7. – P. 315–326.
13. *Linley E. A. S.* Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). I. Development of microbial communities associated with the degradation of kelp mucilage / E. A. S. Linley, R. C. Newell, S. A. Bosma // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1981. – 4. – P. 31–41.
14. *Lucas M. I.* Heterotrophic utilisation of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). II. Differential utilisation of dissolved organic components from kelp mucilage / M. I. Lucas, R. C. Newell, B. Velimirov // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1981. – 4. – P. 43–55.
15. *Ma H.* An improved silver carbonate impregnation for marine ciliated protozoa / H. Ma, J. K. Choi, W. Song // Acta Protozool. – 2003. – 42. – P. 161–164.
16. *McLachlan A.* The Ecology of Sandy Shores / A. McLachlan, A. C. Brown. – Burlington, MA, USA: Academic press, 2006. – P. 56.
17. *Mews M.* Species-specific decomposition rates of beach-cast wrack in Barkley Sound, British Columbia, Canada / M. Mews, M. Zimmer, D. E. Jelinski // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 2006. – 328. – P. 155–160.
18. *Petran A.* Cercetări asupra faunei de ciliate psammobionte la plajele din sudul litoralului Românesc al Mării Negre / A. Petran // Ecologie marina. – 1976. – 5. – P. 169–191.
19. *Smith B. D.* An assessment of seaweed decomposition within a southern Strait of Georgia seaweed community / B. D. Smith, R. E. Foremann // Marine Biology. – 1984. – 84. – P. 197–205.
20. *Stuart V.* Heterotrophic utilisation of particulate matter from the kelp *Laminaria pallida* / V. Stuart, M. I. Lucas, R. C. Newell // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1981. – 4. – P. 337–348.

21. Uhlig G. Eine einfache Methode zur Extraktion der vagilen mesopsammalen Mikrofauna / G. Uhlig // Helgol. land. wiss. Meeresuntersuch. – 1964. – 11. – P. 178–185.
22. Urban-Malinga B. Interstitial community oxygen consumption in a Baltic sandy beach: horizontal zonation / B. Urban-Malinga, K. W. Opalinski // Oceanologia. – 2001. – 43 (4). – P. 455–468.

Статья поступила в редакцию 24.04.2014

О. В. Курілов

Одесский филиал института биологии южных морей им. О. О. Ковалевского НАН Украины, відділ екологічної інтеграції біоциклів, лабораторія мікробіоти, вул. Пушкінська, 37, Одеса, 65011, Україна

**ВПЛИВ ПРОДУКТІВ РОЗКЛАДУ ШТОРМОВИХ ВИКИДІВ
ВОДОРОСТЕЙ-МАКРОФІТІВ НА ІНТЕРСТИЦІАЛЬНУ
ЦИЛІОФАУНУ В ЕКСПЕРИМЕНТАЛЬНИХ УМОВАХ**

Резюме

В умовах лабораторного експерименту показано вплив продуктів розкладу водоростей-макрофітів (свіжих і відмерлих) на склад, структуру і динаміку угруповання інтерстиціальної циліофауни в підлеглому шарі піску. Встановлено, що на перших етапах (перші два тижні) продукти розкладу макрофітів, особливо свіжих, чинять інгібуючу дію на циліофауну, згодом (за місяць) – стимулюючу. Стадія розкладання викидів визначає швидкість сукцесій, що протікають в угрупованні циліобентосу.

Ключові слова: штормові викиди, продукти розкладу водоростей-макрофітів, інтерстиціальна циліофауна, структура угруповання.

O. V. Kurilov

Odesa branch of Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, NAS of Ukraine, department of Ecological Integration of Biocycles, Laboratory of Microbiota, 37, Pushkinska str, Odesa, 65011, Ukraine,

**THE IMPACT OF THE SEAWEED-WRACK DECOMPOSITION
OUTPUTS ON THE INTERSTITIAL CILIATES COMMUNITY
UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS**

Summary

The effects of seaweed-wrack decomposition outputs on interstitial ciliates community inhabiting underlying sand were investigated in laboratory experiments. During the first two weeks, both initially fresh and partially decomposed wracks affect the decreasing of species richness, diversity, abundance, and biomass of ciliates. A month later, before the end of exposition, the above mentioned parameters tended to increase. It is revealed, that initial level of the decomposition of seaweed-wrack determines the following succession of the ciliate community.

Key words: seaweed-wracks, decomposition outputs, interstitial ciliotauna, community structure.