



УДК [574.583:579](262.5.04:292.471-14)

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СТРУКТУРНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ БАКТЕРИОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА БУХТЫ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ (КРЫМ, ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2021 г. О. А. Рылькова¹, И. Г. Поликарпов²

¹Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», Севастополь, Российская Федерация

²Кувейтский институт научных исследований, Эль-Кувейт, Государство Кувейт

E-mail: ol.rylkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 31.12.2019; после доработки 17.06.2020;
принята к публикации 11.03.2021; опубликована онлайн 23.03.2021.

Бактериопланктон определяет формирование значительной части вторичной продукции и минерализации новообразованного органического вещества в водных экосистемах и быстро реагирует на любые изменения в окружающей среде. Данные о состоянии микробного сообщества исключительно важны для понимания процессов переноса вещества и потока энергии в водных экосистемах, что особенно актуально для прибрежных акваторий, где в последние десятилетия произошли существенные негативные трансформации. Целью нашей работы было изучить долговременные изменения структурных показателей бактериопланктона в различных участках бухты Севастопольская (Чёрное море) в период 1992–2005 гг. Численность бактерий определяли прямым микроскопическим методом, используя адсорбционный (эритрозин) или флуоресцентный (акридиновый оранжевый) красители; биомассу рассчитывали с применением коэффициента ($2 \cdot 10^{-14}$ г С.кл.⁻¹) или по непосредственным промерам клеток. Для определения морфотипов клеток использовали сканирующую электронную микроскопию. Показано, что диапазон общей численности микроорганизмов составил $0,2 \cdot 10^6$ – $10 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹; биомассы — 2–201 мг С·м⁻³. В морфологической структуре бактериопланктона преобладали кокки (диаметр — 0,36–0,86 мкм) объёмом 0,02–0,27 мкм³ и палочковидные клетки (длина — 0,6–1,2 мкм, ширина — 0,2–0,4 мкм) объёмом 0,50–0,65 мкм³. Максимальные значения всех переменных зарегистрированы в летний и осенний периоды года (с июня по октябрь), минимальные приурочены к зимнему и весеннему сезонам. Полученные величины количественных показателей бактериопланктона сопоставимы со значениями для различных акваторий Мирового океана, включая Чёрное море. Динамику структурных показателей бактериопланктона бухты Севастопольская в течение годового цикла определяли абиотические и биотические факторы. Значимо высокая корреляция (86 %, $p < 0,01$) между гидролого-гидрохимическими и биологическими переменными подтверждает неслучайный характер взаимосвязи между ними. Дискриминантный анализ выявил достоверные различия в структуре бактериопланктонных сообществ между участками бухты с разной интенсивностью водообмена, степенью общей загрязнённости и удалённостью от открытого моря. Достоверно меньший объём клеток бактерий в 2004 г. [$(0,16 \pm 0,05)$ мкм³] по сравнению с таковым в 2005 г. [$(0,20 \pm 0,03)$ мкм³] (парный t -тест, $p < 0,05$) был связан, вероятно, с интенсивным выеданием микроорганизмов фаготрофными простейшими. Полученные данные о структуре сообщества бактериопланктона могут быть использованы при прогнозировании состояния экосистемы бухты Севастопольская, а также при разработке и верификации математических моделей функционирования прибрежных экосистем.

Ключевые слова: бактериопланктон, численность, биомасса, морфология, абиотические и биотические факторы, бухта Севастопольская, Чёрное море

В современных исследованиях бактериопланктон рассматривают как источник органического углерода для консументов и биогенных элементов для первичных продуцентов. Оценка состояния микробиального сообщества является неотъемлемой частью комплексного изучения любой водной экосистемы (Бульон, 2002 ; Копылов и Косолапов, 2011).

Прибрежные акватории, испытывающие на себе максимальные антропогенные нагрузки, всегда являлись объектами повышенного интереса исследователей. Акватория бухты Севастопольская (юго-западная оконечность Крымского полуострова) была выбрана в качестве полигона для изучения динамики метеорологических, гидролого-гидрохимических и биологических переменных ещё в середине XX века (Горбенко, 1977 ; Иванов и др., 2006 ; Морочковский и Ковальчук, 1993). Режим бухты определяют циркуляция вод, интенсивность водообмена с акваторией Чёрного моря, а также речные, ливневые и промышленные стоки. Кроме того, в бухте активно осуществляется судоходство. В результате комбинации этих факторов и благодаря существенной протяжённости бухты (более 7 км) в её водах формируются неоднородные поля распределения различных гидролого-гидрохимических и других показателей. Степень загрязнения возрастает от входа в бухту к её кутовым частям (Губанов и др., 2015 ; Иванов и др., 2006 ; Овсяный и др., 2000 ; Орехова и Вареник, 2018 ; Хоролич, 1986).

Микробиологические исследования в бухте Севастопольская начаты в 1966 г. Согласно данным Ю. А. Горбенко, средняя за год плотность бактериопланктона в водах бухты составляла $0,5 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹, изменяясь в пределах $0,4 \cdot 10^6$ – $0,7 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹, что соответствовало уровню олиготрофных вод (Горбенко, 1977). Десятилетие спустя, в 1976 г., бухта охарактеризована уже как мезотрофный водоём, в котором среднегодовая численность бактерий достигала $1,0 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ (при колебаниях от $0,6 \cdot 10^6$ до $1,4 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹), а биомасса составляла 86–507 мг сырого веса·м⁻³ (Шумакова, 1980). Негативное влияние на экологическую ситуацию в бухте оказало ухудшение водообмена, произошедшее после строительства в 1978 г. заградительного мола (Хоролич, 1986). В период 1982–1983 гг. среднегодовая численность бактерий повысилась до $3 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ ($1,31 \cdot 10^6$ – $4,4 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹) у входа в бухту и до $3,7 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ ($2,2 \cdot 10^6$ – $7,6 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹) в её центре. В исследованиях 1988–1989 гг. зарегистрированы сходные величины численности бактериопланктона (Чепурнова и др., 1993). Полученные данные о плотности микроорганизмов отмечены ранее как характерные для эвтрофных участков морских акваторий (Сорокин, 1973). Таким образом, результаты многолетних микробиологических исследований, проведённых в бухте Севастопольская, указывали на повышение трофности этой акватории.

Нашей целью было изучить и проанализировать многолетнюю динамику структурных показателей и дальнейшее изменение сообщества бактериопланктона в различающихся по удалённости от открытого моря участках бухты Севастопольская в период 1992–2005 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Бухта Севастопольская — эстуарий полузамкнутого типа с затруднённым водообменом. Протяжённость от входа до вершины — около 7,5 км, ширина — до 0,85 км. Максимальная глубина составляет около 20 м, от входа в бухту к кутовой части она уменьшается до 4–5 м. Восточная оконечность бухты — это эстуарий реки Чёрная, до 80 % её стока приходится на период паводков осенью и зимой (Морочковский и Ковальчук, 1993). Основываясь на распределении гидрологических (температура, солёность, pH, щёлочность, прозрачность) и гидрохимических (концентрация кислорода, фосфатов, кремния, нитратного, нитритного, аммонийного азота) показателей, акваторию бухты Севастопольская условно разделяют на четыре района с градиацией от «слабого» до «очень сильного» загрязнения (рис. 1А). Данный градиент объясняется возрастанием антропогенной нагрузки по мере удаления от открытого моря к кутовым частям

бухты (Иванов и др., 2006 ; Овсянный и др., 2000). Выбор станций отбора проб в нашем исследовании соответствовал этому районированию: ст. 2, 5 располагались в зоне «слабого» загрязнения, ст. 3 — «сильного», ст. 4 — «очень сильного» (рис. 1В).

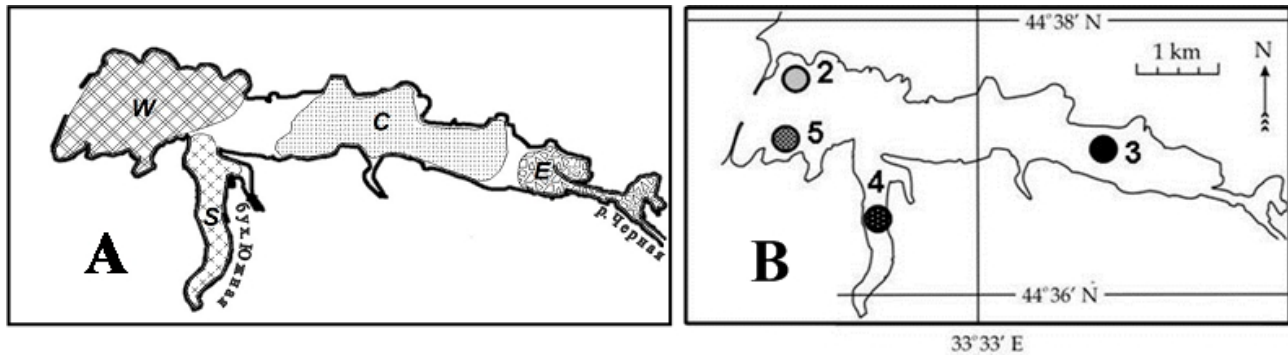


Рис. 1. Карта-схема бухты Севастопольская: А — районирование по распределению гидролого-гидрохимических показателей [W — западный участок, зона «слабого» загрязнения; E — восточный, «умеренного»; C — центральный, «сильного»; S — южный, «очень сильного» загрязнения (Иванов и др., 2006)]; В — расположение станций отбора проб

Fig. 1. Map of the Sevastopol Bay: A – zoning according to the distribution of hydrological and hydrochemical indicators [W – western area, zone of “weak” pollution; E – eastern area, “moderate” pollution; C – central area, “strong” pollution; S – southern area, “very strong” pollution (Ivanov et al., 2006)]; B – location of sampling stations

Пробы воды (с января 1992 г. по декабрь 2005 г.) отбирали в поверхностном горизонте 10-литровым батометром Нискина. Всего за период исследований обработали 372 пробы воды. В работе использовали любезно предоставленные данные по бактериопланктону (В. А. Пономаренко, 1992 г.) и по фитопланктону (Л. А. Манжос и Ю. В. Брянцева, 1998–1999 гг.). Сведения по гидролого-гидрохимическим параметрам за 1998 и 1999 гг. приведены по работе (Овсянный и др., 2000).

Общую численность бактерий в воде ($N, \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹) определяли методом прямого счёта, окрашивая клетки эритрозином (Родина, 1965) на нитроцеллюлозных фильтрах Sartorius (диаметр пор — 0,2 мкм; Германия) и акридиновым оранжевым (Hobbie et al., 1977) на окрашенных суданом чёрным трековых мембранах (толщина — 12 мкм, диаметр пор — 0,2 мкм; производство Объединённого института ядерных исследований (ОИЯИ), Россия).

Для удаления неживых частиц и микроорганизмов, попавших в растворы при приготовлении и хранении, все реактивы для окраски и фиксации микроорганизмов предварительно фильтровали через фильтры Sartorius (диаметр пор — 0,2 мкм) (Брок, 1987). В случае окраски эритрозином счёт бактерий осуществляли с помощью светового микроскопа Биолам («ЛЮМО», Россия) при увеличении 1350× с использованием фазового контраста (Родина, 1965). При применении акридинового оранжевого препараты просматривали при эпифлуоресцентном режиме люминесцентного микроскопа JenaLumar (Carl Zeiss, Германия) с диапазоном возбуждения 470–490 нм и пропускания 500–520 нм, при увеличении 1000× (Hobbie et al., 1977). На каждом фильтре, в зависимости от плотности бактерий, просчитывали 10–20 полей зрения для получения данных с ошибкой не более 20 % при уровне значимости 95 % (Лебедева и Шумакова, 1969).

Биомассу бактериопланктона ($B, \text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) рассчитывали с учётом количества кокков и палочек в пробе (Потапова и Королевская, 1991 ; Романенко и Добрынин, 1973). Размеры клеток определяли при помощи окуляр-микрометра, измеряя не менее 50 клеток, окрашенных акридиновым оранжевым. Объём кокков рассчитывали по формуле объёма шара ($V = \frac{1}{6}\pi d^3$), палочек — по формуле объёма цилиндра ($V = \frac{1}{4}\pi d^2 h$). Содержание углерода в бактериальных клетках принимали равным 11 % от сырой биомассы, согласно

работе (Троицкий и Сорокин, 1967). Поправочный коэффициент на усыхание клеток, окрашенных акридиновым оранжевым, не вводили. При отсутствии данных о размерах клеток биомассу определяли, принимая содержание углерода в одной бактериальной клетке равным 20 фг ($2 \cdot 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹) (Lee & Furman, 1987).

Для детализации морфоструктуры бактериопланктона бухты Севастопольская в 2019 г. были отобраны пробы для исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа. При подготовке образцов 30–50 мл воды фиксировали в течение 1 ч 6%-ным раствором глутарового диальдегида (Merck, Германия), приготовленным на фосфатном буфере или стерильной морской воде (конечная концентрация — 2,5 %). Пробу концентрировали на трековой мембране с диаметром пор 0,2 мкм (производство ОИЯИ, Россия). Далее проводили дегидратацию в серии разведений этанола 20, 30, 50, 75, 96, 100 % (Bratbak, 1993). Для сушки образцов в критической точке (1,5–2,5 ч) использовали устройство Leica EM CPD300 (Германия). Для напыления (Au/Pd; 0,5–1,0 мин) применяли установку вакуумного напыления Leica EM ACE200 (Германия). Образцы исследовали с использованием сканирующего электронного микроскопа Hitachi SU3500 (Япония) при увеличении 35000х.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В последние десятилетия методы определения количественных показателей бактериопланктона претерпели существенные изменения, связанные с использованием различных красителей (от адсорбционного эритрозина до флуорохромных — акридинового оранжевого, профлавина, флуоресцеина, DAPI и др.), а также разных методов микроскопии (световая, люминесцентная). В связи с этим нами ранее были проведены соответствующие интеркалибровочные исследования. Показано, что величины численности бактерий в бухте Севастопольская при микроскопическом учёте клеток после окраски эритрозином были достоверно выше в ($1,92 \pm 0,23$) раза (парный *t*-тест, $p < 0,05$), чем в пробах, окрашенных акридиновым оранжевым (Рылькова и др., 2003). При сопоставлении многолетних данных мы делили на данный коэффициент величины численности бактерий, полученные до 1998 г.

Изменения численности бактериопланктона в различных участках бухты Севастопольская. В период наших исследований (1992–2005) в целом по бухте величины плотности бактерий изменялись на два порядка — от $0,1 \cdot 10^6$ до $10 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹. При этом 1998 и 2002 гг. характеризовались максимальным разбросом величин численности бактериопланктона во всех участках исследованной акватории (табл. 1). В открытых участках бухты (ст. 2, 5) среднегодовая численность ($N_{cp./год.}$) изменялась от $1,0 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹ (1999 г., ст. 2, 5; 2005 г., ст. 5) до $2,2 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹ (1992 г., ст. 2, 5). В кутовых участках акватории (ст. 3, 4) величины $N_{cp./год.}$ были выше — от $(1,1 \cdot 10^6 \pm 0,3 \cdot 10^6)$ кл·мл⁻¹ (2005 г., ст. 4) до $(3,6 \cdot 10^6 \pm 2,0 \cdot 10^6)$ кл·мл⁻¹ (2002 г., ст. 3) (табл. 1).

Обнаружена достоверная разница в плотности бактериопланктона (с увеличением показателя в направлении от входа в бухту к кутовой части): в 1998 и 1999 гг. — между ст. 2, 5 и ст. 3, 4; в 2003–2005 гг. — между ст. 2, 5 и ст. 3 (во всех случаях парный *t*-тест, $p < 0,05$). В 1992 и 2002 гг. различия в среднегодовой численности микроорганизмов были недостоверными между всеми исследованными станциями; в 2005 г. недостоверными были различия между ст. 2, 5 и кутовой ст. 4 (табл. 1, рис. 1В).

Поскольку биомассу бактерий рассчитывали с учётом постоянного коэффициента ($2 \cdot 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹) (Lee & Furman, 1987), изменения данного показателя совпадали с изменениями общей численности бактериопланктона. Диапазон колебаний биомассы в течение всего периода исследований составлял 2,2–200,9 мг С·м⁻³, а среднегодовые показатели изменялись от $(20,7 \pm 3,8)$ мг С·м⁻³ (1999 г., ст. 2) до $(72,6 \pm 40,6)$ мг С·м⁻³ (2002 г., ст. 3) (табл. 1).

Таблица 1. Показатели численности ($\cdot 10^6$ кл. \cdot мл $^{-1}$), биомассы (мг С \cdot м $^{-3}$) и среднего объёма клеток (мкм 3) бактериопланктона в акватории бухты Севастопольская (числитель — среднее значение \pm доверительный интервал; знаменатель — минимальное и максимальное значения)

Table 1. Abundance ($\cdot 10^6$ cells \cdot мл $^{-1}$), biomass (мг С \cdot м $^{-3}$), and average cell volume (μm^3) of bacterioplankton in the Sevastopol Bay (numerator denotes mean value \pm confidence interval; denominator denotes minimum and maximum values)

Показатель	Год исследования	Среднегодовое значение			
		Диапазон изменения величин			
		Станция 2	Станция 5	Станция 3	Станция 4
Численность бактерий, $\cdot 10^6$ кл. \cdot мл $^{-1}$	1992	$\frac{2,2 \pm 0,5}{0,6-3,6}$	$\frac{2,2 \pm 0,4}{1,1-3,8}$	н/д	$\frac{1,9 \pm 0,3}{1,0-2,9}$
	1998	$\frac{2,1 \pm 0,8}{0,7-3,8}$	$\frac{1,1 \pm 0,2}{0,4-2,1}$	$\frac{3,2 \pm 1,0}{1,6-5,3}$	$\frac{2,6 \pm 1,3}{0,9-7,5}$
	1999	$\frac{1,0 \pm 0,2}{0,5-1,3}$	$\frac{1,0 \pm 0,3}{0,4-2,2}$	$\frac{2,2 \pm 0,8}{0,2-4,5}$	$\frac{1,9 \pm 0,7}{0,6-4,9}$
	2002	$\frac{2,1 \pm 0,7}{0,7-8,1}$	н/д	$\frac{3,6 \pm 2,0}{0,9-10,0}$	н/д
	2003	$\frac{2,1 \pm 0,3}{1,2-3,7}$	н/д	$\frac{2,9 \pm 0,5}{1,2-4,7}$	н/д
	2004	$\frac{1,3 \pm 0,2}{0,6-2,0}$	$\frac{1,2 \pm 0,2}{0,7-1,6}$	$\frac{1,6 \pm 0,1}{0,6-2,3}$	$\frac{1,2 \pm 0,3}{0,2-2,2}$
	2005	$\frac{1,2 \pm 0,2}{0,6-2,5}$	$\frac{1,0 \pm 0,3}{0,3-2,3}$	$\frac{1,6 \pm 0,3}{0,1-3,8}$	$\frac{1,1 \pm 0,3}{0,4-2,2}$
Биомасса бактерий, мг С \cdot м $^{-3}$	1992	$\frac{43,0 \pm 10,8}{12,4-72,29}$	$\frac{43,5 \pm 8,3}{22,8-76,8}$	н/д	$\frac{37,0 \pm 6,6}{19,5-57,1}$
	1998	$\frac{41,9 \pm 15,6}{14,2-75,1}$	$\frac{20,7 \pm 3,0}{7,8-30,1}$	$\frac{63,7 \pm 19,2}{31,9-105,5}$	$\frac{51,9 \pm 26,1}{18,1-150,7}$
	1999	$\frac{20,7 \pm 3,8}{9,4-26,5}$	$\frac{21,3 \pm 6,2}{8,0-44,7}$	$\frac{43,3 \pm 15,9}{4,3-90,7}$	$\frac{37,1 \pm 14,2}{12,8-98,4}$
	2002	$\frac{42,5 \pm 17,0}{13,2-162,4}$	н/д	$\frac{72,6 \pm 40,6}{17,4-200,9}$	н/д
	2003	$\frac{42,9 \pm 5,9}{23,0-74,8}$	н/д	$\frac{56,9 \pm 10,3}{24,8-94,5}$	н/д
	2004	$\frac{26,6 \pm 3,2}{11,4-39,0}$	$\frac{24,1 \pm 3,4}{13,6-31,2}$	$\frac{31,3 \pm 2,9}{11,6-45,5}$	$\frac{21,3 \pm 6,5}{4,8-43,9}$
	2004*	$\frac{27,3 \pm 11,4}{2,4-91,3}$	$\frac{18,9 \pm 6,8}{6,6-44,7}$	$\frac{27,4 \pm 8,6}{2,6-104,6}$	$\frac{28,8 \pm 16,2}{6,0-92,2}$
	2005	$\frac{24,2 \pm 4,2}{11,2-50,8}$	$\frac{20,4 \pm 6,4}{6,4-46,7}$	$\frac{31,5 \pm 6,8}{2,2-76,2}$	$\frac{22,2 \pm 6,0}{8,4-43,8}$
2005*	$\frac{25,4 \pm 5,3}{7,0-50,2}$	$\frac{22,8 \pm 7,4}{5,1-45,2}$	$\frac{37,1 \pm 13,8}{3,2-174,5}$	$\frac{27,5 \pm 8,8}{6,6-63,9}$	
Средний объём клеток, мкм 3	2004	$\frac{0,16 \pm 0,05}{0,02-0,51}$	$\frac{0,14 \pm 0,05}{0,02-0,38}$	$\frac{0,16 \pm 0,05}{0,02-0,52}$	$\frac{0,20 \pm 0,08}{0,05-0,56}$
	2005	$\frac{0,18 \pm 0,02}{0,11-0,27}$	$\frac{0,20 \pm 0,03}{0,14-0,33}$	$\frac{0,20 \pm 0,03}{0,11-0,42}$	$\frac{0,23 \pm 0,05}{0,17-0,45}$

Примечание: * — биомасса, рассчитанная по промерам клеток; без астериска — биомасса, рассчитанная по (Lee & Furman, 1987); н/д — нет данных.

Note: * – biomass, calculated by cell measurements; without an asterisk – biomass, calculated according to (Lee & Furman, 1987); н/д – no data.

Данные, полученные в 1998–1999 гг. при одновременных съёмках гидролого-гидрохимических параметров [температура, солёность, плотность, pH, щёлочность, прозрачность воды, содержание в ней растворённого кислорода, концентрация биогенов (Иванов и др., 2006 ; Овсяный и др., 2000)] и биологических показателей (численность и биомасса бактерио- и фитопланктона), позволили провести многомерный статистический анализ. Каноническая корреляция между двумя наборами переменных составила 86 % ($p < 0,001$), что свидетельствует о значительной связи биологических показателей с факторами среды. Дискриминантный анализ (использовали те же наборы данных) выявил достоверные отличия между тремя станциями в бухте Севастопольская (рис. 2), расположенными в зонах «слабого», «сильного» и «очень сильного» загрязнения (см. рис. 1А), согласно районированию, ранее предложенному в работах (Иванов и др., 2006 ; Овсяный и др., 2000).

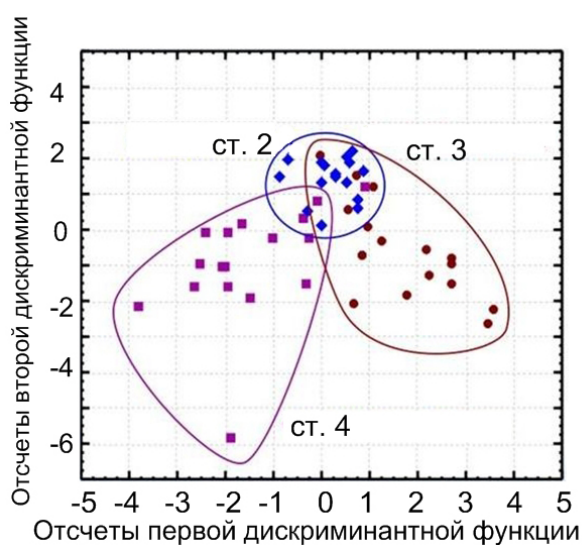


Рис. 2. Значения первой и второй дискриминантной функций при анализе физических, гидрохимических и биологических переменных (подробнее см. в тексте) для станций 2, 3, 4 в бухте Севастопольская в 1998–1999 гг. Наборы параметров всех станций достоверно отличались ($p < 0,001$)

Fig. 2. Values of the first and second discriminant functions in the analysis of physical, hydrochemical, and biological variables (for more information, see the text) for stations 2, 3, and 4 in the Sevastopol Bay in 1998–1999. Sets of indicators for all the stations were significantly different ($p < 0.001$)

Сезонные изменения численности бактериопланктона бухты Севастопольская. Изменения в течение годового цикла, происходящие в планктонных сообществах, обычно не соответствуют календарным сезонам, поэтому принято использовать понятие «биологические сезоны» (Усачёв, 1947). Для анализа годовой динамики численности бактерий в бухте Севастопольская мы выделили три периода: зимне-осенний — с ноября по февраль при температуре воды (T) ($9,0 \pm 0,95$) °C, весенний — с марта по май при T ($12,7 \pm 1,43$) °C, летне-осенний — с июня по октябрь при T ($24,4 \pm 0,33$) °C.

Анализ многолетних данных показал, что во все периоды исследований в бухте наиболее высокие, но переменные величины численности бактериопланктона обнаружены с июня по октябрь (в 78 % случаях). Минимальные количественные показатели микроорганизмов приурочены к осенне-зимнему (67 % проб) и весеннему (30 % проб) периодам года. Сезонная динамика изменений численности бактерий для 1992–2005 гг. в среднем для бухты соответствовала температурной кривой: с ноября по январь численность бактерий составляла $0,9 \cdot 10^6$ – $1,4 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹; затем, при прогреве воды, показатель постепенно увеличивался до $1,4 \cdot 10^6$ – $1,5 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹; при максимальных температурах, с июня по октябрь, происходило резкое повышение численности — до $2,1 \cdot 10^6$ – $2,7 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ (рис. 3А). Именно в летние месяцы в отдельные годы (1998, 2002), когда температура воды в бухте достигала максимальных величин (выше +28 °C), плотность микроорганизмов повышалась до $8,1 \cdot 10^6$ – $10 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹. Максимальная переменность численности зарегистрирована на ст. 3 (табл. 1).

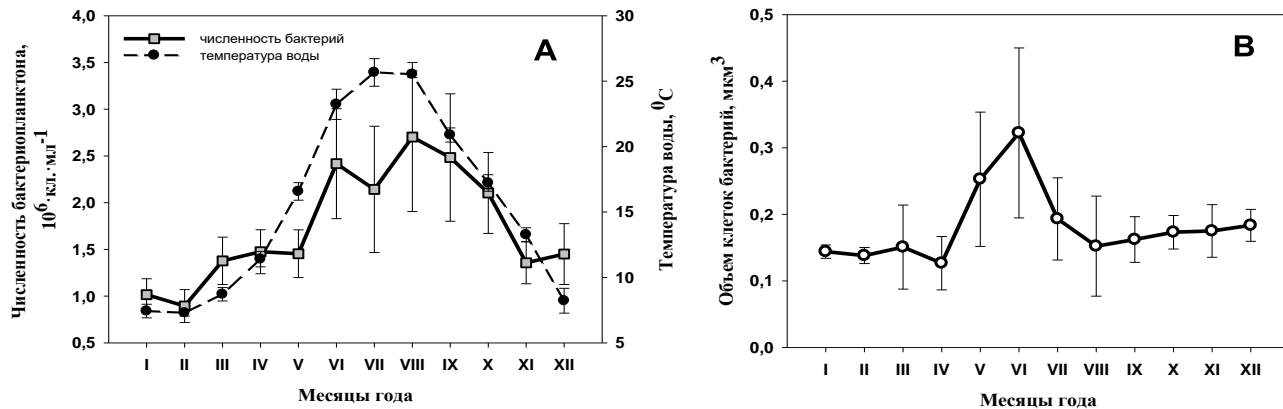


Рис. 3. Сезонные изменения структурных показателей бактериопланктона, осреднённые для всей акватории бухты Севастопольская: А — численность бактериопланктона ($\cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹) и температура воды ($^{\circ}$ C) (1992–2005); В — средний объём клеток бактерий (мкм³) (2004–2005). Данные приведены с доверительным интервалом 95 %

Fig. 3. Seasonal changes in bacterioplankton structural indicators, averaged for the entire water area of the Sevastopol Bay: А – bacterioplankton abundance ($\cdot 10^6$ cells·mL⁻¹) and water temperature ($^{\circ}$ C) (1992–2005); В – average bacterial cell volume (μm^3) (2004–2005). Data are presented with 95 % confidence interval

Морфологическая структура бактериопланктона. По данным люминесцентной микроскопии, в морфологической структуре бактериопланктона преобладали кокки (69–96 %) диаметром 0,36–0,86 мкм, объёмом 0,02–0,27 мкм³ и палочковидные клетки длиной 0,61–1,24 мкм, шириной 0,25–0,45 мкм, объёмом 0,50–0,65 мкм³. Весной на всех станциях обнаружены крупные кокки диаметром более 1 мкм, объёмом 0,52–0,55 мкм³. В летние месяцы во всей акватории бухты зарегистрированы также крупные палочки длиной более 2,0 мкм, шириной более 1,0 мкм и объёмом до 1,65 мкм³. Сезонные изменения численности и биомассы клеток, с учётом вклада разных морфологических групп, представлены на рис. 4А, В. Весной и летом численность палочек составляла от $0,07 \cdot 10^6$ до $1,1 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ (5–25 % от общего количества бактерий), а биомасса достигала 5,2–90,1 мг С·м⁻³ (их вклад в суммарную биомассу — 7–82 %).

Для детализации морфотипов микроорганизмов пробы бактериопланктона, собранные в 2019 г., исследованы с помощью электронной микроскопии. Полученные данные позволили расширить список групп бактериопланктона, зарегистрированных в акватории ранее. Наряду с кокками и палочковидными клетками (рис. 5В, D, E), размеры которых укладывались в диапазоны величин, полученных с помощью люминесцентной микроскопии, обнаружены более тонкие палочки длиной 0,92–1,21 мкм и шириной 0,15–0,18 мкм (рис. 5С), а также извитые формы (отнесённые нами к спириллам) длиной 1,55–2,13 мкм и шириной 0,22–0,37 мкм (рис. 5А). В исследованиях 2004–2005 гг. последние два морфотипа (тонкие палочки и извитые формы), вероятно, были причислены нами к палочковидным клеткам. Анализ природного бактериопланктона с помощью электронной микроскопии позволит, несомненно, в дальнейшем более детально изучить морфологию клеток.

Изменения среднего объёма бактериальных клеток. Для всех станций в акватории бухты Севастопольская в 2004 г. показатель среднего объёма клеток бактерий ($V_{\text{cp.}}$) характеризовался резким колебанием величин ($V_{\text{cp.max}}/V_{\text{cp.min}}$ изменялся на различных станциях в 11–26 раз). В 2005 г. вариабельность показателя была ниже на порядок ($V_{\text{cp.max}}/V_{\text{cp.min}}$ изменялся в 2–4 раза) (табл. 1). Для всей акватории объём клеток микроорганизмов в 2004 г. был достоверно меньшим (парный t -тест, $p < 0,05$), чем в 2005 г., — $(0,16 \pm 0,05)$ и $(0,20 \pm 0,03)$ мкм³ соответственно.

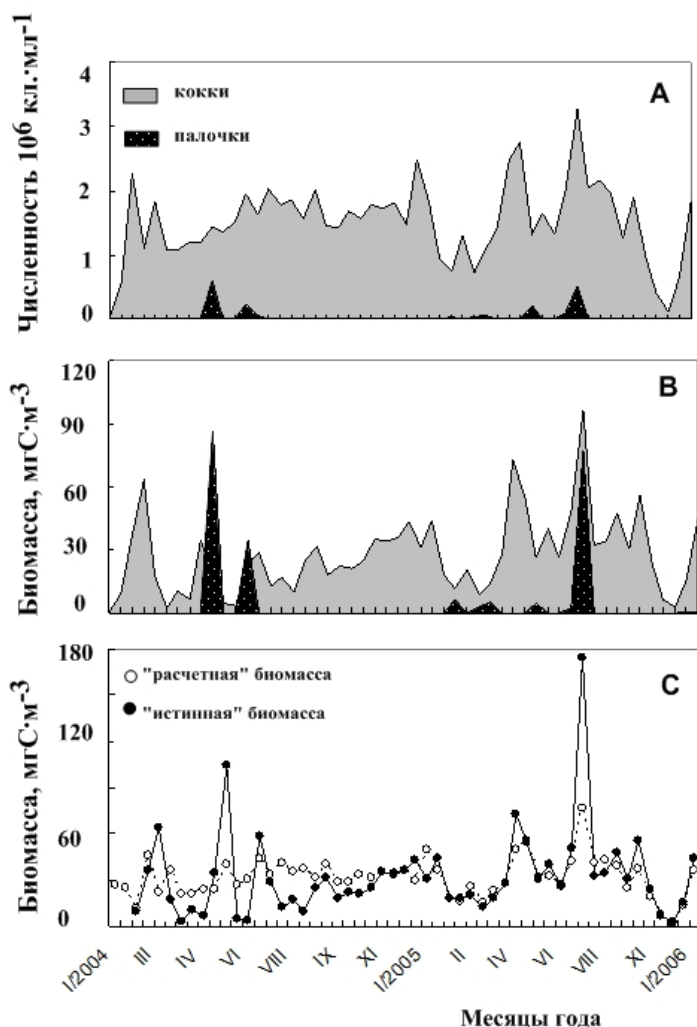


Рис. 4. Количественные показатели бактериопланктона бухты Севастопольская (станция 3, 2004–2005 гг.): А — численность бактериопланктона с учётом двух групп клеток (кокки и палочки); В — биомасса бактериопланктона с учётом двух групп клеток; С — соотношение величин «истинной» биомассы бактериопланктона [рассчитана по промерам клеток и «расчётной» [с использованием коэффициента ($2 \cdot 10^{-14}$ г С·кл. $^{-1}$) (Lee & Furman, 1987)]

Fig. 4. Bacterioplankton quantitative indicators in the Sevastopol Bay (station 3, 2004–2005): А – bacterioplankton abundance, considering two groups of cells (cocci and rod-shaped cells); В – bacterioplankton biomass, considering two groups of cells; С – ratio of the values of “true” bacterioplankton biomass [calculated by cell measurements] and “calculated” one [using the conversion factor ($2 \cdot 10^{-14}$ g C·cell $^{-1}$) (Lee & Furman, 1987)]

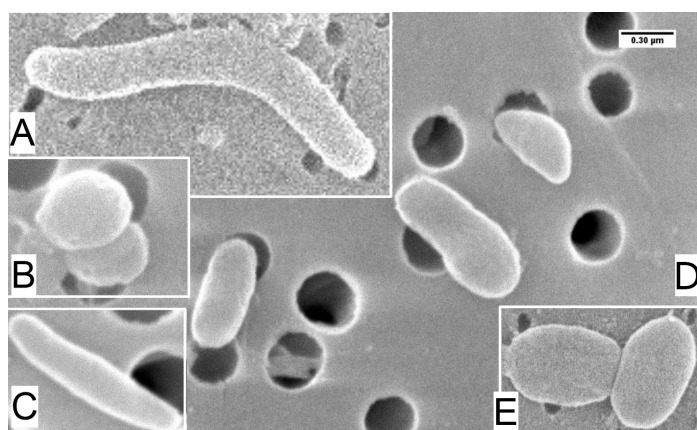


Рис. 5. Морфотипы клеток бактериопланктона бухты Севастопольская по данным электронной микроскопии: А — извитые формы (спириллы); В — округлые формы (кокки); С — палочковидные формы (тонкие палочки); D и E — палочковидные формы (толстые палочки)

Fig. 5. Morphotypes of bacterioplankton cells of the Sevastopol Bay by electron microscopy: А – convoluted forms (spirilla); В – rounded forms (cocci); С – rod-shaped forms (thin rods); D and E – rod-shaped forms (thick rods)

Изменения среднего объёма бактериальных клеток в целом для акватории за весь период исследования имели чётко выраженный сезонный ход. В мае и июне, за счёт появления в сообществе бактериопланктона клеток крупного размера, зарегистрировано увеличение $V_{\text{ср}}$ — до $(0,25 \pm 0,10)$ и $(0,32 \pm 0,13)$ мкм 3 соответственно. В течение остального периода года данный показатель был почти вдвое ниже (рис. 3В).

Подходы к расчёту биомассы бактериопланктона и динамика показателя в акватории бухты Севастопольская. Биомассу бактерий рассчитывают с помощью различных коэффициентов (Bratbak, 1985 ; Lee & Furman, 1987), позволяющих напрямую перейти от численности бактерий к биомассе в углеродных единицах. Как отмечено выше, в данном исследовании мы принимали, что содержание углерода в одной бактериальной клетке составляет 20 фг ($2 \cdot 10^{-14}$ г С·кл.⁻¹) (Lee & Furman, 1987).

В 2004–2005 гг., наряду с расчётом биомассы с помощью коэффициента (Lee & Furman, 1987), мы выполнили непосредственные промеры клеток, вычислили «истинную» биомассу и сравнили полученные величины (см. табл. 1). Оказалось, что графики сезонных изменений «расчётной» биомассы были более сглаженными. Весной и летом, когда в пробах присутствовали в значительных количествах клетки бактерий крупных размеров, величины «расчётной» биомассы были в 2–2,5 раза ниже, чем биомассы, определённой по промерам клеток. И наоборот: в апреле — мае и августе — октябре 2004 г., когда в пробах доминировали мелкие клетки, значения «расчётной» биомассы были ниже, чем «истинной» (рис. 4А, В и С). При этом статистический анализ всего массива данных не выявил достоверных отличий (парный *t*-тест, $p > 0,05$) между величинами биомассы бактериопланктона, полученными указанными методами, — ($27,3 \pm 4,3$) и ($30,5 \pm 7,5$) мг С·м⁻³ для «расчётной» и «истинной» биомассы соответственно.

При детальном изучении взаимосвязей внутри микробного сообщества более целесообразно проводить измерения бактериальных клеток. При отсутствии подобных измерений допустимо использовать принятые в микробиологии постоянные коэффициенты (Bratbak, 1985 ; Lee & Furman, 1987).

ОБСУЖДЕНИЕ

В наиболее подверженных антропогенному воздействию прибрежных морских акваториях (бухты, лагуны, эстуарии, заливы) показатели общей численности бактериопланктона характеризуются высокими значениями с выраженной вариабельностью величин вне зависимости от географического положения и климатических условий (Копылов и Косолапов, 2011 ; Практическая экология прибрежных регионов..., 1990 ; Heidelberg et al., 2002). Как правило, в периоды окончания цветения и последующего отмирания одноклеточных водорослей численность бактериопланктона существенно возрастает (Мурзов и др., 1999). Максимальные значения численности регистрируют в летне-осенние месяцы, при высоких температурах воды. По мере удаления от берега содержание бактерий снижается (Копылов и Косолапов, 2011 ; Практическая экология прибрежных регионов..., 1990 ; Heidelberg et al., 2002). Например, в заливе Чесапикский (Северная Америка) (эстуарий реки Саскуэханна, впадающей в Атлантический океан) численность микроорганизмов изменялась в пределах $1 \cdot 10^6$ – $20 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹ (Heidelberg et al., 2002). Для Бургаского залива (западная часть Чёрного моря) плотность бактериального сообщества составляла $1 \cdot 10^6$ – $12 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹ (Практическая экология прибрежных регионов..., 1990). Близкие величины *N* обнаружены в бухтах Геленджикская и Анапская (северо-восточная часть Чёрного моря): содержание микроорганизмов в летний период достигало $12,7 \cdot 10^6$ и $14,2 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹ соответственно. Эти показатели соотносятся с уровнем гиперэвтрофных вод (Селифонова, 2015 ; Сорочкин, 1973). Для эстуариев рек Кананейя (побережье Бразилии, Атлантический океан) и Эльба (побережье Северного моря) плотность планктонной микробной популяции была ниже; значения соотносились с мезотрофным и эвтрофным уровнями — $0,2 \cdot 10^6$ – $3,8 \cdot 10^6$ и $1,8 \cdot 10^6$ – $4,8 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹ соответственно (Barrera-Alba et al., 2009 ; Karrasch et al., 2003).

В целом порядок величин общей численности бактерий, полученный нами в бухте Севастопольская ($1 \cdot 10^6$ – $10 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹), сопоставим с данными, известными для аналогичных загрязнённых акваторий Мирового океана, включая Чёрное море (табл. 2).

Таблица 2. Численность бактерий в поверхностном слое моря из различных прибрежных районов Мирового океана (бухты, заливы, эстуарии)**Table 2.** Bacterial abundance in sea surface layer from different coastal areas of the World Ocean (bays, gulfs, and estuaries)

Район исследования	Численность бактерий, ·10 ⁶ кл.·мл ⁻¹	Ссылка
Залив Чесапикский (Атлантический океан)	1–20	Heidelberg et al., 2002
Залив Бургасский (Чёрное море)	1–12	Практическая экология прибрежных регионов..., 1990
Бухта Анапская (Чёрное море)	2,8–8,6* (max 14,2)	Селифонова, 2015
Бухта Геленджикская (Чёрное море)	2,8–7,1* (max 12,7)	Селифонова, 2015
Бухта Севастопольская (Чёрное море)	0,1–10	Собственные данные
Эстуарий реки Эльба (Северное море)	1,8–4,8	Копылов и Косолапов, 2011 ; Karrasch et al., 2003
Эстуарий реки Кананейя (Атлантический океан)	0,2–3,8	Копылов и Косолапов, 2011 ; Barrera-Alba et al., 2009

Примечание: * — приведены средние показатели за период исследований.

Note: * – average values for the research period are given.

Основную массу естественных обитателей водных бактериоценозов в морских акваториях в норме составляют кокковидные формы, которые осуществляют завершающие стадии разложения более стойких соединений органических веществ (Богданова, 2015 ; Пономарева, 1978). Так, в относительно малозагрязнённых районах Кольского залива в бактериальных сообществах доминировали грамположительные бактерии, чаще кокковидных форм; в более эвтрофированных районах большая часть была представлена палочковидными бактериями (Богданова, 2015 ; Пономарева, 1978). В северо-восточной части Чёрного моря (бухта Голубая) преобладали кокковидные формы небольших размеров; вне зависимости от сезона их доля была максимальной на прибрежных станциях (до 83 %) (Мошарова и Сажин, 2007). Полученные нами данные о соотношении морфотипов (преобладание кокков, 69–96 %) и величины объёмов бактериальных клеток (для кокков — 0,02–0,27 мкм³; для палочек — 0,50–0,65 мкм³) в бухте Севастопольская согласуются с материалами других авторов. Доминирование кокковидных форм клеток во всех участках акватории бухты опосредованно указывает на её относительно стабильное состояние.

Наряду с типичной автохтонной морской микрофлорой (кокки и палочковидные клетки), в прибрежных акваториях часто регистрируют извитые формы. Это прежде всего условно-патогенные микроорганизмы рода *Vibrio*. Отметим, что подобные данные были получены методами, отличными от метода прямого счёта клеток на фильтрах. Так, на литорали Кольского залива (метод последовательных разведений и культивирование) показана встречаемость вибрионов только в акваториях, близких к коллектору бытовых стоков (Богданова, 2015). Методом флуоресцентной гибридизации *in situ* вибрионы обнаружены у побережья Северного моря; летом они составляли лишь 2,2 % от общей численности бактерий, зимой их количество значительно снижалось (Oberbeckmann et al., 2012). Такая же сезонность представителей рода *Vibrio* отмечена при культивировании проб из прибрежных вод у Кавказского побережья (восточная часть Чёрного моря) (Janelidze et al., 2011). Наряду с оценкой стандартных показателей качества морской

среды, вероятно, требуется индикация численности условно-патогенной микрофлоры, однако подобные работы относятся к санитарно-микробиологическим исследованиям, а не экологическим. Отсутствие в наших пробах (2004–2005) извитых форм было связано, возможно, с методическими ограничениями прямого микроскопического учёта бактериопланктона (фильтрация небольшого объёма воды и сложность идентификации при увеличении микроскопа 1000 \times), а также с расположением станций отбора проб на значительном удалении от коллекторов сточных вод. Идентификация обнаруженных нами в 2019 г. бактерий извитых форм (предварительно отнесены к спириллам) требует проведения дополнительных исследований электронно-микроскопическим и молекулярным методами.

Анализ многолетней динамики численности бактериопланктона на ст. 2 в бухте Севастопольская (1966–2007) показал цикличность изменений данного показателя (Рылькова, 2013). Аналогичная тенденция обнаружена нами и для других участков акватории бухты (см. табл. 1, рис. 6). Периоды повышения величин численности бактерий сменялись периодами относительно стабильного состояния сообщества.

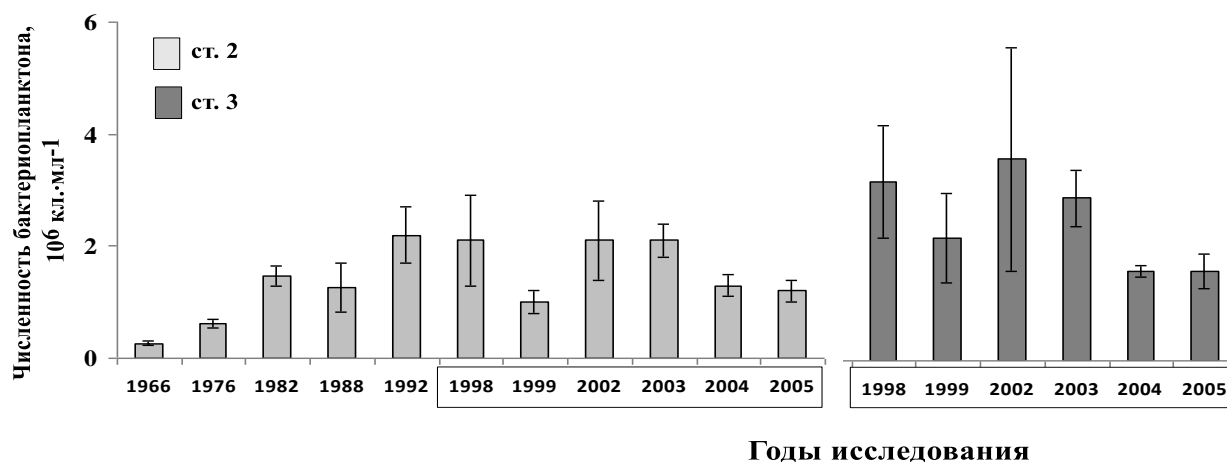


Рис. 6. Межгодовая динамика среднегодовой численности бактериопланктона в открытой (ст. 2) и кутовой частях (ст. 3) бухты Севастопольская (данные 1966–1988 гг. — по (Горбенко, 1977 ; Чепурнова и др., 1993 ; Шумакова, 1980); данные 1992 г. предоставлены В. А. Пономаренко)

Fig. 6. Interannual dynamics of average annual bacterioplankton abundance in the open (st. 2) and tail-end areas (st. 3) of the Sevastopol Bay (data for 1966–1988 – according to (Gorbenko, 1977 ; Chepurnova et al., 1993 ; Shumakova, 1980); data for 1992 provided by V. A. Ponomarenko)

Отмеченное сходство межгодовой динамики численности бактериопланктона в различных участках акватории могло быть связано со схожими гидролого-метеорологическими условиями, зарегистрированными в целом для бухты Севастопольская (табл. 3) (Иванов и др., 2006).

Условия, зафиксированные в бухте в 1998, 2002 и 2003 гг. (обильные осадки, аварийный сброс, высокие летние температуры, замедление водообмена), стимулировали интенсивное развитие гетеротрофной микрофлоры, особенно в летние месяцы. В этот период исследований выявлены высокие величины $N_{cp./год.}$ и более выраженные колебания показателя численности в течение годового цикла (в 1,9–4,4 раза). Напротив, в 1999 и 2004 гг., на фоне повышения уровня моря и интенсивной адвекции, качество воды в бухте повысилось, что способствовало снижению $N_{cp./год.}$ и меньшей вариабельности (в 1,3–1,9 раза) показателя численности микроорганизмов (табл. 1, рис. 6).

Таблица 3. Основные особенности гидрометеорологического режима в бухте Севастопольская в 1998–2004 гг. [по (Иванов и др., 2006)]**Table 3.** Main hydrological and meteorological peculiarities in the Sevastopol Bay in 1998–2004 [according to (Ivanov et al., 2006)]

Год	Гидрометеорологические условия
1998	Наблюдалось поступление большого объёма стока речных вод и аварийного сброса вод из Чернореченского водохранилища
1999	Период характеризовался интенсивной адвекцией морских вод, которая положительно повлияла на химический состав и качество вод бухты, однако на фоне высоких температур в летние месяцы из-за ослабления гидродинамических процессов на кутовых станциях возникали явления гипоксии
2002	Зафиксированы высокие значения температуры воздуха и воды в летний период и необычно высокий уровень воды в осенний сезон из-за обильных осадков
2003	Отмечено аномальное понижение уровня моря, преобладал сток воды из бухты, что замедляло процессы водообмена бухты с морем. Зарегистрированы частые апвеллинги и пониженная температура воды
2004	Наблюдалось повышение уровня моря, в результате адвекции в бухту поступали чистые морские воды с повышенной солёностью

Интересно, что в 1998, 2002, 2003 гг. и в 1999, 2004, 2005 гг. нами получены близкие минимальные величины численности бактериопланктона ($0,4 \cdot 10^6$ – $1,6 \cdot 10^6$ и $0,1 \cdot 10^6$ – $0,7 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ соответственно), а также отмечено снижение максимальных значений с $2,1 \cdot 10^6$ – $10,0 \cdot 10^6$ до $1,3 \cdot 10^6$ – $3,8 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ (табл. 1). Известно, что небольшой разброс величин нижних значений численности микроорганизмов говорит о достаточном запасе усвояемого органического вещества, тогда как верхние значения определяются временным поступлением аллохтонного или автохтонного органического вещества, например при цветениях фитопланктона (Романенко, 1985).

Цикличность в многолетней динамике численности бактериопланктона, обнаруженная на ст. 2 в бухте Севастопольская (Рылькова, 2013) и подтверждённая нами для других участков акватории, отмечена также у побережья Болгарии, в северо-западной и северо-восточной части Чёрного моря (Мошарова и Сажин, 2007 ; Практическая экология прибрежных регионов..., 1990). Это может свидетельствовать о большой экологической ёмкости прибрежных акваторий и способности экосистем к стабилизации и восстановлению при снижении влияния негативных факторов среды и антропогенного воздействия (Рылькова, 2013).

Известно, что гидрометеорологические условия обуславливают значительную изменчивость гидрохимической обстановки в бухте Севастопольская, что оказывает влияние на уровень развития гидробионтов (Иванов и др., 2006). Проведённый в 1998–1999 гг. многомерный статистический анализ (см. рис. 2) подтвердил высокую степень связи биологических и абиотических показателей, а также достоверные отличия для трёх станций (ст. 2, 3, 4), то есть в разных по гидролого-гидрохимическому режиму участках бухты создавались неоднородные условия для развития биотической составляющей.

В современных исследованиях для определения статуса трофности акватории часто используют оценки индекса эвтрофикации E-TRIX (при его расчёте учитывают концентрации растворённого кислорода, общего фосфора, суммы минеральных форм азота и хлорофилла *a*) (Vollenweider et al., 1998). На ст. 2, 5, расположенных вблизи открытого моря, этот показатель составляет 5,10; на ст. 3 (в кутовой части бухты) E-TRIX повышается до 5,7, что характерно для акваторий с высоким трофическим уровнем и удовлетворительным качеством вод (значения E-TRIX от 5 до 6) (Губанов и др., 2015 ; Слепчук и др., 2017). Интенсивность хронического загрязнения акватории

нефтепродуктами (80 и 180 мг на 100 г для ст. 2 и ст. 3 соответственно) и тяжёлыми металлами нарастает от открытых вод вглубь бухты (Осадчая и др., 2004). Количественные показатели бактериопланктона также увеличиваются в этом направлении, что указывает на повышение трофности вод (см. табл. 1).

В кутовых участках бухты в определённые сезоны формировались особые условия существования для гидробионтов. Так, в районе ст. 3 сильное влияние оказывали стоки реки Чёрная, несущие дополнительное количество аллохтонного органического вещества. Для ст. 4 характерны ограниченный водообмен, наличие промышленных, бытовых и ливневых стоков и частая блокировка загрязнённых вод (Губанов и др., 2015 ; Иванов и др., 2006). Подобные условия являются благоприятными для развития микроорганизмов и могут быть причиной локальных резких «вспышек» их численности. Предполагается, что на кутовых ст. 3 и 4 в отдельные годы происходит формирование сезонных экотональных зон. Стратегия жизни биотических комплексов экотонных должна обеспечивать системе устойчивое существование в неустойчивой среде, характеризующейся, как правило, ростом разнообразия и плотности организмов, повышенной частотой и широким диапазоном флуктуаций её показателей, а в некоторых случаях — повышением биологической продуктивности. При определённых условиях после состояния временной разбалансировки могут формироваться новые относительно устойчивые структуры (Экотоны в биосфере, 1997). Действительно, в этих участках акватории отмечена сильная вариабельность показателей численности и биомассы бактерий (табл. 1).

Между тем динамика развития бактериопланктона зависит не только от абиотических факторов среды, но и от биотической составляющей планктонного сообщества. Известно, что после зимне-весеннего цветения фитопланктона и последующего его отмирания высвобождается большое количество растворённого органического вещества. Приблизительно через месяц, как правило, происходит увеличение численности бактериопланктона, а также всех других групп гетеротрофных организмов микропланктонного сообщества (Мурзов и др., 1999). Для бухты Севастопольская установлено, что сезонные изменения биомассы фито- и бактериопланктона происходили в противофазе: после периода активной вегетации микроводорослей мы наблюдали прирост биомассы бактериопланктона (Лопухина и др., 2006 ; Рылькова, 2010). Обнаруженное повышение бактериальной численности весной (рис. 3А) было, по-видимому, следствием обеспеченности микроорганизмов питательными веществами за счёт предшествующего развития фитопланктонного комплекса (Бульон, 2002 ; Копылов и Косолапов, 2011 ; Church, 2008).

Одной из основных причин снижения концентрации бактериопланктона в морских и пресноводных экосистемах является выедание его фаготрофными жгутиконосцами и инфузориями (Sherr et al., 1992). В тёплый период года в различных прибрежных экосистемах отмечены высокие показатели численности фаготрофов, диапазоны годовых колебаний которой могут составлять 6–10 раз и более, тогда как сезонные изменения численности бактерий меньше (Tsai et al., 2013). Подтверждением влияния консументов на развитие микробиального сообщества может служить изменение размерной структуры бактерий (Голубков, 2013). В экспериментах показано, что инфузории и бесцветные жгутиковые предпочитают бактерий крупных размеров, которые обычно являются активно растущими или делящимися клетками. Таким образом, бактериальное сообщество при активном выедании фаготрофами зачастую представлено мелкими, медленно растущими клетками. В отсутствие потребителей крупные бактерии становятся более многочисленными (Gonzalez et al., 1990 ; Simek & Chrzanowski, 1992).

Для бухты Севастопольская нами ранее установлено, что в марте — апреле 2004 и 2005 гг. значимо повышалась численность потребителей бактерий. Весной 2004 г. численность бесцветных жгутиконосцев была максимальной и составляла $10 \cdot 10^3$ – $43 \cdot 10^3$ кл.·мл⁻¹ (биомасса —

42,7–1525,5 мг·м⁻³); численность инфузорий достигала $0,9 \cdot 10^3$ – $8,0 \cdot 10^3$ кл·мл⁻¹ (биомасса — 16,0–99,0 мг·м⁻³). В течение годового цикла выявлена достоверная отрицательная взаимосвязь между численностью фаготрофов и обилием бактерий на всех исследуемых станциях. Весной 2005 г. биомасса потребителей бактерий снизилась (для жгутиковых — в среднем в 8 раз; для инфузорий — в 3 раза). Однако в 2005 г. связь между численностью бактерий и обилием питающихся ими организмов была статистически недостоверной (Лопухина и др., 2006 ; Рылькова, 2010).

Повышение среднего объёма бактериальных клеток до 0,27 и 0,32 мкм³ (за счёт появления крупных кокков и палочек) в мае — июне 2004 и 2005 гг. (рис. 3В) связано, вероятно, со снижением численности фаготрофов в этот период года (Лопухина и др., 2006 ; Рылькова, 2010) и может рассматриваться как ответная реакция бактерий на процесс выедания, способствующая восстановлению структуры микробного сообщества. Кроме того, при активном развитии сообществ бесцветных жгутиковых и инфузорий в целом за 2004 г. средний объём клеток бактериопланктона составил $(0,16 \pm 0,05)$ мкм³; через год, когда «вспышки» развития фаготрофов не были зарегистрированы, бактерии были достоверно крупнее: средний объём — $(0,20 \pm 0,03)$ мкм³.

Таким образом, наличие достоверной отрицательной корреляции между обилием микроорганизмов и численностью их потребителей, а также достоверное снижение среднего объёма клеток бактериопланктона в периоды массового развития инфузорий и гетеротрофных жгутиконосцев свидетельствуют о наличии прямых трофических связей по типу хищник — жертва, что подтверждает значимость процесса выедания в регулировании численности бактериопланктона. Близкие результаты описаны в литературе, посвящённой роли микробной «петли» в функционировании планктонных сообществ в морских и пресноводных экосистемах (Бульон, 2002 ; Голубков, 2013 ; Копылов и Косолапов, 2011 ; Мурзов и др., 1999 ; Gonzalez et al., 1990 ; Sherr et al., 1992 ; Tsai et al., 2013).

Другой причиной снижения численности бактерий в течение годового цикла может быть вирусное инфицирование микробного сообщества (Голубков, 2013 ; Копылов и Косолапов, 2011 ; Proctor & Fuhrman, 1990). Сезонные изменения концентрации вирусов тесно связаны с изменениями численности их хозяев (Lymer et al., 2008 ; Sanda & Larsen, 2006). Максимальные величины численности вирусных частиц в водных экосистемах регистрируют в тёплый весенне-летний период; зимой их содержание обычно является невысоким (Jacquet et al., 2010). Весной повышению концентрации вирусов предшествует интенсивное развитие фитопланктонного сообщества (Maurin et al., 1997). Летом нарастанию численности вирусов способствует высокая численность бактерий (Filippini et al., 2008). Вирусное инфицирование, вызывающее лизис клеток хозяина, было, вероятно, одной из причин зафиксированного нами в середине лета снижения количества микроорганизмов (рис. 3А).

Полученные данные позволяют говорить об индикаторной роли бактериопланктона при мониторинговых исследованиях водных экосистем и могут быть использованы в экологическом районировании акватории на абиотическом фоне (Barrera-Alba et al., 2009 ; Janelidze et al., 2011 ; Lopukhin et al., 2008).

Заключение. В бухте Севастопольская за весь период исследований (1992–2005) численность бактерий варьировала от $0,2 \cdot 10^6$ до $10 \cdot 10^6$ кл·мл⁻¹, биомасса — от 2 до 201 мг С·м⁻³. В морфологической структуре бактериопланктона бухты преобладали (69–96 %) кокки диаметром 0,36–0,86 мкм и объёмом 0,02–0,27 мкм³, а также палочковидные клетки длиной 0,6–1,2 мкм, шириной 0,2–0,4 мкм и объёмом 0,50–0,65 мкм³. Минимальные значения численности, биомассы и объёма клеток бактериопланктона зафиксированы в открытых участках бухты (ст. 2, 5) зимой, максимальные — в кутовой части (ст. 3, 4) в летние месяцы.

Отмечена целесообразность проведения непосредственных промеров клеток бактериопланктона для определения «истинной» биомассы и более детального изучения микропланктонного сообщества, но при отсутствии таких измерений допустимо использовать для расчётов постоянные коэффициенты.

Показана значимая связь биологических показателей с абиотическими факторами среды (каноническая корреляция 86 %, $p < 0,001$). Дискриминантный анализ выявил достоверные отличия по количественным показателям бактериопланктона для трёх станций, расположенных в участках акватории с разной скоростью водообмена, степенью общей загрязнённости и удалённостью от открытого моря.

Наличие достоверной отрицательной корреляции между обилием микроорганизмов и численностью их потребителей, а также достоверное снижение среднего объёма клеток бактериопланктона в периоды массового развития инфузорий и гетеротрофных жгутиконосцев свидетельствуют о наличии прямых трофических связей по типу хищник — жертва, что подтверждает значимость процесса выедания в регулировании численности бактериопланктона.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6).

Благодарность. Авторы выражают искреннюю благодарность В. А. Пономаренко, Л. А. Манжос, Ю. В. Брянцевой, Н. А. Гавриловой и В. В. Губанову за предоставление данных по различным группам планктонных организмов; В. П. Парчевскому — за помощь в статистической обработке материала; А. Б. Боровкову и Р. Г. Геворгизу — за ценные замечания, позволившие улучшить текст и иллюстрации в статье; В. Н. Лишаеву — за помощь при работе на электронном микроскопе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Богданова О. Ю. Таксономический состав микробного населения литорали Кольского залива // *Евразийский Союз Учёных*. 2015. № 4–10 (13). С. 8–11. [Bogdanova O. Yu. Taksonomicheskii sostav mikrobnogo naseleniya litorali Kol'skogo zaliva. *Evraziiskii Soyuz Uchenykh*, 2015, no. 4–10 (13), pp. 8–11. (in Russ.)]
2. Брок Т. *Мембранная фильтрация* : пер. с англ. Москва : Мир, 1987. 464 с. [Brock T. *Membrane Filtration* : transl. from Engl. Moscow : Mir, 1987, 464 p. (in Russ.)]
3. Бульон В. В. Структура и функция микробной «петли» в планктоне озёрных систем // *Биология внутренних вод*. 2002. № 2. С. 5–14. [Bul'on V. V. Struktura i funktsiya mikrobial'noi "petli" v planktone ozernykh system. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2002, no. 2, pp. 5–14. (in Russ.)]
4. Голубков С. М. Роль консументов в динамике пищевых цепей и функционировании водных экосистем // *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. 2013. № 6 (4). С. 335–353. [Golubkov S. M. The role of consumers in food web dynamics and functioning of aquatic ecosystems. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya*, 2013, no. 6 (4), pp. 335–353. (in Russ.)]
5. Горбенко Ю. А. *Экология морских перифитонных организмов*. Киев : Наукова думка, 1977. 252 с. [Gorbenko Yu. A. *Ekologiya morskikh perifitonnykh organizmov*. Kyiv : Naukova dumka, 1977, 252 p. (in Russ.)]
6. Губанов В. И., Губанова А. Д., Родионова Н. Ю. Диагноз трофности вод Севастопольской бухты и взморья г. Севастополя // *Актуальные проблемы аквакультуры в современный период* : материалы междунар. науч. конф., Ростов-на-Дону, 28.09.2015 – 02.10.2015. Ростов-на-Дону : АзНИИРХ, 2015. С. 64–67. [Gubanov V. I., Gubanova A. D., Rodionova N. Yu. Diagnost trofnosti vod Sevastopol'skoi bukhty i vzmor'ya g. Sevastopolya. In: *Aktual'nye problemy akvakul'tury v sovremennyi period* : materialy mezhdunar. nauch. konf., Rostov-on-Don, 28.09.2015 – 02.10.2015. Rostov-on-Don : AzNIIRKH, 2015, pp. 64–67. (in Russ.)]

7. Иванов В. А., Овсяный Е. И., Репетин Л. Н., Романов А. С., Игнатъева О. Г. *Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты и его изменения под воздействием климатических и антропогенных факторов*. Севастополь, 2006. 91 с. (Препринт / МГИ НАН Украины). [Ivanov V. A., Ovsyanyi E. I., Repetin L. N., Romanov A. S., Ignat'eva O. G. *Gidrologo-gidrokhimicheskii rezhim Sevastopol'skoi bukhty i ego izmeneniya pod vozdeistviem klimaticheskikh i antropogennykh faktorov*. Sevastopol, 2006, 91 p. (Preprint / MHI of the NAS of Ukraine). (in Russ.)]
8. Копылов А. И., Косолапов Д. Б. *Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем*. Ижевск : Книгоград, 2011. 330 с. [Kopylov A. I., Kosolapov D. B. *Mikrobnaya "petlya" v planktonnykh soobshchestvakh morskikh i presnovodnykh ekosistem*. Izhevsk : Knigograd, 2011, 330 p. (in Russ.)]
9. Лебедева М. Н., Шумакова Г. В. К вопросу о достоверности данных, полученных методом прямого учёта бактерий на фильтрах // *Микробиология*. 1969. Т. 38, вып. 2. С. 351–357. [Lebedeva M. N., Shumakova G. V. K voprosu o dostovernosti dannykh, poluchennykh metodom pryamogo ucheta bakterii na fil'trakh. *Mikrobiologiya*, 1969, vol. 38, iss. 2, pp. 351–357. (in Russ.)]
10. Лопухина О. А., Рылькова О. А., Гаврилова Н. А., Губанов В. В. Вклад различных групп микрогетеротрофов в суммарную биомассу микропланктона Севастопольской бухты // *Состояние и проблемы продукционной гидробиологии* : сб. науч. работ по материалам докл. на междунар. конф. «Водная экология на заре XXI века», посвящ. 100-летию со дня рожд. Г. Г. Винберга. Москва, 2006. С. 189–198. [Lopukhina O. A., Ryl'kova O. A., Gavrilova N. A., Gubanov V. V. Vklad razlichnykh grupp mikrogeterotrofov v summarnuyu biomassu mikroplanktona Sevastopol'skoi bukhty. In: *Sostoyanie i problema produktsionnoi gidrobiologii* : sb. nauch. rabot po materialam dokl. na mezhdunar. konf. "Vodnaya ekologiya na zare XXI veka", posvyashch. 100-letiyu so dnya rozhd. G. G. Vinberga. Moscow, 2006, pp. 189–198. (in Russ.)]
11. Морочковский В. А., Ковальчук Ю. Л. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты // *Ихтиофауна черноморских бухт в условиях антропогенного воздействия*. Киев : Наукова думка, 1993. С. 17–24. [Morochkovskii V. A., Koval'chuk Yu. L. *Gidrologo-gidrokhimicheskii rezhim Sevastopol'skoi bukhty*. In: *Ikhtiofauna chernomorskikh bukht v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya*. Kyiv : Naukova dumka, 1993, pp. 17–24. (in Russ.)]
12. Мошарова И. В., Сажин А. Ф. Бактериопланктон северо-восточной части Чёрного моря в летний и осенний периоды 2005 г. // *Океанология*. 2007. Т. 47, № 5. С. 720–728. [Mosharova I. V., Sazhin A. F. Bacterioplankton in the northeastern part of the Black Sea during the summer and autumn of 2005. *Okeanologiya*, 2007, vol. 47, no. 5, pp. 720–728. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S0001437007050098>
13. Мурзов С. А., Гаврилова Н. А., Самышев Э. З. Гетеротрофный нанопланктон и инфузории в Севастопольской бухте: состав, обилие, распределение и их изменчивость // *Акватория и берега Севастополя: экосистемные процессы и услуги обществу*. Севастополь : Аквавита, 1999. С. 121–130. [Murzov S. A., Gavrilova N. A., Samyshev E. Z. Geterotrofnii nanoplankton i infuzorii v Sevastopol'skoi bukhte: sostav, obilie, raspredelenie i ikh izmenchivost'. In: *Akvatoriya i berega Sevastopolya: ekosistemnye protsessy i uslugi obshchestvu*. Sevastopol : Akvavita, 1999, pp. 121–130. (in Russ.)]
14. Овсяный Е. И., Кемп Р. Б., Репетин Л. Н., Романов А. С. Гидролого-гидрохимический режим Севастопольской бухты в условиях антропогенного воздействия (по наблюдениям 1998–1999 гг.) // *Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. С. 79–103. [Ovsyanyi E. I., Kemp R. B., Repetin L. N., Romanov A. S. *Gidrologo-gidrokhimicheskii rezhim Sevastopol'skoi bukhty v usloviyakh antropogennogo vozdeistviya* (po nablyudeniya 1998–1999 gg.). In: *Ekologicheskaya bezopasnost' pribrezhnoi i shel'fovoi zon i kompleksnoe ispol'zovanie resursov shel'fa*. Sevastopol : EKOSI-Gidrofizika, 2000, pp. 79–103. (in Russ.)]
15. Орехова Н. А., Вареник А. В. Современный гидрохимический режим Севастопольской бухты // *Морской гидрофизический журнал*. 2018. Т. 34, № 2. С. 134–146. [Orekhova N. A.,

- Varenik A. V. Current hydrochemical regime of the Sevastopol Bay. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2018, vol. 34, no. 2, pp. 134–146. (in Russ.). <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2018-2-134-146>
16. Осадчая Т. С., Алёмов С. В., Шадрина Т. В. Экологическое качество донных осадков Севастопольской бухты: ретроспектива и современное состояние // *Экология моря*. 2004. Вып. 66. С. 82–87. [Osadchaya T. S., Alemov S. V., Shadrina T. V. Ecological quality of Sevastopol Bay bottom sediments: Retrospective and present-day state. *Ekologiya morya*, 2004, iss. 66, pp. 82–87. (in Russ.)]
 17. Пономарева Л. В. *Санитарно-микробиологическая характеристика Кольского залива* : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1978. 20 с. [Ponomareva L. V. *Sanitarno-mikrobiologicheskaya kharakteristika Kol'skogo zaliva* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Saratov, 1978, 20 p. (in Russ.)]
 18. Потапова Н. А., Королевская Т. В. К методике определения биомассы бактериальных клеток // *Гидробиологический журнал*. 1991. Т. 27, № 1. С. 83–88. [Potapova N. A., Korolevskaya T. V. On procedure to determine biomass of bacterial cells. *Gidrobiologicheskii zhurnal*, 1991, vol. 27, no. 1, pp. 83–88. (in Russ.)]
 19. *Практическая экология прибрежных регионов. Чёрное море* / под ред. В. П. Кеонджяна, А. М. Кудина, Ю. В. Терехина. Киев : Наукова думка, 1990. 250 с. [*Prakticheskaya ekologiya pribrezhnykh regionov. Chernoe more* / V. P. Keondzhyan, A. M. Kudin, Yu. V. Terekhin (Eds). Kyiv : Naukova dumka, 1990, 250 p. (in Russ.)]
 20. Родина А. Г. *Методы водной микробиологии (практическое руководство)*. Москва : Наука, 1965. 364 с. [Rodina A. G. *Metody vodnoi mikrobiologii (prakticheskoe rukovodstvo)*. Moscow : Nauka, 1965, 364 p. (in Russ.)]
 21. Романенко В. И., Добрынин Э. Г. Определение удельного веса сухих бактериальных клеток *Ps. denitrificans* // *Биология внутренних вод: информационный бюллетень*. 1973. № 16. С. 2–10. [Romanenko V. I., Dobrynin E. G. Opredelenie udel'nogo vesa sukhikh bakterial'nykh kletok *Ps. denitrificans*. *Biologiya vnutrennikh vod: informatsionnyi byulleten'*, 1973, no. 16, pp. 2–10. (in Russ.)]
 22. Романенко В. И. *Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах*. Ленинград : Наука, 1985. 294 с. [Romanenko V. I. *Mikrobiologicheskie protsessy produktsii i destruktzii organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoe-makh*. Leningrad : Nauka, 1985, 294 p. (in Russ.)]
 23. Рылькова О. А., Поликарпов И. Г., Сабурова М. А. Оценка сопоставимости двух методов количественного учета морского гетеротрофного бактериопланктона // *Экология моря*. 2003. Вып. 64. С. 109–115. [Ryl'kova O. A., Polikarpov I. G., Saburova M. A. Comparison between fluorescence and absorption stain methods for quantitative direct count of the marine heterotrophic bacteria. *Ekologiya morya*, 2003, iss. 64, pp. 109–115. (in Russ.)]
 24. Рылькова О. А. *Структурные и функциональные показатели бактериопланктона в прибрежных водах Крыма* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.17. Севастополь, 2010. 23 с. [Ryl'kova O. A. *Strukturnye i funktsional'nye pokazateli bakterioplanktona v pribrezhnykh vodakh Kryma* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.17. Sevastopol, 2010, 23 p. (in Russ.)]
 25. Рылькова О. А. Многолетние изменения численности бактериопланктона в прибрежье Севастополя (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 1. С. 74–79. [Ryl'kova O. A. Long-term changes of the bacterioplankton abundance in the coastal zone of Sevastopol (Black Sea). *Morskoy ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 1, pp. 74–79. (in Russ.)]
 26. Селифонова Ж. П. *Структурно-функциональная организация экосистем заливов и бухт Чёрного и Азовского морей (Российский сектор)* : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.10. Мурманск, 2015. 52 с. [Selifonova Zh. P. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya ekosistem zalivov i bukht Chernogo i Azovskogo morei (Rossiiskii sektor)* : avtoref. dis. ... d-ra biol. nauk : 03.00.10. Murmansk, 2015, 52 p. (in Russ.)]
 27. Слепчук К. А., Хмара Т. В., Маньковская Е. В. Сравнительная оценка уровня трофности Севастопольской и Южной бухт с использованием индекса E-TRIX // *Морской гидрофизический журнал*. 2017. № 5 (197). С. 67–77. [Slepchuk K. A., Khmara T. V., Man'kovskaya E. V. Comparative assessment of the trophic level of the Sevastopol

- and South bays using E-TRIX index. *Morskoi gidrofizicheskii zhurnal*, 2017, no. 5 (197), pp. 67–77. (in Russ.). <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2017-5-67-78>
28. Сорокин Ю. И. Бактериальная продукция в водоёмах // *Общая экология. Биоценология. Гидробиология*. 1973. Т. 1. С. 47–101. [Sorokin Yu. I. Bakterial'naya produktsiya v vodoemakh. In: *Obshchaya ekologiya. Biotsenologiya. Gidrobiologiya*, 1973, vol. 1, pp. 47–101. (in Russ.)]
29. Троицкий А. С., Сорокин Ю. И. К методике расчёта биомассы бактерий в водоёмах // *Труды Института биологии внутренних вод*. 1967. Вып. 15. С. 85–90. [Troitskii A. S., Sorokin Yu. I. K metodike rascheta biomassy bakterii v vodoemakh. *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod*, 1967, iss. 15, pp. 85–90. (in Russ.)]
30. Усачёв П. И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР // *Успехи современной биологии*. 1947. Т. 23, вып. 2. С. 265–288. [Usachev P. I. Obshchaya kharakteristika fitoplanktona morei SSSR. *Uspekhi sovremennoi biologii*, 1947, vol. 23, iss. 2, pp. 265–288. (in Russ.)]
31. Хоролич Н. Г. Расчёт водообмена мелководного залива (бухты) с морем // *Труды Государственного океанографического института*. 1986. Вып. 168. С. 113–118. [Khorolich N. G. Raschet vodoobmena melkovodnogo zaliva (bukhty) s morem. *Trudy Gosudarstvennogo okeanograficheskogo instituta*, 1986, iss. 168, pp. 113–118. (in Russ.)]
32. Чепурнова Э. А., Шумакова Г. В., Гутвейб Л. Г. Бактериопланктон // *Планктон Чёрного моря* / ред. А. И. Ковалёв, З. З. Финенко. Киев : Наукова думка. 1993. С. 110–142. [Chepurnova E. A., Shumakova G. V., Gutveib L. G. Bacterioplankton. In: *Plankton Chernogo morya* / A. I. Kovalev, Z. Z. Finenko (Eds). Kyiv : Naukova dumka, 1993, pp. 110–142. (in Russ.)]
33. Шумакова Г. В. Сезонная динамика общей численности бактерий, биомассы и продукции бактериопланктона в Севастопольской бухте // *Экология моря*. 1980. Вып. 1. С. 28–33. [Shumakova G. V. Seasonal dynamics of the bacterioplankton number, biomass and production in the Sevastopol Bay. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 1, pp. 28–33. (in Russ.)]
34. *Эктоны в биосфере* / ред. В. С. Залетаев. Москва : Изд-во РАСХН, 1997. 329 с. [Ekotony v biosfere / V. S. Zaletaev (Ed.). Moscow : Izd-vo RASKhN, 1997, 329 p. (in Russ.)]
35. Barrera Alba J. J., Giancesella S. M. F., Moser G. A. O., Saldanha-Correa F. M. P. Influence of allochthonous organic matter on bacterioplankton biomass and activity in a eutrophic, sub-tropical estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2009, vol. 82, iss. 1, pp. 84–94. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.12.020>
36. Bratbak G. Bacterial biovolume and biomass estimation. *Applied and Environmental Microbiology*, 1985, vol. 49, no. 6, pp. 1488–1493. <https://doi.org/10.1128/AEM.49.6.1488-1493.1985>
37. Bratbak G. Microscope methods for measuring bacterial biovolume: Epifluorescence microscopy, scanning electron microscopy, and transmission electron microscopy. In: *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / P. F. Kemp, B. F. Sherr, E. B. Sherr, J. J. Cole (Eds). Boca Raton : CRC Press, 1993, chap. 36, pp. 309–316. <https://doi.org/10.1201/9780203752746>
38. Church M. J. Resource control of bacterial dynamics in the sea. In: *Microbial Ecology of the Oceans* / D. L. Kirchman (Ed.) ; 2nd ed. Hoboken, New Jersey : John Wiley & Sons, 2008, chap. 10, pp. 335–382. <https://doi.org/10.1002/9780470281840.ch10>
39. Filippini M., Buesing N., Gessner M. Temporal dynamics of freshwater bacterio- and virioplankton along a littoral–pelagic gradient. *Freshwater Biology*, 2008, vol. 53, iss. 6, pp. 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01886.x>
40. Gonzalez J. M., Sherr E. B., Sherr B. F. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Applied and Environmental Microbiology*, 1990, vol. 56, no. 3, pp. 583–589. <https://doi.org/10.1128/AEM.56.3.583-589.1990>
41. Heidelberg J. F., Heidelberg K. B., Colwell R. R. Seasonality of Chesapeake Bay bacterioplankton species. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, vol. 68, no. 11, pp. 5488–5497. <https://doi.org/10.1128/AEM.68.11.5488-5497.2002>
42. Hobbie J. E., Daley R. J., Jasper S. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*, 1977, vol. 33, no. 5, pp. 1296–1307. <https://doi.org/10.1128/AEM.33.5.1225-1228.1977>

43. Jacquet S., Miki T., Noble R., Peduzzi P., Wilhelm S. Viruses in aquatic ecosystems: Important advancements of the last 20 years and prospects for the future in the field of microbial oceanography and limnology. *Advances in Oceanography and Limnology*, 2010, vol. 1, iss. 1, pp. 97–141. <https://doi.org/10.1080/19475721003743843>
44. Janelidze N., Jaiani E., Lashkhi N., Tskhvediani A., Kokashvili T., Gvarishvili T., Jgenti D., Mikashavidze E., Diasamidze R., Narodny S., Obiso R., Tediashvili A. Microbial water quality of the Georgian coastal zone of the Black Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 2011, vol. 62, iss. 3, pp. 573–580. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.11.027>
45. Karrasch B., Ullrich S., Mehrens M., Zimmermann-Timm H. Free and particle-associated extracellular enzyme activity and bacterial production in the Lower Elbe Estuary, Germany. *Acta hydrochimica et hydrobiologica*, 2003, vol. 31, iss. 4–5, pp. 297–306. <https://doi.org/10.1002/aheh.200300505>
46. Lee S. S., Furman J. A. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology*, 1987, vol. 53, no. 6, pp. 1298–1303. <https://doi.org/10.1128/aem.53.6.1298-1303.1987>
47. Lopukhin A. S., Wilson J. G., Sysoeva I. V., Bryantseva Ju. V., Ryl'kova O. A., Kemp R. B. Verification of the heterotrophic-photoautotrophic index in Sevastopol Bay, Black Sea. *Doklady Earth Sciences*, 2008, vol. 423, no. 9, pp. 1520–1524. <https://doi.org/10.1134/S1028334X08090456>
48. Lymer D., Lindström E. S., Vrede K. A. Variable importance of viral-induced bacterial mortality along gradients of trophic status and humic content in lakes. *Freshwater Biology*, 2008, vol. 53, iss. 6, pp. 1101–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02015.x>
49. Maurin N., Amblard C., Bourdier G. Phytoplanktonic excretion and bacterial re-assimilation in an oligotrophic lake: Molecular weight fractionation. *Journal Plankton Research*, 1997, vol. 19, iss. 8, pp. 1045–1068. <https://doi.org/10.1093/plankt/19.8.1045>
50. Oberbeckmann S., Fuchsv B. M., Meiners M., Wichels A., Karen H. Wiltshire K. H., Gerdt G. Seasonal dynamics and modeling of a *Vibrio* community in coastal waters of the North Sea. *Microbial Ecology*, 2012, vol. 63, no. 3, pp. 543–551. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9990-9>
51. Proctor L. M., Fuhrman J. A. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 1990, vol. 62, no. 343, pp. 60–62. <https://doi.org/10.1038/343060a0>
52. Sanda R. A., Larsen A. Seasonal variations in virus-host populations in Norwegian coastal waters: Focusing on the cyanophage community infecting marine *Synechococcus* spp. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, vol. 72, pp. 4610–4618. <https://doi.org/10.1128/AEM.00168-06>
53. Sherr B. F., Sherr E. B., McDaniel J. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, vol. 58, no. 8, pp. 2381–2385. <https://doi.org/10.1128/AEM.58.8.2381-2385.1992>
54. Simek K., Chrzanowski T. H. Direct and indirect evidence of size-selective grazing on pelagic bacteria by freshwater nanoflagellates. *Applied and Environmental Microbiology*, 1992, vol. 58, no. 11, pp. 3715–3720. <https://doi.org/10.1128/AEM.58.11.3715-3720.1992>
55. Tsai A. Y., Gong G. C., Hung J. Seasonal variations of virus- and nanoflagellate-mediated mortality of heterotrophic bacteria in the coastal ecosystem of subtropical western Pacific. *Biogeosciences*, 2013, vol. 10, iss. 5, pp. 3055–3065. <https://doi.org/10.5194/bg-10-3055-2013>
56. Vollenweider R., Giovanardi F., Montanari G., Rinaldi A. Characterization of the trophic conditions of marine coastal waters, with special reference to the NW Adriatic Sea: Proposal for a trophic scale, turbidity and generalized water quality index. *Environmetrics*, 1998, vol. 9, iss. 3, pp. 329–357. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-095X\(199805/06\)9:3%3C329::AID-ENV308%3E3.0.CO;2-9](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-095X(199805/06)9:3%3C329::AID-ENV308%3E3.0.CO;2-9)

SEASONAL DYNAMICS AND SPATIAL DISTRIBUTION OF STRUCTURAL INDICATORS OF THE BACTERIOPLANKTON COMMUNITY OF THE SEVASTOPOL BAY (THE BLACK SEA)

O. A. Rylkova¹ and I. G. Polikarpov²

¹A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

²Ecosystem-based Management of Marine Resources Program, Environment and Life Sciences
Research Center, Kuwait Institute for Scientific Research, Kuwait City, State of Kuwait

E-mail: ol.rylkova@yandex.ru

Bacterioplankton community determines formation of a significant part of the secondary production and mineralization of organic matter in aquatic ecosystems, as well as responds quickly to any changes in the environment. Data on the state of the microbial community are required for understanding the processes of substance and energy flow transfer in aquatic ecosystems; this is especially important for coastal waters, where significant negative transformations have occurred in recent decades. The aim of this study was to investigate and analyze changes in structural indicators of the bacterioplankton community in different areas of the Sevastopol Bay (the Black Sea) during 1992–2005. Bacterial abundance was determined by direct microscopy, using adsorption (erythrosine) or fluorescent (acridine orange) stains; biomass was calculated using a conversion factor ($2 \cdot 10^{-14}$ g C·cell⁻¹) or by direct cell measurements. Cell morphotypes were determined by scanning electron microscopy. The total abundance of microorganisms varied $0.2 \cdot 10^6$ to $10 \cdot 10^6$ cells·mL⁻¹; biomass – 2 to 201 mg C·m⁻³. In the morphological structure of bacterioplankton community, cocci (0.36–0.86 μm in diameter) with a volume of 0.02–0.27 μm^3 and rod-shaped cells (0.6–1.2 μm length; 0.2–0.4 μm width) with a volume of 0.50–0.65 μm^3 prevailed. Maximum values of the bacterioplankton abundance, biomass, and cell size in the Sevastopol Bay were registered in summer and autumn (June to October), while minimum values were recorded in winter and spring. The observed values of bacterioplankton quantitative indicators were comparable with the values for various coastal water areas of the World Ocean, *inter alia* the Black Sea. The dynamics of bacterioplankton structural indicators of the Sevastopol Bay during the annual cycle was determined by abiotic and biotic environmental factors. High correlation (86 %, $p < 0.01$) between the hydrological, hydrochemical, and biological variables confirms the non-random nature of the relationship between them. The discriminant analysis revealed significant differences in the structure of bacterioplankton communities for the bay areas with different intensity of water exchange, degree of general pollution, and distance from the open sea. Significantly smaller bacterial cell volume in 2004 [$(0.16 \pm 0.05) \mu\text{m}^3$] compared with that of 2005 [$(0.20 \pm 0.03) \mu\text{m}^3$] (paired t -test, $p < 0.05$) was probably related to intense microorganisms' grazing by phagotrophic protozoa. The obtained data on the structure of the bacterioplankton community can be used for forecasting the state of the Sevastopol Bay ecosystem, as well as for developing and verifying mathematical models of coastal ecosystems functioning.

Keywords: bacterioplankton, abundance, biomass, morphology, abiotic and biotic factors, Sevastopol Bay, Black Sea