

МИКРООРГАНИЗМЫ НА ПОВЕРХНОСТИ МОРСКИХ МАКРОФИТОВ В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ РОССИИ И ИХ ВОЗМОЖНОЕ ПРАКТИЧЕСКОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ

А.М. Семенов*, В.Н. Федоренко, Е.В. Семенова

Кафедра микробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия.

* Эл. почта: amsemenov@list.ru

Обобщены опубликованные авторами и другими исследователями данные о бактериях, обитающих на поверхности морских макрофитов, в частности, в северных морях России. Рассмотрено распространение, обилие, разнообразие морских макрофитов и бактерий, обнаруженных на их поверхности, в сравнении с планктонными бактериями. Показан потенциал использования морских макрофитов и обитающих на них бактерий-эпифитов в практических целях. В частности, рассмотрены данные о способности микроорганизмов-эпифитов окислять углеводороды нефти и о ее усилении в результате взаимодействия с макрофитами.

Ключевые слова: северные моря, морские макрофиты, бактерии-эпифиты макрофитов, углеводородокисляющая активность бактерий-эпифитов, очистка морей.

MICROORGANISMS ON THE SURFACES OF MARINE MACROPHYTES IN THE NORTHERN SEAS OF RUSSIA AND PROSPECTS FOR THEIR PRACTICAL APPLICATION

A.M. Semenov*, V.N. Fedorenko, E.V. Semenova

Department of Microbiology, Biological Faculty, M.V. Lomonosov University, Moscow, Russia

E-mail: amsemenov@list.ru

Original and published data on bacteria inhabiting the surfaces of marine macrophytes, in particular in the northern seas of Russia, are reviewed. Prevalences, abundances, and diversities of specific macrophytes and bacteria found to inhabit them are discussed in comparison with planktonic species. A potential of marine macrophytes and respective epiphytic microorganisms for practical applications is considered with emphasis on the ability the epiphytic microorganism for oxidative degradation of oil hydrocarbons and on its facilitation by interactions between macrophytes and epiphytic microorganisms.

Keywords: northern seas, marine macrophytes, epiphytic bacteria, hydrocarbon-oxidising activity of epiphytic bacteria, sea remediation.

Введение

Взаимоотношения микробных сообществ с наземными растениями изучены гораздо лучше, чем с водными [53, 63, 113]. Исследования в морских экосистемах настолько трудоемкие и затратные, что наши представления об обитателях поверхностей морских макрофитов, в том числе об эпифитных микробных сообществах: их структуре, численности и разнообразии, способе и формах функционирования, роли во взаимодействии с макрофитами и при случайном или закономерном покидании макрофита – все еще остаются ограниченными. Мы находимся только в начале пути познания и оценки того, что морские эпифитные микроорганизмы могут дать человечеству.

Есть все основания полагать, что между морскими макрофитами и микробами сложилось устойчивое равновесие на основе активного взаимодействия. Микроорганизмы распространены в водной среде повсеместно, и их постоянный контакт с водорослями в процессе эволюции мог привести к появлению взаимовыгодных отношений между ними. Для микроорганизмов живые водоросли не только играют роль источников углерода и других элементов, но и выступают в качестве подложки, носителя, пристанища, что может способствовать колонизации макро-

фита таксономически разнообразными микроорганизмами. Макрофиты можно рассматривать даже как своего рода инкубатор микроорганизмов.

В большинстве водорослей отсутствует лигнин, имеющийся у наземных макрофитов, что должно способствовать успешности гидролитической атаки микроорганизмами. В связи с тем, что водная среда не относится к числу преимущественных для обитания грибов, которые являются основными гидролитами наземных растений, главную функцию гидролиза и утилизации гидролизата в морской среде будут выполнять бактерии. Тем не менее, валовые скопления морских макрофитов вдоль прибрежной приливно-отливной линии активно колонизируются и микромицетами. Об этом свидетельствует обильное появление и выделение плесневых грибов при некоторых попытках получения накопительных культур с инокуляцией сред макроводорослями [4, 111]. Однако такая контаминация макрофитов грибами на берегу может быть и вторичной, «сухопутной».

Традиционно морские макрофиты находят широкое применение в качестве сырья для получения биополимеров, а некоторые прямо используются в пищевой промышленности, медицине, фармакологической промышленности, технических отраслях промыш-

ленности [6, 91, 109]. Есть основания полагать, что среди эпифитов морских макрофитов могут быть и микроорганизмы со свойствами, полезными для ремедиации морских акваторий. Так как макрофиты в таксономическом, физиолого-биохимическом и функциональном отношении разнообразны, они могут поддерживать биоразнообразие эпифитных микроорганизмов, в том числе такой специфической группы, как углеводородокисляющие микроорганизмы (УВОМ) [7, 8]. Замечено, что в местах произрастания макрофитов процессы окисления нефти протекают более эффективно, и нейтрализация нефтяного загрязнения может быть заметно ускорена в присутствии ассоциации водорослей с микроорганизмами [76, 75]. Таким образом, возможно, что эпифитные УВОМ, сосредоточенные на поверхности макрофитов, вносят существенный вклад в очистку морских экосистем от нефтяных загрязнений.

Цель настоящего обзора – на основании доступной литературы и результатов собственных исследований обобщить представления о биологии эпифитных микроорганизмов, обитающих на морских макрофитах, и о возможностях их практического использования. Рассмотрены данные о количественном, таксономическом и функциональном разнообразии микроорганизмов на поверхности макрофитов Белого, Баренцева и других северных морей в сравнении с планктонными микроорганизмами. Обсужден потенциал использования микроорганизмов-эпифитов в целях очистки морских и смежных акваторий от разнообразных загрязнителей, в частности, от нефти и нефтепродуктов.

1. Макрофиты северных морей России

Макрофиты – водные растения с размерами от нескольких сантиметров до нескольких десятков метров (30–50 м и более), плавающие в толще воды или прикрепленные ко дну. Среди гидробионтов мелководной зоны шельфа такие водоросли являются основным средообразующим компонентом донных сообществ [35, 44]. Вместе с фитопланктоном они составляют преобладающую фитомассу. В экологии водных экосистем они играют роль первичных продуцентов и в составе общей трофической цепи в морских экосистемах обеспечивают биотический круговорот веществ и энергии. Кроме того, они являются носителями микробных сообществ.

По данным Международной продовольственной и сельскохозяйственной организации (FAO), продукция морских макрофитов (фукусовых, в частности) в аквакультурах достигла в 2010 г. 19 млн т [91]. Интерес к ним вызван уникальным химическим составом и свойствами, обусловившими интенсивную разработку морских растительных ресурсов, ставшую высокоэффективной и высокодоходной отраслью.

Исследования флоры северных морей России проводятся давно [18, 23, 30, 123, 140]. Однако представления о водных сообществах макрофитов до сих пор носят фрагментарный характер. Это связано прежде всего со сложностью отбора количественных проб макрофитов на разных глубинах, отсутствием длительного систематического изучения морской экосистемы, трудоемкостью методик и высокими финансовыми затратами. Для получения полной картины структуры водных сообществ макрофитов необходимо проводить рекогносцировочные исследования, выявлять основные фитоценозы и их границы, пра-

вильно выбирать места сбора материала и на основе анализа данных выявлять основные закономерности распределения видов макрофитов [44].

Морские водоросли-макрофиты чрезвычайно многообразны морфологически. Представлены водоросли, имеющие вид пластин, нитей, листьев, корок, кустов и т. д. [5]. Продолжительность их жизни может составлять от нескольких недель до нескольких десятков лет. На жизнедеятельность макрофитов, структуру, состав фитоценоза и морфологию талломов макрофитобентоса влияют температурный режим, состав и интенсивность движения морской воды, условия освещенности и ледовая обстановка [6, 14]. Например, в условиях Мурманского побережья Баренцева моря продолжительность жизни водорослей-макрофитов короче, чем у водорослей, обитающих в районах с более мягким климатом [68].

Макрофиты распространены в сравнительно узкой и, в основном, мелководной зоне морей. Прибрежную зону морей в зависимости от глубины (по вертикали) делят на три пояса: супралиторальную (выше верхней точки прилива), литоральную (между средними точками прилива и отлива) и сублиторальную (ниже средней точки отлива). В зависимости от доступности света в верхнем горизонте литорали и в супралиторали на глубинах до 20 м растут главным образом зеленые водоросли, в среднем и нижнем горизонтах литорали и в сублиторали – бурые и красные: красные – от 0 до 200 м, бурые – от 0 до 100 м, но оптимальными для последних являются глубины 6–15 м.

Видовой состав в разных участках того или иного морского бассейна зависит от зоны произрастания, приливо-отливных течений, а также от характера грунтов. На распределение морских водорослей в горизонте влияют температура, рельеф дна и соленость воды. Так, бурые водоросли являются характерными обитателями именно холодных северных морей и реже встречаются¹ в более теплых морях.

В данном обзоре уделяется основное внимание традиционно и потенциально промысловым видам макрофитов, относящихся как к зеленым водорослям (*Chlorophyta*), так и бурым (*Phaeophyta*) и красным (*Rhodophyta*).

1.1. Сравнительный анализ распространения макрофитов в Белом и Баренцевом морях

Баренцево море в большей степени и Белое в меньшей подвержены влиянию теплог течения «Гольфстрим». Зимой в западной части Баренцева моря температура воды варьирует от 0 до +4 °С, в восточной части моря – ниже нуля. Температура воды Белого моря зимой понижается до –1,3...–1,7 °С в центре и на севере моря, в заливах – до –0,5...–0,7 °С. Летом в Баренцевом море температура воды может варьировать от –1 °С в северных его частях до +12 °С. На юге и в центральной части моря положительные температуры отмечаются до глубины 20–30 м, ниже температура воды отрицательная. В Белом море летом температура воды в поверхностном ее слое до глубины 30 м может достигать +15 °С, а на глубинах более 50 м температура воды отрицательная, до –1,5 °С. Таким образом, зимой Баренцево море остается более «теплым», чем Белое, благодаря Гольфстриму, а летом Баренцево море вследствие глубоководности остается более холодным по сравнению с Белым морем.

¹ <http://underwater.su/books/item/f00/s00/z0000021/st019.shtml>

В Белом море выявлено до 200 видов макрофитов. Самая высокая биомасса водорослей наблюдается в заливе Мурман, где она достигает 46,9 кг/м², а в бассейне и заливах (южнее Горла) она не превышает 26,8 кг/м². В Баренцевом море выявлено 197 видов макрофитов, а биомасса бурых водорослей может достигать 40 кг/м². Благодаря интенсивной минерализации, обилию света и прогреванию морской воды, относительно большей протяженности береговой линии удельный вес растительной продукции в Белом море больше, чем в Баренцевом. Определено, что на 1 м³ воды в Белом море приходится в среднем 279 мг биомассы макрофитов (235 мг годовой продукции), а в Баренцевом – не более 0,5–0,6 мг.

В супралиторали Белого моря можно встретить представителей зеленых водорослей порядка ульвовых – монострема (*Monostroma*), ульва (*Ulva*), энтероморфа (*Enteromorpha*), ульвария (*Ulvaria*). Литоральную зону всех северных морей обильно населяют бурые водоросли из порядка фукусовых – фукус (*Fucus*) (рис. 1), аскофиллум (*Ascophyllum*), ламинария (*Laminaria*), пельвеция (*Pelvetia*), которые достигают крупных размеров и господствуют среди других водорослей. Видовой состав водорослей на различных участках моря может существенно различаться. Например, такие обычные для Мурмана литоральные виды, как *Halosaccion ramentaceum*, *Palmaria palmata*, *Spongomorpha*, в бассейне и заливах Белого моря встречаются довольно редко. Для этих видов характерно слабое развитие, а часто и полное отсутствие их скоплений в виде зарослей. На открытых и полуоткрытых участках литорали и верхнего отдела сублиторали встречается *Alaria esculenta*, которая иногда образует довольно густые заросли.

В верхнем и среднем горизонтах литорали Баренцева моря доминирующей является ассоциация фукуса двурядного (*Fucus distichus*) и пальмари пальчатой (*Palmaria palmata*) с общей массой до 14,4 кг/м². На каменистом грунте распространена ассоциация фукуса пузырчатого (*F. vesiculosus*) и пальмари пальчатой (*P. palmata*), биомасса которых может достигать 1,7–15,3 кг/м² [67]. В нижнем горизонте литорали преобладают фукус двурядный (*F. distichus*), фукус зубчатый (*F. serratus*), аскофиллум узловатый (*A. nodosum*). На их долю местами приходится до 80% биомассы всех водорослей литорали и 75% общей площади зарослей [9]. В сублиторали доминируют крупные (до 5 м длиной и более) бурые, преимуще-

ственно ламинариевые водоросли – представители родов хорды (*Chorda*), ламинарии (*Laminaria*), алярии (*Alaria*) [9]. В открытых частях «губ» морей в условиях интенсивного движения воды формирует мощный пояс ламинария северная (*L. hyperborea*) на глубине от 3–5 до 15 м, с биомассой до 19,2 кг/м² [67].

В популяциях красных и зеленых водорослей Баренцева моря наблюдается явление разреженности. Можно заметить и признаки угнетения этих водорослей, выражающиеся в таких разноуровневых (организменный и популяционный) изменениях, как сокращение ареалов, уменьшение размеров слоевища, снижение скорости роста, уменьшение размеров и плотности зарослей. В результате эти водоросли растут отдельными небольшими пятнами, и биомасса их незначительна. Например, для красной водоросли порфира (*Porphyra umbilicalis*) биомасса составляет 18,5–37,4 г/м², для зеленых еще меньше – от 0,75 до 3,0 [67].

Таким образом, видовой состав и биомасса водорослей Баренцева и Белого морей весьма разнообразны. Это связано, прежде всего, с влиянием заходящих в Баренцево море теплых вод Североатлантического течения и с отсутствием мощных пресных водотоков. Белое море является внутренним морем, на его флору оказывает влияние близость Баренцева моря. Эти моря являются наиболее продуктивными среди шельфовых морей Арктики.

1.2. Макрофиты северных морей России, не подверженных влиянию теплого течения

Карское море является одним из самых холодных морей России. Большую часть года оно покрыто льдами. По этой причине флора в Карском море беднее, чем, например, в Баренцевом. На востоке моря температура воды от довольно высоких значений (+1,7 °C) на поверхности быстро понижается с глубиной и на горизонте 10 м достигает –1,2 °C, а у дна – –1,5 °C. Зимой температура воды в подледном слое – от –1,5 до –1,7 °C. Летом в самые теплые месяцы (июль и август) на свободных ото льда пространствах температура воды на поверхности – от +3 до +6 °C, а подо льдом она немного поднимается над точкой замерзания.

До 95% видов водорослей, выявляемых в Карском море, аналогичны холоднолюбивым водорослям мурманского побережья Баренцева моря [19]. Флора Карского моря представлена 65 видами [19], главным образом, красных водорослей, несколько беднее – бурными водорослями и совсем немного – зелеными.



Рис. 1. Колонии *Fucus* sp. в супралиторали Белого моря после отлива (слева) и при приливе (справа)

Разнообразие бурых водорослей представлено некоторыми видами фукусов, ламинарий (*Laminaria saccharina*, *Laminaria digitata*); среди красных водорослей встречаются представители видов пальмария (*Palmaria*), одонтоалия (*Odonthalia*), порфира (*Porphyra*), среди зеленых водорослей – ульва (*Ulva*).

Флора моря Лаптевых все еще остается мало изученной. В зимний период подо льдом температура воды – от $-0,8$ °C в юго-восточной части до $-1,8$ °C на севере. Летом в свободных ото льда районах моря поверхностные воды прогреваются до $+6$ °C, в заливах – до $+10$ °C, подо льдом температура остаётся близкой к 0 °C. В настоящее время известно 16 видов макрофитов, обитающих в водах этого моря [19]. Здесь преобладают атлантические виды. Арктических видов здесь четыре: *Laminaria solidungula*, *Ceratocolax hartzii*, *Halosaccion arcticum*, *Polysiphonia arctica*. Растительный мир представлен, главным образом, диатомовыми водорослями.

Флора Восточносибирского моря из-за суровых ледовых условий также бедна при сравнении с соседними морями. Зимой температура близка к точке замерзания: от $-0,2$ до $-0,6$ °C – вблизи устьев рек и от $-1,7$ до $-1,8$ °C – у северных границ моря. Летом температура воды в заливах и бухтах достигает $+7...+8$ °C, в открытых свободных ото льда районах – только $+2...+3$ °C, у кромки льда она близка к 0 °C.

В Восточносибирском море только изредка и, главным образом, в прибрежной зоне западной части моря встречаются бурые и красные водоросли. Среди них – ламинария копытная (*Laminaria solidungula*), галосакцион арктический (*Halosaccion arcticum*), полисифония арктическая (*Polysiphonia arctica*), десмареция шиповатая (*Desmarestia aculeate*), одонтоалия зубчатая (*Odonthalia dentate*), фикодрис выемчатый (*Phycodrys sinuosa*).

В Чукотском море температура воды на поверхности зимой – $+1,8$ °C, летом – от $+4$ до $+12$ °C. С глубиной температура воды понижается, но в восточной части моря летом она остаётся положительной до самого дна. Во флоре бурых и красных водорослей Чукотского моря на долю видов общих с Карским морем и Атлантикой приходится 81%. Возможно, на разнообразие и обилие флоры Чукотского моря значительное влияние оказывает Тихий океан. В морях Дальнего Востока произрастают виды зеленых, бурых и красных водорослей; около 50 видов из них образуют массовые заросли. Среди макрофитов встречаются энтероморфа (*Enteromorpha*), десмареция (*Desmarestia*), ламинария (*Laminaria*), антитамнион (*Antithamnion*).

Таким образом, разнообразие и обилие макрофитов северных морей России с точки зрения их экологической характеристики определяется климатическими условиями. Выявление связи, разнообразия и обилия макрофитов северных морей России с обилием и разнообразием микроорганизмов, как свободноживущих (планктонных), так и, тем более, эпифитных, представляет большой теоретический и практический интерес. Очевидно, что даже при умеренных изменениях климата возможны сукцессии как макрофитов, так и эпифитных микробных сообществ.

Следовательно, выявление закономерностей изменений в фито- и микробиоценозах позволят уточнить прогнозы и модели изменений, вызываемых как природными, так и антропогенными факторами.

2. Микроорганизмы северных морей

В северных морях в силу, в первую очередь, климатических условий в экологических системах возрастает относительная роль микроорганизмов, главным образом бактерий. В любой водной экосистеме можно выделить три категории микроорганизмов: планктонные – свободно перемещающиеся с водными массами, микроорганизмы осадков и прикрепленные микроорганизмы – пленочные и, в частности, эпифитные. Между первой и третьей категориями, где должны доминировать аэробные и светолюбивые или толерантные к свету микроорганизмы, возможен значительный обмен организмами. Во второй категории могут доминировать анаэробные бродящие индифферентные к свету организмы. В настоящей работе рассматриваются гетеротрофы первой и третьей категорий, представленные аэробными свободноживущими и прикрепленными микроорганизмами.

2.1. Обилие и разнообразие планктонных гетеротрофных микроорганизмов северных морей

Изучение экологии микробных сообществ в водных экосистемах обычно начинается с выявления морфологического разнообразия, а также общей численности микроорганизмов прямым учетом и посевом на среды. К сожалению, до сих пор отсутствуют единые обоснованные методики учета численности методом посева планктонных, а тем более эпифитных гетеротрофных бактерий, учитывающие специфику экосистем северных морей [46, 126, 128].

Факторами, определяющими численность микроорганизмов в морской воде, являются температура, соленость, доступность кислорода, зависящая от движения или стагнации воды, количество и природа доступного субстрата, природа и численность популяций животных-хищников, которая может сильно варьировать [81, 138].

Микроорганизмы по их активности при низких температурах подразделяют на психрофильные (холодолобивые) и на психротолерантные или психротрофные [83, 118]. Психрофильными называются микроорганизмы, активно растущие при $+5...+15$ °C, но не растущие при температуре выше $+20$ °C. Микроорганизмы, которые демонстрируют активность как при достаточно низких температурах (несколько ниже $+15$ °C), так и в мезофильных условиях, называют еще психроактивными. Адаптивные ответы микроорганизмов, обитающих в условиях низких температур, в том числе структурные и функциональные изменения на уровне клеточных компонентов и метаболизма, а также выработка механизмов, защищающих от разрушительного действия внутриклеточного льда при замораживании-оттаивании, рассмотрены в ряде обзоров [103, 117, 118].

Давно отмечено, что в условиях арктических температур воды сравнительно высока биохимическая активность гетеротрофных микроорганизмов [40]. Причем исследованиями с помощью флуоресцентного красителя хлорида 5-циано-2,3-дифтальтетразолия показано, что практически все метаболически активные клетки, в которых образуется его нерастворимая восстановленная форма, связаны с твердыми частицами [107]. Этот факт дает основание полагать, что многие так называемые планктонные, то есть свободноживущие микроорганизмы на самом деле являются прикрепленными.

Микроорганизмы морских экосистем, как и других местообитаний, способны к выделению экзоферментов [135]. Микроорганизмы, адаптированные к росту в средах с низкой температурой, являются коммерчески и промышленно привлекательными источниками гидролитических ферментов, таких как протеаза, липаза, амилаза и др., с удобными в практическом применении температурными оптимумами [108, 117]. Ферменты психрофильных микроорганизмов давно используются в пищевой, текстильной промышленности для создания детергентов, косметики, фармацевтических продуктов [95, 118].

Общая микробная численность подвержена сезонной изменчивости. Максимальная численность микроорганизмов в морской воде наблюдается в конце лета, снижение количества бактерий происходит в осенний период. Помимо сезонной изменчивости на численность и состав микробных сообществ оказывает влияние и действие течений, приливно-отливных явлений и т. д. В прибрежных водах численность бактериального населения выше, чем в открытых частях моря [40], что определяется в значительной мере распределением, характером и концентрацией органического вещества (ОВ) в морской воде. Дополнительным фактором распределения микроорганизмов может быть и очаговость произрастания и отмирания макрофитов – важных продуцентов органического вещества. Ввиду того, что в прибрежной зоне сосредоточено больше ОВ (прежде всего, биомассы водорослей), ее можно считать более эвтрофизированной по сравнению с открытой частью моря. Во внутренних морях выявляется в два раза больше свободноживущих бактерий, чем на тех же глубинах в открытых морях и океане. Таким образом, очаговость распределения ОВ приводит к зональности и очаговости распределения бактерий в воде [40].

Численность микроорганизмов в арктических водах в среднем достигает 10^5 – 10^6 клеток/мл [79, 96, 98]. В Баренцевом море общая микробная численность составляет $3,1 \times 10^6$ – $2,1 \times 10^7$ кл/мл, в Белом – 5×10^5 – 6×10^6 кл/мл, в Карском – $2,5 \times 10^5$ – 3×10^6 , в море Лаптевых – 2×10^5 – 2×10^6 кл/мл, в Восточносибирском море и Чукотском – 3×10^4 – $2,45 \times 10^5$ кл/мл [34, 49–52].

Несмотря на то, что Белое море расположено южнее Баренцева и представляет собой большой залив, условия для жизни в его прибрежных водах более суровы: более шести месяцев в году вода у берега Белого моря покрыта льдами, тогда как южная часть Баренцева моря, омываемая течением Гольфстрима, является незамерзающей. В связи с этим общая численность микроорганизмов Белого моря ниже по сравнению с баренцевоморскими водами.

Морфологически, значительная часть бактерий среди известных планктонных обитателей представлена палочками, однако встречаются кокковидные, коккоциллилярные формы, вибрионы. В условиях голодания размеры клеток бактерий могут уменьшаться [121], вследствие чего увеличивается отношение их поверхности к объему и возрастает способность клеток к утилизации энергетических субстратов [22, 122].

Таксономически в водах северных морей доминируют протеобактерии, преимущественно из классов α - и γ -Proteobacteria, а также бактерии филогенетической группы Cytophaga–Flavobacterium–Bacteroidetes (CFB) (табл. 1) и археи. Бактерии обычно доминируют по численности и многообразию над археями,

хотя в некоторых глубоководных ареалах преобладают представители архейных родов *Methanogenium*, *Methanococcus*, *Methanosarcina* и *Methanolobus*, а также ацетогены [86, 103]. Совершенно естественно, что одной из основных физиологических особенностей микроорганизмов северных морей является психрофилия. Это свойство характерно, в том числе, для дрожжей и мицелиальных грибов. Наиболее распространённые виды микромицетов, обитающие в морских грунтах и морской воде, относятся к родам *Alternaria*, *Chaetomium*, *Geotrichium*, *Penicillium*, *Trichoderma*, *Thraustochytrium*, *Ulkenia* [2, 59].

2.2. Разнообразие планктонных углеводородокисляющих микроорганизмов

Самоочищение морских экосистем от природных и антропогенных загрязнений – сложный процесс, включающий физические, химические и биологические составляющие: испарение, растворение, эмульгирование, агрегирование, сорбирование на взвешях, химическое и фотохимическое окисление, физическую и биологическую седиментацию. Ведущее место как в самоочищении, так и искусственном очищении акваторий от загрязнений занимают биологические процессы, основанные на жизнедеятельности микроорганизмов.

В последнее время возрастает степень загрязнения акваторий Мирового океана, в том числе северных морей России, в частности, нефтью и нефтепродуктами, что стимулирует необходимость развития технологий очистки акваторий именно от этих загрязнителей. Следует отметить, что технологии очистки арктических морей отличаются от технологий, приемлемых в теплых морях, и требуют других подходов. Наиболее экологически чистым является биологический способ очистки с использованием углеводородокисляющих микроорганизмов.

В настоящее время известно, что по крайней мере 79 родов бактерий, 9 родов цианобактерий, 103 рода грибов и 14 родов водорослей способны использовать нефть и ее производные в качестве единственного источника углерода и энергии [99]. Из морской среды выделено 25 родов бактерий и 27 родов микроскопических грибов, окисляющих углеводороды [62].

Среди грамположительных бактерий – сапротрофные микобактерии и родственные рода, которые содержат в клеточной стенке миколовые кислоты (*Rhodococcus*, *Corynebacterium*, *Nocardia*, *Arthrobacter*) [29]. Миколовые кислоты арктических родококков представлены соединениями с длиной цепи от C_{20} до C_{40} . В их составе относительно велика доля ненасыщенных соединений с одной и двумя двойными связями. Это обеспечивает низкую вязкость липидной фазы клеточной стенки этих микроорганизмов [28]. Малополярные липиды в составе клеточных стенок представителей *Acinetobacter*, *Rhodococcus*, *Arthrobacter* представлены триглицеридами и восками.

В морских водах также широко распространены представители грамотрицательных бактерий р. *Pseudomonas*. Они не имеют толстой гидрофобной клеточной оболочки. Однако их клетки окружены внешней мембраной, богатой фосфолипидами. Расположенная под ней клеточная стенка бедна липидами. Поэтому снижение гидрофобности поглощаемых субстратов осуществляется с помощью эмульгаторов.

Филогенетическая принадлежность бактерий, встречающихся в водах северных морей

Филум	Класс	Род	Ссылки
<i>Proteobacteria</i>	α - <i>Proteobacteria</i>	<i>Brevundimonas</i>	[120, 132]
		<i>Octadecabacter</i>	[79, 133]
		<i>Hyphomonas</i>	[133]
		<i>Paracoccus</i>	[132]
		<i>Roseobacter</i>	[133]
		<i>Roseovarius</i>	[132]
		<i>Sphingomonas</i>	[79, 120, 132]
		<i>Sphingopixus</i>	[132]
		<i>Sulfitobacter</i>	[96, 132]
		β - <i>Proteobacteria</i>	<i>Polaromonas</i>
	<i>Rhodoferrax</i>		[133]
	<i>Variovorax</i>		[96]
	γ - <i>Proteobacteria</i>	<i>Acinetobacter</i>	[79, 132]
		<i>Alteromonas</i>	[133]
		<i>Colwellia</i>	[132, 133]
		<i>Enhydrobacter</i>	[132]
		<i>Glaciecola</i>	[79]
		<i>Halomonas</i>	[96]
		<i>Marinobacter</i>	[79, 96, 133]
		<i>Marinobacterium</i>	[132]
		<i>Marinomonas</i>	[132]
		<i>Oceanospirillum</i>	[79]
		<i>Oceanosphaera</i>	[132]
		<i>Photobacterium</i>	[132]
		<i>Pseudoalteromonas</i>	[79, 132]
		<i>Pseudomonas</i>	[79, 120, 132, 133]
		<i>Psychrobacter</i>	[79, 132]
		<i>Psychromonas</i>	[120, 133]
	<i>Shewanella</i>	[96, 132, 133]	
<i>Vibrio</i>	[79]		
<i>Bacteroidetes</i>	Группа (CFB): Класс <i>Cytophaga</i> , Класс <i>Flavobacterium</i> , Класс <i>Bacteroidetes</i> .	<i>Flavobacterium</i>	[79, 96]
		<i>Psychroserpens</i>	[79]
		<i>Bacteroides</i>	[135]
		<i>Polaribacter</i>	[79, 135]
		<i>Flectobacillus</i>	[133]
		<i>Selegentibacter</i>	[79]
		<i>Cytophaga</i>	[135]
		<i>Gelidibacter</i>	[133]
<i>Actinobacteria</i>	<i>Actinobacteria</i>	<i>Arthrobacter</i>	[96, 120, 133]
		<i>Rhodococcus</i>	[120, 132]

ров, представляющих собой пептидогликолипиды, которые выделяются во внешнюю среду [27].

Из других УВО-бактерий наиболее представительны бактерии родов *Achromobacter*, *Aeromonas*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Brevibacterium*, *Citrobacter*, *Clostridium*, *Corynebacterium*, *Desulfovibrio*, *Eneribacter*, *Escherichia*, *Flavobacterium*, *Methanobacterium*, *Micrococcus*, *Micromonospora*, *Mycobacterium*, *Sarcina*, *Serratia*, *Spirillum*, *Streptomyces*, *Thiobacillus*, *Vibrio*.

Среди УВО-цианобактерий наиболее часто встречаются *Agmenellum*, *Aphanocapsa*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Plectonema*.

При изучении биодеградации нефти психротрофными микроорганизмами было показано, что индивидуальные штаммы при температуре 24 °C способны разлагать от 15 до 26% нефти в течение 7–10 суток, а при 4–6 °C – от 28 до 47% в течение 10–20 суток [3, 43, 48].

Морские грибы по их истинному местообитанию подразделяют на облигатные морские и факультативные морские. Первые живут и способны к спороношению только в морях и эстуариях, а вторые попадают в море из наземной и пресноводной среды, но могут расти и, возможно, размножаться в морской воде. Для увеличения плавучести спор у микромицетов есть ряд приспособлений: слизистые чехлы, придатки в виде кольца, колпачка, шипа, длинные отростки лентовидной, серповидной, булавовидной, цилиндрической и других форм, а в клетках содержатся капельки жира [16]. Некоторые грибы постоянно живут внутри зеленых, бурых, красных водорослей как эндосимбионты или паразиты, вызывая инфекции талломов и гибель водорослей [16]. Как правило, УВО-грибы и УВО-дрожжи наиболее многочисленны в прибрежных районах и, особенно, в донных отложениях.

Активность микромицетов по разрушению нефти близка к бактериальной или даже превышает ее [55]. Предполагается, что грибы могут конкурировать с бактериями в процессах окисления УВ, так как более

устойчивы к гидростатическому давлению и солёности [92]. Некоторые культуры морских грибов практически полностью окисляют нормальные парафины и изопреноидные алканы и способны расти на ароматических соединениях [38]. Есть мнение, что грибы не только активно минерализуют углеводородное загрязнение, но и являются матрицей для адгезии других углеводородокисляющих микроорганизмов [42].

Грибная УВО-микробиота наиболее часто представлена родами *Cladosporium*, *Aspergillus*, *Penicillium*, *Fusarium*, *Trichoderma*, *Cephalosporium*, *Penicillium*, *Mucor*. Способностью разлагать углеводороды в арктической воде обладают также представители семейства *Mucoraceae*. Грибы родов *Corollospora*, *Dendryphiella* выделяются только из морской воды [42]. Помимо истинных микромицетов встречаются и дрожжи родов *Candida*, *Rhodotorula*, *Torulopsis*, *Saccharomyces*, *Hansenula*, *Endomycopsis*, *Debaryomyces*, *Endomyces*, *Endomycopsis*, *Trichosporon*. Наиболее активная утилизация углеводородов (особенно сырой нефти) отмечена у *Candida parapsilosis*, *C. tropicalis*, *C. guilliermondii*, *C. lipolytica*, *Trichosporon* sp., а также для отдельных родов *Debaryomyces*, *Endomycopsis*, *Pichia*.

Деструкция углеводородов происходит внутри клетки, куда они проникают путем простой диффузии, которая облегчается в результате уменьшения длины углеводородной цепи, окисления парафинов, алифатических кислот и нафтенов при разрушении нефти. Однако в зависимости от ряда условий процессы разложения некоторых органических веществ могут останавливаться на стадии образования промежуточных продуктов, которые иногда более токсичны для морской биоты, чем сама нефть [38].

2.3. Прикрепленные бактерии и бактерий-эпифиты морских макрофитов

Многие морские микроорганизмы являются прикрепленными, а часть из них – даже эпифитами макрофитов. В данной работе под термином «эпифит» подразумевается микроорганизм, использующий поверхность водоросли как место предпочтительного или постоянного обитания. Несимбиотические факультативные связи между микроорганизмами и макрофитами квалифицируются как эпилбиоз [139]. В таких случаях микроорганизмы называют эпилбионтами, в то время как макрофиты, согласно той же терминологии, являются базибионтами [139]. Так как морские макрофиты являются продуцентами органического вещества, бактерии могут вступать с макроводорослями и в истинные симбиотические взаимодействия [94]. Есть основания относить ассоциации гетеротрофных микроорганизмов с водорослями к наиболее древним и экологически значимым [17, 53].

Явление эпифитизма свойственно микроорганизмам как наземных, так и водных растений. Изучение этого явления у микроводорослей, обитающих на макрофитах, подразумевает как выявление самого факта произрастания водорослей на водорослях, так и определение способов взаимодействия эпифитов с водорослью-субстратом [5, 10, 119, 127]. Однако вопросы численности, функционального и таксономического разнообразия микроорганизмов на поверхности морских макрофитов, их роли во взаимодействии и обмене с планктонными популяциями все еще освещены скудно. К настоящему времени все еще нет общепринятых методов исследования группового и

видового состава эпифитной микробиоты, неясными остаются и вопросы взаимоотношения между микробом-эпифитом и макрофитом.

Роль макрофитов в эпилбиозе заключается в следующем.

1. Фотосинтетическая аэрация поддерживает в микросреде газовый обмен. Содержание кислорода в зоне зарослей макроводорослей в 2–3 раза выше, чем в открытой части водоема. Наибольшее насыщение воды кислородом отмечается в дневные часы во время интенсивных фотосинтетических процессов.

2. В результате деградации макрофитов в воду поступают продукты гидролиза: углеводы, белки, органические кислоты и т. д.

3. Развитая поверхность растений выступает в роли «подложки», удерживающей микроорганизмы и увеличивающей зону контакта растения с бактериями.

4. Слизистые оболочки водорослей служат источником питания и укрытиями для микроорганизмов, что позволяет считать их идеальным местообитанием микроорганизмов.

5. Водоросли способствуют формированию не только сообществ и растительно-микробных и зоо-растительных взаимодействий, но тройственных и более сложных биотических связей (рис. 2).

Предполагается, что именно в водных системах развиваются наиболее сильные взаимодействия растений и гетеротрофных бактериальных сообществ [100]. Микробное население макрофитов, потребляя метаболиты, выделяемые растениями, способствует освобождению поверхностных тканей растений от продуктов их собственного обмена, а макрофиты «помогают» микробам справиться с дефицитом органических питательных веществ [114]. Микробное население, в свою очередь, минерализуя органическое вещество, снабжает растения элементами минерального питания и факторами роста [84]. Известно, что бурые водоросли являются источником многих витаминов, в том числе и витамина В₁₂. Однако установлено, что этот витамин не синтезируется водорослями, а аккумулируется из продуктов выделений бактерий-эпифитов [6]. Содержание В₁₂ в водорослях варьирует в зависимости от распределения микроорганизмов в окружающей морской среде.

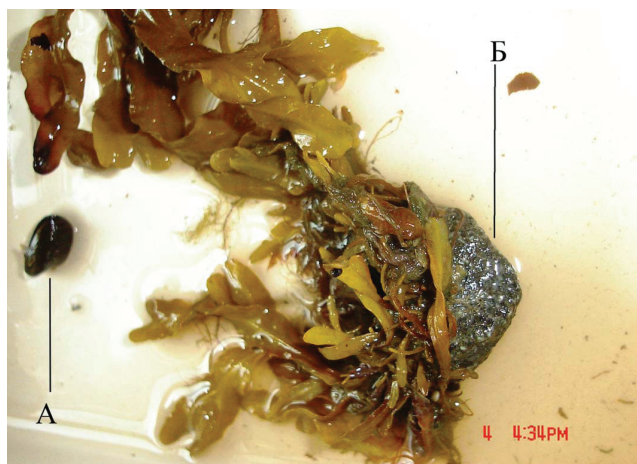


Рис. 2. Взаимодействие слоевищ и ризоморфов бурых водорослей (*Fucus* sp.) с макробиотическими (А – моллюск, слева, изъятый из скопления слоевищ) и микробиотическими (Б – морской камешек, покрытый ризоморфами) компонентами экосистемы их обитания

Выживание и развитие бактерий в водных средах может зависеть от их способности прикрепляться к поверхности твердых субстратов (адгезии). Благодаря этой способности бактерии в водной среде будут находиться в иммобилизованном состоянии на взвешенных минеральных и органических частицах и на поверхности водорослей [32].

По своим свойствам эпифиты отличаются от бактерий, свободно плавающих в морской воде [110]. В экспериментах с добавлением песка в культуру бактерий, выделенных с поверхности водорослей, и с последующим активным перемешиванием среды было обнаружено, что в эпифитных бактериях индуцировался синтез экзополимера, продуктивность которого была намного выше, чем у планктонных бактерий [137]. Благодаря экзополисахаридам сначала образуется толстый матрикс, который затем формирует биопленку [87], а клетки бактерий при этом изменяют морфологию [72].

Бактериальная колонизация поверхности включает обратимую фазу (адсорбцию-десорбцию) и необратимую фазу – прикрепление (адгезию). В процессе колонизации на стадии адсорбции задействованы главным образом физические силы: броуновское движение, электростатическое взаимодействие, гравитация, ван-дер-ваальсовы взаимодействия [89]. Вторая фаза протекает за счет ковалентных и макромолекулярных взаимодействий [139]. Микроорганизмы могут прикрепляться к клеточным стенкам тканей водорослей при помощи жгутиков, фимбрий, стебельковых образований, нитей и капсул [88, 116]. Они также выделяют высокомолекулярные полисахариды, которые обеспечивают адгезивность клеток [88]. Доля гетеротрофных организмов, прикрепленных к поверхности макрофитов, значительно возрастает с увеличением поверхности макрофитов и уменьшением глубины водоема.

Гетеротрофные бактерии, существующие как в прикрепленном, так и в свободном состоянии, являются субстратом для одноклеточного зоопланктона и для многоклеточной планктонной мезобиоты, которые, в свою очередь, служат кормовой базой других потребителей, в том числе рыб [32]. Для многих детрит-использующих животных эпифитные бактерии являются источником биогенных элементов, таких как азот, углерод, фосфор и сера. Эпифитная микробиота также продуцирует ростовые факторы, которые могут быть использованы макрофитами [73, 74]. В клеточных стенках бурых водорослей содержатся такие полисахариды, как фукоиданы и альгиновые кислоты, разрушение структуры которых происходит при участии фукоидан-деградирующих ферментов морских бактерий-эпифитов. Одним из наиболее богатых источников фукоидана является морская бурая водоросль *F. evanescens*, при полной обработке которой выход фукоидана достигает 15–20% от сухой массы [143]. Высокая активность фукоиданаз отмечена у представителей бактерий родов *Alteromonas* и *Pseudoalteromonas* филума *Proteobacteria* и семейства *Flavobacteriaceae*, типа *Bacteroidetes*, обнаруживаемых на бурых водорослях. Показано, что фукоиданазы активнее синтезируются штаммами, выделенными из источников, богатых L-фуканами. Образующиеся в результате гидролиза фукоиданов мономеры могут использоваться в пищевой цепи другими потребителями. Фукоиданазы эпифитных

бактерий можно применять для деградации высокомолекулярных фукоиданов и альгиновых кислот с целью получения сырья для медицинской и пищевой промышленности [1].

2.3.1. Численность микроорганизмов, выявляемых на поверхностях морских макрофитов

Сосуществование водорослей и микроорганизмов могло сохраниться на протяжении длительного времени только благодаря наличию их взаимного влияния друг на друга. Поверхность макроводорослей не является местом случайного скопления микробов, а образует континуум микробно-растительных ассоциаций, часто в виде биопленок. При сравнении макрофитов из чистых местообитаний и мест, временно загрязненных углеводородами, было установлено, что на поверхности водорослей в обоих случаях встречаются два вида бактерий – *Pseudomonas fluorescens* и *Ochrobactrum anthropi*. Однако *O. anthropi* был выделен только с поверхности фукуса и не встречался в морской воде, тогда как *P. fluorescens* встречался и в воде, и на талломах водорослей-макрофитов [8]. Это означает, что поверхность макрофитов заселена как истинными эпифитными микроорганизмами, так и «транзитными» микробами, временно функционирующими на поверхности водорослей.

Численность бактериальных сообществ на поверхности макрофитов, как и их состав, также определяется физико-химическими и биотическими факторами. Сравнительные исследования бактериальных сообществ макроводоросли *Chara aspera* и водного покрытосеменного растения *Myriophyllum spicatum* в двух разных условиях обитания – в пресной воде и в солоноватой – с использованием метода флуоресцентной гибридизации *in situ* [100] показали, что численность бактерий на растениях, обитающих в солоноватой воде ($5,3 \times 10^7$ кл/г сухой массы), была выше, чем на пресноводных растениях ($1,3 \times 10^7$ кл/г сухой массы), а на взрослых побегах – выше, чем на молодых.

Было показано, что число клеток бактерий на поверхности таллома ламинарии может достигать $6,2 \times 10^3$ кл/см², при этом большинство штаммов представлено гетеротрофными микроорганизмами, расщепляющими широкий спектр органических соединений, в том числе и нефтепродукты [45]. Учет бактерий в смывах с таллонов макрофитов *Fucus vesiculosus* Баренцева моря, проведенный В.В. Ильинским, показал, что количество микробных клеток на слоевище колеблется от $1,42 \times 10^7$ до $1,48 \times 10^7$ кл/см² [21]. Г.М. Устинова при использовании техники смывов с таллонов макрофитов показала, что численность бактерий, обитающих на поверхности макрофитов, в 1,2–5,1 раза превышает численность бактериопланктона в воде [64]. В других исследованиях, основанных на высеве эпифитной биомассы на чашки Петри и применении микрокопирования, бактериальная численность оказалась соответствующей 10^6 – 10^8 кл/г живой биомассы водорослей [82].

В наших исследованиях количества и морфологического разнообразия микроорганизмов на поверхности макрофитов, собранных в акватории и приливно-отливной зоне Белого моря [57] с поверхностью таллонов фукусов, были сделаны шадящие смывы с учетом смываемой площади таллома и объема воды. Полученные суспензии микроорганизмов были отфильтрованы через бактериальные фильтры. Для

сравнения численности эпифитных и планктонных микроорганизмов были отобраны образцы морской воды, взятой с разных глубин, с учетом ее объема. Подсчет клеток на фильтрах проводили методом люминесцентной микроскопии после окраски акридином желтым. Для наблюдения и выявления микробных пейзажей на поверхности фукусов были сделаны препараты-отпечатки. При микроскопировании смывов на фильтрах и препаратов-отпечатков было обнаружено, что микробное сообщество поверхности фукусов представлено одиночными клетками и их скоплениями в виде микроколоний, что указывает на рост бактерий. Морфологически бактериальное разнообразие представлено кокками, одиночными и цепочками, многочисленными прямыми и изогнутыми (дугообразными) палочками разных размеров (рис. 3). Встречаются клетки, подобные дрожжам. Численность микроорганизмов в образцах морской воды, взятой с разных глубин, колебалась от $8,56 \times 10^4$ до $2,74 \times 10^6$ кл/мл и в среднем составляла $\sim 2,90 \times 10^5$ кл/мл. Учет численности бактерий в смывах с талломов макрофитов показал, что количество микробных клеток на слоевище достигало $1,14 \times 10^6$ кл/см².

В проведенных ранее другими авторами исследования влияния нефтепродуктов на фукусовые водоросли Баренцева моря *F. vesiculosus*, *F. distichus*, *A. nodosum* и *Pylaiella littoralis*, произрастающих во временно загрязненных нефтепродуктами местах, общая численность эпифитных бактерий на талломах составляла $3,86 \times 10^7$ – $4,93 \times 10^7$ кл/см², что было примерно в 3 раза выше, чем на фукусе из чистого местообитания: $1,42 \times 10^7$ – $1,48 \times 10^7$ кл/см² [8].

В наших исследованиях количество микроорганизмов на препаратах-отпечатках поверхностей разных макрофитов и с разных участков талломов колебалось от $2,55 \times 10^4$ до $4,98 \times 10^6$ кл/см². Меньшую численность микроорганизмов, выявленную в смывах на фильтрах, мы объясняем высокой адгезией клеток к таллому водоросли, закреплением клеток микроорганизмов в слизи, образующейся при росте и старении водорослей, вследствие чего они труднее смывались с талломов.

Для того чтобы полнее оценить потенциал активности эпифитных микроорганизмов, необходимо знать механизмы и движущие силы развития микробных популяций (МП) и микробных сообществ

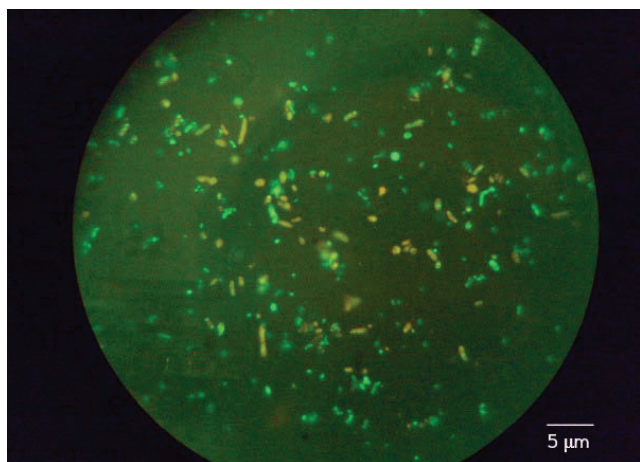


Рис. 3. Морфологическое разнообразие микроорганизмов на препарате-отпечатке с поверхности *Fucus* sp.

(МС), закономерности их изменения во времени, причины роста и отмирания микроорганизмов. Определение ежедневной динамики численности эпифитов на талломе фукуса методом отпечатков выявило колебания численности в виде ее нескольких пикообразных осцилляций.

Известно, что сильные нарушающие воздействия могут как упорядочивать, так и разупорядочивать колебания численности и активности МП и МС [33, 54]. Для эпифитов морских макрофитов такими нарушающими воздействиями, даже регулярными, могут выступать «колебания» состояния водной среды, вызывающие изменение трофики макрофитов и эпифитов, выделение экссудатов водорослями, концентрация которых непостоянна. Гармонический анализ результатов (рис. 4, неопубликованные авторские данные) ежедневной динамики численности бактерий на поверхности одного и того же таллома (по методике, ранее использованной для анализа динамики численности бактерий в почве и ризосфере [33, 54]) выявил статистически достоверные гармоники первого (период 13 дней, $P < 0,05$, рис. 4А) и пятого (период 2,4 дня, $P < 0,1$, рис. 4Б) порядков. Результаты гармонического анализа указывают на наличие как относительно долгосрочных колебаний численности с периодом, сопоставимым с длительностью наблюдений, так и краткосрочных колебаний, при которых численность возрастает и уменьшается за несколько дней.

Можно, конечно, предполагать, что долгосрочные колебания являются следствием внешних воздействий физического или химического характера (изменение температуры, влажности, солености, солнечных циклов, климатических явлений и т. д.). Однако краткосрочные колебания не могут быть объяснены влиянием только внешних факторов, так как известны внутренние биологические причины, например изменение роста и отмирания микроорганизмов, происходящие в результате их взаимодействия с субстратами [54].

Численность эпифитных микроорганизмов, утилизирующих легкодоступные субстраты, при 15 и 28 °С достигает 10^6 кл/мл. Эпифитные углеводородокисляющие микроорганизмы (УВОМ) в жидкой минеральной среде с 1% нефти при этих же температурах достигали численности 10^4 – 10^5 кл/мл. Пересев выросших на среде с углеводами бактерий на среду с нефтью показал их способность окислять УВ.

Поверхность макрофитов также контаминирована грибами – до 10^6 пропагул на 1 г сухого вещества, и рост грибов микромицетов наблюдается в том числе и в среде с добавлением нефти

2.3.2. Биоразнообразие гетеротрофных бактерий-эпифитов морских макрофитов

Видовой состав гетеротрофных бактерий-эпифитов любых экотопов, разнообразие физиологических групп и их биохимическая активность зависят от многих абиотических и биотических факторов [13, 90]. Например, существует мнение, что высокая численность бактерий на талломах водорослей может являться следствием подавленности жизнедеятельности водоросли и, следовательно, снижения ее защитных функций [61].

По-видимому, можно говорить о специфичности или предпочтительности колонизации макрофитов

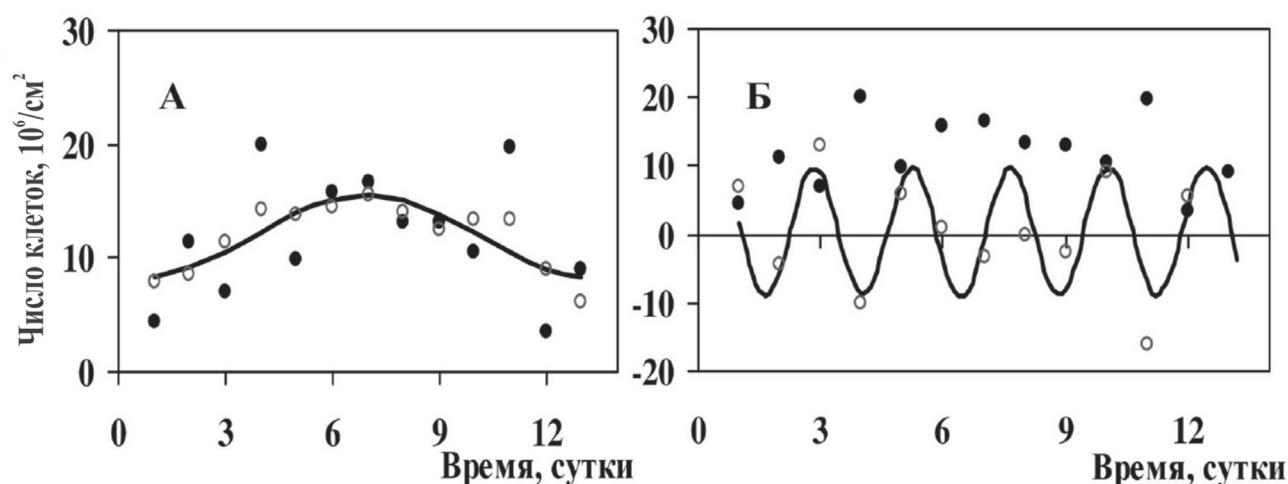


Рис. 4. Гармонический анализ результатов серийного ежедневного определения численности микробных клеток на поверхности таллома водоросли. Черные точки – исходные данные; белые точки – результат обработки исходных данных. По вертикали на рис. 4А показаны результаты определения численности клеток ($10^6/\text{см}^2$), на рис. 4Б – разности между последовательными результатами. Линия на 4А получена сглаживанием данных, на 4Б – фильтрацией и сглаживанием данных

Авторы выражают благодарность канд. биол. наук. В.В. Зеленева (кафедра микробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова) за помощь в проведении гармонического анализа экспериментальных результатов.

определенными микроорганизмами. Многие макрофиты могут продуцировать антимикробные соединения, позволяющие регулировать состав эпифитных микробных сообществ. Различные экзометаболиты, выделяемые иногда в довольно значительных количествах в морскую среду водорослями, стимулируют или подавляют развитие фитопланктона и перифитона. Таким образом макрофиты создают вокруг себя определенную среду, в результате чего формируется и контролируется видовой состав, динамика роста и численность организмов, находящихся в ней, в том числе и УВО-бактерий [60, 65, 66]. Одним из таких экзометаболитов является 22-членный циклический лактон лобофоролит (lobophorolide), выделенный из морской бурой водоросли *Lobophora variegata* и активный в отношении патогенных и сапрофитных морских грибов [112]. Из красной водоросли *Asparagopsis armata* были выделены галогеноалканы, представленные бромформами, и короткоцепочечные галогенокислоты, представленные дибромомоацетатом, отрицательно действующие на патогенные для человека бактерии *Escherichia coli*, *Staphylococcus* sp., *Pseudomonas aeruginosa* и *Vibrio* spp [124].

С использованием олигонуклеотидных зондов, специфичных к определенным бактериальным филумам и грибам, было обнаружено, что наиболее часто среди эпифитных бактерий высших водных растений выявляются представители группы *Flavobacterium-Cytophaga* и семейства *Enterobacteriaceae* [90]. Доминирование тех же бактериальных групп не только среди планктонных бактерий, но и среди эпифитных, по мнению авторов, может быть результатом их высокой стойкости к солнечной радиации, особенно к УФ-излучению, обусловленной наличием защитных пигментов. По видовому составу среди бактерий-эпифитов наземных высших растений распространены такие традиционные представители бактерий-космополитов, как *Pseudomonas fluorescens*, *Ps. chlororaphis*, *Ps. putida*, *Pantoea agglomerans*, *Arthrobacter flavescens*, *A. album*, *Lactobacillus plantarum*, *Bacillus subtilis*,

B. megaterium, *Klebsiella rosea* [16]. Известны и дрожжи-эпифиты, среди которых наиболее часто встречаются представители *Candida oleophila*, *Cryptococcus albidus*, *Hansenulasporea guilliermondii*, *Metschnikowia pulcherrima*, *Rhodotorula glutinis* и другие [12].

Исследования таксономического состава бактерий на морских макрофитах выявили на поверхности зеленых водорослей *Ulva* доминирование групп *Bacteroidetes* (*Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroidetes*) и α -*Proteobacteria* [136], особенно сем. *Rhodobacteriaceae*, *Sphingomonadaceae*, *Flavobacteriaceae* и *Saprospiraceae* [80], но встречаются и представители групп γ -*Proteobacteria*, *Verrucomicrobiae*, *Planctomycetes* и *Cyanobacteria* [101]. На уровне родов наиболее часто выделяются *Flavobacterium* sp. [77], *Bacillus*, *Vibrio*, *Pseudomonas* и *Moraxella* [82]. Данные по таксономическому разнообразию эпифитов-архей отсутствуют, что может быть связано с трудностями их выделения и культивирования.

При изучении эпифитных микроорганизмов бурой водоросли *Laminaria saccharina* из Баренцева моря были обнаружены мелкие клетки цианобактерий кластера *Synechococcus* [41]. Одним из представителей бактериального населения макрофитов является *A. rhodococcus* sp. nov. ДВ-29 [25]. Среди эпифитных микроорганизмов встречаются представители других гетеротрофных родов, таких как *Nocardia*, *Planococcus*, *Rhodococcus*, *Corynebacterium*, *Cytophaga*, ассимилирующие продукты метаболизма альгиновой кислоты, нокардиоформные микроорганизмы, осуществляющие деградацию альгиновой кислоты до составляющих ее мономеров (В-маннуриновой и D-гулуриновой кислот) с их последующим потреблением [26].

На поверхности морских макрофитов выявляются и патогенные микроорганизмы, способные вызывать инфекционные заболевания таллома или подавлять его развитие. Среди них известны представители родов *Staphylococcus*, *Aeromonas*, *Vibrio*,

Streptococcus, Escherichia, Alteromonas, Planococcus, Bacillus, Cytophaga, Flavobacterium [93, 97].

К патогенным относят и морские *Alteromonas*-подобные протеобактерии вида *Pseudoalteromonas issachenkonii* sp. nov., выделенные с поверхности бурой водоросли *F. evanescens* [104, 105]. Было обнаружено, что бактерия способна продуцировать такие ферменты, как хитиназа и альгиназа, а другие представители рода *Pseudoalteromonas* синтезируют глюкозигидролазы, например, фукоиданазы, ламинараназы, альгиназы, агаразы, пуллулазы, β -глюкозооксидазы, β -галактозидазы, β -N-ацетилглюкозаминидазы и β -ксилозидазы, которые участвуют в расщеплении таллома водоросли [106].

Как уже отмечалось, помимо бактерий на поверхности макрофитов встречаются грибы и дрожжи. Морские дрожжи рода *Candida* являются эпифитами зеленых и красных макроводорослей, тогда как бурые водоросли (фукусовые и ламинариевые) подавляют рост дрожжей, выделяя фенольные соединения [130]. С талломов макрофитов *Adenocystis utricularis*, *Desmarestia anceps* и *Palmaria decipiens* были выделены грибы, относящиеся к родам *Geomyces*, *Antarctomyces*, *Oidiodendron*, *Penicillium*, *Phaeosphaeria*, *Aureobasidium*, *Cryptococcus*, *Leucosporidium*, и дрожжи р. *Metschnikowia*, *Rhodotorula* [115]. В других работах на поверхности морских водорослей выявлялись дрожжи *Torulopsis* sp., *Candida albicans*, *C. natalensis*, *Trichosporon cutaneum*, *Endomyces chodatii* [134].

На сегодняшний день имеются некоторые данные о таксономическом составе и углеводородоксиляющего эпифитона. К ним относятся представители родов *Pseudomonas*, *Micrococcus*, *Arthrobacter*, *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, *Rhodococcus* [45].

Имеются сведения, указывающие на то, что большая часть углеводородоксиляющего микробного ценоза представляет собой некультивируемые формы микроорганизмов [142].

3. Роль и практическое значение микроорганизмов, обитающих на поверхности макрофитов, в поддержании морских экосистем

За счет того, что поверхность слоевища макрофитов покрыта слизью, в образовании которой принимают участие микрофиты, к этой поверхности прилипают взвешенные в воде частицы, и чем больше суммарная поверхность растения, тем эффективнее роль его как адсорбента [24]. Таким образом, концентрируя взвешенные минеральные и органические вещества и тем самым способствуя их удалению из воды, комплексы макрофитов с эпифитами участвуют в естественном очищении водных сред и оказывают влияние на гидрохимический режим водоема [12].

Экологическая роль макрофитов и микроорганизмов, обитающих на их поверхности, возрастает в связи с рассмотренной выше способностью многих из них окислять углеводороды нефти, очищая таким образом водную экосистему. Эта способность становится особенно актуальной в связи с возможным возрастанием загрязнения морских акваторий углеводородами. Разрабатываются фитотехнологии очистки воды с использованием водных растений, в частности, морских макрофитов [31].

Попадая в воду, нефть образует «слики» – пятна эмульгированной нефти, формирующиеся из-за нерастворимости большинства компонентов нефти в воде. Эмульгированная нефть, иначе называемая «шоколадный мусс», может налипать на талломы макрофитов, приводя к их утяжелению, обрыву и обесцвечиванию [60]. Было показано, что под действием нефтяной пленки происходит подавление фотосинтеза у макрофитов и уменьшение количества пигментов и активности каталазы в талломах [69]. К воздействию нефти и нефтепродуктов макрофиты наиболее чувствительны на ранних стадиях развития, что может проявляться в замедлении или полной остановке развития спор и проростков [39, 60]. Влиянию нефтяного загрязнения в большей степени подвержены гаметофиты, ранние спорофиты и молодые части таллома [60]. С другой стороны, отмечено, что малые концентрации нефти могут оказывать стимулирующее воздействие на макрофиты, и у некоторых водорослей при этом наблюдалось значительное усиление скорости фотосинтеза [131]. Например, у ульвы и алярии нефть в количестве 0,7 мг/л вызывала рост скорости фотосинтеза на 80%, а у костарии при концентрации нефти 0,007 мг/л – на 30%. Было показано, что нефтяная пленка не снижает скорости роста некоторых водорослей в морской воде [60] и в минимальных концентрациях может оказывать стимулирующее воздействие на развитие макрофитов. Например, нефть в концентрации 0,01% ускоряла рост цистозиры в 1,1 раза, а при концентрации до 0,1% скорость роста была близка к контрольным значениям [37].

В обзоре исследований по изучению влияния нефти и нефтепродуктов на рост, развитие и размножение макроводорослей О.В. Степаньян и Г.М. Воскобойников пришли к выводу [60], что наиболее устойчивы к воздействию нефти и нефтепродуктов бурые водоросли (фукусовые и ламинария), наименее – красные и зеленые (порфира, пальмария и энтероморфа). Различная чувствительность к действию нефтетоксикантов зависит от стадии онтогенеза водорослей. Наибольшей способностью к поглощению дизельного топлива обладают молодые участки талломов фукуса, что, по-видимому, обусловлено более высоким уровнем метаболизма клеток этих участков талломов [45]. Макроводоросли, произрастающие в местах с хроническим нефтяным загрязнением, менее чувствительны к воздействию нефти, чем водоросли чистых мест, и способны переносить действие значительных доз эмульгированных и растворенных фракций нефти, превышающих установленные предельно допустимые концентрации в несколько раз. По сравнению с эмульгированной и растворенной формами нефти (нефтепродуктов) более токсичной для макроводорослей является пленка нефти (нефтепродуктов), которая снижает интенсивность фотосинтеза, газовый обмен, при этом снижение активности каталазы ведет к накоплению продуктов перекисного окисления в клетках.

Макрофиты способны накапливать нефтяные углеводороды в своих талломах. В связи с этим обсуждается возможность использования морских макрофитов для ликвидации нефтяных загрязнений. Показано [7], что содержание нефтепродуктов в водорослях и на их поверхности через 30 суток после

загрязнения составляло 6,9 г/кг, из них 3,2 г/кг было снято с поверхности, а 3,7 г/кг экстрагировано из талломов водорослей. Через неделю после извлечения водорослей из области нефтяного загрязнения и их помещения во влажную камеру при температуре, аналогичной температуре среды обитания, массовая доля нефтепродуктов составила 1,0 г/кг, из них 0,8 г/кг было снято с поверхности и 0,2 г/кг извлечено из талломов водорослей. Через 2 недели массовая доля нефтепродуктов в водорослях составила 0,8 г/кг. Таким образом, показано, что живые макрофиты обладают высокой адсорбционной способностью в отношении нефти и нефтепродуктов, а снижение массовой доли УВ на поверхности и в талломах водорослей свидетельствует об окислении УВ нефти при участии поверхностных микроорганизмов. Этим авторы объясняют факт существования *F. vesiculosus* в зонах постоянного нефтяного загрязнения без значительных изменений ультраструктуры, фотосинтеза, пигментного и полисахаридного составов макрофита [45].

Известны и другие факты, свидетельствующие о том, что снижение концентрации УВ нефти в воде в присутствии макрофитов происходит за счет включения как коротко-, так и длинноцепочечных УВ в биомассу водорослей и окисления УВ самими водорослями до веществ с более низкой молекулярной массой или трансформации УВ в более полярные вещества без изменения числа углеродных атомов [94, 141]. Однако вклад таких процессов ничтожен в глобальных масштабах.

В последние годы замечено, что в местах произрастания водорослей, особенно бурых и красных, окисление нефти идет быстрее. Однако водоросли выступают преимущественно в качестве адсорбентов нефти и нефтепродуктов, способных удерживать нефтяную пленку в течение длительного времени, а окисление углеводородов нефти происходит за счет обитающих на поверхности талломов макрофитов эпифитных УВО микроорганизмов. Макрофиты способствуют этому процессу за счет выделения кислорода и создания комплекса оптимальных условий для роста и развития микробной биомассы на их поверхности. Водоросли являются источником и субстратом для микробного разнообразия и увеличивают зону контакта между нефтью и бактериями за счет значительной поверхности растений. Такие условия способствуют развитию гетеротрофных микроорганизмов, среди которых немало УВО-бактерий, тем самым способствуя очистке морских экосистем при их загрязнении углеводородами. Установлено, что в зарослях водорослей-макрофитов Баренцева моря углеводородоокисляющая активность морских бактерий на 20% больше, чем на свободной от макрофитов акватории [46]. В холодных климатических условиях наиболее эффективным методом биоремедиации окружающей среды может быть интродукция УВОМ, поскольку аборигенная микробиота в условиях непродолжительного летнего периода формируется медленно, следовательно, количество природной микробной биомассы будет недостаточным для окисления значительных количеств нефти [48, 71].

Е.В. Семенова и соавт. провели исследования по выявлению бактерий на поверхности бурых водорослей с помощью люминесцентной микроскопии

с дальнейшей изоляцией бактериального сообщества и получением чистых культур бактерий. Было установлено, что штаммы эпифитных бактерий, выделенных в чистые культуры, являются активными окислителями УВ сырой нефти [56–58]. Для этого фильтры с иммобилизованными на них равными количествами биомассы пропитывали нефтью в разных концентрациях: 100, 10 и 1%, что достигалось смешиванием нефти с дизельным топливом в разных объемных пропорциях. Было обнаружено, что через 4 суток фильтры с клетками, пропитанные нефтью в концентрациях 1 и 10%, были практически свободны от нефти. Фильтр, пропитанный 100% нефтью, через 6 суток посветлел только по краям [57].

Таким образом, макрофиты играют важную экологическую роль как первичные продуценты органического вещества, которые служат местом обитания и размножения многих микроорганизмов. Эпифитные УВОМ, сосредоточенные на поверхностях талломов, имеют важное значение в деградации и утилизации нефтяных пленок с поверхности водных сред и макрофитов за счет разрушения этого загрязнения УВО микроорганизмами.

Заключение

Макрофиты представляют собой важный компонент морских экосистем, будучи первичными продуцентами и тем самым обеспечивая биологическое разнообразие и гармонизируя функционирование морской биоты.

Водоросли являются носителями неоднородных по составу эпифитных микробных сообществ, в том числе обладающих способностью окислять углеводороды. Макрофиты создают благоприятные условия для жизнедеятельности микроорганизмов, с которыми, вероятно, они находятся в трофическом взаимодействии. В таких альго-бактериальных ассоциациях наблюдается специфичность микроорганизмов для отдельных видов и участков таллома водорослей и определенная видовая зависимость от условий произрастания растений и от ряда абиотических и биотических факторов.

Показана возможность использования положительного влияния макроводорослей на самоочистку морских акваторий от нефтяных загрязнений. Водоросли могут использоваться и в качестве адсорбентов, своего рода боновых заграждений, для очистки водных сред от нефтяных загрязнений за счет сорбции и механического удержания нефтяной пленки. Эпифитные УВОМ, сосредоточенные на поверхностях талломов, играют основную роль в деградации нефтяных пленок на поверхности водных сред и макрофитов. Альго-бактериальные ассоциации представляют собой перспективный и выгодный ресурс для очистки морских экосистем при их загрязнении углеводородами. Можно полагать, что оценка совместной активности эпифитных УВОМ и их носителей позволит уточнить и даже пересмотреть их роль и вклад в удаление нефти с морской поверхности.

На основе консорциумов водорослей и эпифитных УВОМ, а также полученных из этих консорциумов бактериальных сообществ могут быть созданы биопрепараты для очистки акваторий морей от нефти с использованием макрофитов или других сорбентов в качестве носителей УВОМ.

Литература

1. Алексеева С.А. Ферменты морских бактерий *Pseudoalteromonas citrea*, катализирующие деградацию полианионных полисахаридов бурых водорослей: Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 2003. – 27 с.
2. Артемчук Н.Я. Микофлора морей СССР. – М.: Наука, 1981. – 192 с.
3. Белоусова Н.И., Шкидченко А.Н. Деструкция нефтепродуктов различной степени конденсации микроорганизмами при пониженных температурах // Прикл. биохимия и микробиология. – 2004. – Т. 40. – № 3. – С. 312–316.
4. Бубнова Е.Н., Киреев Я.В., Коновалова О.П., Порхунова Н.Н. Грибы Белого моря. – М.: Гриф и К, 2008. – С. 217–223.
5. Виноградова К.Л. Эпифитизм водорослей: уточнение терминологии // Ботанич. журнал. – 1989. – Т. 74. – № 9. – С. 1291–1293.
6. Воскобойников Г.М., Макаров М.В., Облучинская Е.Д. и др. Макрофиты Баренцева моря: биологические особенности и перспективы использования: Формирование основ современной стратегии природопользования в Евро-Арктическом регионе. – Апатиты: КНЦ РАН, 2005. – С. 316–328.
7. Воскобойников Г.М., Ильинский В.В., Лопушанская Е.М., Пуговкин Д.В. О возможной роли морских макрофитов в очистке поверхности воды от нефтяного загрязнения // Нефть и газ арктического шельфа 2008: Материалы международной конференции. – Мурманск: Мурманская полиграф. компания, 2008. – С. 63–65.
8. Воскобойников Г.М., Пуговкин Д.В. О возможной роли *Fucus vesiculosus* в очистке прибрежных акваторий от нефтяного загрязнения // Вестник МГТУ. – 2012. – Т. 15. – № 4. – С. 716–721.
9. Гарибова Л.В., Дундин Ю.К., Коптяева Т.Ф., Филин В.Р. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. – М.: Мысль, 1978. – 365 с.
10. Георгиев А. А. Эпифитные диатомовые водоросли макрофитов пролива Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море): дисс. ... канд. биол. наук. – М., 2010. – 188 с.
11. Глушакова А.М., Чернов И.Ю. Динамика сообществ дрожжевых грибов на листьях однолетних гигрофитов рода *Trpatiens* // Микология и фитопатология. – 2005. – Т. 39. – № 4. – С. 31–39.
12. Голубовская Э.К. Биологические основы очистки воды. – М.: Высшая школа, 1978. – 268 с.
13. Горобец О.Б., Блинкова Л.П., Батура А.П. Влияние микроводорослей на жизнеспособность микроорганизмов в естественной и искусственной среде обитания // ЖМЭИ. – 2001. – № 1. – С. 104–108.
14. Емельянова А.А. Флора водорослей-макрофитов северных районов Охотского моря, юга Камчатки и северных Курильских островов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2006. – 20 с.
15. Заикина И.А. Экологическая роль бактериального сообщества эпифитов филлосферы в жизнедеятельности растений: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Ставрополь, 2008. – 21 с.
16. Зверева Л.В., Яковлев Ю.М. В море по грибы // Химия и жизнь. – 2002. – № 8. – С. 46–47.
17. Зенова Г.М., Штина Э.А., Дедыш С.Н. и др. Экологические связи водорослей в биоценозах // Микробиология. – 1995. – Т. 64. – № 2. – С. 149–164.
18. Зинова А.Д. Водоросли Северного Ледовитого океана // Тр. Ботанического ин-та АН СССР. – 1956. – Сер. II. – № 11. – С. 39–51.
19. Зинова А.Д., Петров Ю.Е. Пути формирования флоры морских макроскопических водорослей Арктического бассейна // Северный Ледовитый Океан и его побережье в кайнозое. – Л.: Гидрометеиздат, 1970. – С. 162–166.
20. Игнатенко М.Е. Характеристика симбиотических связей микроорганизмов в альгобактериальных сообществах природных водоемов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Оренбург, 2008. – 19 с.
21. Ильинский В.В. Бактериопланктон поверхностных вод Центральной Арктики в период календарной весны // Микробиология. – 1995. – Т. 64. – № 5. – С. 696–704.
22. Ильинский В.В., Воскобойников Г.М., Пуговкин Д.В. и др. Влияние нефтяного загрязнения среды на состав и численность гетеротрофных эпифитных бактерий бурой водоросли *Fucus vesiculosus* // Вестник ЮНЦ РАН. – 2010. – Т. 6. – № 2. – С. 98–100.
23. Клочкова Н.Г., Березовская В.А. Водоросли камчатского шельфа. Распространение, биология, химический состав. – Владивосток: Дальнаука, 1997. – 154 с.
24. Кокин К.А. Экология высших водных растений. – М.: Изд-во МГУ, 1982. – 160 с.
25. Кондратьева Л.М., Тен Хак Мун. О новом виде бактерий рода *Arthrobacter* с красной пигментацией // Микробиология. – 1987. – Т. 56. – № 6 – С. 1010–1015.
26. Кондратьева Л.М., Тен Хак Мун. Микробное население штормовых выбросов макрофитов // Морская микробиология / Ред. И.Е. Мишустина. – Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та, 1995. – С. 88–96.
27. Коронелли Т.В., Комарова Т.И., Игнатченко А.В. Роль эмульгирования в процессе поглощения углеводов клетками *Pseudomonas aeruginosa* // Микробиология. – 1983. – Т. 52. – № 1. – С. 94–97.
28. Коронелли Т.В., Ильинский В.В., Дермичева С.Г. и др. Углеводородокисляющие микроорганизмы арктических вод и льдов // Изв. АН СССР. – Сер. биол. – 1989. – № 4. – С. 581–587.
29. Коронелли Т.В., Комарова Т.И., Юферова С.Г. и др. Полярные липиды углеводородокисляющих бактерий // Микробиология. – 1993. – Т. 62. – № 2. – С. 231–237.
30. Краткий определитель фауны и флоры северных морей СССР: учеб. пособие для втузов // Сост.: С. Г. Абрикосов, З. С. Бронштейн и др.; Под ред. Н. С. Гаевской. – М.; Л.: Пищепромиздат, 1937. – 368 с.

31. Крот Ю.Г. Использование высших водных растений в биотехнологиях очистки поверхностных и сточных вод // Гидробиол. журнал. – 2006. – Т. 42. – № 1. – С. 47–58.
32. Кузнецов А.Е., Градова Н.Б. Научные основы экобиотехнологии: Учебное пособие для студентов. – М.: Мир, 2006. – 504 с.
33. Лаврентьева Е.В., Семенов А.М., Зеленев В.В. и др. Ежедневная динамика целлюлазной активности в пахотной почве в зависимости от обработки // Почвоведение. – 2009. – № 8. – С. 1–10.
34. Литвинова М.Ю., Ильинский В.В., Перетрухина И.В. Количественная оценка гетеротрофного бактериопланктона в воде северного и среднего колен Кольского залива // Фундаментальные исследования. – 2011. – № 7. – С. 203–206.
35. Малавенда С.С. Морфофизиологические особенности бурой водоросли *Fucus distichus* L. в экосистемах Баренцева моря: Дисс. ... канд. биол. наук. – М., 2008. – 152 с.
36. Миронов О.Г. Деление некоторых диатомовых водорослей в морской воде, содержащей нефтепродукты // Научн. докл. высш. шк.: Биол. науки. – 1970. – № 7. – С. 69–72.
37. Миронов О.Г. Взаимодействие морских организмов с нефтяными углеводородами. – Л.: Гидрометеоиздат, 1985. – 127 с.
38. Миронов О.Г. Бактериальная трансформация нефтяных углеводородов в прибрежной зоне моря // Морской экол. журнал. – 2002. – Т. 1. – № 1. – С. 56–66.
39. Миронов О.Г., Цымбал И.М. Развитие водорослей-макрофитов в условиях нефтяного загрязнения // Научн. докл. высш. шк.: Биол. науки. – 1975. – № 5. – С. 53–56.
40. Мишустина И.Е., Щеглова И.К., Мицкевич И.Н. Морская микробиология: учебное пособие. – Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та, 1985. – С. 179–181.
41. Москвина М.И., Бирюзова В.П., Кострикина Н.А. Цианобактерии кластера *Synechococcus* на талломе бурой водоросли *Laminaria saccharina* в Баренцевом море // Морская микробиология / Ред. И.Е. Мишустина. – Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та, 1995. – С. 78–83.
42. Мурзаков Б.Г. Экологические проблемы нефтегазового комплекса и пути их решения. – М.: Ленинские горы, 2005. – 199 с.
43. Нечаева И.А. Биодegradация углеводородов нефти психротрофными микроорганизмами-деструкторами: Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. – Пушкино, 2009. – 24 с.
44. Огородников В.С. Водоросли-макрофиты Северных Курильских островов: Дисс. ... канд. биол. наук. – Южно-Сахалинск, 2007. – 174 с.
45. Проект «Российская Федерация – Поддержка Национального плана действий по защите арктической морской среды»: Отчет о выполнении пилотного проекта «Очистка арктической морской среды от загрязнений с помощью бурых водорослей». – Санкт-Петербург; Мурманск: ООО «СИРЕНА», 2009. – 87 с.
46. Перетрухина И.В. Гетеротрофный бактериопланктон литорали Кольского залива и его роль в процессах естественного очищения вод от нефтяных углеводородов: Дисс. ... канд. биол. наук. – Мурманск, 2006. – 232 с.
47. Перетрухина И.В., Ильинский В.В., Литвинова М.Ю. Определение скоростей биодegradации нефтяных углеводородов в воде литорали Кольского залива // Вестник МГТУ. – 2006. – Т. 9. – № 5. – С. 828–832.
48. Пырченкова И.А., Гафаров А.Б., Пунтус И.Ф. и др. Выбор и характеристика активных психротрофных микроорганизмов-деструкторов нефти // Прикл. биохимия и микробиология. – 2006. – Т. 42. – № 3. – С. 298–305.
49. Саввичев А.С. Микробные процессы циклов углерода и серы в морях Российской Арктики: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – М., 2011. – 48 с.
50. Саввичев А.С., Русанов И.И., Пименов Н.В. и др. Микробные процессы циклов углерода и серы в Чукотском море // Микробиология. – 2007. – Т. 76. – № 5. – С. 603–613.
51. Саввичев А.С., Русанов И.И., Захарова Е.Е. и др. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом море // Микробиология. – 2008. – Т. 77. – № 6. – С. 734–750.
52. Саввичев А.С., Захарова Е.Е., Веслоплолова Е.Ф. и др. Микробные процессы циклов углерода и серы в Карском море // Океанология. – 2010. – Т. 50. – № 6. – С. 942–957.
53. Семенов А.М. Микробно-растительные взаимодействия // Экология микроорганизмов: Учебник для студентов вузов / Ред. А.И. Нетрусова. – М.: Академия, 2004. – С. 145–164.
54. Семенов А.М. Трофическое группирование и динамика развития микробных сообществ в почве и ризосфере: Дисс. ... докт. биол. наук. – М.: МАКС Пресс, 2005. – 66 с.
55. Семенов А.М., Куличевская И.С., Халимов Э.М., Гузев В.С. Лабораторные тесты для оптимизации интродукции в почву микроорганизмов деструкторов нефти // Прикл. биохимия и микробиология. – 1998. – Т. 34. – № 5. – С. 133–139.
56. Семенов А.М., Семенова Е.В., Егорова М.А. и др. Эпифиты бурых водорослей в окислении углеводородов нефти // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2009. – № 9. – С. 66–69.
57. Семенова Е.В., Шлыкова Д.С., Семенов А.М. и др. Бактерии-эпифиты бурых водорослей в утилизации нефти в экосистемах северных морей // Вестник Моск. ун-та: Сер. 16. Биология. – 2009а. – № 3. – С. 18–22.
58. Семенова Е.В., Семенов А.М., Иванов М.Н. и др. Роль микроорганизмов – эпифитов фукусовых водорослей в деградации углеводородных загрязнений акваторий северных морей // Экология и промышленность. – 2009б. – № 3. – С. 16–18.
59. Согонов М.В., Марфенина О.Е. Особенности микобиоты приморских маршей Кандакшского залива Белого моря // Вестник Моск. ун-та: Сер. 16. Биология. – 1999. – № 3. – С. 43–47.

60. Степаньян О.В., Воскобойников Г.М. Влияние нефти и нефтепродуктов на морфофункциональные особенности морских макрофитов // Биология моря. – 2006. – Т. 32. – № 4. – С. 241–248.
61. Суменкова А.М., Луценко Е.С. Перифитонные гетеротрофные микробные сообщества *Ascophyllum nodosum* литорали Кольского залива // Успехи совр. естествознания. – 2011. – № 8. – С. 69–70.
62. Тимергазина И.Ф., Переходова Л.С. К проблеме биологического окисления нефти и нефтепродуктов углеводородокисляющими микроорганизмами // Нефтегазовая геология: Теория и практика. – 2012. – Т. 7. – № 1. – С. 1–28.
63. Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиогенетика микробно-растительных взаимодействий // Экологическая генетика. – 2003. – Т. 1. – С. 36–46.
64. Устинова Г.М. Характеристика макрофитно-бактериальных взаимоотношений в водных биоценозах: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Оренбург, 2004. – 23 с.
65. Хайлов К.М. О химическом воздействии морских макрофитов на водную среду // Ботанич. журнал. – 1964. – Т. 49. – № 3. – С. 338–347.
66. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. – К. : Наукова думка, 1971. – 251 с.
67. Шошина Е.В. Определитель водорослей Баренцева моря. URL: <http://www.mstu.edu.ru/algae/>
68. Шошина Е.В. Динамика ростовых и репродуктивных процессов у водорослей Баренцева моря: Дисс. ... канд. биол. наук. – Мурманск, 2001. – 266 с.
69. Ярцева И.А. Филлофора и нефтяное загрязнение // Тезисы докладов 3-го Всесоюзного совещания по альгологии макрофитобентоса. – К. : Наукова думка, 1979. – С. 130–131.
70. Atlas R.M., Horowitz A., Busdosh M. Prudhoe crude oil in Arctic marine ice, water and sediment ecosystem degradation and interaction with microbial and benthic communities // J. Fish. Res. Board Can. – 1978. – Vol. 35. – № 5. – P. 585–590.
71. Atlas R.M. Fate of petroleum pollutants in arctic ecosystems. // Water Sci. Technol. – 1986. – Vol. 18. – № 2. – P. 59–67.
72. Auerbach I.D., Sorensen C., Hansma H.G., Holden P.A. Physical morphology and surface properties of unsaturated *Pseudomonas putida* biofilms // J. Bacteriol. – 2000. – Vol. 182. – P. 3809–3815.
73. Baker J.H. Direct observation and enumeration of microbes on plant surfaces by light microscopy. In: Microbial ecology of the phylloplane (Blakeman, J.P., Ed.). London: Academic Press, 1981. P. 3–14.
74. Baker J.H. Epiphytic bacteria. In: Methods in aquatic bacteriology (Austin B.ed.). New York: J. Wiley and Sons, 1988. P. 171–191.
75. Binark N., Guven K.C., Gezgin T., Unlu S. Oil pollution of marine algae // Bull. Environ. Contam. Toxicol. – 2000. – Vol. 64. – № 6 – P. 866–872.
76. Bokn T. Effects of diesel oil and subsequent recovery of commercial benthic algae // Hydrobiologia. – 1987. – Vol. 151. – № 1. – P. 277–284.
77. Bolinches, J., Lemos M.L., Barja J.L. Population dynamics of heterotrophic bacterial communities associated with *Fucus vesiculosus* and *Ulva rigida* in an estuary // Microb. Ecol. – 1988. – Vol. 15. – P. 345–357.
78. Brandl M.T., Lindow S.E. Contribution of indole-3-acetic acid production to the epiphytic fitness of *Erwinia herbicola* // Appl. Environ. Microbiol. – 1998. – Vol. 64 – № 9. – P. 3256–3264.
79. Brinkmeyer R., Knittel K., Jürgens J. et al. Diversity and structure of bacterial communities in arctic versus antarctic pack ice // Appl. Environ. Microbiol. – 2003. – Vol. 69. – № 11. – P. 6610–6619.
80. Burke C., Thomas T., Lewis M. et al. Composition, uniqueness and variability of the epiphytic bacterial community of the green alga *Ulva australis* // The ISME J. – 2010. – Vol. 5 – № 4. – P. 590–600.
81. Carlucci A.F., Pramer D. Factors affecting the survival of bacteria in sea water // Appl. Microbiol. – 1959. – Vol. 7. – № 6. – P. 388–392.
82. Chan E. C. S., McManus E. A. Distribution, characterization, and nutrition of marine microorganisms from the algae *Polysiphonia lanosa* and *Ascophyllum nodosum* // Can. J. Microbiol. – 1969. – Vol. 15. – № 5. – P. 409–420.
83. Chattopadhyay M.K. Mechanism of bacterial adaptation to low temperature // J. Bioscience. – 2006. – Vol. 31. – № 1. – P. 157–165.
84. Croft M.T., Warren M.J., Smith A.G. Algae need their vitamins // Eukaryotic Cell. – 2006. – Vol. 5. – № 8. – P. 1175–1183.
85. D'Amico S., Claverie P., Collins T. et al. Molecular basis of cold adaptation. // Philos. Trans. R. Soc. London B. Biol. Sci. – 2002. – Vol. 357. – № 1423. – P. 917–925.
86. D'Amico S., Collins T., Marx J.-C. et al. Psychrophilic microorganisms: challenges for life // EMBO Rep. – 2006. – Vol. 7. – № 4. – P. 385–389.
87. Davies D.G., Chakrabarty A.M., Geesey G.G. Exopolysaccharide production in biofilms: substratum activation of alginate gene expression by *Pseudomonas aeruginosa* // Appl. Environ. Microbiol. – 1993. – Vol. 59. – № 4. – P. 1181–1186.
88. Dempsey M.J. Marine bacterial fouling: a scanning electron microscope study // Marine Biol. – 1981. – Vol. 61. – № 4. – P. 305–315.
89. Dexter S.C. Influence of substratum critical surface tension on bacterial adhesion – in situ studies // J. Colloid. Interface. Sci. – 1978. – Vol. 70. – № 2. – P. 346–354.
90. Donderski W., Kalwasińska A. Epiphytic bacteria inhabiting the yellow water lily (*Nuphar luteum* L.) // Pol. J. Environ. Stud. – 2002. – Vol. 11. – № 5. – P. 501–507.
91. Food and Agriculture Organization of the United Nations: The State of World Fisheries and Aquaculture, 2012 URL: <http://www.fao.org/docrep/016/i2727e/i2727e.pdf>
92. Fedorak P.M., Semple K.M., Westlake D.W.S. Oil degrading capabilities of yeasts and fungi isolated from coastal marine environments // Can. J. Microbiol. – 1984. – Vol. 30. – № 5. – P. 565–571.
93. Fernandes N.D. Molecular studies on the role of bacteria in a marine algal disease: A Thesis

- for PhD Doctorate. Univ. New South Wales. Biotech. Biomol. Sci, 2011. 271 p.
94. *Gamila H.A., Ibrahim M.B.M.* Algal bioassay for evaluating the role of algae in bioremediation of crude oil freshwater phytoplankton assemblages // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* – 2004. – Vol. 73. – № 6. – P. 971–978.
95. *Gerday C., Aittaleb M., Bentahir M. et al.* Cold-adapted enzymes: from fundamentals to biotechnology // *Trends Biotechnol.* – 2000. – Vol. 18. – № 3. – P. 103–107.
96. *Gerdes B., Brinkmeyer R., Dieckmann G., Helmke E.* Influence of crude oil on changes of bacterial communities in Arctic sea-ice // *FEMS Microb. Ecol.* – 2005. – Vol. 53. – № 1. – P. 129–139.
97. *Hanan A.E.* Bacteria-algae interactions in Abu-Qir marine ecosystem and some applied aspects of algal extracts // *J. Appl. Sci. Res.* – 2010. – Vol. 6. – № 4. – P. 345–357.
98. *Harder T.* Marine epibiosis: concepts, ecological consequences and host defence // *Marine. Indust. Biofouling.* – 2009. – Vol. 4. – P. 219–231.
99. *Head I.M., Jones D.M., Röling F.M.* Marine microorganisms make a meal of oil // *Nature Rev. Microbiol.* – 2006. – Vol. 4. – P. 173–182.
100. *Hempel M., Blume M., Blindow I., Gross E. M.* Epiphytic bacterial community composition on two common submerged macrophytes in brackish water and freshwater // *BMC Microbiol.* – 2008. – Vol. 8. – № 58. – P. 558–568.
101. *Hengst M.B., Andrade S., Gonzalez B., Correa J.A.* Changes in epiphytic bacterial communities of intertidal seaweeds modulated by host, temporality and copper enrichment // *Microb. Ecol.* – 2010. – Vol. 60. – № 2. – P. 282–290.
102. *Hollibaugh J. T., Lovejoy C., Murray A.E.* Microbiology in polar oceans // *Oceanography.* – 2007. – Vol. 20. – № 2. – P. 138–143.
103. *Hoover R.B., Pikuta E.V.* Psychrophilic and psychrotolerant microbial extremophiles in polar environments // *Polar Microbiology: The Ecology, Biodiversity and Bioremediation Potential of Microorganisms in Extremely Cold Environments* / Ed. by A. K. Bej, J. Aislabie, R.M. Atlas. – Boca Raton (Florida): CRC Press. 2010. P. 115–156.
104. *Ivanova E.P., Kiprianova E.A., Mikhailov V.V. et al.* Phenotypic diversity of *Pseudoalteromonas citrea* from different marine habitats and emendation of the description // *Int. J. System. Evolut. Microbiol.* – 1998. – Vol. 48. – № 1. – P. 247–256.
105. *Ivanova E.P., Sawabe T., Alexeeva Y.V. et al.* *Pseudoalteromonas issachenkonii* sp. nov., a bacterium that degrades the thallus of the brown algae *Fucus evanescens* // *Int. J. System. Evolut. Microbiol.* – 2002a. – Vol. 52. – № 1. – P. 229–234.
106. *Ivanova E.P., Bakunina I.Y., Sawabe T. et al.* Two species of culturable bacteria associated with degradation of the brown alga *Fucus evanescens* // *Microb. Ecol.* – 2002b. – Vol. 43. – № 2. – P. 242–249.
107. *Junge K., Eicken H., Deming J. W.* Bacterial activity at –2 to –20°C in Arctic wintertime sea ice // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2004. – Vol. 70. – № 1. – P. 550–557.
108. *Kasana R. C.* Proteases from psychrotrophs: An Overview // *Crit. Rev. Microbiol.* – 2010. – Vol. 36. – № 2. – P. 134–145.
109. *Kılınç B., Cirik S., Turan G. et al.* Chapter 31. Seaweeds for food and industrial applications // *Food Industry* / Ed. by I. Muzzalupo. In-Tech, 2013. – DOI: 10.5772/53172
110. *Korber D.R., Lawrence J.R., Lappin-Scott H.M., Costerton J.W.* Growth of microorganisms on surfaces // *Microbial Biofilms* / ed. by H.M Lappin-Scott, J.W Costerton. Cambridge Univ. Press, 1995. – P. 15–45. DOI: <http://dx.doi.org/10.1017/CBO9780511525353.003>
111. *Kohlmeyer J., Kohlmeyer E.* Marine mycology: The Higher Fungi. – N.Y.: Academic Press, 1979. – 690 p.
112. *Kubanek J., Jensen P.R., Keifer P.A. et al.* Seaweed resistance to microbial attack: a targeted chemical defense against marine fungi // *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* – 2003. – Vol. 100. – № 2. – P. 6916–6921.
113. *Leong S.A., Allen C., Triplett E.W.* Biology of Plant-Microbe Interactions. Vol. 3. Minneapolis; St. Paul.: Int. Soc. Molecular Plant-Microbe Interactions. 2002. 360 p.
114. *Liittge U.* Epiphyten: Evolution und Oko-physiologie // *Naturwissenschaften.* – 1985. – Vol. 72. – P. 557–566.
115. *Loque A.P., Medeiros A.O., Pellizzari F.M et al.* Fungal community associated with marine macroalgae from Antarctica // *Polar Biology.* – 2010. – Vol. 33. – № 5. – P. 641–648.
116. *Lustigman B.K., Lee L.H., Ganger M., Chu T.-C.* Epiphytic bacteria of the surface of marine macroalgae collected from the NY/NJ coast, USA // *InVivo.* – 2007. – Vol. 28. – № 3. – P. 12–20.
117. *Margesin R., Schinner F.* Properties of cold-adapted microorganism and their potential role in biotechnology // *J. Biotchechnol.* – 1994. – Vol. 33. – № 1. – P. 1–14.
118. *Margesin R., Neuner G., Storey K.B.* Cold-loving microbes, plants, and animals – fundamental and applied aspects // *Naturwissenschaften.* – 2007. – Vol. 94. – № 2. – P. 77–99.
119. *Mitbavkar S., Anil A.C.* Diatoms of the microphytobenthic community in a tropical intertidal sand flat influenced by monsoons: spatial and temporal variations // *Marine. Biol.* – 2006. – Vol. 148. – № 4. – P. 693–709.
120. *Miteva V.I., Sheridan P.P., Brenchley J.E.* Phylogenetic and physiological diversity of microorganisms isolated from a deep greenland glacier ice core // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2004. – Vol. 70. – № 1. – P. 202–213.
121. *Morita R.Y.* Starvation-survival of heterotrophs in the marine environment // *Adv. Microb. Ecol.* – 1982. – Vol. 6. – P. 171–198.
122. *Novitsky J. A., Morita R. Y.* Starvation-induced barotolerance as a survival mechanism of a psychrophilic marine vibrio in the waters of the Antarctic convergence // *Marine Biol.* – 1978. – Vol. 49. – № 1. – P. 7–10.
123. *Ostenfeld C.* Immigration of a *Biddulphia sinensis* in the North Sea waters // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie und Hydrographie.* Bd. 2. 1909.
124. *Paul N.A., Nys R., Steinberg P.D.* Chemical defence against bacteria in the red alga *Asparagopsis armata*: linking structure with function //

- Marine Ecol. Prog. Ser. – 2006. – Vol. 306. – P. 87–101.
125. *Pinto G., Pollio A., Previtera L., Temussi F.* Biodegradation of phenols by microalgae // *Biotechnology Lett.* – 2002. – Vol. 24. – № 24. – P. 2047–2051.
126. *Poindexter J. S.* Oligotrophy: Feast and famine existence // *Adv. Microbiol. Ecol.* – 1981. – Vol. 5. – P. 63–89.
127. *Rindi F., Guiry M.D.* Composition and spatiotemporal variability of the epiphytic macroalgal assemblage of *Fucus vesiculosus* Linnaeus at Clare Island, Mayo, western Ireland // *J. Exper. Marine Biol. Ecol.* – 2004. – Vol. 311. – № 2. – P. 233–252.
128. *Semenov A.M.* Physiological bases of oligotrophy of microorganisms and concept of microbial community // *Microb. Ecol.* – 1991. – Vol. 22. – № 1. – P. 239–247.
129. *Semenov A.M., van Bruggen A.H.C., Zelenov V.V.* Moving waves of bacterial populations and total organic carbon along roots of wheat // *Microb. Ecol.* – 1999. – Vol. 37. – № 2. – P. 116–128.
130. *Seshadri R., Sieburth J.* Seaweeds as a reservoir of *Candida* yeasts in inshore waters // *Marine Biol.* – 1975. – Vol. 30. – № 2. – P. 105–117.
131. *Shiels W. E.* Crude oil phytotoxicity studies // *Environmental Studies of Port Valdez. Fairbanks. Univ. Alaska.* 1973. P. 413–446.
132. *Srinivas T.N.R., Nageswara Rao S.S.S., Vishnu V.R.P. et al.* Bacterial diversity and bioprospecting for cold-active lipases, amylases and proteases, from culturable bacteria of Kongsfjorden and Ny-Alesund, Svalbard, Arctic. // *Curr. Microbiol.* – 2009. – Vol. 39. – № 5. – P. 537–547.
133. *Staley J.T., Gosink J.J.* Poles apart: biodiversity and biogeography of sea ice bacteria // *Annu. Rev. Microbiol.* – 1999. – Vol. 53. – № 1. – P. 189–215.
134. *Suehiro S.* Studies on the yeasts developing in the putrefied marine algae // *Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu. Univ.* – 1960. – Vol. 17. – № 4. – P. 443–449.
135. *Teske A., Durbin A., Ziervogel K. et al.* Microbial community composition and function in permanently cold seawater and sediments from an Arctic Fjord of Svalbard // *Appl. Environ. Microbiol.* – 2011. – Vol. 77. – № 6. – P. 2008–2018.
136. *Tujula N.A., Crocetti G. R., Burke C. et al.* Variability and abundance of the epiphytic bacterial community associated with a green marine Ulvacean alga // *The ISME J.* – 2010. – Vol. 4. – P. 301–311.
137. *Vandevivere P., Kirchman D.L.* Attachment stimulates exopolysaccharide synthesis by a bacterium // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1993. – Vol. 59. – № 10. – P. 3280–3286.
138. *Wacksman S.A., Hotchkiss M.* Viability of bacteria in sea water // *J. Bacteriol.* – 1937. – Vol. 33. – № 4. – P. 389–400.
139. *Wahl M.* Marine epibiosis. Fouling and antifouling: some basic aspects // *Marine Ecol. Prog. Ser.* – 1989. – Vol. 58. – № 1–2. – P. 175–189.
140. *Wahlenberg G.* Flora Lapponica. DOI <http://dx.doi.org/10.5962/bhl.title.41432>
141. *Wang X., An Y., Zhang J. et al.* Contribution of biological processes to self-purification of water with respect to petroleum hydrocarbon associated with No. 0 diesel in Changjiang Estuary and Jiaozhou Bay, China // *Hydrobiology.* – 2002. – Vol. 469. – № 1–3. – P. 179–191.
142. *ZoBell C.E.* Marine microbiology. Waltham (Mass.). Chron. Bot. Press, 1946. 240 p.
143. *Zvyagintseva T.N., Shevchenko N.M., Chizhov A.O. et al.* Water-soluble polysaccharides of some far-eastern brown seaweeds: Distribution, structure, and their dependence on the developmental conditions // *J. Exper. Marine Biol. Ecol.* – 2003. – Vol. 294. – P. 1–13.

