

УДК 551.468.6:579.68

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА И БАКТЕРИОБЕНТОСА В АМУРСКОМ ЛИМАНЕ И ПРИЛЕГАЮЩИХ МОРСКИХ АКВАТОРИЯХ

© 2015 г. Е. А. Каретникова, Л. А. Гаретова

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск

e-mail: micro@ivep.as.khb.ru

Поступила в редакцию 24.04.2014 г., после доработки 10.11.2014 г.

Приводятся данные по численности, эколого-трофической структуре бактериопланктонных и бактериобентосных сообществ Амурского лимана и прилегающих акваторий в июне 2007 г. в сопоставлении с результатами исследований аналогичного периода 2006 г. Показано, что межгодовая изменчивость численности бактериопланктона определяется водностью р. Амур. По данным корреляционного анализа выявлены отрицательные зависимости численности бактериопланктона, бактериобентоса, эколого-трофических групп в их составе от солёности воды и прямые связи данных биотических компонентов с содержанием органических веществ (ОВ) в воде и донных отложениях. Качество вод по комплексу микробиологических показателей изменялось от III–IV классов в 2006 г. до II–III классов в 2007 г. Высокие значения общей численности бактериобентоса (10^9 – 10^{10} кл/г сырого грунта) являются результатом функционирования маргинального фильтра, а не прямого загрязнения лимана.

DOI: 10.7868/S0030157415050056

ВВЕДЕНИЕ

Эстуарии являются одними из самых продуктивных, но в то же время одними из наиболее уязвимых зон Мирового океана. Это связано не только с возрастающим непосредственным антропогенным воздействием на данные экосистемы, но и поступлением значительных количеств различных загрязняющих веществ с речными водами. Устьевые области рек и примыкающие к ним прибрежные воды являются фильтром взвешенных и растворенных веществ, препятствующим поступлению последних в открытое море. Именно зоны смешения пресных и соленых вод определяют работу так называемых маргинальных фильтров (МФ), задерживающих значительную часть органического вещества (ОВ), поступающего с речным стоком [14, 1].

Важную роль в трансформации ОВ в данных зонах наряду с физико-химическими играют биологические процессы (ассимиляция растворенного ОВ фитопланктоном, трансформация ОВ животными-фильтраторами, утилизация ОВ микроорганизмами). Исследованию микробного компонента прибрежных зон и маргинальных фильтров уделяется все больше внимания, поскольку бактерии, одними из первых реагируя на изменения в окружающей среде, являются индикаторами экологического состояния водных систем, а также осуществляют процессы трансформации и утилизации всего многообразия ОВ [17, 18, 29, 4]. Микробные комплексы в эстуариях

формируются не только за счет речных и морских микроорганизмов, но и за счет микроорганизмов, поступающих с терригенным стоком, и имеют более богатый видовой состав по сравнению с сопряженными экосистемами [29, 31]. Изменяющаяся солёность, концентрация биогенных элементов и состав ОВ оказывают значительное влияние на численность, структуру и активность бактериопланктона [31, 33, 37].

В Амурском лимане осажается около 90–95% взвешенного, 40% растворенного природного вещества и антропогенных загрязнителей, накапливаются максимальные количества ОВ [9]. Роль Амурского лимана как зоны действия МФ возрастает в связи со значительным антропогенным воздействием, которое испытывает в последние десятилетия Амур. Это связано с деятельностью промышленных предприятий России и Китая, загрязнением коммунально-бытовыми стоками, а также зарегулированием стока таких крупных притоков, как Зeya, Бурей, Сунгари. Анализ карбонатной системы Амурского лимана подтвердил, что речная часть лимана является гетеротрофным бассейном, где происходят интенсивные процессы деструкции ОВ [13]. Считается, что большая часть потока углерода проводится по донной микробной трофической сети посредством бактерий [30]. Изменения, происходящие в экосистеме р. Амур под действием природных и антропогенных факторов оказывают существенное влияние на все компоненты экосистемы

Амурского лимана и прилегающих морских акваторий, в том числе и на бактериоценозы.

В этой связи, задачей данной работы являлось исследование распределения бактериопланктонных и бактериобентосных комплексов в устье р. Амур и прилегающих районах моря, а также оценка экологического состояния эстуарных экосистем по микробиологическим показателям.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы воды и донных отложений были отобраны в Амурском лимане, Сахалинском заливе и Татарском проливе в ходе экспедиции на НИС “Профессор Гагаринский” в первой декаде июня 2007 г. Расположение станций указано на рис. 1. На каждой станции измеряли электропроводность (соленость S , ‰) поверхностной и придонной воды при помощи STD зонда SEACAT SBE 19 plus с датчиком флуоресценции. Пробы поверхностной воды отбирали с глубины 0–0.5 м батометром Нискина объемом 5 л. Донные отложения (ДО) отбирали дночерпателем Ван-Вина (площадь захвата 0.1 м²). Содержание органического углерода (C_{org}) в воде и донных отложениях определяли на анализаторе общего органического углерода (Total Organic Carbon; Shimadzu, Япония). Концентрацию хлорофилла “а” (хл “а”) определяли и рассчитывали, используя стандартный спектрофотометрический метод [2, 24].

Применение традиционного метода прямого счета бактерий на мембранных фильтрах при окрашивании карболовым эритрозином [21] было обусловлено двоякой целью: возможность сопоставления результатов с уже имеющимися данными по общей численности бактерий (ОЧБ) на аналогичных станциях в 2006 г., а также для оценки качества воды по микробиологическим показателям согласно требованиям ГОСТа 17.1.3.07-82 [3]. Микробиологические посевы осуществляли непосредственно после отбора проб на борту судна. Численность эколого-трофических групп бактерий определяли на средах с различной концентрацией органических веществ (ОВ): сапротрофных бактерий (СБ) на рыбопептонном агаре (РПА), гетеротрофных бактерий (ГБ) – на среде РПА, разбавленной в 10 раз (РПА:10), олиготрофных бактерий (ОБ) – на голодном агаре (ГА). Численность фенолрезистентных бактерий (ФРБ) учитывали на среде РПА:10 с добавлением фенола в концентрации 1 г/л, нефтеокисляющих бактерий (НОБ) – на среде Раймонда с нефтью. При анализе проб воды, взятых в зонах с соленостью 10‰ и выше, посевы проводили на среды аналогичного состава с добавками 3% морской соли. Пробы с участков акватории, характеризующихся переменной соленостью, параллельно обрабатывались с использованием обеих модификаций

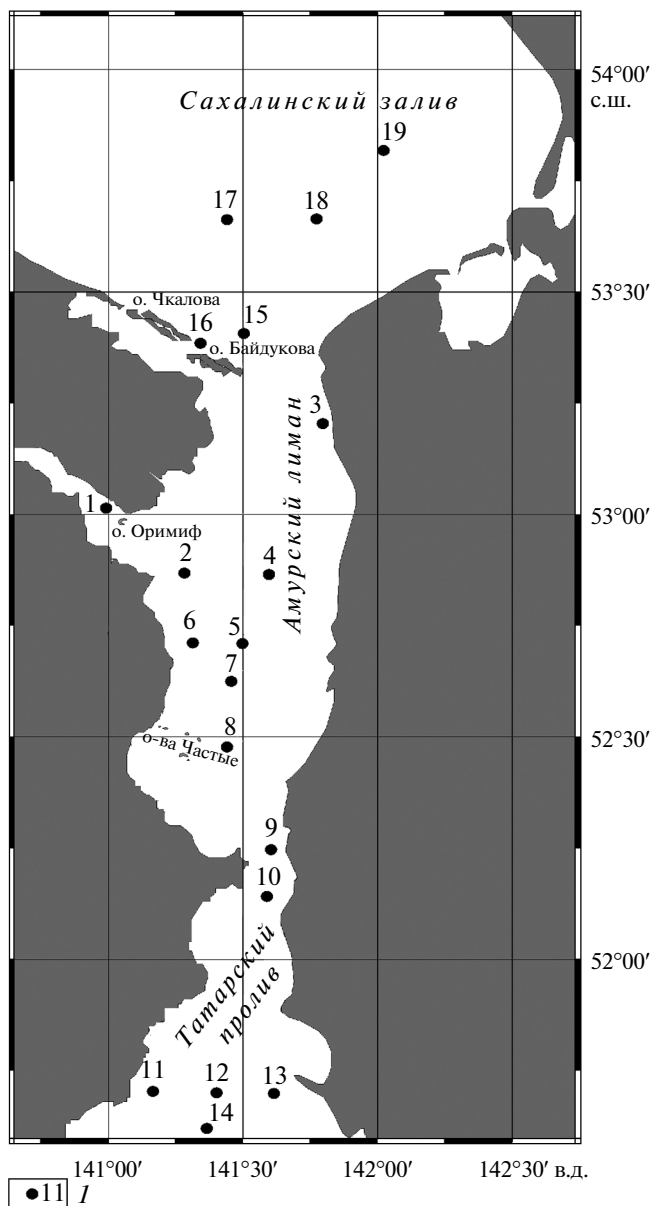


Рис. 1. Карта – схема района работ: 1 – номера станций отбора проб воды и донных отложений в 2007 г.

сред (для воды со станций 3, 4, 7, 8, 15, 17, 18, 19 и для донных отложений со станций 3–6, 8, 9, 15, 16). Результаты подсчета выражали в численности колониеобразующих единиц (КОЕ) микроорганизмов в 1 мл воды или в 1 г сырого грунта.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Известно, что главные процессы в маргинальном фильтре (МФ) идут в солонатоводной части эстуария с соленостью 1–5‰ [14]. В июне 2007 г. основной сток Амура был направлен на север, в Охотское море, с формированием стоковой линзы и Амурского течения вдоль побережья

Таблица 1. Численность бактерий в поверхностном слое воды исследуемого района в июне 2007 г.

№ станции	S, ‰	C _{орг.} , мг/л	ОЧБ, кл/мл × 10 ⁶	Численность микроорганизмов, КОЕ/мл					ГБ/СБ	СБ/ОЧБ, %
				СБ	ГБ	ОБ	ФРБ	НОБ		
Амурский лиман										
1	0.036	10.1	1.63	2.6 × 10 ²	2.2 × 10 ³	5.3 × 10 ³	0.5 × 10 ²	1.0 × 10 ²	8.5	0.016
2	0.04	10.9	1.37	0.5 × 10 ²	9.0 × 10 ²	1.1 × 10 ³	1.9 × 10 ²	0.9 × 10 ²	18.0	0.004
3	7.7	7.8	1.47	1.8 × 10 ²	7.0 × 10 ²	8.0 × 10 ³	0.1 × 10 ²	0.7 × 10 ²	3.9	0.012
4	9.4	8.3	0.91	1.8 × 10 ²	3.0 × 10 ²	4.2 × 10 ³	0.1 × 10 ²	1.1 × 10 ²	1.7	0.020
5	2.6	8.4	1.02	1.7 × 10 ²	5.7 × 10 ³	—	0.2 × 10 ²	1.4 × 10 ²	33.5	0.018
6	0.82	11.3	1.08	2.8 × 10 ²	7.5 × 10 ²	6.0 × 10 ²	0.4 × 10 ²	0.8 × 10 ²	2.7	0.026
7	18.4	6.0	0.96	0.7 × 10 ²	7.0 × 10 ³	3.3 × 10 ³	0	0.2 × 10 ²	10.0	0.007
8	26.2	4.5	0.89	1.97 × 10 ³	3.0 × 10 ²	0.8 × 10 ²	0	0.3 × 10 ²	0.5	0.221
Сахалинский залив										
15	8.7	7.5	2.84	1.0 × 10 ²	3.0 × 10 ²	7.4 × 10 ³	0.1 × 10 ²	0.4 × 10 ²	3.0	0.004
17	11.9	5.9	1.02	2.9 × 10 ²	1.2 × 10 ³	4.0 × 10 ²	0.1 × 10 ²	1.2 × 10 ²	4.1	0.028
18	14.6	3.3	1.03	0.6 × 10 ²	1.5 × 10 ²	2.0 × 10 ²	0	0.7 × 10 ²	2.5	0.006
19	14.2	7.9	1.23	7.3 × 10 ²	7.0 × 10 ²	4.0 × 10 ²	0	0.3 × 10 ²	0.96	0.059
Татарский пролив										
10*	27.9	—	0.94	0.8 × 10 ²	4.0 × 10 ²	0.7 × 10 ²	—	0.3 × 10 ²	5.0	0.008
11*	27.1	—	0.95	0	2.0 × 10 ²	0.5 × 10 ²	10	0.5 × 10 ²	—	0
12*	28.3	—	0.84	0.2 × 10 ²	1.2 × 10 ²	0.6 × 10 ²	0	0.3 × 10 ²	6.0	0.002
13*	26.7	—	0.62	0.1 × 10 ²	2.0 × 10 ²	3.0 × 10 ²	0	0	20.0	0.002
14*	27.4	—	0.75	0.4 × 10 ²	2.0 × 10 ²	0.2 × 10 ²	0	0.7 × 10 ²	5.0	0.005

Примечание. S, ‰ — соленость поверхностной воды; ГБ — гетеротрофные бактерии; СБ — сапротрофные бактерии; ФРБ — фенолрезистентные бактерии; НОБ — нефтеокисляющие бактерии.

*Учет на средах с 3% морской соли; прочерк — нет данных.

о-ва Сахалин в Сахалинском заливе. При этом в южном направлении наблюдалось вертикальное перемешивание речных и япономорских вод [11]. Пресноводная часть МФ занимала только прибрежную юго-западную часть лимана, включая станции 1, 2, 6 (рис. 1). Содержание C_{орг.} на станциях Амурского лимана колебалось от 4.5 до 11.3 мг/л, в Сахалинском заливе от 3.3 до 7.9 мг/л (табл. 1).

Бактериопланктон. Общая численность бактерий (ОЧБ) в первой декаде июня 2007 г. колебалась в пределах 0.62–2.84 × 10⁶ кл/мл. Максимальные значения были отмечены ниже г. Николаевска-на-Амуре, у побережья о-ва Сахалин (р-н Рыбновска) и в Сахалинском заливе. По широтному разрезу Сахалинского залива ОЧБ в поверхностном слое воды была выше, чем в Татарском проливе (табл. 1).

Численность 3-х эколого-трофических групп с различными пищевыми стратегиями сапротрофных, гетеротрофных и олиготрофных бактерий в целом повторяла характер распределения ОЧБ по исследуемой акватории. Высокая численность копиотрофов, относящихся к сапротрофным

бактериям в районе о-вов Частые (ст. 8) вероятнее всего была связана с поверхностным стоком, а не с влиянием Амурских вод.

На широтном разрезе Сахалинского залива численность СБ, ГБ и ОБ была на порядок выше, чем на станциях широтного разреза в Татарском проливе. Это связано с тем, что в Татарском проливе бактериопланктон состоял из бактериоценозов япономорских вод, в то время как в Сахалинском заливе в их формировании значительную роль играли речные воды и речные микроорганизмы. В Сахалинском заливе величны соотношения ГБ/СБ, и для речных и для морских вод, составляли около 4 или менее. Этот факт указывает на ведущую роль копиотрофов в процессах трансформации ОБ в условиях формирования стоковой линзы. В целом уровень численности копиотрофов и бактерий олиготрофного комплекса свидетельствуют о том, что в Амурском лимане протекают процессы утилизации рассеянных концентраций органических веществ, находящихся на промежуточных этапах минерализации.

Таблица 2. Рост бактерий различных эколого-трофических групп на средах с 3% морской соли, % от численности на стандартных средах

№ станции	Соленость, ‰	СБ	ГБ	ОБ	ФРБ	НОБ
Амурский лиман						
3	$\frac{7.7}{10.6}$	$\frac{72.2}{44.4}$	$\frac{128.6}{18.2}$	$\frac{13.8}{6.7}$	$\frac{0}{7.1}$	$\frac{0}{150}$
4	$\frac{9.4}{18.8}$	$\frac{83.3}{37.5}$	$\frac{1066.6}{50.0}$	$\frac{2.1}{14.8}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{68.2}{36.7}$
5*	19.6	57.1	380.0	7.7	11.7	50.0
6*	12.2	100.0	21.0	8.6	0	15.0
7**	18.4	71.4	128.6	18.2	0	0
8	$\frac{26.2}{26.3}$	$\frac{222.3}{55.0}$	$\frac{540.0}{21.3}$	$\frac{81.0}{5.0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{66.7}{12.5}$
9*	27.4	83.3	100.0	95.2	0	0
Сахалинский залив						
15	$\frac{8.7}{31.6}$	$\frac{170.0}{258.0}$	$\frac{100.0}{69.2}$	$\frac{13.5}{10.8}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{28.6}{15.4}$
16*	31.3	130	74.3	47.4	0.05	22.0
17**	11.9	658.6	191.7	27.5	0	50.0
18**	14.6	1433.3	2066.7	—	0	114.3
19**	14.2	212.3	542.8	10.0	0	366.7

Примечание. ГБ – гетеротрофные бактерии; СБ – сапрофитные бактерии; ФРБ – фенолрезистентные бактерии; НОБ – нефтеокисляющие бактерии; над чертой – для воды, под чертой – для донных отложений.

* Только для донных отложений.

** Только для воды.

Численность фенолрезистентных бактерий в воде для всех станций была очень низкой, исключением являлась ст. 2 в устье Амура. Здесь доля ФРБ от численности ГБ составляла 21%. На средах с 3% морской соли ФРБ обнаружены не были. Численность НОБ не превышала 150 КОЕ/мл, однако их процентное содержание от численности ГБ на большинстве станций лимана и охотоморского направления составляла от 10 до 46% при максимальном значении на ст. 19. Численность нефтеокисляющих бактерий, растущих на средах с морской солью, в воде Татарского пролива была несколько ниже, чем в Сахалинском заливе, и составляла 7.5–35% от численности галотолерантных ГБ при максимальном значении на ст. 14.

Оценка галотолерантности эколого-трофических групп микроорганизмов в составе бактериопланктона Амурского лимана и Сахалинского залива показала, что наименьшей устойчивостью к солености по сравнению с СБ и ГБ, обладала группа олиготрофных бактерий, численность которой на средах с 3% морской соли составляла не-

многим менее 100% (2.1–81%) от численности на стандартных средах (табл. 2). Особенностью микробных комплексов в пробах воды, отобранных на ст. 8 являлось развитие монокультур СБ и ГБ на средах с морской солью и увеличение их численности в 2–50 и более раз, соответственно, по сравнению с численностью бактерий на стандартных средах. Это связано со стимулирующим влиянием морских солей на некоторые группы бактерий, поступающих в воду с поверхностным стоком с о-вов Частые. Стимулирующее воздействие морской воды на рост аллохтонных микроорганизмов было отмечено ранее [35]. При параллельном выделении нефтеокисляющих бактерий из проб, взятых на восьми станциях, было показано, что на среде с морской солью их численность варьирует от нулевых значений до 100 и более процентов численности НОБ на стандартной среде, при максимуме на станциях 18 и 19 (114 и 336% соответственно) Сахалинского залива. Такое отношение к солености обусловлено гетерогенностью родового и видового состава данной группы микроорганизмов.

Бактериобентос. Содержание органического вещества в донных осадках варьировало в широком интервале: в илах устья Амура и станции 3, 5, 6 Амурского лимана $C_{\text{орг}}$ составляло 1.56–2.97% от сухого веса грунта. В песчаных грунтах Сахалинского залива и Татарского пролива содержание $C_{\text{орг}}$ было ниже, чем в лимане, и варьировало от 0.19 до 0.37% и от 0.09 до 0.48% соответственно (табл. 3). Такое распределение $C_{\text{орг}}$ показывает роль Амурского лимана как фильтра, где осаждаются значительная часть ОВ, поступающего с речным стоком. В 2007 г. общая численность бактериобентоса в ДО Амурского лимана составляла 10^9 – 10^{10} кл/г, а в прилегающих акваториях 10^8 кл/г. Численность СБ в грунтах лимана не превышала сотен тыс. КОЕ/г, за исключением ст. 1 ниже Николаевска-на-Амуре, где в песчанистых илах доля СБ от ОЧБ увеличивалась на 2 порядка по сравнению с данными по другим станциям. Это свидетельствует о поступлении в ДО слабо разложившегося ОВ. Численность ГБ и ОБ в грунтах колебалась от нескольких тысяч до сотен тысяч клеток на 1 г сырого грунта. При этом численность ОБ для большинства обследованных станций была одного порядка с численностью ГБ. Такая структура бактериобентосных сообществ Амурского лимана свидетельствует о том, что основная масса осаждающегося ОВ находится на промежуточных этапах разложения и значительно трансформируется еще в водной толще. В ДО охотоморского направления высокая численность ОЧБ, а также СБ, ГБ и ОБ на обеих модификациях сред была зафиксирована вблизи о-вов Чкалова и Байдукова (ст. 16), где грунты представляют собой прибрежно-морские осадки [10].

Численность фенолрезистентных бактерий и нефтеокисляющих бактерий в Амурском лимане была выше, чем в осадках прилегающих морских акваторий. Максимальная численность ФРБ отмечена в песчанистых илах устья Амура, а НОБ в глинистых илах Амурского лимана (ст. 6), что обусловлено высокой сорбционной способностью глинистых грунтов к ОВ, в том числе и углеводов. Численность НОБ учтенных на среде с морской солью, в грунтах Татарского пролива и Сахалинского залива существенно не отличалась и составляла 2–9.5 тыс. КОЕ/г и 2–14 тыс. КОЕ/г соответственно.

Оценка галотолерантности эколого-трофических групп бактерий на примере донных осадков шести станций показала, что бентосные олиготрофные бактерии так же как и планктонные, обладали самой низкой среди 3-х групп с различной пищевой стратегией, устойчивостью к повышенной солености (табл. 2). Их численность на среде с морской солью составляла 5–95% от численности на стандартной среде. Галотолерантные фенолрезистентные бактерии выделялись в единич-

ном количестве только из ДО отдельных станций (станции 3, 5, 16), что вероятнее всего связано с особенностями формирования одновременной устойчивости и к фенолам, и к солености.

Численность НОБ на средах с морской солью составляла 12.5–50% от численности на стандартных средах, только на ст. 3 эта величина была более 100%. Галотолерантные формы НОБ, в основной массе, были представлены мелкими колониями диаметром около 1 мм и при дальнейших посевах на агаризованную среду с нефтью характеризовались слабым ростом или утратой способности развиваться на ней. Известно, что НОБ – гетерогенная группа по физиологическим особенностям входящих в нее микроорганизмов. Среди культивируемых НОБ можно выделить “микроорганизмы-эмульгаторы”, “микроорганизмы прямого контакта”, являющиеся активными деструкторами нефтяных углеводородов (НУ), а также бактерии, устойчивые к нефти [22]. Судя по нашим данным, галотолерантные НОБ представляли собой в основной массе бактерии, устойчивые к нефти.

В целом амплитуда колебаний между численностью галотолерантных и пресноводных форм бактерий всех эколого-трофических групп в донных осадках существенно ниже, чем в пробах воды для аналогичных станций. Это связано с относительной стабильностью состава бактериобентосных сообществ формирующихся в условиях относительного постоянства гранулометрического состава ДО и солености придонной воды [18].

Оценка статистических связей между биотическими и абиотическими компонентами в воде и донных осадках исследованной акватории показала (табл. 4), что распределение ОВ, бактериопланктона, бактериобентоса и доминирующих эколого-трофических групп в их составе имеет обратную связь с соленостью. Отсутствие корреляции между численностью сапротрофных бактерий и соленостью поверхностной воды, вероятнее всего, обусловлено аллохтонным (терригенным) генезисом данной группы бактерий в водах исследованной акватории. Прямые связи между распределением общей численности бактериопланктона, бактериобентоса и $C_{\text{орг}}$ указывают на их поступление из одного источника, которым, вероятнее всего, являются воды р. Амур.

Наряду с ОВ, поступающим с речным стоком, значительную роль в формировании пищевой базы для бактериопланктона играет фитопланктон. Содержание хл “а”, в той или иной степени характеризующего уровень развития фитопланктона, в поверхностной воде Амурского лимана составляло 2.52–9.4 мкг/л, Сахалинского залива 1.25–5.06 мкг/л, Татарского пролива 0.5–2.2 мкг/л и коррелировало с содержанием $C_{\text{орг}}$ ($r = 0.674$). Между ОЧБ и хл “а” выявлен средний уровень

Таблица 3. Численность бактерий в донных отложениях

№ ст.	Описание осадка	S, %	С _{орг.} , %	ОЧБ, кл/мл	Численность микроорганизмов, КОЕ/мл					СБ/ОЧБ, %	НОб/ГБ, %
					СБ	ГБ	ОБ	ФРБ	НОб		
Амурский лиман											
1	Серый песчанистый ил	0.035	1.89	2.03 × 10 ⁹	6.7 × 10 ⁶	5.0 × 10 ⁶	1.8 × 10 ⁶	8.5 × 10 ⁴	2.3 × 10 ⁴	0.3300	0.46
2	Гравий мелкий	0.035	0.46	9.84 × 10 ⁸	5.8 × 10 ⁴	8.8 × 10 ⁵	6.2 × 10 ⁵	3.1 × 10 ⁴	1.2 × 10 ⁴	0.0059	1.36
3	Коричневый песчанистый ил	10.6	1.72	1.47 × 10 ¹⁰	4.5 × 10 ⁵	1.1 × 10 ⁶	1.5 × 10 ⁶	2.8 × 10 ⁴	6.0 × 10 ³	0.0031	0.55
4	Коричневый илистый песок	18.8	0.15	1.16 × 10 ¹⁰	4.0 × 10 ⁵	1.6 × 10 ⁶	2.7 × 10 ⁶	3.1 × 10 ⁴	2.2 × 10 ⁴	0.0034	1.37
5	Серый песчанистый ил	19.6	1.56	9.4 × 10 ⁹	2.1 × 10 ⁵	5.0 × 10 ⁵	9.0 × 10 ⁵	1.7 × 10 ⁴	1.2 × 10 ⁴	0.0022	2.40
6	Глинистый ил	12.2	2.97	1.31 × 10 ¹⁰	1.8 × 10 ⁵	3.8 × 10 ⁶	9.0 × 10 ⁵	2.1 × 10 ³	3.0 × 10 ⁴	0.0014	0.79
8	Серый илистый песок	26.3	0.59	2.97 × 10 ⁹	1.0 × 10 ⁵	4.0 × 10 ⁵	6.0 × 10 ⁵	9.0 × 10 ³	1.6 × 10 ⁴	0.0034	4.00
9	Крупный песок	27.4	—	0.97 × 10 ⁸	1.2 × 10 ³	2.0 × 10 ³	2.1 × 10 ³	0	0	0.0012	0
Сахалинский залив											
15*	Серый илистый песок	31.6	0.19	2.46 × 10 ⁸	3.1 × 10 ⁴	9.0 × 10 ⁴	4.0 × 10 ⁴	0	2.0 × 10 ³	0.013	2.22
16*	Серый илистый песок	31.3	0.22	8.7 × 10 ⁹	3.4 × 10 ⁵	4.7 × 10 ⁶	1.8 × 10 ⁶	2.0 × 10 ³	5.5 × 10 ³	0.004	0.12
17*	Коричневый илистый песок	33.2	0.33	4.65 × 10 ⁸	4.0 × 10 ³	4.5 × 10 ⁴	8.0 × 10 ³	1.0 × 10 ³	1.4 × 10 ⁴	0.001	31.11
18*	Серый илистый песок	32.6	0.19	1.33 × 10 ⁸	1.3 × 10 ⁴	1.7 × 10 ⁵	8.0 × 10 ⁵	0	1.2 × 10 ⁴	0.020	7.06
19*	Серый илистый песок	32.7	0.37	4.43 × 10 ⁸	4.0 × 10 ³	2.0 × 10 ⁴	—	0	7.0 × 10 ³	0.001	35.00
Татарский пролив											
10*	Серый илистый песок	27.9	0.48	2.05 × 10 ⁸	1.5 × 10 ⁴	6.5 × 10 ⁴	6.0 × 10 ⁴	0	7.0 × 10 ³	0.007	10.77
11*	Серый илистый песок	30.1	0.09	1.62 × 10 ⁹	1.7 × 10 ³	2.5 × 10 ⁵	2.0 × 10 ⁴	0	9.5 × 10 ³	0.0001	3.80
12*	Коричневый мелкий песок	28.3	0.14	2.83 × 10 ⁸	1.0 × 10 ³	5.0 × 10 ³	5.0 × 10 ³	0	3.0 × 10 ³	0.0004	60.00
13*	Серый мелкий песок	27.9	0.15	1.28 × 10 ⁸	3.0 × 10 ³	1.7 × 10 ⁴	6.0 × 10 ³	0	3.0 × 10 ³	0.002	17.65
14*	Серый мелкий песок	32.9	0.40	1.21 × 10 ⁸	3.0 × 10 ³	8.0 × 10 ³	—	0	2.0 × 10 ³	0.003	25.00

Примечание. S, % — соленость придонной воды; ГБ — гетеротрофные бактерии; СБ — сапрофитные бактерии; ФРБ — фенолрезистентные бактерии; НОб — нефтеекисляющие бактерии. Прочерк — нет данных.

* Численность на средах с 3% морской соли.

Таблица 4. Статистические связи между абиотическими и биотическими компонентами воды и донных отложений Амурского лимана и прилегающих акваторий

Показатели	Поверхностная вода <i>n</i> = 19	Донные отложения <i>n</i> = 18	Ранг связи по шкале Харрингтона Вода/Донные отложения
<i>S</i> , ‰ – <i>C</i> _{орг.}	–0.845	–0.781	–5/–4
<i>S</i> , ‰ – хл “а”	–0.819	–	–5
<i>S</i> , ‰ – ОЧБ	–0.521	–0.436	–3/–3
<i>S</i> , ‰ – СБ	0.068	–0.523	1/–3
<i>S</i> , ‰ – ГБ	–0.500	–0.436	–3/–3
<i>S</i> , ‰ – ОБ	–0.550	–0.280	–3/–2
<i>S</i> , ‰ – ФРБ	–	–0.737	–/–4
<i>S</i> , ‰ – НОБ	–	–0.399	–/–3
<i>C</i> _{орг.} – ОЧБ	0.526	0.614	3/3
<i>C</i> _{орг.} – хл “а”	0.674	–	4/–
ОЧБ – хл “а”	0.433	–	3/–
ГБ – хл “а”	0.789	–	4/–
ОБ – хл “а”	0.608	–	3/–
СБ – хл “а”	0.291	–	2/–

Примечание. Для донных отложений использовали показатели солёности придонной воды. Прочерк – нет данных.

прямой связи ($r = 0.433$). Однако известно, что прямая связь между численностью бактериопланктона и концентрацией хлорофилла “а” может объясняться их внутренней коррелированностью по отношению к солёности [32, 34]. Расчет парциальных коэффициентов корреляции (r_p) [27] между ОЧБ и концентрацией хлорофилла “а” ($r_p = -0.072$) показал отсутствие прямой зависимости между данными величинами. С другой стороны, высокий ранг прямой связи между численностью ГБ и хл “а” ($r = 0.789$) указывает на то, что данная группа бактерий в большей степени, чем ОБ и СБ, участвует в ассимиляции продуктов фотосинтеза фитопланктона. Стимулирующее влияние на развитие фитопланктона в Амурском лимане и прилегающих акваториях оказывают биогенные элементы, поступающие с речными водами, на что указывает высокий ранг обратной связи между солёностью воды и хл “а” ($r = -0.819$).

Между численностью различных эколого-трофических групп в составе бактериобентоса выявлены прямые связи различного ранга ($r = 0.485–0.870$). Развитие нефтеокисляющих бактерий в донных осадках в большей степени, чем с другими группами, связано с гетеротрофными бактериями ($r = 0.789$), усваивающих умеренные концентрации ОБ, а численность фенолрезистентных бактерий зависит от развития сапротрофных

бактерий ($r = 0.870$), участвующих в начальных этапах разложения органических веществ. Такие связи указывают на то, что ФРБ и НОБ не являются специфическими группами микроорганизмов, а входят в состав сапротрофного микробсообщества, участвующего в деструкции всего разнообразия ОБ в ДО.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Уникальное положение эстуария р. Амур на стыке двух морей предопределяет формирование в морских его частях субмеридиональной пространственной структуры гидрологических фронтов [10]. В летний период направление основного потока р. Амур на север предопределяет асимметричность распределения бактериопланктона относительно центральной части Амурского лимана. В охотоморской части эстуария (Сахалинский залив) плотность бактериопланктона на 1–2 порядка выше, чем в япономорской его части (Татарский пролив).

Во временном отношении показатели численности бактериопланктона по аналогичным станциям Амурского лимана и стоковой линзы обусловлены величиной стока р. Амур. По данным РосГидроМетеоцентра уровень р. Амур у Николаевска-на-Амуре в первой декаде июня 2007 г. составлял 106 см, а в аналогичный период 2006 г. – 136 см. Если в 2006 г. солёность воды по аналогичным станциям Амурского лимана колебалась от 0.03 до 18.2‰, то в 2007 г. при снижении уровня Амура пределы колебаний солёности увеличивались (0.036–26.2‰). Увеличение солёности и соответствующее уменьшение объема речного стока нашло отражение в снижении величин ОЧБ в 2007 г. ($0.89–1.64 \times 10^6$ кл/мл) по сравнению с 2006 г. ($1.65–3.38 \times 10^6$ кл/мл) [12]. В Сахалинском заливе межгодовые различия в численности бактериопланктона не были явно выражены и варьировали в пределах $1.02–2.8 \times 10^6$ кл/мл, что отражает среднесреднегодное положение области смешения вод во фронтальной зоне.

Обобщение данных, полученных в 2006–2007 гг., показало, что распределение бактериобентоса по дну акватории соответствует основным закономерностям формирования пространственной структуры донных осадков эстуария р. Амур и, главным образом, зависит от содержания в них ОБ. Устье Амура является последним седиментационным и биогеохимическим барьером на пути осадочного материала в эстуарий. Здесь межгодовые различия в численности бактериобентоса и эколого-трофических групп в его составе (в среднем на порядок) определяются разницей в количестве осаждающегося материала. В области взаимодействия речных и морских вод (т.е., собственно, в эстуарии) неравномерность распределения бактериобентоса в донных осадках ($1.2 \times 10^8–6.9 \times$

$\times 10^{10}$ кл/г) обусловлена ослаблением интенсивности гидродинамических процессов и, как следствие, аккумуляцией речных наносов в приматериковой части лимана, а также влиянием стока с островного побережья.

Донные отложения Сахалинского залива и Татарского пролива характеризуются симметричным распределением бактериобентоса относительно центральной части лимана. Межгодовые различия касались только широтного разреза Татарского пролива, где ОЧБ в 2007 г. снижалась на порядок по сравнению с 2006 г. [12]. Тем не менее, формирование бактериобентосных сообществ охотоморской части эстуария происходит в донных осадках различного происхождения. В восточной части Сахалинского залива донные отложения отражают среднепогодное положение зоны флокуляции и седиментации органо-минеральных агрегатов взвеси р. Амур, а в западной его части осадки формируются вне зоны смешения речных-морских вод и представляют собой прибрежно-морские осадки [10]. Формирование бактериобентосных сообществ Татарского пролива происходит в условиях лавинной седиментации взвеси, обусловленной снижением энергии взвешенного потока из пролива Невельского [10]. В структуре бентосных сообществ зон седиментации Сахалинского залива и Татарского пролива отмечено увеличение доли нефтеокисляющих бактерий от численности гетеротрофных микроорганизмов (10.8–60%), что, вероятно, отражает особенности распределения и осаждения нефтяных углеводородов (НУ) в системе маргинального фильтра эстуария р. Амур.

Во временном отношении значительных изменений в составе микробных сообществ донных осадков нами не выявлено. Подобные результаты были отмечены при оценке межгодовой динамики гетеротрофных микробных сообществ ДО Бенгальского залива [4].

Экологическое состояние Амурского лимана по микробиологическим показателям. Поскольку для эстуариев критерии оценки экологического состояния не разработаны, качество воды в лимане и состояние данной акватории в целом оценивалось с использованием показателей, принятых в исследованиях пресных водоемов, по характеристикам бактериопланктона и бактериобентоса, а оценка прилегающих акваторий по показателям и градациям, принятым для морей [26].

Оценка качества воды по ГОСТ 17.1.3.07-82 [3] с использованием ОЧБ выявила межгодовые различия в качестве воды: в 2006 г. воды в Амурском лимане и зоне стоковой линзы характеризовались III–IV классом “умеренно-загрязненные” — “загрязненные” [12], а в 2007 г. качество воды по этому показателю соответствовало II–III классу. Численность СБ в пресноводной зоне эстуария в

маловодный 2007 г. не превышала 280 КОЕ/мл, что на порядок ниже, чем в 2006 г. По данному показателю качество воды на большинстве станций укладывалось в диапазон соответствующий I–II классу.

В Сахалинском заливе и Татарском проливе качество воды, оцененное по численности сапро-торофных бактерий на средах с 3% морской соли, было на уровне, характерном для β -мезосапробных зон, а по ОЧБ относилось к мезотрофному уровню [25].

Значение отношения СБ/ОЧБ, равное 0.03%, является условной границей для разделения чистых и загрязненных экосистем [5, 7, 16], а отношение ГБ/СБ (индекс трофии) ниже 4 характерно для эвтрофируемых экосистем [6]. На рис. 2 показаны зоны загрязнения Амурского лимана и прилегающих акваторий, выделенные по результатам анализа структуры пресноводного бактериопланктона в 2006–2007 гг. В 2007 г., несмотря на большее количество зон с ИТ < 4, по соотношению СБ/ОЧБ вода в лимане в основном оценивалась как “чистая”, или β -мезосапробная (по численности ГБ и ОЧБ). Исключение составляли станции 8 и 19, где по совокупности данных показателей вода характеризовалась категорией “загрязненная”. Такие микробиологические показатели характерны для водных экосистем в период активизации микробиологических процессов утилизации ОВ поступающего с поверхностным стоком и паводковыми водами [8].

Некоторая разница в качестве воды в зависимости от выбранного критерия может быть связана с несколькими факторами. Во-первых, поступление речных вод на фоне паводка на р. Амур приводит к увеличению ОЧБ за счет бактерий, поступающих с терригенным стоком. Во-вторых, особенностью эстуарных систем являются более высокие значения общей численности и биомассы бактерий по сравнению с прилегающими как морскими, так и речными акваториями [18, 28]. Так, для Кольского залива было показано увеличение численности бактерий в 2–3 раза при солености порядка 16‰, по сравнению с биотопами с соленостью 32‰ [28]. Увеличение ОЧБ в эстуариях по сравнению с речными водами связано с поступлением в водные массы растворенного и взвешенного ОВ в том числе за счет деятельности фитопланктона. Также нельзя исключать возможность стимулирующего влияния солености на развитие речного бактериопланктона [35].

Превышение доли ФРБ и НОБ от численности гетеротрофных бактерий до 10% является показателем наличия загрязнения воды нефтяными углеводородами и сопутствующими им фенолами. Участки загрязнения фенолами в основном приурочены к устью р. Амур, нефтяное же загрязнение выявлялось на большинстве станций Амур-

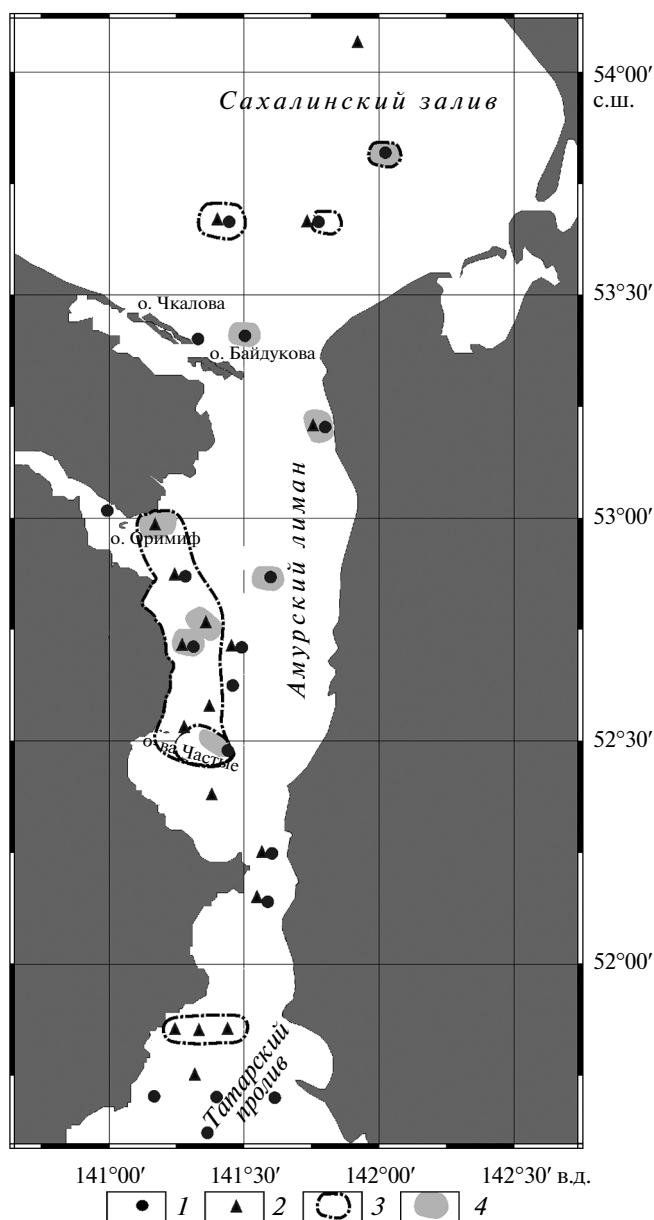


Рис. 2. Участки загрязнения эстуария р. Амур по микробиологическим показателям в 2006 и 2007 гг.: 1 – станции отбора проб в 2007 г.; 2 – станции отбора проб в 2006 г.; 3 – наличие органического загрязнения (СБ/ОЧБ, % > 0.03); 4 – индекс трофии (ИТ) < 4.

ского лимана и Сахалинского залива, а также на отдельных станциях Татарского пролива.

Несмотря на мозаичность в распределении ОЧБ и численности эколого-трофических групп бактерий в ДО, обусловленную типом грунта и содержанием в нем ОВ, эти показатели в 2007 г. не выходили за пределы колебаний, зафиксированных в 2006 г. [12]. Состояние ДО Амурского лимана по шкале экологических модификаций [6] с использованием ОЧБ должно оцениваться как предкризисное (10^9 – 10^{10} кл/см³). Однако в 2006 и

2007 гг. величина соотношения СБ/ОЧБ % для большинства станций лимана не превышала 0.01, что характеризовало экологическое состояние Амурского лимана как “норма” [8]. Вероятнее всего, для ДО Амурского лимана высокие значения ОЧБ связаны с интенсивным осаждением взвешенного ОВ и ассоциированных с ним микроорганизмов, что является результатом действия системы МФ, а не показателем предкризисного и кризисного состояния экосистемы в результате прямого антропогенного воздействия. Кроме того, илстые грунты обладают высокой сорбционной способностью по отношению к ОВ, что обеспечивает развитие микроорганизмов [4, 36].

При достаточно высокой численности ФРБ в ДО устья Амура (85–87 тыс. КОЕ/г), их доля в сообществе ГБ не превышала 3.5%, что значительно ниже уровня 10%, характерного для ДО, испытывающих хроническое загрязнение фенолами.

По данным двух летних сезонов максимальные показатели численности НОБ были локализованы в донных осадках приустьевой части Амурского лимана. Межгодовые различия здесь проявлялись в снижении численности НОБ в 2007 г. на порядок по сравнению с 2006 г. (2.6×10^4 КОЕ/г и 9.7×10^5 КОЕ/г соответственно). В Сахалинском заливе и Татарском проливе численность НОБ была на уровне, характерном для донных отложений прибрежных морских акваторий с низким содержанием нефтяных углеводородов, и не превышала 10^3 – 10^4 КОЕ/г. В малозагрязненных углеводородами грунтах заливов Чайво, Пильгун и Луньский (о-в Сахалин) численность НОБ также составляла 1×10^3 – 7.7×10^4 КОЕ/г [19, 20], а для донных отложений северо-восточного побережья Японии, испытывающего более значительную антропогенную нагрузку, численность НОБ достигала 1.2×10^5 КОЕ/г [38]. При изучении бактериобентоса Севастопольского побережья Черного моря, а также Каспийского и Северного морей было отмечено, что НОБ в среднем составляли около 10% численности гетеротрофов [23]. Для станций Амурского лимана этот показатель не превышал 5% (табл. 3).

Использование стандартных микробиологических показателей для оценки экологического состояния исследованной акватории показало некоторую вариабельность оценки в зависимости от выбранного критерия. В целом по комплексу показателей состояние эстуария р. Амур характеризуется мезотрофным уровнем с локализацией органического, в том числе фенольного и углеводородного загрязнения в приустьевой части Амурского лимана, что согласуется с данными гидрохимических исследований устья р. Амур [15].

Авторы благодарят с.н.с. лаборатории гидроэкологии и биогеохимии ИВЭП ДВО РАН Лев-

шину С.И. за помощь в определении содержания органического углерода в донных отложениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гордеев В.В. Биогеохимия системы река—море М.: Наука, 2003. 320 с.
2. ГОСТ 17.1.04.01-90. Вода. Методика спектрометрического определения хлорофилла “а”. М.: Госком. СССР по охране природы, 1990. 14 с.
3. Государственный контроль качества воды. М.: ИПК Изд-во стандартов, 2001. С. 130—131.
4. Дас С., Лиля П.С., Аджмал Хан С. Распределение и разнообразие культурубельных аэробных гетеротрофных донных бактерий на континентальном склоне Бенгальского залива в связи с абиотическими факторами, включая цунами // Биология моря. 2013. Т. 39. № 3. С. 173—185.
5. Дзюбан А.Н. Бактериобентос водохранилищ Верхней Волги как показатель экологического состояния водоемов // Водные ресурсы. 2003. Т. 30. № 6. С. 742—749.
6. Дзюбан А.Н. Экологическое состояние Шекснинского водохранилища: оценка на основе микробиологических исследований // Водные ресурсы. 2005. Т. 32. № 1. С. 70—78.
7. Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в Горьковском водохранилище // Водные ресурсы. 2001. Т. 28. № 1. С. 47—57.
8. Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и озера Плещеево как факторы формирования качества водной среды // Гидробиологический журн. 2005. Т. 41. № 4. С. 82—88.
9. Дударев О.В. Пространственно-временная изменчивость характеристик взвеси в приустьевых зонах рек различных климатических обстановок // Современное осадконакопление в окраинных морях Востока Азии (статистические модели). Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 45—89.
10. Дударев О.В., Чаркин А.Н., Анисеев В.В. и др. Специфика осадкообразования в барьерной системе эстуария реки Амур — Охотское и Японское моря // Комплексные исследования природной среды в бассейне реки Амур: материалы межрегиональной научной конференции. Хабаровск: ДВО РАН, 2009. С. 66—70.
11. Жабин И.А., Абросимова А.А., Дубина В.А. и др. Влияние стока реки Амур на гидрологические условия Амурского лимана и Сахалинского залива Охотского моря в период весенне-летнего паводка // Метеорология и гидрология. 2010. № 3. С. 93—100.
12. Каретникова Е.А., Гаретова Л.А. Бактериопланктон и бактериобентос Амурского лимана и прилегающих акваторий летом 2006 г. // Океанология. 2009. Т. 49. № 3. С. 409—417.
13. Колтунов А.М., Тищенко П.Я., Звалинский В.И. и др. Карбонатная система Амурского лимана и прилегающих морских акваторий // Океанология. 2009. Т. 49. № 5. С. 694—706.
14. Лисицин А.П. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 735—747.
15. Махинов А.Н., Ким В.И., Шевцов М.Н. и др. Нефтепродукты в донных отложениях р. Амур и морских заливов в северной части Татарского пролива // Современные проблемы регионального развития. Хабаровск: ДВО РАН, 2006. С. 110—113.
16. Михайленко Л.Е., Хороших Л.А., Багнюк Л.И. и др. Микробиологическая характеристика верхнего участка Днепра // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 3. С. 292—298.
17. Мошарова И.В., Сажин А.Ф. Бактериопланктон северо-восточной части Черного моря в летний и осенний периоды 2005 г. // Океанология. 2007. Т. 47. № 5. С. 720—728.
18. Олейник Г.Н. Бактериопланктон и бактериобентос в экотонных экосистемах // Гидробиол. журн. 1997. Т. 33. № 1. С. 51—62.
19. Полтева А.В. Микробиологическая оценка экологического состояния заливов острова Сахалин с различной антропогенной нагрузкой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Хабаровск, 2009. 25 с.
20. Полтева А.В., Латковская Е.М., Леонов А.В. Оценка фонового экологического состояния зал. Чайво (северо-восточный Сахалин) // Водные ресурсы. 2009. Т. 36. № 1. С. 89—101.
21. Практикум по микробиологии / Под ред. Нетрусова А.И. М.: Академия, 2005. 608 с.
22. Ренина М.А. Нефтеуглеводородокисляющие микроорганизмы прибрежных вод юга острова Сахалин: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 26 с.
23. Рубцова С.И., Егоров В.Н. Влияние абиотических факторов на численность нефтеокисляющих бактерий в прибрежных районах Черного моря // Экология моря. 2004. Вып. 66. С. 91—99.
24. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.
25. Рьлькова 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.
26. Сорокин Ю.И., Вишневцев В.С., Домников В.С. Биологическая структура вод, ее изменчивость и состояние гидробионтов // Техногенное загрязнение и процессы естественного самоочищения. М.: Недра, 1996. С. 266—312.
27. Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
28. Широколобова Т.И. Бактериопланктонные сообщества эстуарных зон и прибрежных систем Баренцева моря: Автореф. дис....канд. биол. наук. Мурманск, 2009. 24 с.
29. Crump B.C., Hopkinson C.S., Sogin M.L. et al. Microbial Biogeography along an Estuarine Salinity Gradient : Combined Influences of Bacterial Growth and Residence Time // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70. P. 1494—1505.
30. Danovaro R., Marralle D., Dell'Anno A. et al. Bacterial response to seasonal changes in labile organic matter

- composition on the continental shelf and bathyal sediments of the Cretan Sea // *Progr. Oceanogr.* 2000. V. 46. P. 345–366.
31. *Hewson I., Fuhrman J.A.* Richness and Diversity of Bacterioplankton Species along an Estuarine Gradient in Moreton Bay, Australia // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. V. 70. P. 2263–2270.
 32. *Legendre P., Troussellier M.* Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation // *Limnology and Oceanography.* 1988. V. 33. P. 1055–1067.
 33. *Painchaud J., Therriault J.-C.* Heterotrophic potential in the Saint Lawrence Estuary: distribution and controlling factors // *Naturaliste can.* 1985. V. 112. P. 65–76.
 34. *Painchaud J., Therriault J.-C.* Relationships between bacteria, phytoplankton and particulate organic carbon in the Upper St. Lawrence Estuary // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989. V. 56. P. 301–311.
 35. *Painchaud J., Therriault J.-C., Legendre L.* Assessment of Salinity-Related Mortality of Freshwater Bacteria in the Saint Lawrence Estuary // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. V. 61. P. 205–208.
 36. *Stevens T.O.* The deep subsurface biosphere // *Biodiversity of microbial life: foundation of Earth's biosphere.* New York: Wiley-Liss. Inc., 2002. P. 439–474.
 37. *Valdes M., Aldright L.J.* Survival and heterotrophic activities of Fraser River and Strait of Georgia Bacterioplankton within Fraser River Plume // *Mar. Biol.* 1981. V. 64. P. 231–241.
 38. *Venkateswaren K., Iwabuchi T., Matsui Y. et al.* Distribution and biodegradation potential of oil-degrading bacteria in North Eastern Japanese coastal waters // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1991. V. 86. № 2. P. 113–121.

Spatio-Temporal Distribution of Bacterioplankton and Bacteriobenthos in the Amur Liman and Adjacent Sea Areas

E. A. Karetnikova, L. A. Garetova

Data on the abundance and ecological-trophic structure of bacterioplankton and bacteriobenthos communities of the Amur Liman and adjacent waters, collected in June 2007, are compared to the relevant data of 2006. Inter-year changes of bacterioplankton abundance are found to depend on the intensity of the Amur runoff. The correlation analysis revealed the negative dependence of the abundance of bacterioplankton, bacteriobenthos and ecological-trophic groups, which compose them, on water salinity, as well as the direct relations between these biotic components and organic matter content in water and bottom sediments. Microbiological indicators of water quality ranked the studied waters in 2006 as class III–IV and in 2007 as class II–III. High total abundance of bacteriobenthos (10^9 – 10^{10} cel/g) is the result of the functioning of a marginal filter rather than direct pollution of the liman.