

МИКРОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОСТЕЙШИХ И БАКТЕРИЙ В ХЕМОКЛИНЕ МЕРОМИКТИЧЕСКОГО ВОДОЕМА

Основу сообщества хемоклина в эвтрофном меромиктическом пруду Ботанического сада СамГУ (г. Самара) составляют фототрофные бактерии и миксотрофные простейшие, причем в начале лета среди последних преобладают инфузории, а осенью – криптонады. С глубиной в хемоклине происходит смена доминирующих групп: среди инфузорий – бентосные мигранты → миксотрофы → сапропельные, у бактерий – цианобактерии → пурпурные → зеленые. Показано, что закономерности формирования сообщества хемоклина являются общими для мелких и глубоких меромиктических озер.

Введение

Меромиктические водоемы представляют собой специфические водные экосистемы, в которых формируются две несмешивающиеся из-за различия минерализаций водные массы – верхний перемешиваемый аэробный слой (миксолимнион) и нижний неперемешиваемый и обычно анаэробный слой (монимолимнион) с восстановительными условиями. Эти озера являются удобными объектами для изучения особенностей функционирования микробной петли и взаимодействия между ее отдельными компонентами. Условия в миксо- и монимолимнионе резко контрастны, поэтому в промежуточной зоне между ними (области хемоклина) наблюдаются резкие градиенты многих экологических факторов и, как следствие, формируется широкий спектр условий среды. В результате этого в хемоклине обычно доминируют специфические виды планктонных микроорганизмов, характерные именно для этой зоны. Как правило, к ним относят аноксигенные фототрофные бактерии (АФБ) (зеленые (*Chlorobiaceae*) и пурпурные (*Chromatiaceae*) серные бакте-

рии), цианобактерии (*Oscillatoriales*, *Chroococcales*) и простейшие (инфузории (*Ciliata*), гетеротрофные жгутиконосцы и фототрофные жгутиконосцы, в первую очередь криптофитовые водоросли (*Cryptophyceae*)). Все эти организмы физиологически приспособлены к содержанию сульфидов и сероводорода (АФБ и сапропельные инфузории), пониженной освещенности и определенному спектру света (АФБ, криптонады и цианобактерии), часто обладают смешанным способом питания (миксотрофные флагелляты) или содержат симбионтов (миксотрофные инфузории). Их развитие часто приводит к образованию общих максимумов численности и биомассы одноклеточного планктона. Аналогичные условия и сообщества формируются и в обычных периодически перемешиваемых озерах, однако срок их существования ограничен периодом стратификации [1-8 и др.]. Поэтому исследование особенностей распределения и взаимоотношений между различными компонентами микробного сообщества хемоклина меромиктических озер имеет большое значение для понимания процессов, происходящих в зоне хемоклина всех стратифицированных озер, особенностей формирования и функционирования «микробного окислительного барьера» и «микробной петли» в целом. Цель настоящей работы – проанализировать особенности микромасштабного распределения основных компонентов микробного сообщества в хемоклине и прилегающих к нему слоях меромиктического водоема (на примере пруда Самарского ботанического сада).

С.В. Быкова*,

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук

М.В. Уманская,

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ФГБУН Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук

* Адрес для корреспонденции: svbykova@rambler.ru

Исследования проводили в городском пруду г. Самара, находящемся на территории Ботанического сада СамГУ. Его площадь 0,55 га, максимальная глубина около 6 м. Несмотря на относительно небольшую глубину, пруд является меромиктическим, с хемоклином (зоной наибольшего градиента минерализации и смены окислительных условий на восстановительные) на глубинах 2–2,7 м [9]. В июне и сентябре 2008 г. хемоклин был расположен на глубине 2–2,5 м, прозрачность изменялась от 1 м до 1,55 м (рис. 1). В июне кислород регистрировался на глубинах до 1,5 м, а сульфиды – начиная с 1,8 м. В сентябре содержание кислорода в пруду было аномально низким – он был обнаружен только в поверхностном горизонте в концентрации 0,12 мг/л (1,3 % насыщения). Это, видимо, было связано с

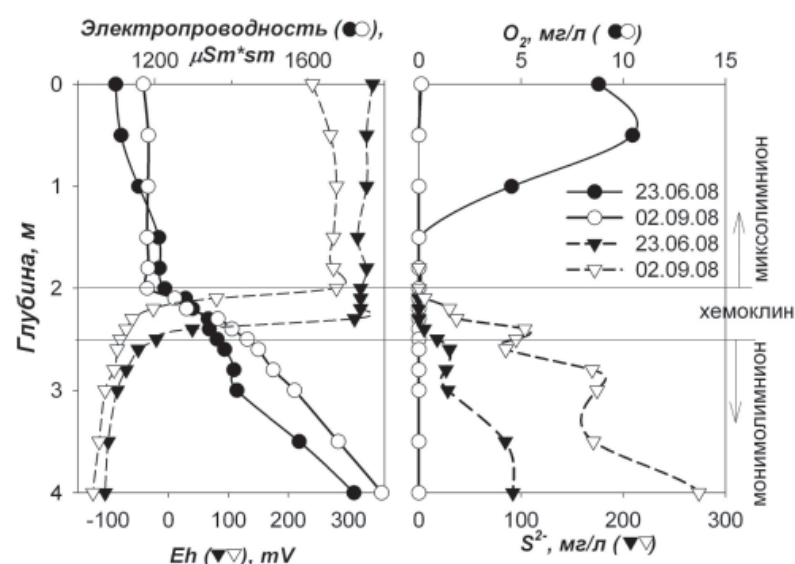


Рис. 1. Вертикальные профили некоторых абиотических факторов в пруду в 2008 г. и распределение водных масс.

Таблица 1

Средняя численность и биомасса исследованных групп микроорганизмов в пруду в 2008 г.

Дата	Численность, 10 ⁶ кл./л		Биомасса, мг/л	
	23.06	02.09	23.06	02.09
Инфузории	0,042	0,009	5,24	1,70
Эукариотические водоросли	0,14	5,9	2,25	5,88
Цианобактерии	2,53	2,58	0,16	0,08
Аноксигенные фототрофные бактерии	6950	8130	8,12	6,62
Нефототрофные бактерии	12215	13280	1,03	1,20

недавним ветровым перемешиванием верхней части хемоклина, в результате которого в миксолимнион попало значительное количество сульфидов; они в небольших концентрациях (0,03-0,05 мг/л) присутствовали во всем миксолимнионе, включая поверхностный слой. В монимолимнионе содержание сульфидов достигало 92 мг/л в июне и 274 мг/л в сентябре (рис. 1).

Отбор проб проводили в июне и сентябре 2008 г. в одно и то же время суток (11-12 ч) тонкослойным пробоотборником с шагом в 10 см в хемоклине и 20–50 см в миксо- и монимолимнионе. Определение численности, биомассы и видового состава исследованных групп планктонных бактерий и простейших проводили стандартными методами [10, 11 и др.].

Результаты и их обсуждение

Численности инфузорий, водорослей и бактерий в пруду различались на несколько порядков, в то же время величины их биомассы были довольно близки (табл. 1). Так, например, максимальные биомассы инфузорий (34,4 мг/л) и бактерий (34,9 мг/л) практически равны. Это существенно отличает пруд от многих других озер, где биомассы инфузорий, по сравнению с биомассами бактерий, ничтожны (напр., оз. Канды-Куль [12]). Поэтому далее мы будем рассматривать только биомассы исследованных микроорганизмов. Они, по нашему мнению, в большей степени отражают наиболее существенные особенности структуры сообщества в слоях воды с различными свойствами, и поэтому позволяют не только описать особенности вертикального распределения отдельных групп микробного планктонного сообщества, но и сравнить их роль и вклад в структуру сообщества разных горизонтов водной толщи и оценить их взаимодействие друг с другом.

Вертикальное распределение одноклеточных планктонных организмов в июне и сентябре значительно различалось (рис. 2). В июне было выявлено два сравнимых по величине пика суммарной биомассы – в миксолимнионе, на глубине 1,5 м, шириной на уровне 50 % максимума от 0,75 до 2,05 м, и в хемоклине, на глубине 2,3 м, шириной от 2,15 до 2,45 м. В сентябре миксолимнический максимум отсутствовал и наблюдался один общий максимум биомассы, сосредоточенный в хемоклине на глубине 2,1 м, шириной от 2,05 до 2,25 м (рис. 2). Общая биомасса планктона в миксолимнионе в сентябре была невелика, поскольку требовательные к содержанию

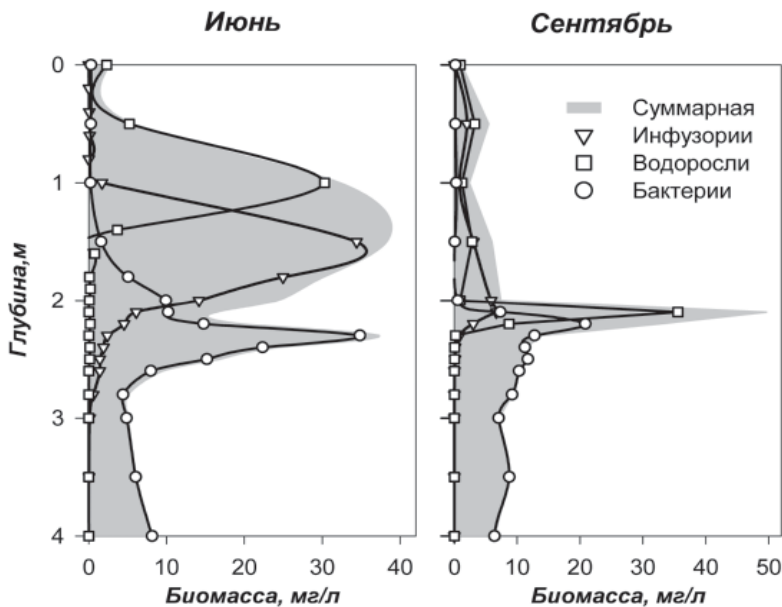


Рис. 2. Вертикальные изменения общей биомассы инфузორий, водорослей и бактерий в пруду.

кислорода виды водорослей и инфузорий из-за отсутствия кислорода (рис. 1), видимо, выпали из состава сообщества.

В целом, по сравнению с июнем, в сентябре биомасса инфузорий, цианобактерий и АФБ в пруду уменьшилась, а эукариотических водорослей, напротив, увеличилась (табл. 1).

Миксолимнический максимум (рис. 3). В июне он был расположен на границе аэробной и анаэробной зон и формировался за счет частично перекрывающихся максимумов фитопланктона и инфузорий. В аэробных условиях (h 1 м) основной вклад в биомассу давали эукариотические водоросли, и в первую очередь, *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin, 1841. Ниже, в бескислородных условиях, максимум биомассы образовывали крупные инфузории, т.н. «бентосные мигранты»: *Loxodes magnus* Stokes, 1887; *L. rostrum* (O.F. Muller, 1773); *L. striatus* (Engelmann, 1862), *Frontonia leucas* (Ehrb., 1838) и *Spirostomum teres* Stein, 1860 (h 1,5 м). В этой зоне отсутствовали как кислород, так и сульфиды, и имелось достаточное количество пищи (например, водорослей и пурпурных бактерий), что, очевидно, и создает благоприятные условия для существования «бентосных мигрантов» [13]. Поскольку донные осадки центральной глубоководной части пруда постоянно находятся в сильновосстановительных условиях, возможно, что эти виды мигрируют из грунтов более мелкой прибрежной части пруда («боковая» миграция) в поисках пищи. На этой же глубине был зарегистрирован незначительный пик биомассы *Cryptomonas* sp. (0,65 мг/л).

Еще ниже, при полном отсутствии кислорода и наличии следов H_2S были обнаружены перекрывающиеся максимумы биомассы миксотрофных инфузорий (h 1,8 м) и пурпурных серных бактерий (сем. *Chromatiaceae*, h 1,9-2 м). Такое положение максимума миксотрофных инфузорий (*Histiobalantium natans* Clap. & Lachm.; *Didinium chlorelligerum* Kahl, 1935; *Frontonia* sp.), очевидно, обусловлено наличием у них фототрофных симбионтов, которые позволяют им успешно развиваться в присутствии H_2S . Кроме того, занимая эту нишу, миксотрофы избегают выедания многоклеточным зоопланктоном, численность которого в этих слоях незначительна. Максимум *Chromatiaceae* в миксолимнионе был обусловлен оптимальным для них соотношением освещенности и содержания H_2S и состоял, в основном, из *Thiodiction elegans* Winogradsky, 1888 и *Thiocapsa rosea* (Winogr., 1888) Guyoneaud et al., 1998.

Хемоклиный максимум. Распределение микроорганизмов в хемоклине определяется рядом факторов и их сочетанием (крутизна градиентов абиотических факторов, концентрация H_2S , величина освещенности, спектральный состав света). В июне ширина хемо-

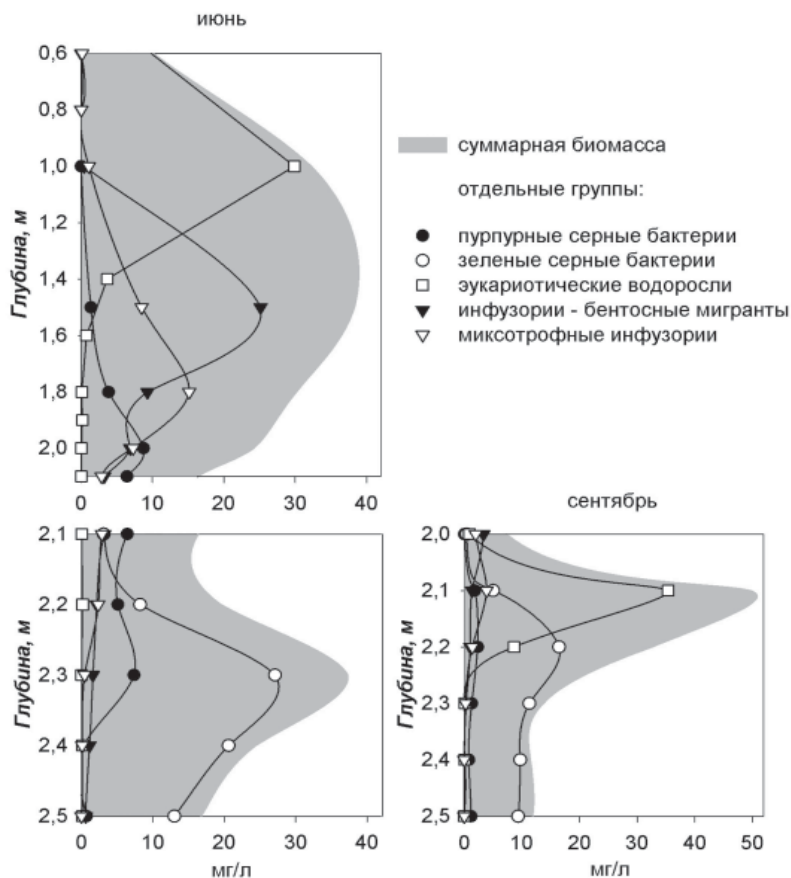


Рис. 3. Распределение отдельных групп микроорганизмов в области миксолимнического и хемоклиного максимумов биомассы в июне и сентябре 2008 г.

клинного максимума суммарной биомассы составила 30 см, а в сентябре – 20 см (рис. 3). В июне основной вклад в суммарную биомассу хемоклинного максимума вносили зеленые серные бактерии (*Chlorobiaceae*, 65,4%), *Chromatiaceae* (16,7%), «бентосные мигранты» (6,9%) и миксотрофные инфузории (4,4%), а в сентябре – эукариотические водоросли (в основном, *Cryptomonas* spp., 48,0%), *Chlorobiaceae* (29,3%), миксотрофные инфузории (6,9%), *Chromatiaceae* (5,2%) и «бентосные мигранты» (4,6%).

В сентябре, по сравнению с июнем, были выявлены некоторые различия в составе доминирующих видов внутри основных функциональных и таксономических групп. Доминирующими среди миксотрофных инфузорий в июне были *H. natans* и *Frontonia* sp., а в сентябре – *Euplotes diadaleos* Diller, Kounarius, 1966 и *Pelagothrix plancticola* Foissner et al., 1995. В июне общая биомасса эукариотических водорослей была невелика, и среди них преобладали *Cryptomonas* sp. (0,07 мг/л) и *Dynobryon* sp. (в основном, в виде одиночных клеток или небольших фрагментов колоний); в сентябре криптофитовые значительно увеличили свою биомассу (35,1 мг/л) и сформировали почти монодоминантное сообщество среди водорослей. Видовой состав АФБ почти не изменился, но произошло уменьшение их биомассы, в большей степени затронувшее *Chromatiaceae*, а также смена доминирующих видов. В июне в составе *Chromatiaceae* доминировали *Allochromatium vinosum* (Ehr., 1838) Imhoff et al., 1998, *Thiocystis violacea* Winogradsky, 1888 и *Thiocapsa* spp., в сентябре – *Thiocapsa* spp. и *Tdc. elegans*. Среди *Chlorobiaceae* доминиро-

вал *Chlorobium clatriforme* (Szaf., 1911) Imhoff, 2003, в сентябре с участием *Chl. limicola* Nads.. Часть этих изменений, видимо, связана с обычной сезонной сукцессией, однако не исключено, что причиной некоторых из них является резкое нарушение условий перемешивания в сентябре, приведшее к гипоксии во всем миксолимнионе (рис. 1).

Таким образом, прослеживается вертикальная неоднородность планктонного сообщества пруда, особенно резко выраженная в области хемоклина. В нижней части миксолимниона и верхней части хемоклина наиболее существенен вклад эукариот – миксотрофных инфузорий и фитофлагеллят и «бентосных мигрантов» (табл. 2). В нижней части хемоклина и в мнимомлимнионе из эукариот встречаются лишь облигатно анаэробные, выдерживающие огромные концентрации сульфидов, сапропелевые инфузории (до 5% от суммарной биомассы планктонного микробного сообщества). Из прокариот максимальный вклад в верхней части хемоклина дают *Chromatiaceae* (в июне); ниже основу биомассы всего планктонного сообщества составляют *Chlorobiaceae*.

Вертикальная смена состава планктонного сообщества в зоне хемоклина прослеживается не только на уровне крупных таксонов и экологических групп, но выражается и в чередовании отдельных видов (рис. 3, 4). Виды со сходными экологическими функциями, в частности близкородственные, занимают близкие, но разделенные в пространстве ниши (горизонты). Скорее всего, это является следствием конкурентных трофических взаимоотношений между видами и/или обусловлено особенностями их аутоэкологии. Так, в частности, основными источниками пищи инфузорий являются, с одной стороны, различные криптомонады, а с другой – пурпурные серные бактерии [14, 15], чему соответствуют и наши данные: в июне

Таблица 2

Соотношение биомасс (% от суммарной биомассы в слое) отдельных групп микроорганизмов в хемоклине и прилегающих горизонтах

Слой воды	Глубина, м	Прокариоты			Эукариоты		
		Бактерии		Фитопланктон		Инфузории	
		<i>Chromatiaceae</i>	<i>Chlorobiaceae</i>	Суанобактерия	Водоросли	Бентосные мигранты	Миксотрофные
июнь							
миксол.	1,5-2	13,0	0,2	1,6	2,3	43,2	36,8
хемоклин	2-2,2	34,9	19,2	0,05	0,35	20,3	20,1
	2,2-2,5	13,2	73,1	0,04	0,4	5,1	2,2
монимол.	2,5-3	11,7	58,5	0,2	0,5	5,8	0,2
сентябрь							
миксол.	1,5-2	0,7	3,7	1,2	27,1	39,1	21,8
хемоклин	2-2,2	4,3	19,4	0,3	57,7	5,1	8,0
	2,2-2,5	8,2	71,5	0,2	9,6	1,9	2,1
монимол.	2,5-3	9,2	67,8	0,04	0,1	0,02	0,1

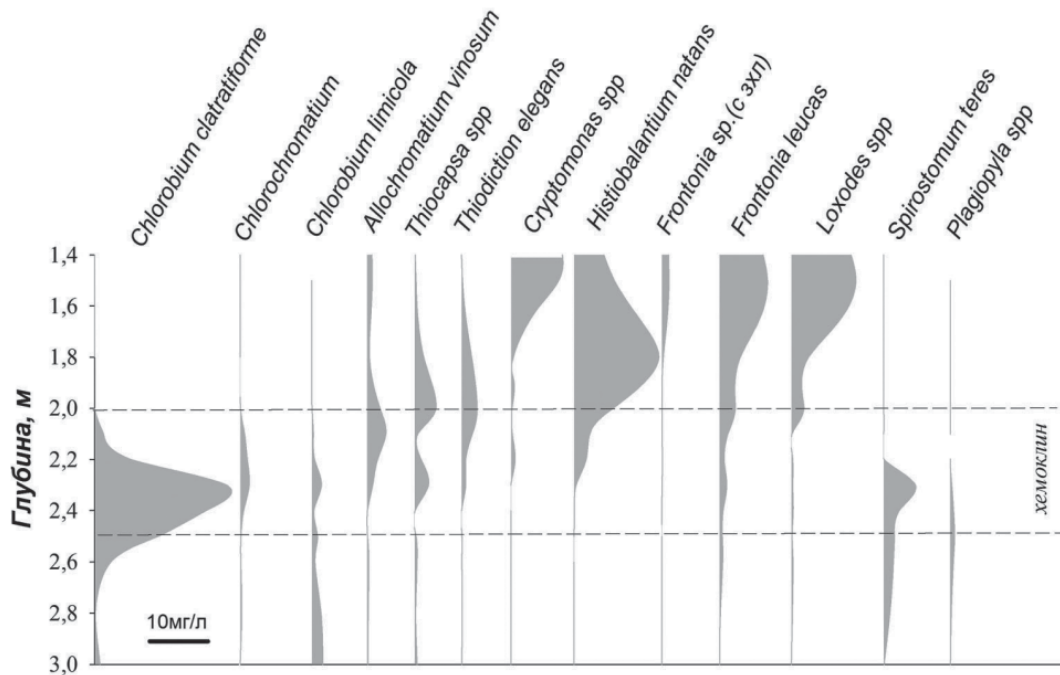


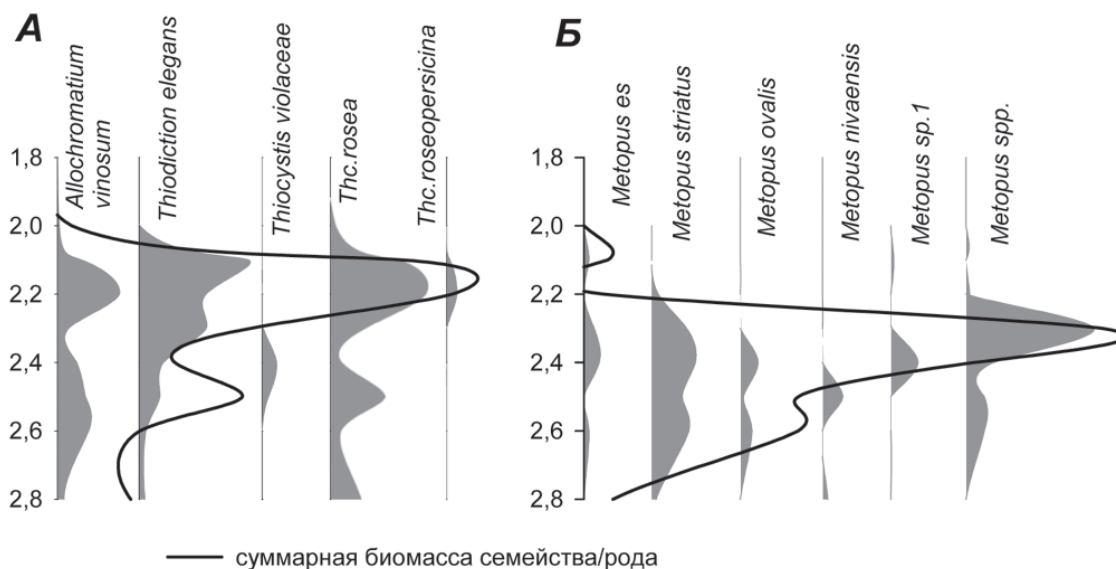
Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы отдельных видов одноклеточных в хемоклине и прилегающих зонах в июне 2008 г.

коэффициент корреляции биомассы инфузорий с биомассой пурпурных бактерий составил +0,90, зеленых +0,93, криптонад +0,79. Часто общий максимум рода/семейства формируется за счет последовательного чередования максимумов близких родов (например, в случае бактерий, *рис. 5 а*) и видов (в случае инфузорий, *рис. 5 б*).

Особенности микровертикального распределения отдельных групп планктонных организмов и, реже, нескольких групп одновременно, были исследованы в хемоклине целого ряда пресных и соленых меромиктических озер [4, 6, 7, 15-19 и др.]. Сравнение наших данных с этими работами показало, что закономерности формирования хемо-

клинного сообщества в целом являются общими для мелких и крупных озер, не зависят от глубины озера, а определяются, скорее, крутизной градиентов многих физико-химических факторов. В исследованном пруду, в отличие от других меромиктических водоемов, значительные биомассы фототрофных бактерий обнаруживаются и в монимолимнионе, ниже бактериальной пластины. Основу структуры хемоклинного сообщества в исследованном пруду составляют фототрофные бактерии и миксотрофные простейшие, причем в начале лета среди последних большую роль играют инфузории, а осенью – криптонады (*табл. 2, рис. 6*). Порядок распределения пиков основных

Рис. 5. Формирование общего максимума биомассы семейства Chromatiaceae (А) и рода Metopus (Б) (сентябрь 2008 г.).



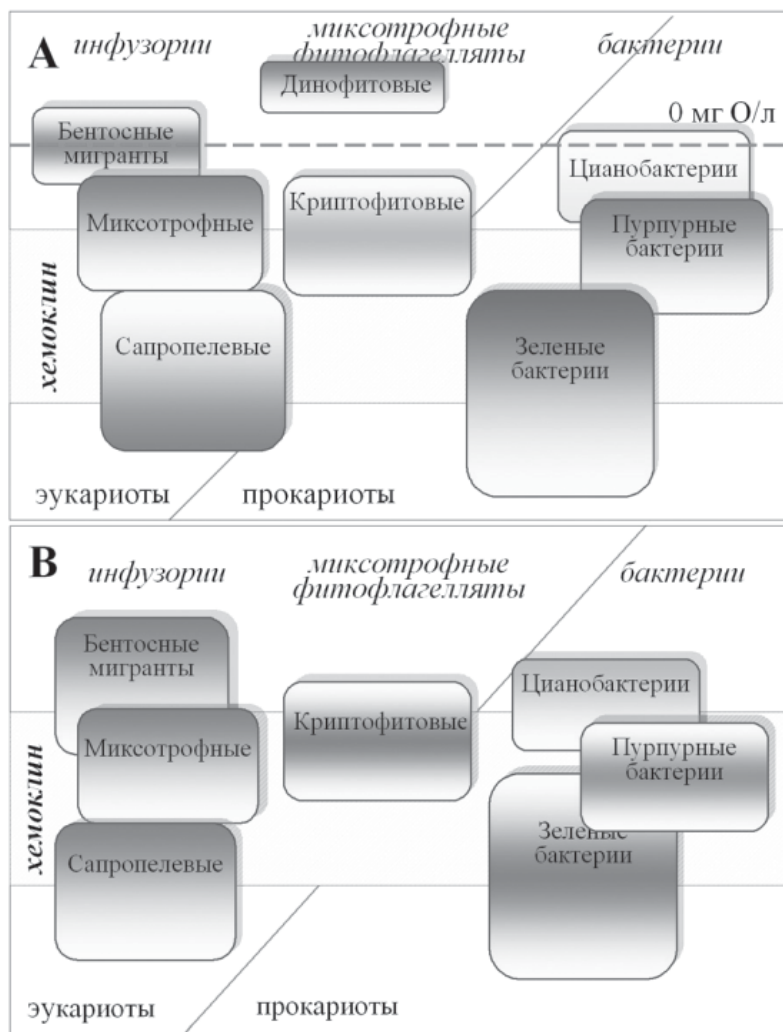


Рис.6. Схема вертикальной структуры микробного сообщества хемоклина в исследованном пруду в июне (А) и сентябре (В).

функциональных групп и их взаимосвязи в хемоклине в июне и сентябре оставались сходными. С глубиной происходила смена преобладающих групп: среди инфузорий – с бентосных мигрантов на миксотрофные, и глубже – на сапропелевые, у бактерий – с цианобактерий на пурпурные и затем на зеленые серные бактерии (рис. 6).

Заключение

Таким образом, в хемоклине пруда складывается очень характерное сообщество, образованное специфичными видами простейших и бактерий, структура которого закономерно изменяется по вертикали. Сложный характер распределения видов бактерий и простейших свидетельствует об их постоянном динамическом взаимодействии. Взаимное положение отдельных групп и видов определяется их конкурентными и трофическими отношениями, а также различной потребностью или толерантностью к

факторам внешней среды. Чередование пиков АФБ и инфузорий в хемоклине пруда и прилегающих зон четко отражает их трофические взаимоотношения, а чередование пиков водорослей и АФБ – топические (в основном, конкуренция за свет). В целом же распределение всех компонентов микробного сообщества в хемоклине меромиктического водоема определяется соотношением концентраций сульфидов и уровня освещенности. Поэтому, несмотря на значительные различия морфометрических и химических показателей, структура хемоклинового сообщества исследованного пруда обнаруживает значительное сходство с микробными сообществами других, более глубоких, пресных и соленых меромиктических водоемов. В исследованном пруду, как и в других меромиктических озерах с сульфидсодержащим монимолимнионом, основными структурообразующими группами биомассы хемоклинового сообщества являются миксотрофные простейшие и АФБ, которые закономерно сменяют друг друга.

Литература

1. Adrian R. Bacterial and protozoan mass accumulation in the deep chlorophyll maximum of a mesotrophic lake / R. Adrian, T. Schipolowski // Arch. Hydrobiol. 2003. V. 157. № 1. P. 27-46.
2. Camacho A. Ecology of a deep-living *Oscillatoria* (= *Planktothrix*) population in the sulphide-rich waters of a Spanish karstic lake / A. Camacho, E. Vicente, M.R. Miracle // Arch. Hydrobiol, 2000. V. 148. № 3. P. 333–355.
3. Gervais F. Ecology of cryptophytes coexisting near a freshwater chemocline // Freshwater Biol. 1998. V. 39. № 1. P. 61-78.
4. Gorlenko V.M. The role of purple and green bacteria in the carbon and sulfur cycles in stratified lakes // Interactions of biogeochemical cycles in aqueous ecosystems. V. 7. / Eds. E.T. Degens, S. Kempe, A.Yu. Lein, Yu.I. Sorokin. Hamburg, 1992. P. 51-57.
5. Massana R. Impact of *Daphnia pulex* on a metalimnetic microbial community / R. Massana, J.M. Gasol, K. Jurgens, C. Pedrós-Alió // J. Plankton. Res. 1994. V. 16. № 10. P. 1379-1399.
6. Miracle M.R. Biological studies of spanish meromictic and stratified karstic lakes / M.R. Miracle, E. Vicente, C. Pedrós-Alió // Limnetica 1992. V. 8. P. 59-77.
7. Overmann J. Mahoney Lake: a case study of the ecological significance of phototrophic sulfur bacteria. // Adv. Microbial Ecol. 1997. V.15. P. 251–288.
8. Pedrós-Alió C. Predation by ciliates on metalimnetic *Cryptomonas* population: feeding

rates, impact and effects of vertical migration. / C. Pedrós-Alió, R. Massana, M. Latasa, J. Garcia-Cantizano, J.M. Gasol // J. Plankton Res. 1995. V. 17. № 11. P.2131-2154.

9. Горбунов М.Ю. Характеристика абиотических условий в экосистеме Нижнего пруда Ботанического сада Самарского университета / М.Ю. Горбунов, М.В. Уманская, Е.С. Краснова // Самарская Лука: Бюлл. 2007. Т. 16. № 1-2. С. 131-143.

10. Жариков В.В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. 76 с.

11. Кузнецов С.И. Методы изучения водных микроорганизмов / С.И. Кузнецов, Г.А. Дубинина. М.: Наука, 1989. 288 с.

12. Жариков В.В. Современное состояние планктонного сообщества и трофический статус оз. Кандры-Куль (Башкортостан, Россия) / В.В. Жариков, М.Ю. Горбунов, М.В. Уманская, Н.Г. Тарасова, С.В. Быкова, О.В. Мухортова, Е.С. Краснова // Тез. докл. IV Междунар. науч. конф. «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Минск: Изд. центр БГУ, 2011. С. 19.

13. Finlay B. J. Oxygen Availability and Seasonal Migrations of Ciliated Protozoa in a Freshwater Lake // J. Gen. Microbiol. 1981. V. 123 № 1. P. 173-178.

14. Guhl B. Comparison of ciliate communities in the anoxic hypolimnia of three lakes: general features and the influence of lake characteristics / B. Guhl, B. Finlay, B. Schink // J. Plankton Res. 1996. V. 18. № 3. P. 335-353.

Ключевые слова:

меромиктический водоем, хемоклин, аноксигенные фототрофные бактерии, инфузории, миксотрофные простейшие

15. Khromechek E.B. Densities and distribution of flagellates and ciliates in the chemocline of saline, meromictic Lake Shunet (Siberia, Russia) / E.B. Khromechek, Y.V. Barkhatov, D.Y. Rogozin // Aquat Ecol. 2010. V. 44. № 3. P. 497-511.

16. Baker A.L. Fine-layer depth relationships of lakewater chemistry, planktonic algae and photosynthetic bacteria in meromictic Lake Fidler, Tasmania / A.L. Baker, K.K. Baker, P.A. Tyler // Freshwater Biol. 1985. V. 16, № 6. P. 735-747.

17. Degermendzhy A.G. Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia) / A.G. Degermendzhy, E.S. Zadereev, D.Y. Rogozin, I.G. Prokopkin, Y.V. Barkhatov, A.P. Tolomeev, E.B. Khromechek, J.H. Janse, W.M. Mooij, R.D. Gulati // Aquat Ecol. 2010. V. 44. № 3. P. 619-632.

18. Saccà A. Vertical and temporal microbial community patterns in a meromictic coastal lake influenced by the Straits of Messina upwelling system / A. Saccà, L. Guglielmo, V. Bruni // Hydrobiologia. 2008. V. 600. № 1. P. 89-104.

19. Saccà A. Predation impact of ciliated and flagellated protozoa during a summer bloom of brown sulfur bacteria in a meromictic coastal lake / A. Saccà, C. M. Borrego, R. Renda, X. Triadó-Margarit, V. Bruni, L. Guglielmo // FEMS Microbiol. Ecol. 2009. V. 70, № 1. P. 42-53.



S.V. Bykova, M.V. Umanskaya

MICROSCALE DISTRIBUTION OF PROTOZOA AND BACTERIA IN THE CHEMOCLINE OF MEROMICTIC RESERVOIR

The basis of the chemocline community in the investigated pond constitute phototrophic bacteria and mixotrophic protozoa, and in the early summer of the latter is dominated by ciliates, and in the autumn - kriptomonady. With increasing depth in the chemocline the change of the dominant groups among ciliates takes place (benthic migrants → → миксотрофы саропельные, бактерии - цианобактерии → зеленые → магента). It is shown that the regularities of formation of community chemocline are common for shallow and deep meromictic lakes.

Key words: meromictic lake, chemocline, anoxygenic phototrophic bacteria, ciliates, mixotrophic protozoa