

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ функции **ВОРОТНИЧКОВЫХ** ЖГУТИКОНОСЦЕВ в СВЯЗИ с гидрохимическими ПАРАМЕТРАМИ **ВОДОЕМОВ**

Воротничковые жгутиконосцы (хоанофлагелляты) – интересная группа простейших в самых разнообразных аспектах: эволюционном, экологическом, практическом и даже эстетическом. Они вездесущи, неподвластны географическим барьерам, играют существенную роль в микробильных трофических сетях, участвуя в процессах самоочищения водоемов, а также используются в современных системах биологического мониторинга.



Введение

Хоанофлагеллят можно обнаружить практически в любой луже, ручье, озере или океане, даже подо льдом в любое время года. Тем не менее, многие гидробиологи имеют весьма фрагментарные сведения об этом своеобразном таксоне. Космополитизм – характерная черта хоанофлагеллят, связанная, главным образом, с их малыми размерами. Интерес к этой группе гетеротрофных микроорганизмов существенно возрос в последние десятилетия во всем мире благодаря более совершенной микроскопической технике и общему развитию гидробиологических исследований, в частности, концепции микробильной «петли». Размеры отдельных клеток хоанофлагеллят

В.А. Золотарев*,
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник,
ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской академии наук

нофлагеллят обычно не превышают 10 мкм, однако крупные колонии рода *Sphaeroeca* Lauterborn, 1894 могут достигать 600 мкм в диаметре и вполне различимы под биноклем при увеличении 20-40х (рис. 1).

Уникальность воротничковых жгутиконосцев стала более очевидной в связи с развитием молекулярных технологий. Результаты исследований генома окончательно установили, что хоанофлагелляты представляют то самое «недостающее звено» между одноклеточными и многоклеточными организмами [1, 2].

Результаты и их обсуждение

История изучения хоанофлагеллят. Эренберг [3] в 1838 г. впервые описал колонии *Codonosiga botrytis* как новый вид инфузорий *Epistylis botrytis*. Позднее Джеймс-Кларк [4] дал подробное

*Адрес для корреспонденции: forest753@gmail.com

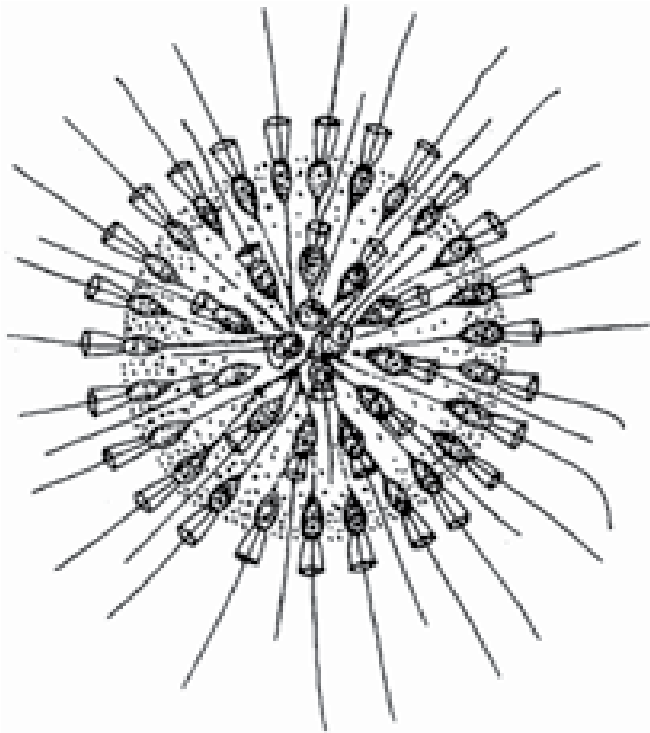


Рис. 1. Колония *Sphaeroeca volvox*.

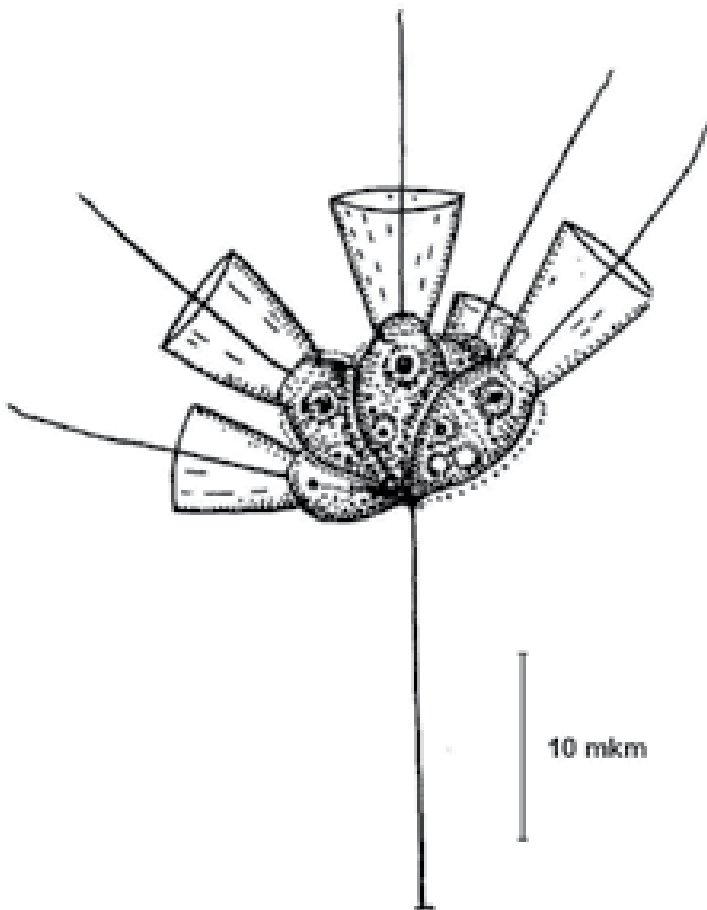


Рис. 2. Основные функциональные группы (экоморфотипы) хоанофлагеллят. *Codonosiga botrytis*.

описание этого организма, как новый род и вид *Codosiga pulherrima* и впервые предположил, что губки и воротничковые жгутиконосцы — близкородственные группы животных, сравнивая клетки хоанофлагеллят с хоаноцитами губок. С появлением электронной микроскопии было установлено, что воротничок — это необычное для простейших образование — на самом деле состоит из тонких цитоплазматических выростов [5].

В СССР первые работы по изучению экологических функций хоанофлагеллят были начаты на Биологической станции на Косинских озерах С.Н. Дуплаковым [6] и продолжены в лаборатории биологии внутренних вод АН СССР в 1968 г. под руководством М.М. Камшилова [7-9]. Воротничковых жгутиконосцев обычно относили к отряду Choanoflagellida, в современной классификации [10] им присвоен таксон более высокого ранга, чем было принято ранее, на уровне класса (родственный класс — Metazoa Haeckel, 1874 — многоклеточные).

*Choanomomada Kent, 1880

**Monosigidae Zhukov and Karpov, 1985 [Codonosigidae Kent, 1880]

Без домика: *Codonosiga* (рис. 2), *Monosiga*, *Sphaeroeca*.

** Salpingoecidae Kent, 1880

Домик из целлюлозы: *Salpingoeca* (рис. 3), *Stalexomonas*.

** Acanthoecidae Norris, 1965

Домик из кремниевых полос: *Vicosta*, *Stephaoeca*.

Существуют также несколько иные классификации простейших [1, 11, 12].

Роль хоанофлагеллят в водных экосистемах.

Воротничковые жгутиконосцы играют существенную роль в жизни водоемов, обладая широкой экологической валентностью, большой скоростью размножения и являясь активными бактериофагами. В весенне-летний период эти организмы обычно представлены прикрепленными формами и довольно часто могут быть обнаружены в пробах планктона «верхом» на различных плавающих водорослях, главным образом диатомовых. Осенью и зимой, с охлаждением воды, господствующую роль в водоемах приобретают колониальные хоанофлагелляты, преимущественно *Sphaeroeca*, занимая освободившиеся экологические ниши.

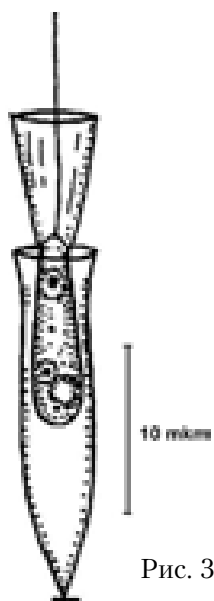


Рис. 3

Рис. 3. Основные функциональные группы (экоморфотипы) хоанофлагеллят. *Salpingoeca vaginicola*.

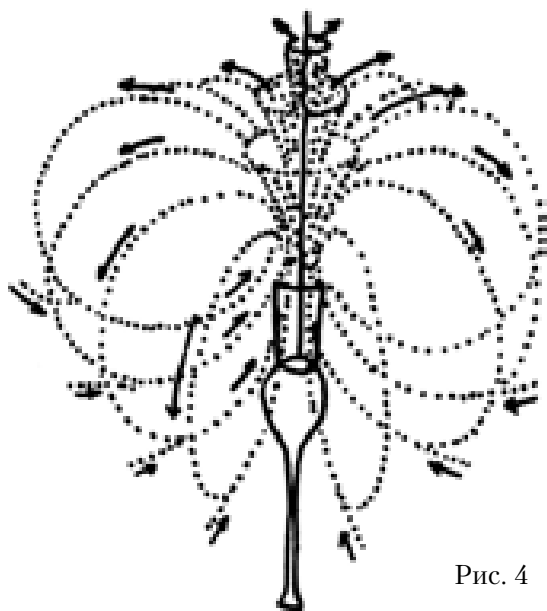


Рис. 4

Рис. 4. Схема движения жидкости при питании хоанофлагеллят.

Наблюдая в световой микроскоп, можно заметить определенные токи жидкости, которые возникают вследствие биения жгутика. Движение жидкости направлено таким образом, что увлекаемые ими бактерии и детрит прилипают к наружной поверхности тентакул (цитоплазматических выростов, окружающих жгутик), создавая иллюзию плотного воротничка (рис. 4).

Изучение трофической роли свободноживущих простейших в водных экосистемах остается относительно новой областью полевых исследований. В настоящее время накапливается все больше данных о значении микробиальной «петли» в формировании общей биомассы и потоках углерода в трофических сетях пресноводных и морских экосистем [13].

Благодаря высокой интенсивности метаболизма, микробиальные сообщества трансформируют до 90 % первичной продукции, регенерируя биогенные вещества и аккумулируя их в границах фотической зоны [14]. Хоанофлагелляты играют особую роль в процессах самоочищения водоемов, отфильтровывая до 25 % поверхностных вод ежедневно [2].

Использование хоанофлагеллят в биологическом мониторинге.

Воротничковые жгутиконосцы вошли в списки индикаторов сапробности

Сладечека [15]. Высокими индикаторными значениями обладают сальпингоециды (одноклеточные, прикрепленные воротничковые, имеющие прозрачный домик из целлюлозы), что подтверждается и нашими исследованиями [16]. Разработаны более «отточенные» количественные методики для использования сообществ микроперифитона в гидробиологических исследованиях [17, 18] и др. Нами установлено [19], что использование искусственных субстратов позволяет выявлять «скрытое» видовое разнообразие нанофлагеллят, не отражаемое в пробах планктона, бентоса и перифитона с естественных субстратов. В государственную систему мониторинга водоемов Китая включены подобные методы с использованием искусственных субстратов [20, 21], внедряются они и в других странах [17, 18].

В работе [15] также применялись методы с использованием искусственных субстратов, однако наиболее распространенному виду *Codonosiga botrytis* было присвоено низкое индикаторное значение, т.к. он встречается в разных сапробных зонах. В некоторых других работах [22] была допущена аналогичная методическая ошибка — слишком редкий отбор проб перифитона. Как уже отмечено выше, хоанофлагелляты отличаются высокой скоростью размножения, поэтому необходимо использовать сукцессионный подход, отбор проб микроперифитона следует производить два — три раза в неделю. Такая методика позволила нам создать графическую модель развития хоанофлагеллят в различных сапробных зонах (рис. 4) и получить патент на «Способ биологической оценки качества воды» [23].

Таким образом, вид *Codonosiga botrytis* может быть представлен как модельный организм, поскольку он обычно доминирует в начальной стадии обрастания, называемой также первичной сукцессией перифитона. В биоиндикации существенное значение имеет проблема «физиономичности индикаторов», их характерного «облика», легко доступного для обнаружения и наблюдений, хоанофлагелляты отвечают и этому требованию.

В ходе дальнейших исследований нами разработан индекс перифитонных флагеллят, выражаемый соотношением числа видов сессильных (прикрепленных) и мобильных (неприкрепленных) форм: $IPF = Ss/Sm$.

Индекс принимает наивысшие значения в олигосапробных зонах, равномерно снижается с увеличением загрязнения, в полисапробных зонах убывает до 0 (рис. 6).

Ключевые слова: микробиальные сообщества, биологический мониторинг, микроперифитон

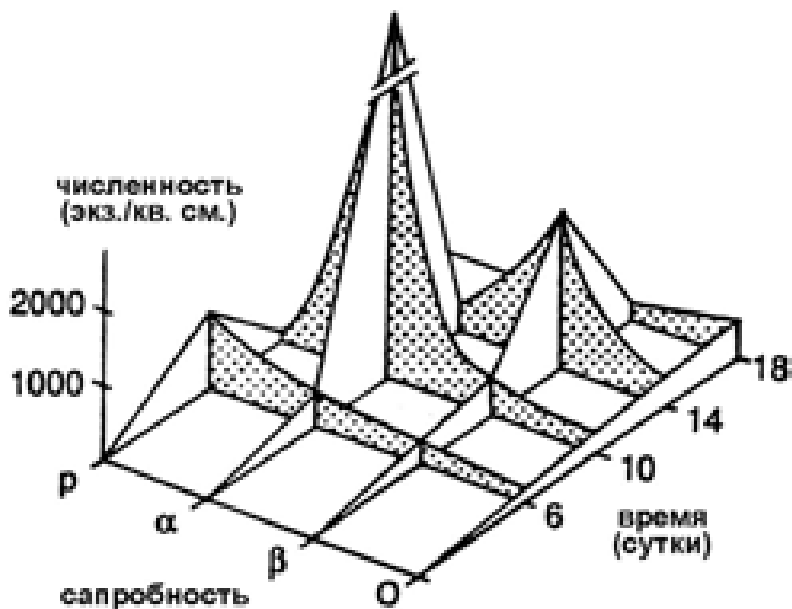


Рис. 5. Графическая модель сукцессии хоанофлагеллят на пластинах обрастания в зависимости от сапробности водоема.

Экспериментальные работы, произведенные нами в микро- и мезокосмах с различными концентрациями тяжелых металлов и нефтепродуктов, показали высокую чувствительность хоанофлагеллят к сублетальным (прижизненным) концентрациям токсичных веществ.

Важнейшей особенностью хоанофлагеллят является их высокая чувствительность к закислению водоемов [24]. По-видимому, закисление морей и океанов может привести к невозможным и непредсказуемым потерям биологического разнообразия, учитывая огромную роль хоанофлагеллят в трофических цепях.

Заключение

В настоящем обзоре сделана попытка собрать и проанализировать результаты исследований хоанофлагеллят, главным образом пресноводных. Такой комплексный подход к изучению живого, даже на примере отдельной группы организмов, дал возможность продемонстрировать тесную взаимосвязь биологических и морфологических особенностей таксонов с условиями среды обитания, обосновать и развить способы практического использования этих организмов. Высокие фильтрационные возможности хоанофлагеллят и других организмов перифитона лежат в основе высокой эффективности таких сооружений биологической очистки водоемов, как «искусственные рифы».

Таким образом, воротничковые жгутиконосцы являются довольно чувствительными индикаторами изменения гидрохимических параметров водоемов, при этом они демонстрируют высокую специфичность к действию различных органических и токсических веществ, а также закисления, и, возможно, наночастиц, что становится актуальным с развитием нанотехнологий. Наиболее серьезная проблема для методов биоиндикации — это региональность, ограниченные ареалы распространения многоклеточных организмов. Использование сообществ микроорганизмов, большинство из которых — космополиты, позволяет решить эту проблему. Кроме того, сообщества простейших обладают целым рядом свойств, ценных для биомониторинга водоемов. Стоимость разработки и применения микробиотестов существенно ниже аналогичных методов с использованием позвоночных и многоклеточных животных. Применение сообществ микроперифитона открывает новые горизонты в создании эко-сенсоров качества воды нового типа, создания автоматизированных сетей биологического мониторинга водоемов.

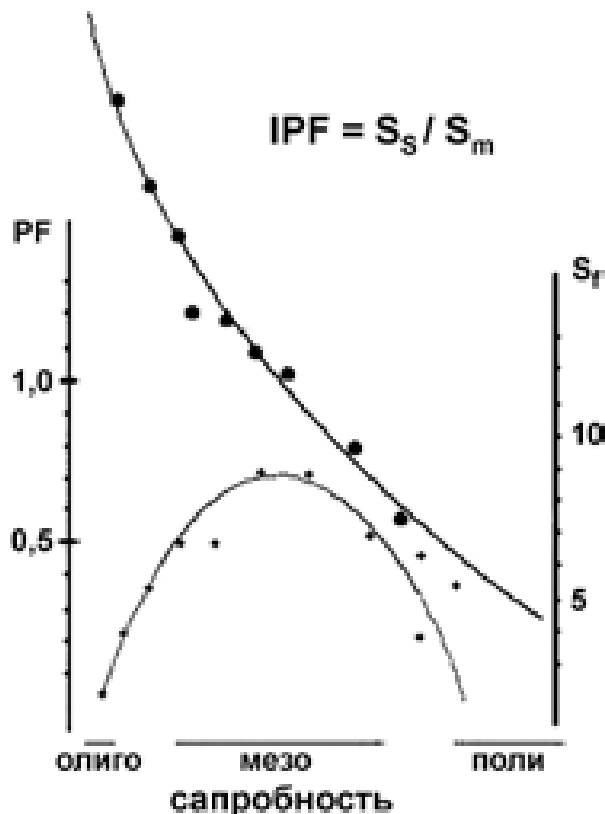


Рис. 6. Изменение Индекса перифитонных флагеллят IPF (●) и числа видов неприкрепленных форм (■) в зависимости от сапробности водоема.

Литература

1. Shalchian-Tabrizi K. Multigene phylogeny of choanozoa and the origin of animals / K. Shalchian-Tabrizi, M.A. Minge, M. Espelund, R. Orr, T. Ruden, K.S. Jakobsen, T. Cavalier-Smith // *Plos One*. 2008. V. 3 (5). P. 2098.
2. King N. Choanoflagellates // *Curr. Biol*. 2005. V. 15(4). P. 113-114.
3. Ehrenberg Ch.G. Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. Ein Blick in das tiefer organische Leben der Natur. Leipzig: Leopold Voss Verlag, 1838. Bd. I. 548 p.
4. James-Clark H. On the spongiae ciliatae as Infusoria Flagellatae // *Ann. Mag. Nat. Hist. Ser.* 1868. V. 4. P. 133-320.
5. Petersen J.B. Electron microscopic observations on *Codonosiga botrytis* (Ehr.) James-Clark / J.B. Petersen, J.B. Hansen // *Bot. Tidsskr.* 1954. Bd. 51. P. 281-291.
6. Дулаков С.Н. Материалы к изучению перифитона // *Тр. Лимнол. ст. в Косине*. 1933. Т. 16. С. 1-136.
7. Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища // *Гидробиол. журн.* 1973. Т. 9. Вып. 6. С. 82-92.
8. Жуков Б.Ф. Пресноводные воротничковые жгутиконосцы / Б.Ф. Жуков, С.А. Карпов. Л.: Наука, 1985. 120 с.
9. Карпов С.А. О способах размножения воротничковых жгутиконосцев / С.А. Карпов, Н.А. Жгравев // *Зоол. журн.* 1987. Т. 66. Вып. 1. С. 130-133.
10. Adl S. M. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists / S. M. Adl, A. G. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R.A. Fensome, S. Fredericq, T. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C. Lane, L.A. Lewis, J. Lodge, D. Lynn, D. Mann, R. McCourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S. Mozley-Standridge, T. Nerad, C. Shearer, A. Smirnov, F. Spiegel, M. Taylor // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2005. V. 52 (5). P. 399-451.
11. Cavalier-Smith T. Megaphylogeny, cell body plans, adaptive zones: causes and timing of eukaryote basal radiations // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2009. V. 56. P. 26-33.
12. Nitsche F. Higher level taxonomy and molecular phylogenetics of the choanoflagellata / F. Nitsche, M. Carr, H. Arndt, B.S.C. Leadbeater // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2011. V. 58. P. 452-462.
13. Копылов А.И. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем / А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
14. Бульон В.В. Структура и функция микробной «петли» в планктоне озерных экосистем // *Биология внутренних вод*. 2002. №2. С. 5-14.
15. Sladeckova A. The indicator value of some sessile Protozoans / A. Sladeckova, V. Sladecsek // *Arch. Protistenk.* 1966. V. 109 (4). P. 223-225.
16. Золотарев В.А. Простейшие перифитона водоемов различной сапробности // *Фауна и биология пресноводных организмов* / Под ред. А.В. Монакова. Л.: Наука. 1987. С. 108-119.
17. Bamforth S.S. The variety of artificial substrates used for microfauna // *Artificial Substrates* / Ed. J. Cairns, Jr. Michigan, Ann Arbor Science Publishers, Inc. 1982. P. 115-130.
18. Cairns J, Jr. Zooperiphyton (especially Protozoa) as indicators of water quality // *Trans. Amer. Micros. Soc.* 1978. V. 97 (1). P. 44-49.
19. Zolotarev V.A. Water quality monitoring in wetland ecosystems using microbial model communities // *Int. J. Water*. 2007. V. 3 (3). P. 231-242.
20. Shen Y. Monitoring of River Pollution: Evaluation of Water Pollution by Using PFU Microbial Communities in Hanjiang River / Y. Shen, W. Feng, M. Gu, S. Wang, J. Wu, Y. Tan. Wuhan: Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Science, China Architecture and Building Press, 1994. 346 p.
21. Jiang J. / Effects of seasonal succession and water pollution on the protozoan community structure in an eutrophic lake // *J. Jiang, S. Wu, Y. Shen. Chemosphere*. 2007. V. 66 (3). P. 523-532.
22. Ertl M. Zunahme der abundanz der Periphytonmikrofauna aus der Donau bei besiedlung der substrate // *Biol. Prace*. 1970. V. XVI (3). P. 1-127.
23. Пат. 1237137 РФ / Золотарев В.А. Способ биологической оценки качества воды. Бюл. открытия, изобретения. 1986. №22.
24. Золотарев В.А. Индикаторные сообщества микроперифитона разнотипных закисленных озер / В.А. Золотарев, Б.Ф. Жуков // *Структура и функционирование экосистем кислых озер*. СПб.: Наука. 1994. С. 144-149.

V.A. Zolotarev

ECOLOGICAL FUNCTIONS OF CHOANOFLLAGELLATES IN VIEW OF HYDROCHEMICAL PARAMETERS OF WATER BODIES

The Choanoflagellates is protozoa group interesting in different aspects such as evolutionary, ecological, practical or esthetic. They are ubiquitous and have an essential role in microbial food webs contributing to a process of self-purification of water bodies as well as are used in monitoring systems.

Key words: microbial communities, biological monitoring, microperiphyton