

УДК 574.587(28):591 + 593.16-153

*И. Н. Крылова***ДИНАМИКА ПИТАНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ
БЕНТОСНЫХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ НАННОФЛАГЕЛЛЯТ
БАКТЕРИЯМИ**

С использованием метода «окрашенных грунтов» изучали сезонную и суточную динамику питания бактериями пресноводных бентосных гетеротрофных наннофлагеллят (ГФ). Скорость потребления бактерий зависела от плотности донных отложений и не лимитировалась концентрацией пищи, так как соотношение бактерии/ГФ значительно превышало 1000 : 1.

Ключевые слова: бентос, гетеротрофные наннофлагелляты, бактерии, питание.

До сих пор значение пресноводных простейших, в частности гетеротрофных наннофлагеллят (ГФ), как потребителей бактерий в бентосных системах абсолютно не ясно. Нам известны лишь единичные работы, посвященные этой проблеме [5, 7, 8]. Однако некоторые исследователи пелагических систем считают, что в морских и пресноводных сообществах гидробионтов именно простейшие, особенно ГФ, являются основными потребителями бактерий [2, 3, 6]. Отрывочные данные о скорости потребления бактерий не дают возможности должным образом оценить роль бентосных простейших. Изучение динамики поглощения бактерий грунтовыми флагаеллятами в сезонном и суточном аспектах позволят наилучшим образом оценить значение этих организмов в бентосных пищевых цепях. Поэтому целью наших исследований было изучение сезонной и суточной динамики скорости потребления бактерий пресноводными бентосными простейшими.

Материал и методика исследований. Пробы донных отложений отбирали с помощью трубчатого дночерпателя с поршнем в литоральной зоне южной части Рыбинского водохранилища близ пос. Борок (Ярославская обл., РФ): один раз в месяц с 06.2001 г. по 06.2002 г. для изучения сезонной динамики питания бактериями пресноводных бентосных ГФ и с 8 ч 1.09 до 11 ч 2.09.2001 г. каждые три часа для исследования суточной динамики. Для анализов брали верхний пятимиллиметровый слой грунта. Для определения скорости потребления бактерий применяли предложенный нами ранее метод «окрашенных грунтов» [13].

© Крылова И. Н., 2011

Скорость выедания бактерий (I , бак/прост.·ч) вычисляли, исходя из того, что нативные бактерии поглощались пропорционально съеденным FLB (флюоресцентно меченым бактериям):

$$I = Q_{FLB} \left[\frac{N_{NAT} + N_{FLB}}{N_{FLB}} \right] = Q_{FLB} \times \frac{100}{\%FLB};$$

где Q_{FLB} — количество поглощенных FLB одним простейшим за 1 ч; N_{NAT} — количество нативных бактерий в 1 мл грунта; N_{FLB} — количество FLB в 1 мл грунта.

Окончательно формула имеет вид:

$$I_{pop} \text{ (бак/см}^3\cdot\text{ч)} = I Ngf,$$

где Ngf — численность гетеротрофных наннофлагеллят, экз/см³; I_{pop} — количество бактерий, поглощенных сообществом ГФ в 1 см³ грунта за 1 ч.

Для подсчета численности простейших клетки отделяли от частиц грунта путем центрифугирования в перколле в соответствии с методикой, предложенной М. Старинком с соавторами [12]. Общее количество бактерий и FLB учитывали по [13].

Результаты исследований

Сезонная динамика. Физико-химические свойства исследованного грунта, который представлял собой черный ил, изменялись в течение года (табл. 1). Из-за постоянного сброса воды из Рыбинского водохранилища глубина залегания донных отложений в прибрежной зоне уменьшалась с 3,8 м в июне до 1,7 м в ноябре.

В подледный период толщина льда достигала 0,5 м. Температура придонного слоя воды в летние месяцы была высокой и резко понизилась к сентябрю. Активная реакция донных отложений оставалась относительно стабильной. Весьма заметно колебалась влажность донных осадков. Плотность грунта изменялась от 1,10 до 1,24 г/см³. Численность бактериобентоса оставалась достаточно стабильной в течение года (табл. 2).

Количество бентосных простейших колебалось в течение года. Зимой произошло резкое увеличение числа гетеротрофных флагеллят и возросла их биомасса. Осенью и весной при достаточно высокой численности жгутиконосцев их биомасса была не столь значительной из-за увеличения доли мелких простейших в поверхностном слое грунта (см. табл. 2).

Средний объем клеток простейших колебался значительно (см. табл. 2). В августе возросла доля мелких жгутиконосцев и, соответственно, снизилась биомасса простейших. В осенние месяцы структура бентосных простейших не претерпела значительных изменений по сравнению с августом. В подледный период средний объем клеток простейших вырос, что вместе с возросшей численностью привело к значительному возрастанию биомассы.

1. Физико-химические свойства донных отложений

Даты	Глубина залегания ила, м	Температура придонной воды, °С	pH	Влажность ила, %	Плотность ила, г/см ³
2001 г.					
20.06	3,8	18,0	6,10	90,8	1,11
26.07	2,8	23,2	6,74	77,3	1,15
29.08	1,9	16,8	6,95	59,1	1,24
25.09	1,7	10,2	6,97	77,0	1,13
24.10	1,7	2,4	7,05	74,3	1,15
27.11	1,7	1,3	7,45	72,8	1,16
2002 г.					
30.01	1,6 (0,5)*	0,5	7,85	70,1	1,18
28.02	1,6 (0,5)	0,5	7,80	68,2	1,18
27.03	2,0 (0,3)	0,5	7,50	71,8	1,19
25.04	3,0	7,5	7,00	79,2	1,19
26.05	3,2	14,0	6,80	84,3	1,12
25.06	3,3	17,0	6,75	85,3	1,10

* В скобках указана толщина льда, м.

Отношение численности бактериобентоса к численности гетеротрофных флагеллят (бак/ГФ) существенно изменялось за время наблюдений: от 25 тыс. до 127 тыс. бактерий на 1 жгутиконосца.

Скорость потребления бактерий простейшими колебалась в течение года. Наиболее активно гетеротрофные флагелляты питались в летнее время. Спад в скорости питания наблюдался зимой.

Скорость потребления бактерий популяциями ГФ (I_{pop}) варьировала значительно. В подледный период, несмотря на высокую численность и биомассу простейших, I_{pop} оказалась сравнительно небольшой.

Суточная динамика. В день наблюдений температура придонного слоя воды изменялась с 14,2°С в дневное время до 12, 6°С ночью. Численность бактериобентоса изменялась в течение суток, причем количество бентосных простейших достигало максимума в 8 ч утра, затем оно плавно снижалось к 20 ч и вновь возрастало ночью.

Средний объем клеток простейших колебался в течение суток от 50,68 мкм³ в 11 ч до 13,65 мкм³ в 20 ч, когда доля мелких жгутиконосцев в пробах грунта значительно увеличивалась. Однако большую часть суток он составлял 22—28 мкм³. Вместе с объемом клеток изменялась и биомасса простейших (табл. 3).

2. Численность бактериобентоса, гетеротрофных наннофлагеллят и скорость потребления бактерий в донных отложениях

Даты	Численность бактерий, 10^9 кл/см ³	Гетеротрофные флагелляты			Скорость потребления бактерий	
		<i>N</i>	<i>B</i>	<i>V</i>	<i>I</i>	<i>I_{pop}</i>
2001 г.						
20.06	6,34	50,5	0,31	30,5	51,90	2,6
26.07	12,62	183,6	2,00	54,4	43,12	7,9
29.08	8,60	169,0	0,76	22,5	23,32	3,9
25.09	10,20	143,2	0,76	26,4	27,25	3,9
24.10	8,30	93,6	0,52	28,3	27,52	2,6
27.11	8,00	102,1	0,62	30,5	20,39	2,1
2002 г.						
30.01	7,54	202,0	1,35	33,3	17,70	3,6
28.02	5,58	224,1	1,55	34,6	13,07	2,9
27.03	6,30	250,8	2,40	47,9	17,36	4,4
25.04	8,95	195,2	1,06	27,2	27,08	5,3
26.05	11,78	187,3	0,87	23,2	31,70	5,9
25.06	7,04	65,7	0,37	28,4	54,14	3,6

П р и м е ч а н и е. Здесь и табл. 3: *N* — численность, 10^3 экз/см³; *V* — средний объем клеток, мкм³; *B* — биомасса, мг С/см³; *I* — скорость потребления бактерий, бак/прост.ч; *I_{pop}* — скорость потребления бактерий популяцией простейших, 10^6 бак/см³.ч.

Скорость потребления бактерий простейшими и популяциями наннофлагеллят изменялась в течение суток (см. табл. 3). Наиболее активно гетеротрофные флагелляты питались в утренние и ночные часы. Спад в скорости питания наблюдался с 14 до 20 ч на фоне низкой биомассы жгутиконосцев и минимального количества поглощенных бактерий.

Обсуждение результатов исследований

Определенный нами порядок численности грунтовых бактерий характерен для прибрежной зоны Рыбинского водохранилища, что подтверждается исследованиями других авторов [1]. Сведения о численности свободноживущих бентосных простейших очень скудны и относятся, в основном, к морским осадкам. По данным Д. Алонги [2], в тропических прибрежных донных отложениях количество простейших составляет $(8,5—260,5) \times 10^3$ экз/см³. В северных морях численность бентосных Protozoa в разные сезоны года колеблется от 7×10^3 до $1,1 \times 10^6$ экз/см³ [9]. Автору известны лишь единичные работы по изучению пресноводных бентосных простейших [13, 14]. В них указывается, что численность Protozoa в прибрежных зарослях макрофитов литоральной зоны пресноводного озера составляет $(7,6—167,9) \times 10^3$ экз/см³, вне зарослей — $(33,6—166,8) \times 10^3$ экз/см³. Таким образом, наши сведения о

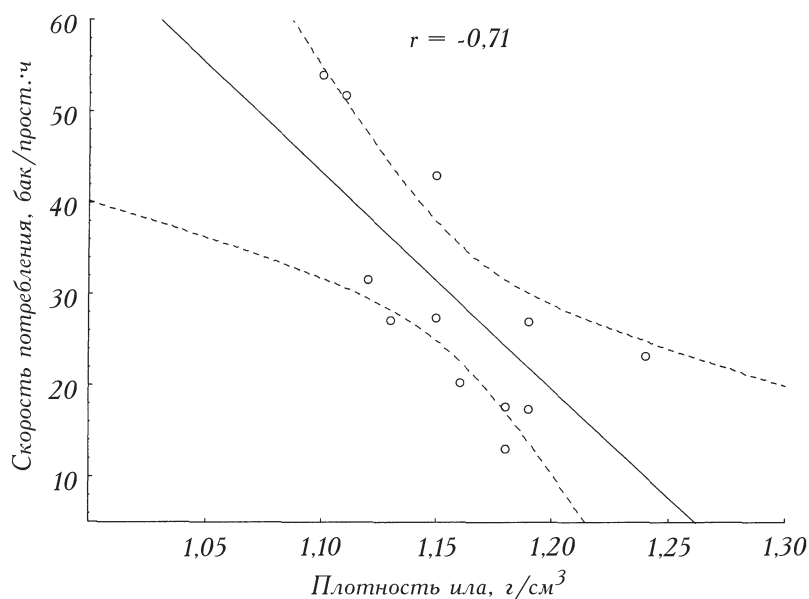
3. Численность бактерий, простейших и скорость потребления бактерий в донных отложениях во время суточной съемки

Время суток, ч	Численность бактерий, 10^9 кл/см ³	Гетеротрофные флагелляты			Скорость потребления бактерий	
		<i>N</i>	<i>B</i>	<i>V</i>	<i>I</i>	<i>I_{pop}</i>
01.09.2001 г.						
8	10,80	260,8	1,17	22,45	61,1	15,9
11	10,08	216,7	2,20	50,68	51,3	11,1
14	7,58	213,0	1,05	24,57	13,7	2,9
17	7,92	157,9	0,90	28,58	34,5	5,4
20	9,92	157,9	0,43	13,65	35,6	5,3
23	9,72	172,6	1,58	45,78	59,8	10,3
02.09.2001 г.						
2	8,54	216,7	1,75	40,47	45,4	9,8
5	11,34	220,4	1,18	26,86	48,7	10,7
8	10,06	231,4	1,27	27,36	62,65	14,50
11	10,70	227,7	2,12	46,52	50,0	11,5

количестве простейших в донных отложениях прибрежной зоны Рыбинского водохранилища соответствуют данным, полученным из литературных источников.

Известно, что в морских планктонных системах отношение бак/ГФ составляет $\sim 1000 : 1$ [8], поэтому простейшие здесь играют значительную роль в динамике бактериального сообщества. Для ряда пресноводных пелагических систем, включая и некоторые бентосные системы, также известно, что соотношение бак/ГФ близко к таковому в морях и достаточно постоянно [4]. По мнению М. Старинка с соавторами [14], в тех случаях, когда на одного жгутиконосца приходится около 1000 бактерий, создаются удовлетворительные условия для роста и поддержания стабильности популяций гетеротрофных нанофлагеллят. В наших исследованиях отношение бак/ГФ было намного выше, что позволяет сделать заключение об избыточной обеспеченности пищей донных жгутиконосцев, то есть концентрация бактерий не лимитирует интенсивность питания простейших.

Немногочисленные литературные источники указывают на очень низкую скорость потребления бактерий в грунтах: 2—5 бак/прост.ч [4]. Мы считаем, что столь невысокая активность питания регистрировалась из-за применения методов с использованием монодисперсных *FLB*, которые подходят для изучения планктонных сообществ, но существенно занижают результаты при исследованиях пищевых взаимоотношений бентосных бактерий и простейших. Результаты, аналогичные нашим, получены в работах [13, 14] при изучении бентосного сообщества литорали пресноводного озе-



Зависимость между скоростью потребления бактерий и плотностью донных отложений.

ра. Скорость поглощения бентосных бактерий в зоне зарастания макрофитами этого озера составляла 6,7—32,5, вне зоны — 3,8—64,2 бак/прост.ч.

Изучение сезонной динамики питания бентосных наннофлагеллят показало, что наибольшая скорость потребления бактерий была летом при максимальном прогреве придонной воды и низкой плотности донных отложений, наименьшая — в подледный период, когда плотность грунтов повышалась.

В донных отложениях, где, в отличие от водной толщи, количество пищи не лимитирует скорость питания простейших, регулятором может служить доступность пищи. По мнению ряда авторов [11, 15], в донных отложениях значительная часть бактерий (50—99%) ассоциирована с грунтовыми частицами. Возможно, расположение бактерий внутри грунтовых микрообразований защищает их не только от воздействия неблагоприятных факторов внешней среды, но и от поглощения простейшими. Подтверждением этого служит высокая отрицательная корреляция ($r = -0,71$) между скоростью потребления бактерий и плотностью донных отложений (рисунок).

Заключение

Сезонный ход питания бентосных наннофлагеллят состоит из нескольких периодов: летний, когда интенсивность питания простейших максимальная, весенне-осенний, когда скорость этого процесса уменьшается, и зимний (подледный), когда, несмотря на высокую численность и биомассу жгутиконосцев, скорость потребления бактерий минимальна.

В донных отложениях соотношение бак/ГФ намного выше, чем в водной толще, поэтому количество пищи не служит лимитирующим фактором скорости питания простейших. В бентосных системах скорость потребления бактерий наннофлагеллятами зависит от доступности пищи — степени защищенности бактерий грунтовыми частицами и плотности донных отложений.

Суточные изменения численности и биомассы пресноводных бентосных ГФ сопровождаются изменением скорости их питания бактериями. Наиболее низкая скорость потребления бактерий наблюдается с 14 до 20 ч на фоне значительного понижения биомассы ГФ.

**

З використанням методу «забарвлених ґрунтів» вивчали сезонну і добову динаміку живлення бактеріями прісноводих бентосних гетеротрофних нанофлагелят (ГФ). Швидкість споживання бактерій ГФ значно змінювалася протягом року і доби та залежала від густини донних відкладів. Концентрація їжі (кількість бактерій) не лімітувала швидкості живлення, оскільки співвідношення бак/ГФ значно перевищувало 1000 : 1.

**

Using the technique of «stained sediments» the seasonal and diurnal dynamics of feeding of freshwater benthic heterotrophic nanoflagellates (HNF) on bacteria has been studied. The rate of bacteria consumption by protozoans varied considerably during the year and the day. It depended on the bottom sediment density. The food concentration (i. e., the number of bacteria) was not a factor limiting the protozoan feeding rate, as the bacteria/HNF ratio exceeded considerably the proportion of 1000 : 1.

**

1. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Характеристика различных биотопов Рыбинского водохранилища по общей численности и количеству бактерий, содержащих нуклеоиды // Микробиология. — 1998. — Т. 67, № 6. — С. 859—864.
2. Alongi D.M. Abundances of benthic microfauna in relation to outwelling of mangrove detritus in a tropical coastal region // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1990. — N 63. — P. 53—63.
3. Azam F., Fenchel T., Field J.G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea // Ibid. — 1983. — Vol. 10. — P. 257—263.
4. Berninger U.-G., Finlay B.J., Kuuppo-Leinikki P. Protozoan control of bacterial abundances in fresh water // Limnol. Oceanogr. — 1991. — Vol. 36. — P. 139—147.
5. Epstein S.S., Shiaris M.P. Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy tidal flat community // Appl. Environ. Microbiol. — 1992. — Vol. 58, N 8. — P. 2426—2431.
6. Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1982. — Vol. 9. — P. 35—42.
7. Fenchel T. The ecology of heterotrophic microflagellates // Advances in microbial ecology / Ed. by K.C. Marshall. — Springer, 1986. — Vol. 6. — 252 p.

8. *Fenchel T.* Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists (Brock / Springer series in contemporary bioscience). — Madison: Science Tech Pub., 1987. — 197 p.
9. *Hondeveld B.J.M., Nieuwland G., van Duyl F.C., Bak R.P.M.* Temporal and spatial variations in heterotrophic nanoflagellate abundance in North Sea sediments // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1994. — Vol. 109. — P. 235—243.
10. *Kemp P.F.* The fate of benthic bacterial production // *Rev. in Aquatic Science.* — 1990. — N 2. — P. 109—124.
11. *Sich H.* Benthic ciliates of Gabelsflach (Kiel Bay) and the influence upon them by bacteria // *Berichte aus dem Institut für Meereskunde.* — Kiel, 1990. — 215 p.
12. *Starink M., Bär-Gilissen M.-J., Bak R.P.M., Cappenberg T.E.* Quantitative centrifugation to extract benthic protozoa from freshwater sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1994. — Vol. 60, N 1. — P. 167—173.
13. *Starink M., Krylova I.N., Bär-Gilissen M.-J. et al.* Rates of benthic protozoan grazing on free and attached sediment bacteria measured with fluorescently stained sediment // *Ibid.* — N 7. — P. 2259—2264.
14. *Starink M., Bär-Gilissen M.-J., Bak R.P.M., Cappenberg T.E.* Seasonal and spatial variations in heterotrophic nanoflagellate and bacteria abundances in sediments of a freshwater littoral zone // *Limnol. Oceanogr.* — 1996. — Vol. 41, N 2. — P. 234—242.
15. *Weise W., Rheinheimer G.* Scanning electron microscopy and epifluorescence investigations of bacterial colonization of marine sand sediments // *Microbial Ecology.* — 1978. — Vol. 4. — P. 175—188.