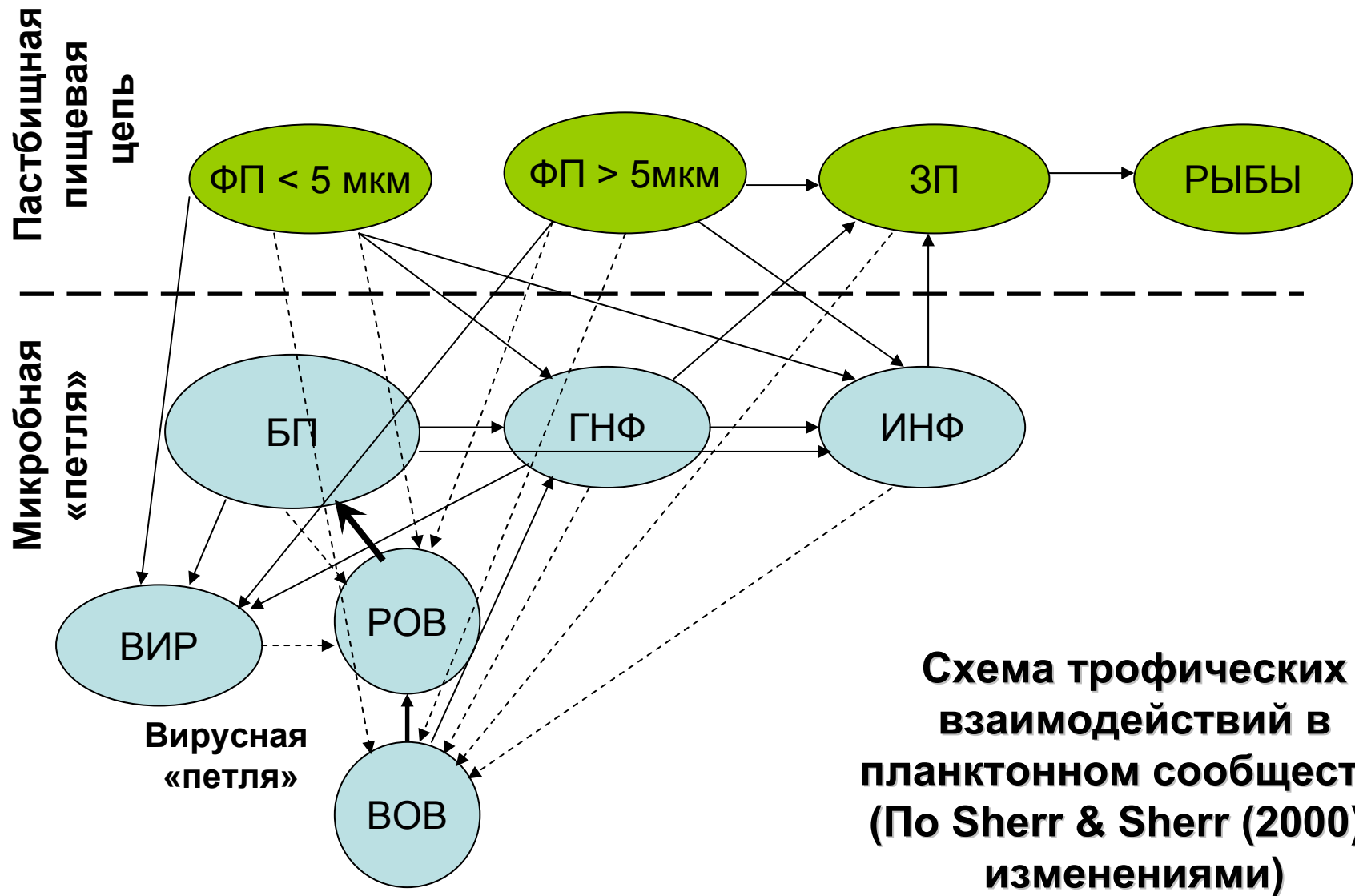


**Роль микробной «петли» и
вирусов в структурно-
функциональной организации
планктонных сообществ
водохранилищ Волги**

А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов

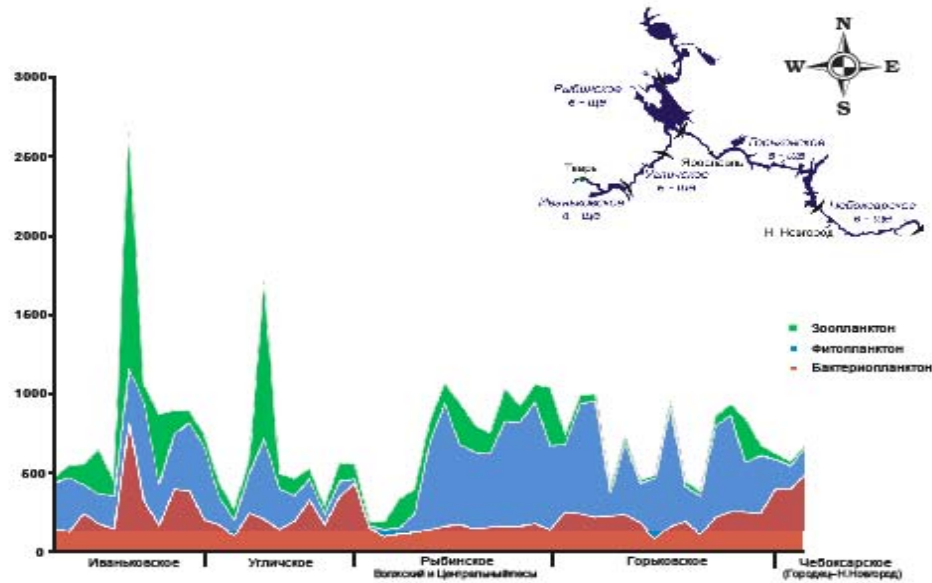
*Институт биологии внутренних вод им. И.Д.
Папанина РАН*



Pomeroy, 1974, 1984; Williams, 1981, 1984; Azam et al., 1983; Ducklow, 1983

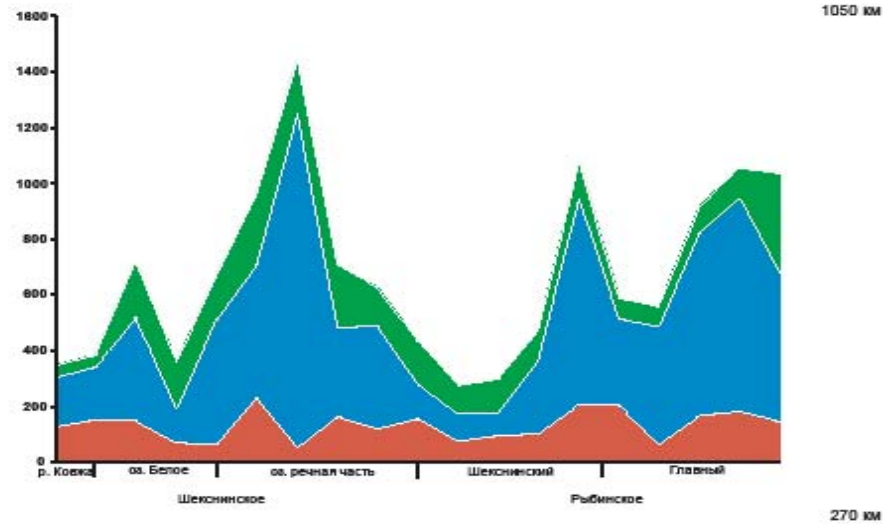
Цель работы – количественная оценка роли микробного сообщества и его компонентов: бактерий, гетеротрофных жгутиконосцев, инфузорий и вирусов, в структурной организации и потоках углерода в планктонных трофических сетях водохранилищ Волги.

Содержание планктона (мгС/м³) в воде водохранилищ



$$B_{\Sigma} = 200-2700 \text{ мг С/м}^3$$

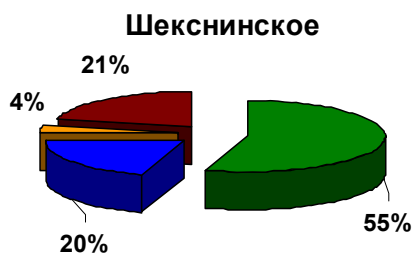
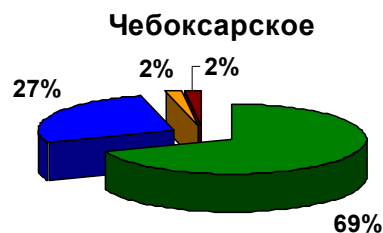
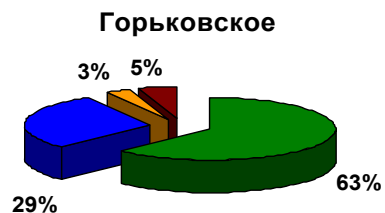
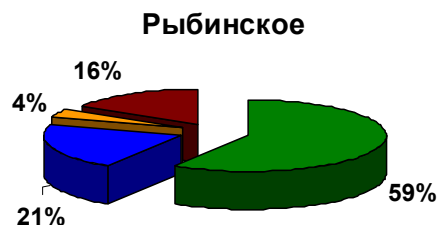
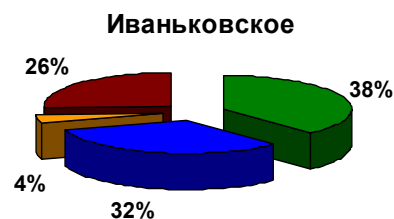
$$B_{MC}/B_{\Sigma} = 12-87\%$$



Коэффициенты для пересчета на углерод сырой биомассы различных групп планктона

Группа	Коэффициент	Источник
Бактерии	$C = 0.12 \times V^{0.72}$	Norland, 1993
Гетеротрофные флагелляты	$C = 0.22 \times V$	Børsheim, Bratbak, 1987
Инфузории	$C = 0.11 \times V$	Turley et al., 1986
Фитопланктон	$C = 25 \times [Xл a]$	Peterson, 1978
Мелкие коловратки	$C = 0.085 \times V$	Båmstedt, 1985
Остальной зоопланктон	$C = 0.5 \times DW$	Latja, Salonen, 1978

Суммарная биомасса планктона (V_{Σ}) и доля в ней (%) ФП, БП, ПЗП и ЗП (август-сентябрь 2005 г.)



■ ФП ■ БП ■ ПЗП ■ ЗП

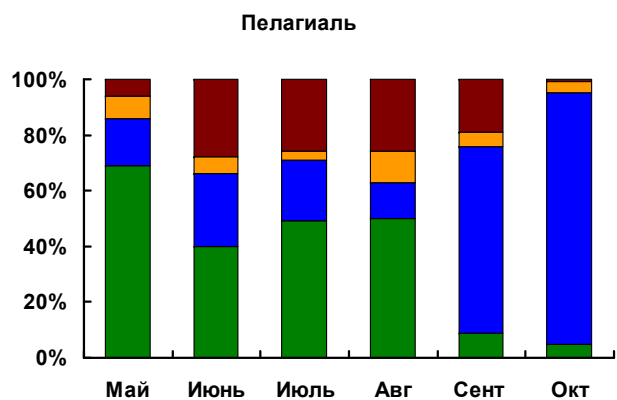
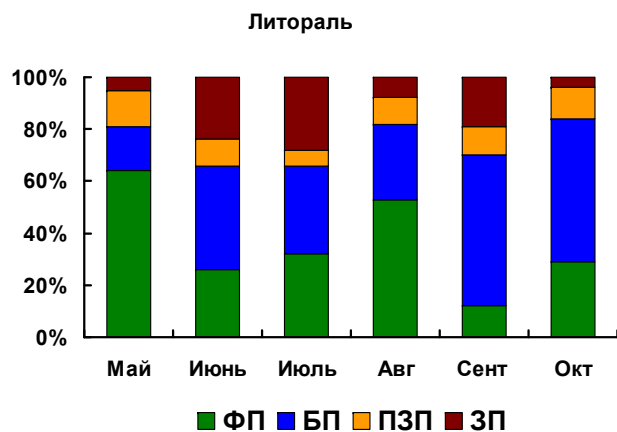
■ ФП ■ БП ■ ПЗП ■ ЗП

Водохранилище	V_{Σ} , мгС/м ³	V_{MC}/V_{Σ} , %	$V_{ПЗП}/(V_{ПЗП}+V_{ЗП})$, %
Иваньковское	893±186	<u>36</u> 22-50	<u>12</u> 3-78
Угличское	594±128	<u>47</u> 23-80	<u>24</u> 19-56
Рыбинское	723±76	<u>25</u> 17-62	<u>20</u> 10-69
Горьковское	710±62	<u>32</u> 20-61	<u>40</u> 11-71
Чебоксарское	627±32	<u>29</u> 26-33	<u>42</u> 17-58
Шекснинское	602±97	<u>24</u> 5-43	<u>15</u> 8-33

Биомасса основных групп планктона и суммарная биомасса планктонного сообщества (мг С/м³) на разных участках Рыбинского водохранилища

	Мезо-	Слабозв-	Высокозв-	Гипер-
Хл а, мг/м ³	10 ± 1	25 ± 1	55 ± 3	112 ± 5
ФП	181 ± 16	571 ± 42	788 ± 67	2134 ± 334
БП	121 ± 8	175 ± 11	192 ± 21	355 ± 70
ГНФ	13 ± 2	21 ± 3	25 ± 3	45 ± 17
ИНФ	8 ± 2	10 ± 2	18 ± 4	11 ± 2
ЗП	156 ± 25	156 ± 27	270 ± 77	228 ± 38
B_{Σ}	479 ± 27	933 ± 45	1293 ± 99	2773 ± 349
B_{MC}	142	206	235	411
$B_{MC}/B_{\Sigma}, \%$	30	22	18	15
$B_{ПЗП}/(B_{ПЗП}+B_{ЗП}), \%$	12	17	14	20
Н/А	1.6	0.6	0.6	0.3

Сезонные изменения доли (%) различных компонентов планктона в V_{Σ} в мелководных и глубоководных частях водохранилища

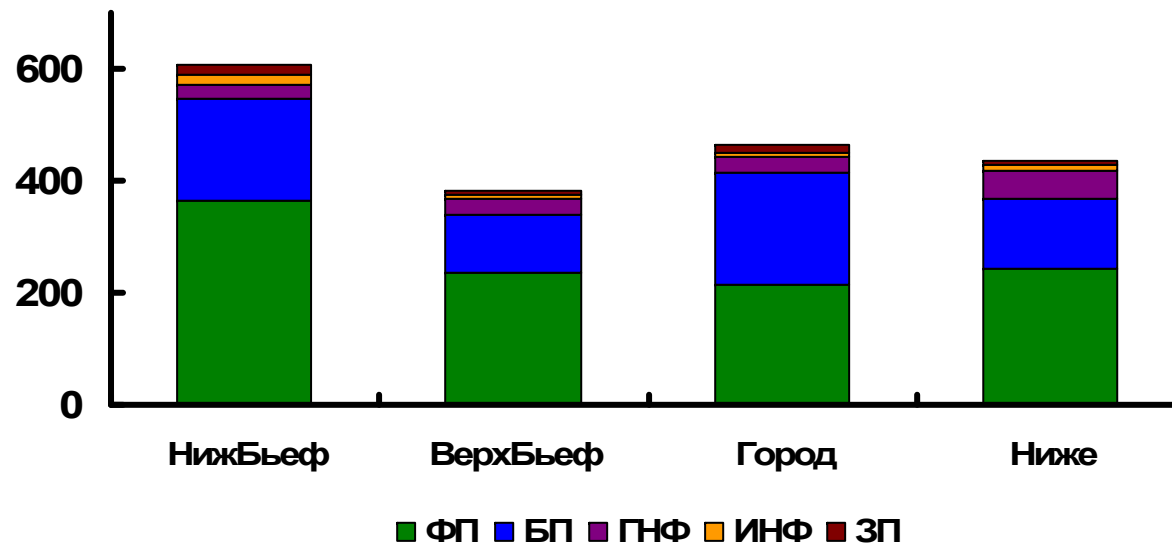


		Май	Июнь	Июль	Авг	Сент	Окт
% $V_{МС}$	Лит	31	50	40	39	69	72
	Пел	25	32	25	24	72	94
% $V_{ПЗП}$	Лит	74	29	18	56	37	75
	Пел	57	18	10	30	21	80

Средние за вегетационный сезон значения биомассы (мг С/м³) основных групп планктона на мелководных и глубоководных участках Рыбинского вдхр.

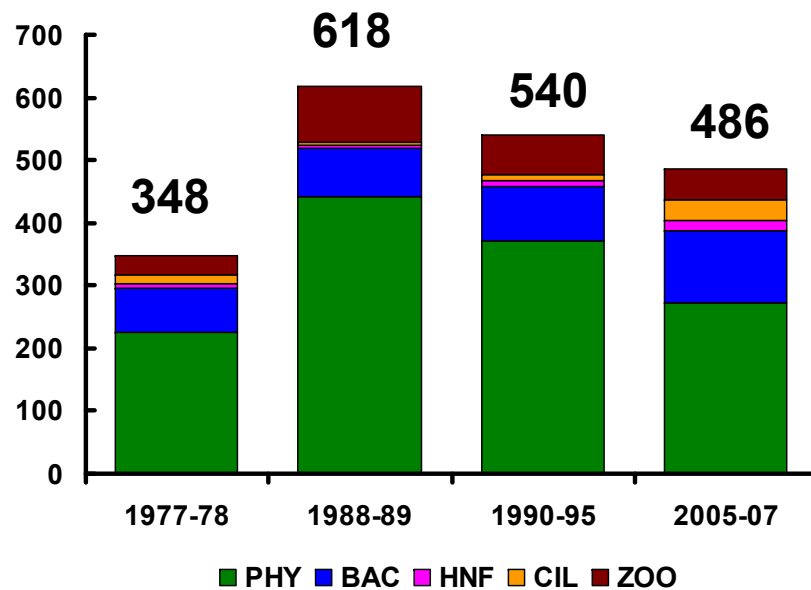
	Мелководье		Глубоководная зона	
	Защ.	Откр.	Пойма	Русло
ФП	340 ± 152	172 ± 69	141 ± 44	141 ± 76
БП	199 ± 11	142 ± 12	125 ± 9	122 ± 11
ГНФ	36 ± 9	15 ± 3	16 ± 5	9 ± 3
ИНФ	20 ± 7	9 ± 6	4 ± 2	20 ± 15
ЗП	178 ± 57	60 ± 20	59 ± 23	101 ± 38
B_{Σ}	773 ± 150	398 ± 80	345 ± 64	423 ± 121
B_{MC}/B_{Σ}, %	33	42	42	36
$B_{ПЗП}/(B_{ПЗП}+B_{ЗП})$, %	24	28	25	22
Н/А	1.3	1.3	1.5	1.5

**Средние за вегетационный сезон значения биомассы (мг С/м³)
основных групп планктона на участке Рыбинского и
Горьковского вдхр. у г. Рыбинска**

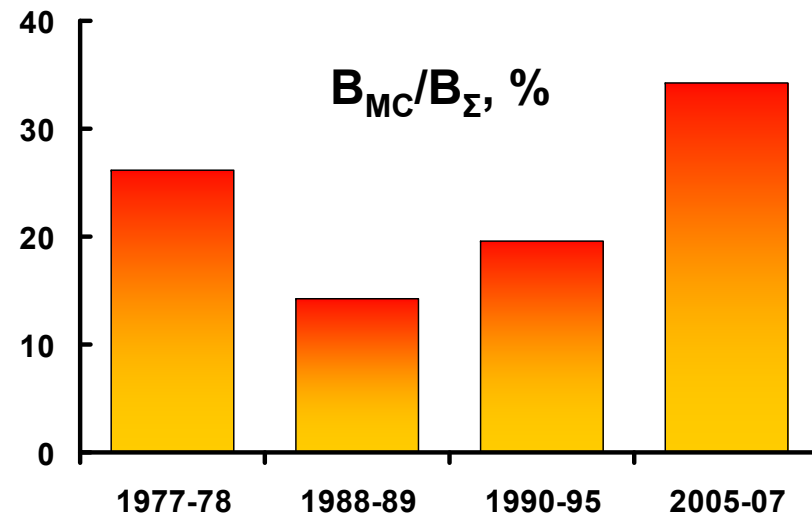


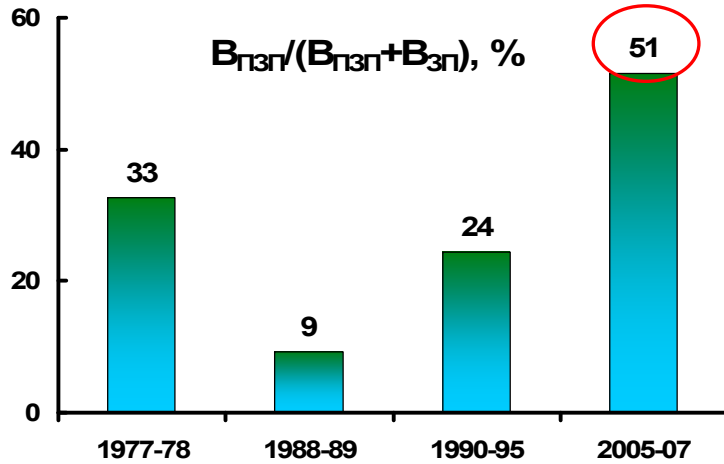
	<i>Верхний бьеф</i>	<i>Нижний бьеф</i>	<i>г. Рыбинск</i>	<i>10 км ниже</i>
B_{Σ} , мг С/м ³	608	383	466	435
B_{MC}/B_{Σ} , %	37	37	51	42
$B_{ПЗП}/(B_{ПЗП}+B_{ЗП})$, %	59	82	70	90

Средняя за вегетационный сезон биомасса планктонного сообщества (мг С/м³) и его основных групп в Рыбинском вдхр. в разные годы



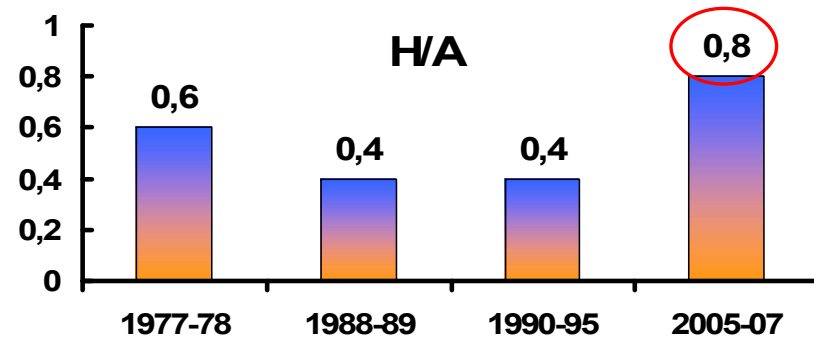
*Доля микробного
сообщества в общей
биомассе планктона (%)
в водохранилище в
разные годы
исследований*



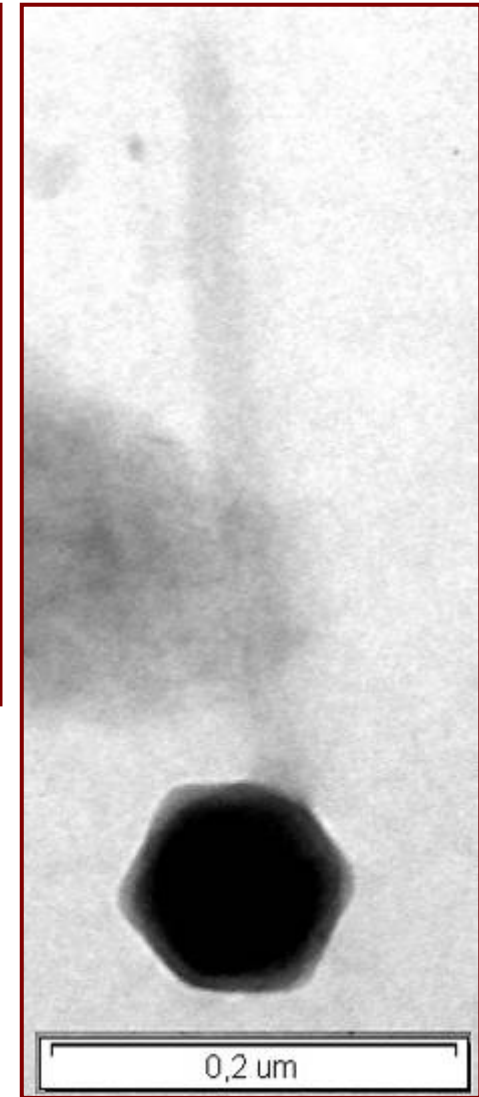
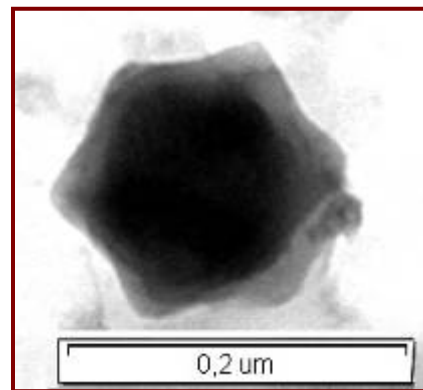
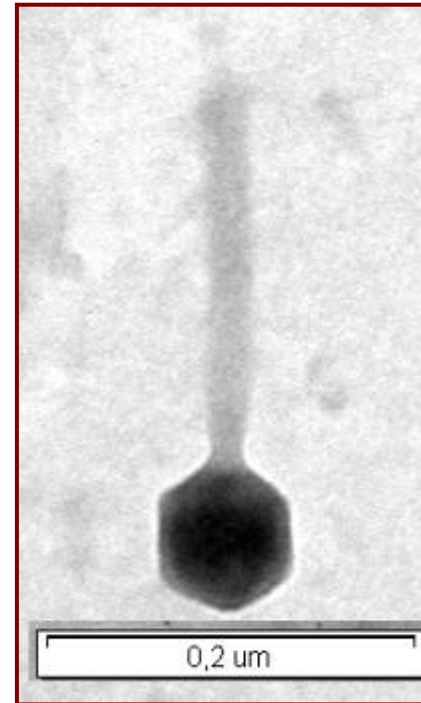
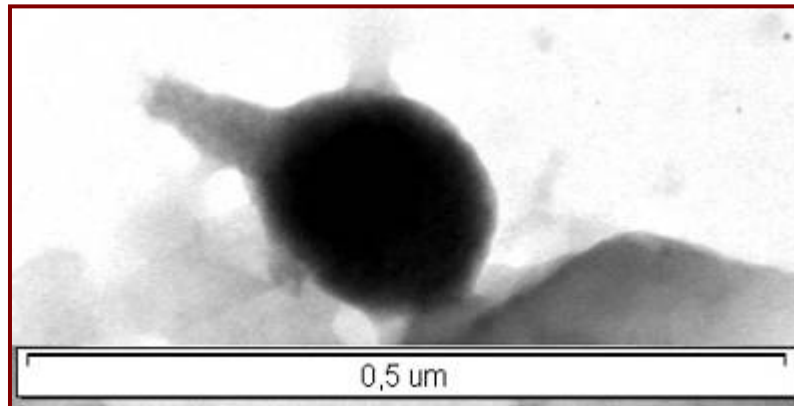
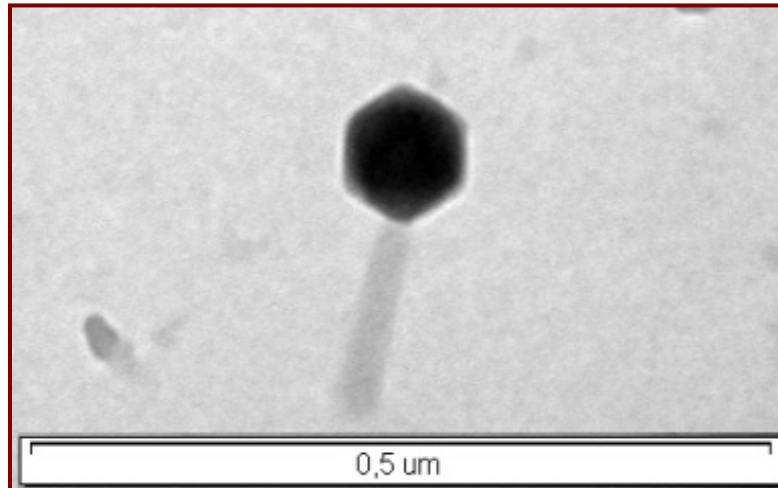
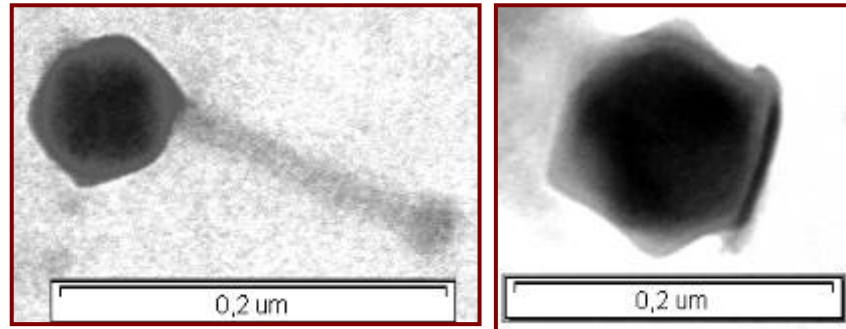


Доля простейших в суммарной биомассе одноклеточного и многоклеточного зоопланктона в Рыбинском вдхр. в разные годы

Отношение биомасс планктонных гетеротрофных и автотрофных организмов в Рыбинском вдхр. в разные годы



Э.-м. фотографии планктонных вирусных частиц в водохранилищах Волги



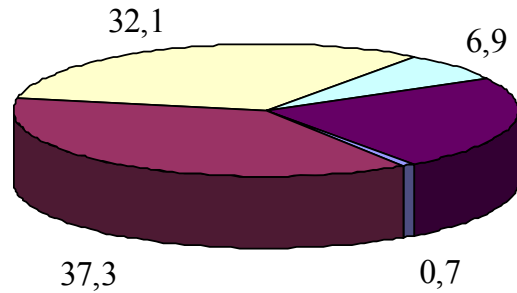
**Количество вирио- (ВП, 10⁶ частиц/мл) и
бактериопланктона (БП, 10⁶ клеток/мл) в
водохранилищах Волги**

Водохранилище	ВП	БП	ВП/БП
Иваньковское	$\frac{55^*}{16-120}$	$\frac{12}{6-31}$	$\frac{4.6}{2.5-7}$
Угличское	$\frac{43}{22-74}$	$\frac{10}{5-15}$	$\frac{4.3}{3.1-5}$
Рыбинское	$\frac{31}{17-57}$	$\frac{6}{4-8}$	$\frac{5.2}{3.1-6.8}$
Шекснинское	$\frac{21}{9-25}$	$\frac{6}{4-8}$	$\frac{3.5}{2.5-5}$
Горьковское	$\frac{49}{26-86}$	$\frac{10}{4-14}$	$\frac{4.9}{3.2-6.9}$
Чебоксарское	$\frac{31}{26-37}$	$\frac{9}{8-10}$	$\frac{3.4}{2.9-3.7}$

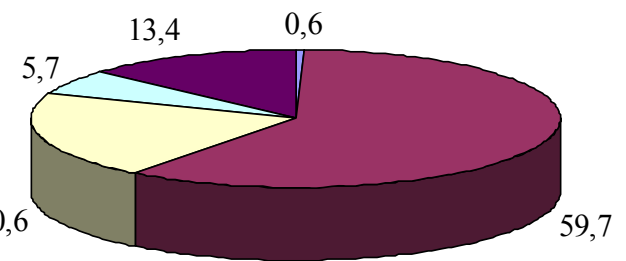
* Average
Min–Max

Общая биомасса планктона (V_{Σ} , мг С/м³) и доля (%) различных групп в водохранилищах Волги

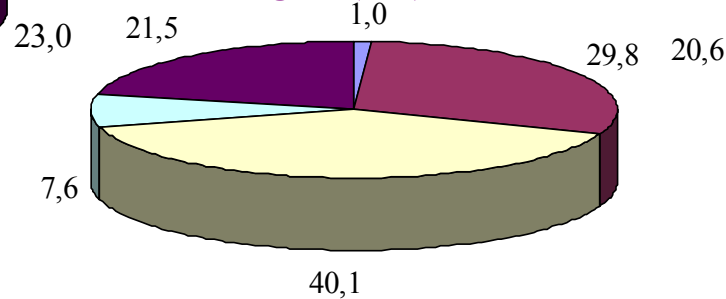
Ivankovo (893)



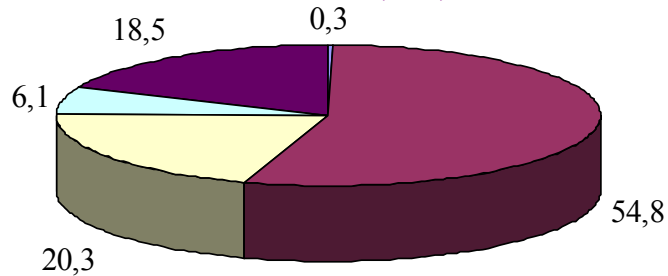
Rybinsk (723)



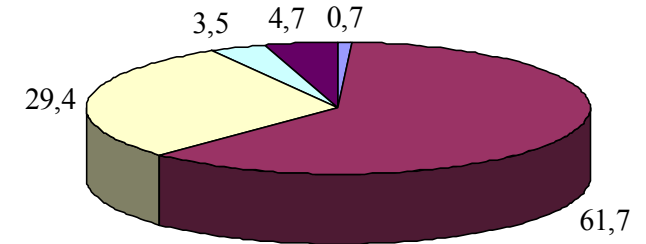
Uglich (594)



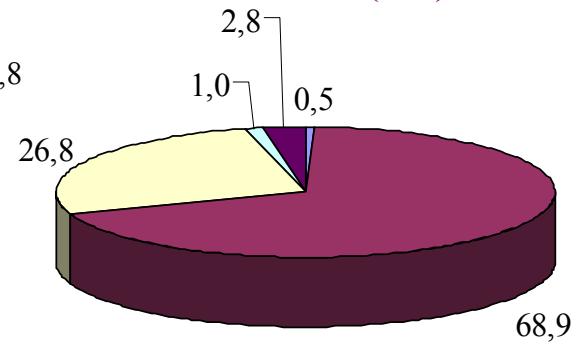
Sheksna (602)



Gorky (710)



Cheboksar (627)

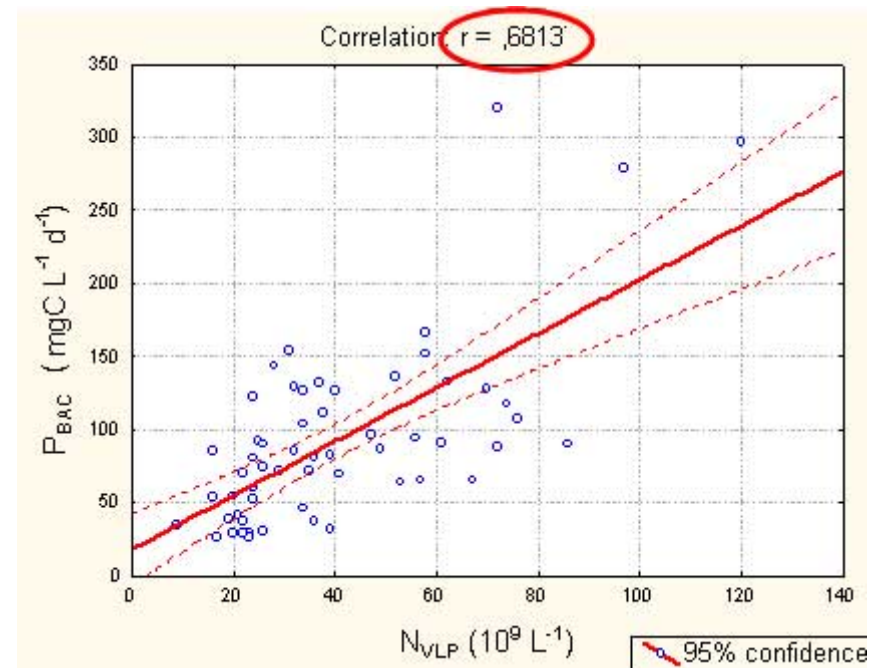
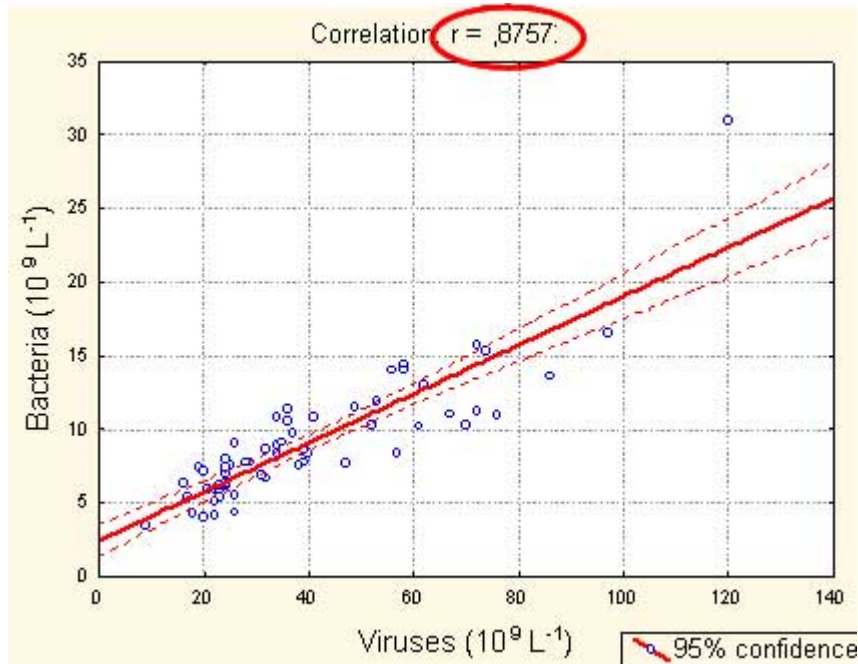


в скобках
указана V_{Σ}

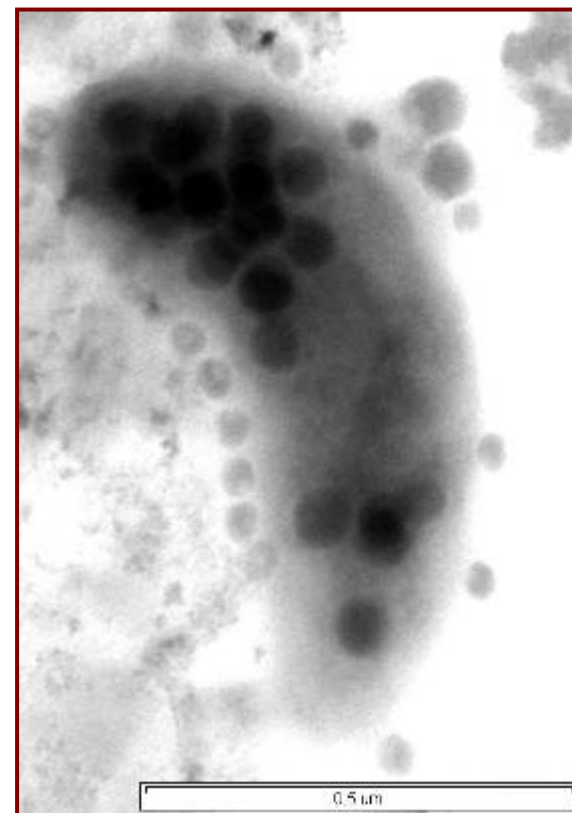
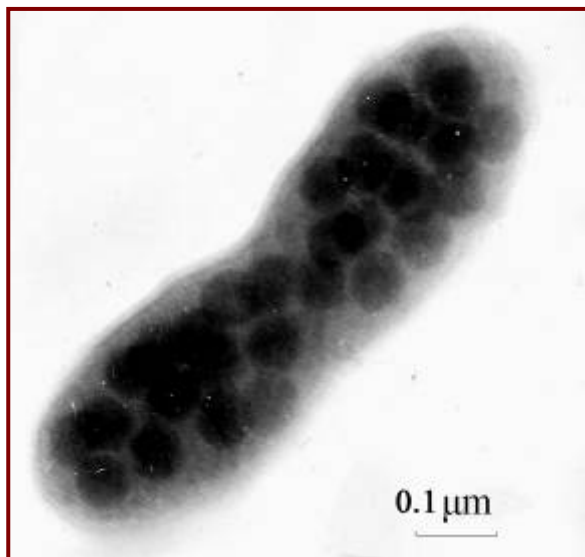
■ Viruses* ■ Phytoplankton □ Bacteria □ Protozoa ■ Metazooplankton

Содержание С в 1
вирусной частице =
 10^{-10} мкг С (González
& Suttle, 1993) 15

Связь между численностью вирусных частиц и численностью и продукцией БП



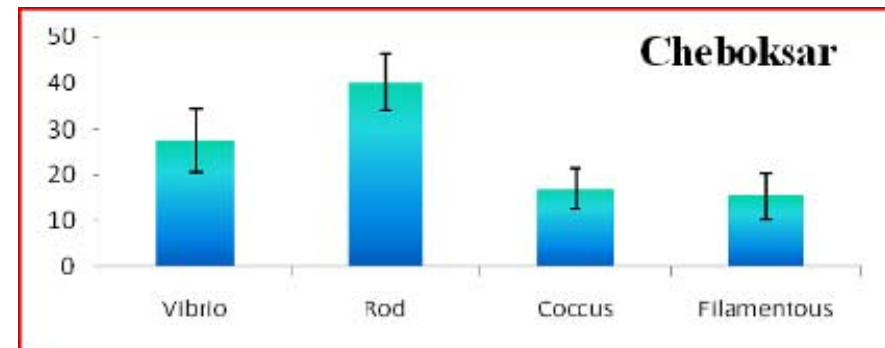
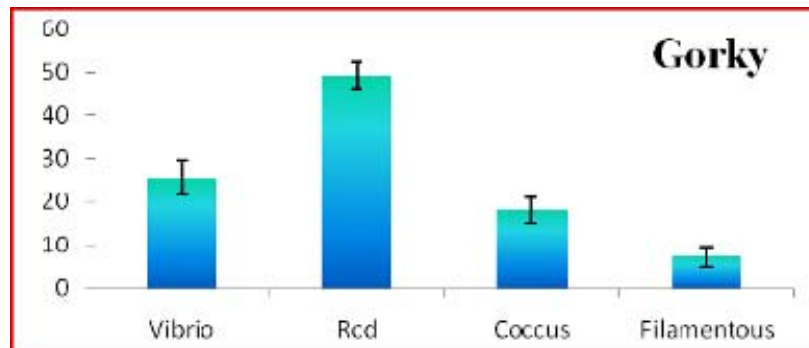
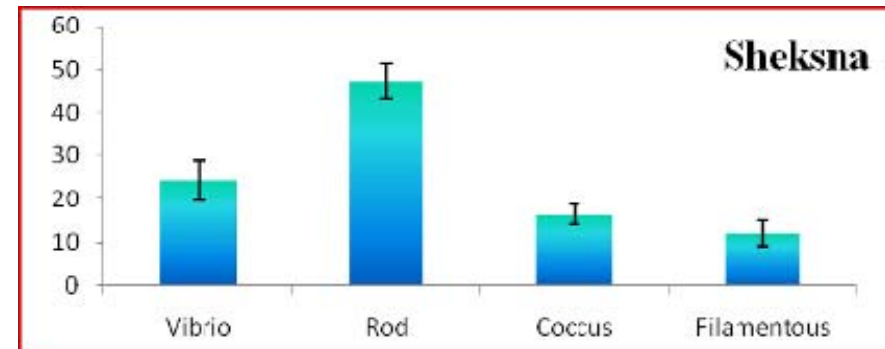
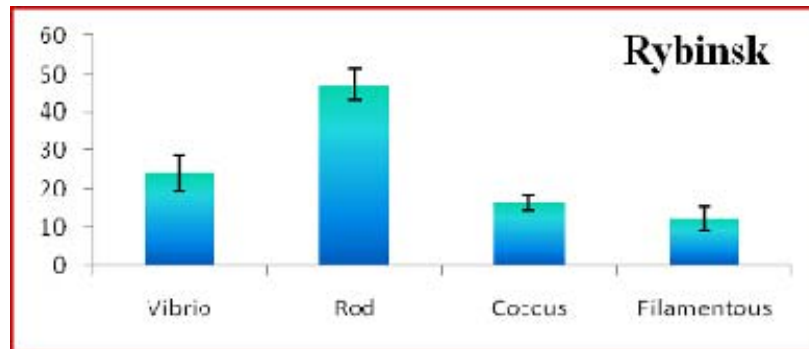
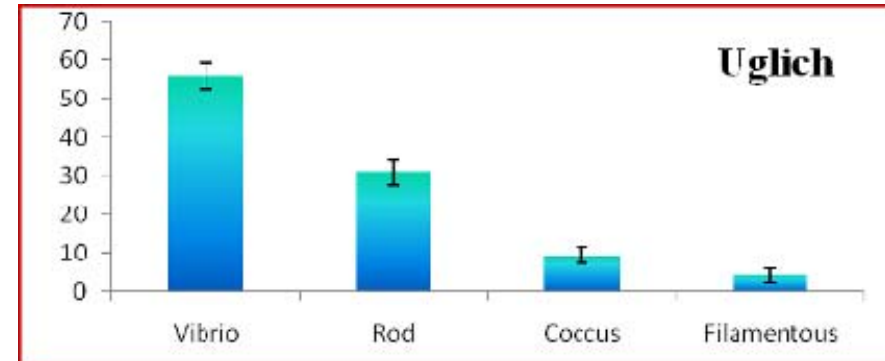
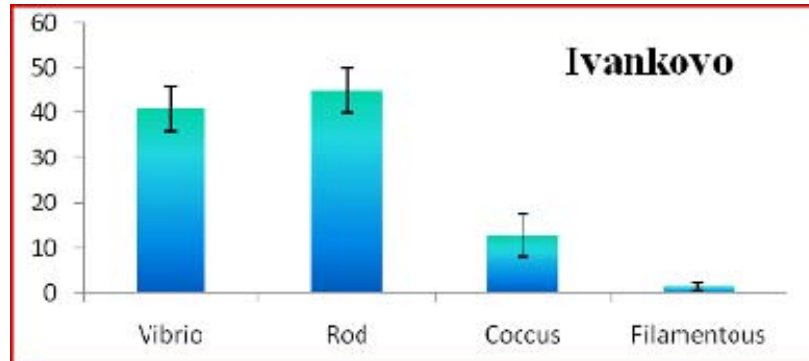
**Планктонные бактерии волжских
водохранилищ, инфицированные
вирусами**



Доля инфицированных клеток в бактериопланктоне (FIC) и среднее количество вирусов в бактерии (BS – burst size)

Водохранилище	FIC, % N _{БП}	BS, частиц/кл
Иваньковское	$\frac{14}{8.3-22}$	$\frac{58}{17-83}$
Угличское	$\frac{17}{9.4-34}$	$\frac{45}{23-109}$
Рыбинское	$\frac{19}{6.9-29}$	$\frac{13}{7-20}$
Шекснинское	$\frac{12}{5.5-29}$	$\frac{22}{12-47}$
Горьковское	$\frac{16}{5.5-39}$	$\frac{41}{17-72}$
Чебоксарское	$\frac{21}{11-30}$	$\frac{35}{23-58}$

Доля различных морфотипов (%) в инфицированном бактериопланктоне

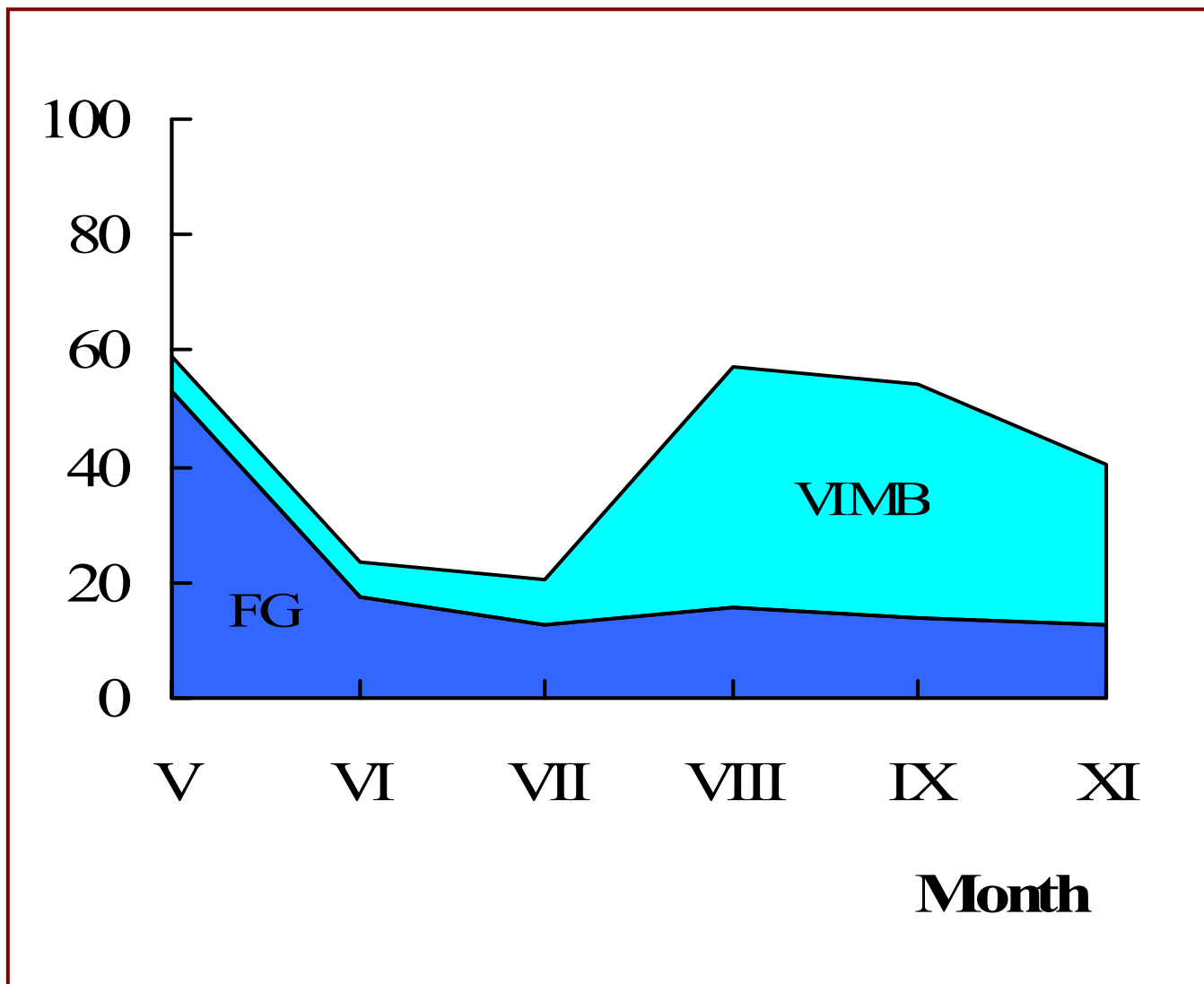


Вызванная вирусами гибель бактерий (VIMB), продукция (P_V) и время оборота (VTT) вириопланктона

Водохранилище	VIMB		P_V , 10 ⁶ частиц/ (мл×сут)	VTT, сут
	10 ⁶ кл/(мл×сут)	% $P_{БП}$		
Иваньковское	1.2* (0.7-3.1)	17.7 (7.8-34.8)	67.0 (11.3-132)	1.4 (0.4-2.8)
Угличское	1.0 (0.4-1.8)	23.5 (14.2-40.2)	42.6 (13.5-95.2)	2.0 (0.5-3.5)
Рыбинское	0.5 (0.1-0.8)	23.9 (7.8-41.8)	6.4 (1.6- 13.0)	7.5 (1.3-14.7)
Шекснинское	0.4 (0.1-1.0)	15.2 (6.1-37.8)	11.0 (3.0-47.3)	2.2 (0.5-8.7)
Горьковское	0.8 (0.2-2.1)	20.5 (5.5-23.7)	34.4 (9.8-95.9)	2.5 (0.4-6.8)
Чебоксарское	1.2 (0.8-1.8)	24.8 (14.1-40.6)	39.4 (28.0-57.3)	0.8 (0.6-1.1)

* Average (Min – Max)

Сезонные изменения лизиса бактерий вирусами (VIMB) и их выедания ГНФ (FG) (в % от $P_{БП}$) в Рыбинском вдхр.



Выедание флагеллятами и лизис вирусами – это две главные причины гибели бактерий в большинстве водных экосистем. Относительное значение этих процессов варьирует во времени и пространстве, но:

Вирусный лизис > Выедание ГНФ,

при высокой численности бактерий, их низком видовом разнообразии и в специфических условиях, например, в глубине морей и озер, микроаэрофильных и анаэробных зонах, в холодных водах или гиперсоленых озерах.

Вирусный лизис < Выедание ГНФ

в «нормальных» условиях, но не всегда. Зависит от трофического статуса вод - в эвтрофных может преобладать вирусный лизис.

Поскольку и фаги, и ГНФ используют БП, между ними должны существовать антагонистические (конкурентные) взаимоотношения, т.к. усиление активности одной из этих групп приводит к уменьшению ресурсов для другой.

Однако...

в некоторых водоемах выедание бактерий ГНФ стимулирует их лизис вирусами, что свидетельствует о синергизме ГНФ и вирусов.

(Rimov reservoir (Weinbauer et al., 2003; Massif Central Lakes (Sime-Ngando & Pradeep, 2005)).

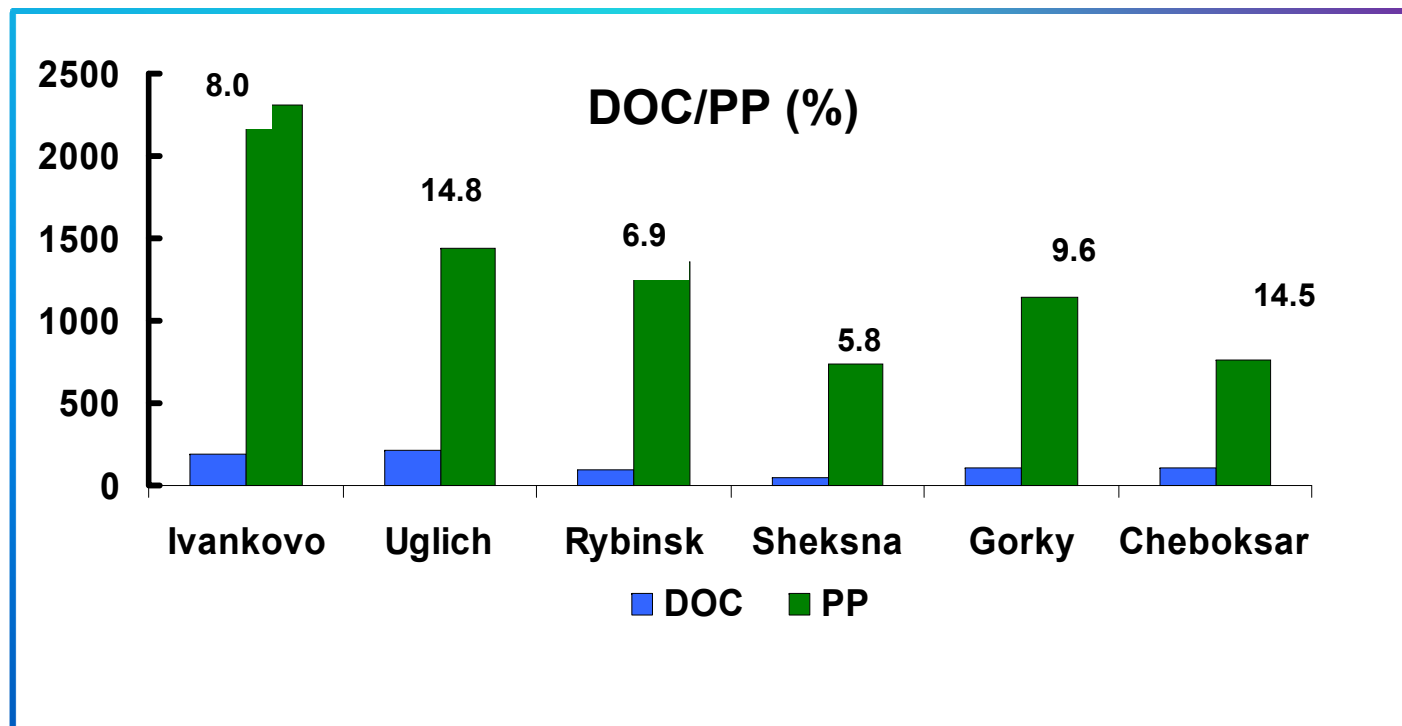
Выедание бактерий ГНФ влияет на активность вирусов несколькими способами:

- рост БП стимулируется субстратами, выделяемыми в процессе питания ГНФ. В результате этого продукция вирусов также возрастает за счет активизации медленно- или не растущих клеток. Вероятно также, что ускорение роста бактерий будет в большей степени индуцировать продукцию лизогенных вирусов.
- инфекция способствует развитию защитных механизмов от воздействия ГНФ. Было установлено, что инфицированные бактерии начинают продуцировать на своей поверхности белки, защищающие их от потребления консументами.
- изменение продукции вирусов в результате изменения состава БП (уменьшения его разнообразия).

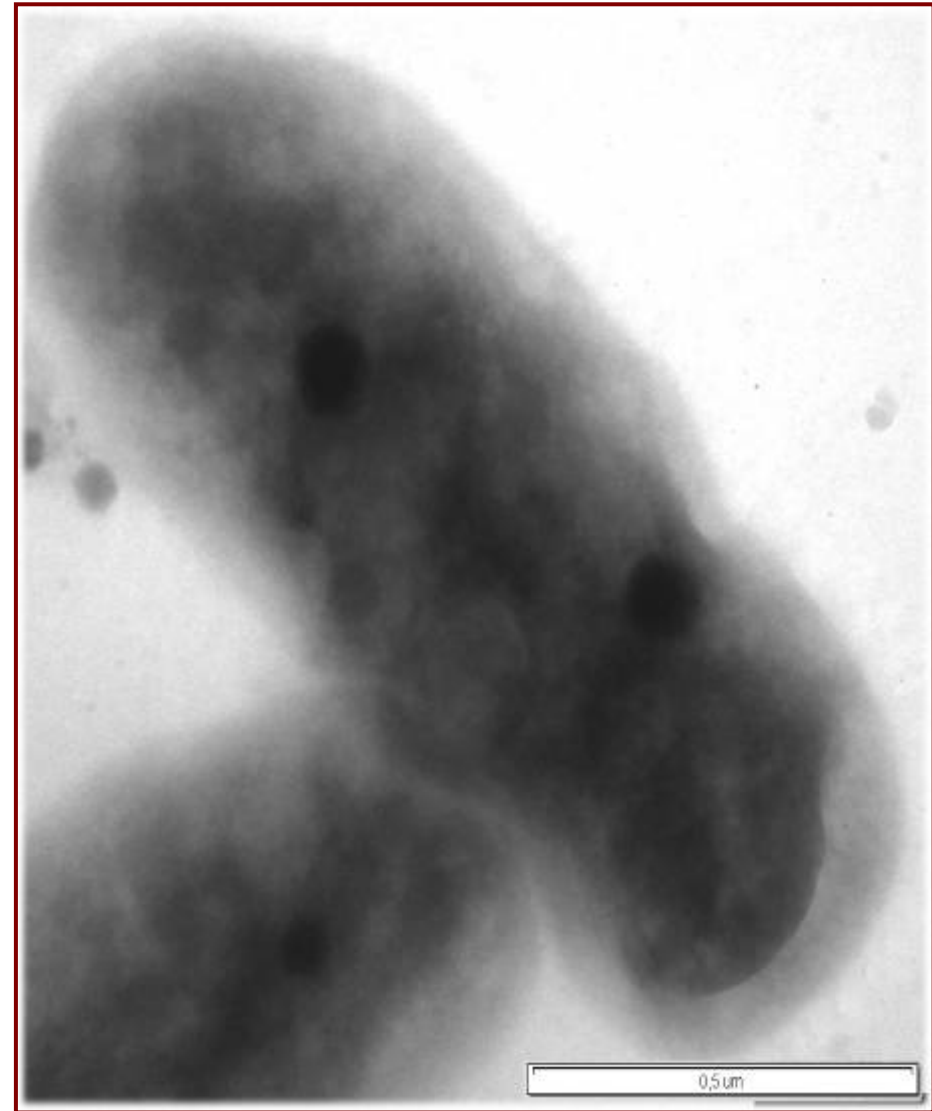
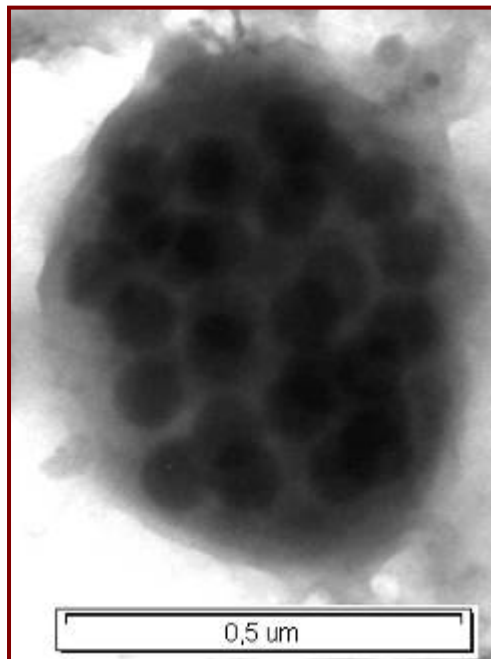
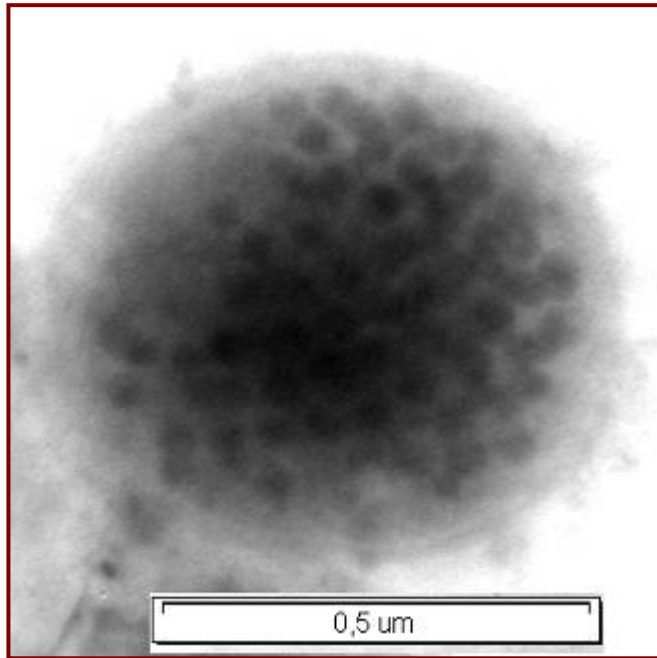
Количество РОВ, поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса бактерий

Водохранилище	Вызванная вирусами гибель бактерий, мгС/(м ³ ×сут)	Количество углерода ОВ, необходимое для синтеза вирусной НК и белковой капсулы, мгС/(м ³ ×сут)	Количество РОВ, выделяющегося в водную среду при вирусном лизисе бактерий, мгС/(м ³ ×сут)
Иваньковское	29.1 (13.5–76.1)	7.3 (1.1–13.2)	21.8 (9.4– 62.9)
Угличское	20.1 (10.1–31.2)	4.3 (1.4–9.5)	15.8 (4.0–25.3)
Рыбинское	9.0 (2.2–13.2)	0.6 (0.2–1.3)	8.4 (2.0 –12.4)
Шекснинское	8.8 (2.9–19.2)	1.1 (0.2–3.6)	7.7 (2.6–18.3)
Горьковское	17.3 (4.0–47.5)	3.4 (0.7–9.6)	13.9 (3.0–38.8)
Чебоксарское	24.0 (20.3–30.8)	4.4 (2.8–6.1)	19.6 (15.7–24.7) ²⁵

Количество РОВ, поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса БП (DOC , мгС/(м²×сут)), и первичная продукция ФП (PP, мгС/(м²×сут))



Пикоцианобактерии, инфицированные вирусами



Доля инфицированных клеток пикоцианобактерий (FIC) и их гибель, вызванная вирусами (VIMB)

Водохранилище	Район	FIC, % N _{пцб}	VIMB		
			мгС/(м ³ ×сут)	% P _{пцб}	% PP
Шекснинское	Оз. Белое	1.4 ± 0.2	6.8 ± 1.9	13 ± 3.4	2.5
	Речная часть	1 ± 0.1	3.8 ± 0.8	6.7 ± 1.2	1.3
Рыбинское	Шекснинский	2.9 ± 1.1	13 ± 6.4	52 ± 34	2.0
	Моложский	3.8	19	65	2.4
	Центральный	2.2 ± 0.4	9 ± 3.3	21 ± 6.8	4.1
	Волжский	1.2	3.3	8.7	1.3

<i>Компонент</i>		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1	Фитопланктон < 2 мкм	■																	
2	Фитопланктон 2–25 мкм		■																
3	Фитопланктон >25 мкм			■															
4	Одиночные бактерии				■														
5	Агрегированные бактерии					■													
6	Вирусы	+	+	+	+	+	■	+											
7	Гетеротрофные флагаелляты	+			+		+	■											
8	Мирные инфузории	+	+		+	+		+	■										+
9	Хищные инфузории		+	+				+	+	■	+								
10	Мирные коловратки	+	+	+	+	+		+	+		■								+
11	Мирные клadoцеры	+	+	+	+	+		+	+			■							+
12	Мирные копеподы		+	+	+	+		+	+				■						+
13	Всеядные коловратки		+	+		+		+	+	+	+			■					+
14	Всеядные копеподы		+	+		+		+	+	+	+				■				+
15	Хищные коловратки								+	+	+		+			■			
16	Хищные клadoцеры								+	+	+	+	+	+			■		
17	Хищные копеподы								+	+	+	+	+		+			■	
18	Детрит																		■

По сравнению с 1990-ми годами в планктоне Рыбинского водохранилища произошли изменения:

- снизилась биомасса и продукция фитопланктона, но не наблюдается уменьшения биомассы и продукции бактериопланктона.
- в общей численности и биомассе фитопланктона возросла доля мелкоклеточных водорослей.
- увеличилось количество миксотрофных флагеллят.
- существенно возросла общая численность и биомасса планктонных инфузорий, но снизилась доля холодолюбивых видов.
- в планктоне водохранилища в заметных количествах появились Heliozoa.
- значительно уменьшилась биомасса нехищных Cladocera.

Средние за вегетационный сезон величины биомассы и продукции (РР) фитопланктона и потребление РР разными группами планктонных организмов в Рыбинском в-ще в 1990-ые и 2000-ые гг.

Компонент планктона	1990-95 (РР=611 мг С/(м ² × сут))		2005-07 (РР=584 мг С/(м ² × сут))	
	Биомасса, мг С/м ²	Потребление мг С/(м ² × сут)	Биомасса, мг С/м ²	Потребление мг С/(м ² × сут)
ФП	3497	»	2584	»
ГНФ	88	10.2 (1.7%)*	162	18 (3.1%)
ИНФ	105	82.9 (13.6%)	323	195 (33.4%)
Цианофаги	-	-	?	11.1 (1.9%)
Cladocera	351	65.4 (10.7%)	200	37.5 (6.4%)
Copepoda	57	11.8 (1.9%)	48	9.9 (1.7%)
Rotifera	37	14.9 (2.4%)	28	11.4 (2.0%)
СУММА	»	185 (30.3%)	»	272 (46.6%)

* В скобках указана доля потребляемой РР (в %)

Средние за вегетационный сезон величины биомассы и продукции ($P_{БП}$) бактериопланктона и потребление $P_{БП}$ разными группами планктонных организмов в Рыбинском в-ще в 1990-ые и 2000-ые гг.

Компонент планктона	<u>1990-95</u> ($P_{БП}=37$ мг С/(м ³ × сут))		<u>2005-07</u> ($P_{БП}=35$ мг С/(м ³ × сут))	
	Биомасса, мг С/м ³	Потребление мг С/(м ³ × сут)	Биомасса, мг С/м ³	Потребление мг С/(м ³ × сут)
БП	87	»	115	»
ГНФ	9	9.6 (25.9%)*	13	13.3 (38%)
ИНФ	11	3.8 (10.3%)	34	11.3 (32.3%)
Бактериофаги	?	8.5 (23%)	?	8.1 (23%)
Cladocera	37	5.4 (14.6%)	21	3 (8.6%)
Copepoda	6	0.9 (2.4%)	5	0.8 (2.3%)
Rotifera	4	1.0 (2.7%)	3	0.8 (2.3%)
СУММА	»	29.2 (78.9%)	»	37.3 (106%)

* В скобках указана доля потребляемой $P_{БП}$ (в %)

Сезонные коэффициенты трансформации энергии
 (CET(s,k) = $P_{s(k)}/P_k$) в планктонном сообществе в прибрежно-
 мелководной и глубоководной зонах Рыбинского вдхр. в 1997 г.

Группа организмов	Номер	$P_{s(k)}/P_k$	CET(s,k)			
			Литораль		Пелагиаль	
ФП	1	$P_{3(1)}/P_1$	0.03		0.04	
		$P_{4(1)}/P_1$	0.04		0.11	
БП	2	$P_{3(2)}/P_2$	0.18		0.11	
		$P_{4(2)}/P_2$	0.09		0.10	
ПЗП	3	нр*	нр	нр	нр	нр
Нехищный ЗП	4	нр	нр	нр	нр	нр

* нр – не рассчитывали

•В водохранилищах Волги микробные сообщества являются важнейшим структурным компонентом, составляя в среднем за вегетационный период около 45% от общей биомассы планктона на русловых и около 30% от общей биомассы планктона в озерных участках водохранилищ.

•В периоды снижения первичной продукции фитопланктона, что наблюдается в многоводные годы, роль микробной «петли» в структурно-функциональной организации планктонного сообщества водохранилищ существенно возрастает.

•Планктонные простейшие – это очень динамичное сообщество, играющее значительную роль в процессах трансформации вещества и энергии в водохранилищах.

•Вирусы, являясь наиболее многочисленным компонентом планктона, выполняют ключевые функции в регулировании численности и продукции гетеро- и автотрофного пикопланктона.

•При изучении потоков энергии в водных экосистемах крайне важно учитывать бактерий, простейших и вирусов. Игнорирование микроорганизмов в гидробиологических исследованиях, основанных на системном и балансовом подходах, структурно-функциональном и энергетическом принципах изучения водных экосистем, приводит к неадекватному описанию экосистемы.

СПАСИБО ЗА ВНИМАНИЕ!