

Размерный спектр численности и биомассы элементов бактериопланктона в пелагиали Байкала

Л. П. СПИГЛАЗОВ

*Институт геохимии СО РАН
664033 Иркутск, ул. Фаворского, 1а, а/я 4019*

АННОТАЦИЯ

Исследован размерный спектр численности и биомассы бактериопланктона на разных глубинах пелагиали оз. Байкал. Диапазон размерного разнообразия элементов микробного сообщества по величине их объема составил 4 порядка величин, от самых мелких бактериальных клеток ($0,03 \text{ мкм}^3$) до крупных элементов микробного сообщества, представленных микроколониями (32 мкм^3). На основании сравнения размерных спектров численности и биомассы бактериопланктона показано, что характер этих спектров существенно различается. Весомый вклад в биомассу бактерий вносят крупные элементы размерного спектра.

В последние годы в гидробиологии все большее распространение получает метод описания экосистемы в виде совокупности размерных спектров [1]. Такой подход связан с внедрением в практику гидробиологических исследований разработанной В.И.Вернадским концепции живого вещества как общей совокупности живых организмов, в исследовании которой необходимо применение статистического подхода [2]. Каждый размерный спектр отражает зависимость между индивидуальной массой организмов и одним из характеризующих их параметров. В ходе таких исследований совокупность водных организмов, независимо от их видовой специфики, но в зависимости от их индивидуальной массы, распределяется по размерным классам логарифмической шкалы. Каждому размерному классу соответствует своя величина исследуемого параметра (это может быть численность, биомасса, метаболическая активность и т. д.). Результатом такого подхода яв-

ляется возможность сжать информацию и охарактеризовать живое вещество водоема совокупностью размерных спектров, удобных для визуального и математического анализов. Одним из результатов таких исследований является установление того факта, что на долю самых мелких организмов приходится значительная часть от общей метаболической активности организмов в водоеме. Но именно эта часть размерного спектра наименее изучена [3]. Бактерии, вследствие мелких размеров и высокой численности, обладают высокой суммарной поверхностью и высоким уровнем метаболизма. Исследование размерной структуры бактериопланктона может иметь важное значение в понимании его роли в общей структуре и динамике живого вещества водоемов. Однако в водной микробиологии это направление исследований насчитывает лишь единичные работы [4, 5]. Возможно, это объясняется тем, что размер микроорганизмов интересует водных микроби-

ологов в основном с точки зрения определения общей бактериальной биомассы. Именно на решение этой задачи и направлены существующие методы. Так, для измерения бактериальных клеток и вычисления их объемов с целью определения биомассы бактерий обычно используется методика, описанная в руководстве А. Г. Родиной [6]. Суть ее заключается в определении объема бактерий, имеющих разную форму клеток, а также в определении численности каждой из исследованных форм. Затем средний объем клеток одинаковой формы умножается на их численность и определяется их суммарная биомасса. В свою очередь, сумма биомасс клеток разной формы дает искомую величину общей биомассы бактерий. Эта методика нашла широкое применение в практике водной микробиологии. В дополнение к ней рекомендуется отдельно учитывать также биомассу бактерий в бактериальных агрегатах и микроколониях [7], которые обычно являются постоянными элементами микробного сообщества водоемов [8–10].

В задачу наших исследований входило получение единого размерного спектра численности и биомассы элементов микробного сообщества в воде оз. Байкал, т. е. определение соотношения между размерными группами элементов микробного сообщества, различающихся по индивидуальному объему или массе, независимо от их морфологической формы и сложности строения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Для анализа размерной структуры элементов микробного сообщества использовали пробы, отобранные в июне 1984 г. на глубоководной станции Среднего Байкала, расположенной на середине разреза Ухан-Тонкий. Отбор проб воды произведен пластмассовым батометром сплошной проточности с глубин: поверхность, 100, 500, 1000 м. Через мембранные ультрафильтры марки СЫНПОР N 8 (диаметр пор 0,23 мкм) фильтровали от 25 до 100 мл воды (диаметр воронки 3 см). Фильтры фиксировали в парах формалина и высушивали. Окрашивание фильтров производилось 5 %-м эритрозином, приготовленным на 5 %-й карболовой воде. Измерение клеток проводили с по-

мощью окуляра-микрометра на микроскопе МБИ-3 с использованием объектива $\times 90$ и масляной иммерсии [7]. Для получения единого размерного спектра общепринятую методику несколько видоизменили, чтобы по возможности охватить в единой выборке все морфологическое разнообразие элементов микробного сообщества. На каждом фильтре определяли размеры и объем 300 элементов микробного сообщества. При формировании выборки соблюдался принцип рандомизации, т.е. этот процесс носил сугубо случайный характер. В выборку включали любой случайно попавший в нее элемент микробного сообщества, независимо от его формы (кокк, палочка и т. д.), сложности строения (бактериальный агрегат, микроколония) и размера. Это достигалось случайным перемещением препарата с помощью предметного столика микроскопа. После чего измеряли тот элемент микробного сообщества, который оказывался вблизи от линейки окуляра-микрометра. Таким образом, микробное сообщество исследовали как статистическую совокупность микробных форм, различающихся по своим индивидуальным объемам.

По мере попадания элементов в выборку измеряли их линейные размеры. При этом, как обычно, у кокков измеряли диаметр, у бактерий в форме палочек – длину и ширину, у овальных клеток – длину клетки и ширину по короткой оси. Клетки другой формы приравнивали к соответствующим геометрическим фигурам и по соответствующим формулам определяли их объем [6]. Объем бактериального агрегата и микроколоний определяли как сумму объемов образующих их клеток, поэтому в составе агрегата измеряли несколько клеток (с последующим вычислением их среднего объема). Во-вторых, подсчитывали число клеток в агрегате. Произведение среднего объема клеток на их число в агрегате давало в итоге общий объем агрегата или микроколонии. По ходу последовательного измерения элементов выборки все величины измеренных линейных размеров клеток последовательно записывали в рабочую таблицу. Затем на основе линейных размеров вычисляли объем каждого элемента выборки. После проведенных расчетов каждый элемент выборки оказывался охарактеризован единым размерным параметром – объемом (мкм³). А в

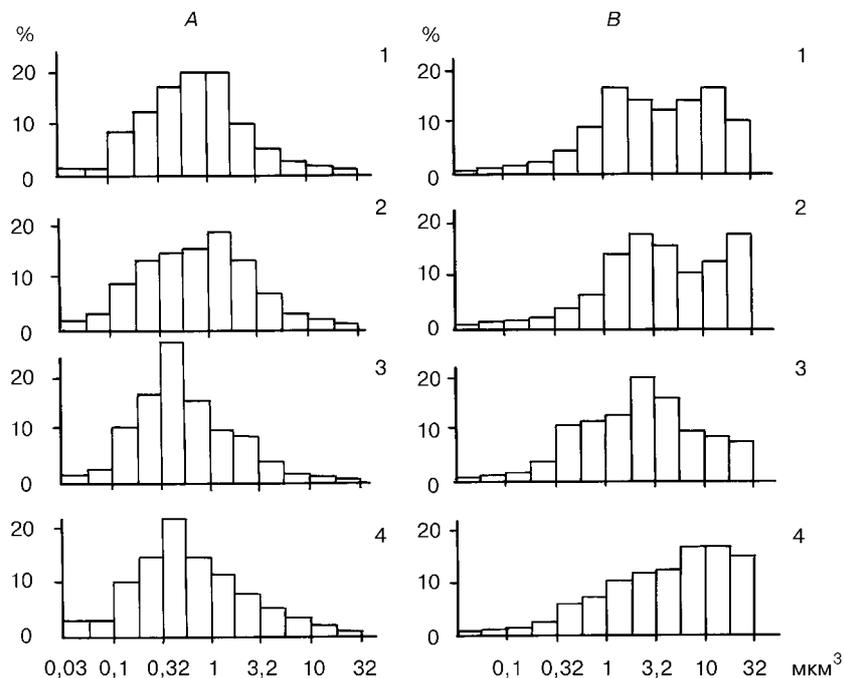


Рис. 1. Процентное соотношение размерных групп бактериопланктона по численности (А) и биомассе (В) на разных глубинах пелагиали Байкала.

Глубина, м: 1 – поверхность, 2 – 100, 3 – 500, 4 – 1000. Размерные группы, V , $\mu\text{м}^3$: 0,030–0,056; 0,057–0,100; 0,11–0,18; 0,19–0,32; 0,33–0,56; 0,57–1,00; 1,01–3,20; 3,21–5,60; 5,61–10,00; 10,01–18,00; 18,01–32,00.

целом для каждой из исследованных проб был получен вариационный ряд, состоящий из 300 дат, которые в своей совокупности отражают размерное разнообразие элементов микробного сообщества в исследуемой пробе. Статистическая обработка полученных результатов осуществлялась по методике Д. П. Плохинского [10]. Необходимо отметить, что при разделении вариационного ряда на размерные классы использована логарифмическая шкала, состоящая из 12 размерных классов. Введение логарифмической шкалы позволило иметь равномерный шаг в разных диапазонах размеров.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты исследования размерной структуры численности и биомассы элементов микробного сообщества в пелагиали оз. Байкал представлены нами в виде гистограмм, или размерных спектров, где доля каждого размерного класса выражена в процентах. Полученные результаты показали, что при величине выборки 300 элементов в пробе диапазон размеров элементов микробного сообщества находился в

пределах от 0,03 до 32 $\mu\text{м}^3$. Таким образом, минимальный объем элементов в выборке отличался от максимального на 4 порядка величин. При этом наиболее крупные элементы представлены микроколониями. Одиночные бактерии представлены в основном кокками, палочками, овальными клетками. Как видно из рис. 1, фиг. А, спектры частот по логарифмически равным размерным классам в целом имеют сходный характер на всех четырех исследованных глубинах, от поверхности до глубины 1000 м. Наибольшая частота элементов наблюдалась в 5–7 размерных классах. К началу и к концу спектра частота элементов в размерных классах постепенно снижалась. Наименее низкой частотой встречаемости характеризовались элементы первого и последнего размерных классов. Около 65 % элементов имело размеры в пределах от 0,17 до 1,70 $\mu\text{м}^3$.

Чтобы получить размерный спектр микробной биомассы, частота элементов каждого размерного класса была умножена на средний объем элементов соответствующего класса. Таким образом, мы получили размерный спектр микробной биомассы для каждой из ис-

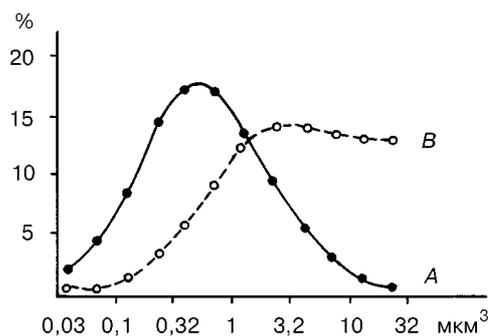


Рис. 2. Процентное соотношение размерных групп бактериопланктона по численности (А) и биомассе (В) в среднем для четырех глубин.

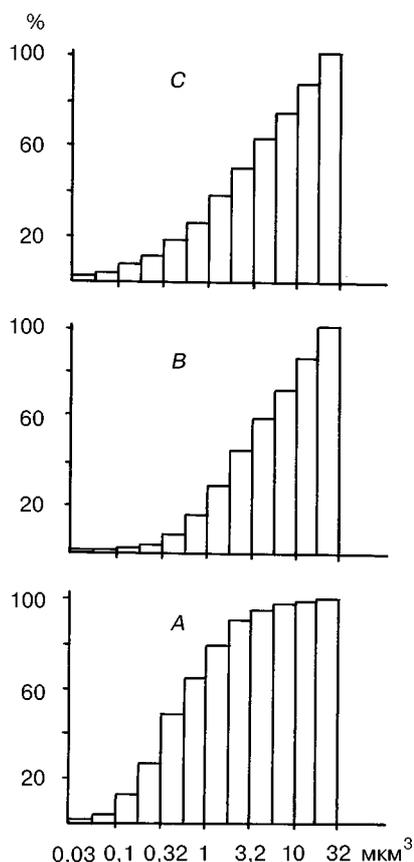


Рис. 3. Спектр накопленных частот для численности (А), биомассы (В) и среднего объема элементов (С) микробного сообщества в среднем для четырех глубин. По оси абсцисс — объемы элементов, по оси ординат — величины накопленных частот.

следованных проб. Как видно из рис. 1, фиг. В, размерный спектр биомассы элементов микробного сообщества имел сходный характер на всех четырех исследованных глубинах. Сходство заключалось в том, что, начиная от наимень-

ших размеров, наблюдается постепенное нарастание биомассы в размерных классах, которое имеет место в диапазоне размеров от 0,03 до 0,56 мкм³. Очень важный эффект проявился в диапазоне размеров от 0,56 до 32 мкм³: во всех размерных классах этого диапазона относительные величины биомасс имели близкие значения. Таким образом, в этом диапазоне размеров проявилась тенденция равномерного распределения микробной биомассы по логарифмически равным размерным классам.

Сопоставляя размерные спектры численности и биомассы в целом, можно заключить, что они кардинально различаются. Чтобы более наглядно показать это различие, на рис. 2 приведены усредненные для четырех глубин вариационные кривые. На рисунке очень хорошо видно различие в характере спектров размерного распределения численности и биомассы элементов микробного сообщества. Это различие проявляется в основном в правой части обоих сравниваемых спектров. Так, в пределах размерного спектра от 1 до 32 мкм³, т. е. в пределах 7–12-го размерных классов, наблюдается неуклонное снижение частоты встречаемости элементов с увеличением их размеров, в то время как суммарная биомасса элементов, характерная для каждого из этих размерных классов, имеет близкие величины. Таким образом, снижение численности, точнее — частоты встречаемости элементов, компенсируется увеличением их индивидуальных объемов, что сохраняет величину биомассы в каждом отдельном размерном классе на относительно высоком уровне. С другой стороны, необходимо отметить, что суммарная численность элементов в вышеуказанном диапазоне размеров составляет от всей выборки около 35 %, а их биомасса — более 80 %. Если же взять четыре последних класса, то по численности их доля составила лишь 10 %, а по биомассе — около 52 %. Следовательно, элементы микробного сообщества, имеющие относительно низкую численность, т. е. характеризующиеся относительно низкой частотой встречаемости, но крупными размерами, вносят существенный суммарный вклад в общую микробную биомассу.

Особенно наглядно этот результат иллюстрируется, если полученные даты представить в

виде кумуляты. На рис. 3, фиг. А хорошо видно, что каждый размерный класс вносит свой вклад в численность элементов. Причем наиболее высокий прирост численности элементов от класса к классу наблюдается в диапазоне размеров от 0,1 до 3 мкм³, или от 3-го к 8-му размерному классу. Последние 4 класса (с 9-го по 12-й) все вместе добавляют лишь около 10 % к общей численности элементов. Другая картина наблюдается, если рассматривать кумуляту микробной биомассы, см. рис. 3, фиг. В. В диапазоне размеров от 0,3 до 30 мкм³ каждый размерный класс вносит свою сопоставимую долю микробной биомассы, и это явление прослеживается до максимальных значений размерного спектра. Таким образом, биомасса элементов микробного сообщества представляет собой результат суммарного кооперативного эффекта, образуемого всей совокупностью размерных групп. Проявление этого эффекта относительно слабо выражено лишь в области клеток объемом менее 0,3 мкм³.

На рис. 3, фиг. С изображен спектр, показывающий, как нарастает средний объем элементов по мере увеличения числа размерных классов. Значения для построения этого спектра получены путем деления накопленной биомассы каждого данного размерного диапазона на соответствующее значение накопленной численности соответствующего размерного диапазона. Затем полученные значения спектра выражены в процентах от максимально накопленной величины. Информация, которую несет этот спектр, имеет очень важное методическое значение. Она показывает, что средний объем элемента микробного сообщества является функцией от количества размерных классов, охваченных выборкой, или от ширины размерного спектра. Закономерно, что с увеличением диапазона размеров увеличивается как средняя величина элементов, так и суммарная – биомасса. Выявленная тенденция показывает необходимость более полного охвата выборкой размерного разнообразия. Возможный недоучет

биомассы может происходить именно за счет недоучета крупных элементов микробного сообщества. И наоборот, каждый дополнительный размерный класс увеличивает значение общей бактериальной биомассы. Из литературы известно, что в составе водных микробных сообществ постоянными компонентами являются крупные элементы, представленные бактериальными агрегатами и микроколониями [8, 10]. Охват выборкой наряду с одиночными бактериями именно этих элементов дает более полные показатели бактериальной биомассы. Используемый методический подход позволяет охватить исследованием широкий размерный спектр элементов микробного сообщества и получить в итоге единый размерный спектр. Характер размерного спектра дает возможность оценить вклад каждой размерной группы в общую численность и биомассу бактериоплankтона. Знание размерной структуры численности и биомассы элементов микробного сообщества имеет и методическое значение. Так, при исследовании размерного разнообразия элементов микробного сообщества и определении их биомассы необходимо учитывать характер их размерного спектра.

ЛИТЕРАТУРА

1. А.П. Мусатов, Пространственно-временная структура водных экосистем, М., Наука, 1994.
2. В.И. Вернадский, Живое вещество, М., Наука, 1978.
3. Ю.Г. Каменир, *Биол. науки*, 1987, 8, 70–73.
4. Э.А. Чепурнова, Г.В. Шумакова, А.Н. Бучакчийская, *Микробиология*, 1988, 57:1, 146–151.
5. Л.П. Спиглазов, Ю.С. Куснер, В.А. Сафарова, *ДАН СССР*, 1992, 323:2, 358–361.
6. А.Г. Родина, Методы водной микробиологии, М. Л., Наука, 1965.
7. С.И. Кузнецов, Г.А. Дубинина, Методы изучения водных микроорганизмов, М., Наука, 1989.
8. Ю.И. Сорокин, *ДАН СССР*, 1970, 192:4, 905–907.
9. А.Г. Родина, Проблемы микробиологии внутренних вод, М., Наука, 1971, 28–34.
10. Л.П. Спиглазов, *Микробиология*, 1983, 52:4, 671–673.
11. Н.А. Плохинский, Биометрия, М., МГУ, 1970.

Dimensional Spectrum of Numbers and Biomass of Bacterioplankton Elements in Baikal Pelagic Zone

L. P. SPIGLAZOV

The dimensional spectrum of the numbers and biomass of bacterioplankton at various depths of the lake Baikal pelagic zone was studied. The range of dimension diversity of microbial community elements with respect to their volume amounted to four orders of magnitude, from the smallest bacterial cells ($0.03 \mu\text{m}^3$) to large elements of microbial community represented by microcolonies ($32 \mu\text{m}^3$). On the basis of comparison of dimension ranges of the numbers and biomass of bakterio plankton it is demonstrated that the character of these spectra is considerably variable. An important contribution to the bacterial biomass is made by large elements of the dimension spectrum.