

На правах рукописи

Ростовцева Елена Леонидовна

**АЛЬГОБАКТЕРИАЛЬНОЕ СООБЩЕСТВО
ЛИТОРАЛЬНЫХ ВАНН БЕЛОГО МОРЯ**

03.00.18 – гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва 2008

Работа выполнена на кафедре общей экологии Биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

Научный руководитель: доктор биологических наук,
профессор Максимов Виктор Николаевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук,
профессор Горюнова Светлана Васильевна
кандидат биологических наук,
доцент Колотилова Наталья Николаевна

Ведущая организация: Российский университет дружбы народов

Защита состоится «__» декабря 2008 г. в ___ часов на заседании Диссертационного совета
Д.501.001.55 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по
адресу: 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, корп. 12, МГУ, Биологический
факультет, кафедра гидробиологии, аудитория 389.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова.

Автореферат разослан «___» ноября 2008 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Н.В.Карташова

Актуальность темы. Автотрофные прокариоты представлены большим числом микроорганизмов, относящихся к разным систематическим группам. Важнейшее значение имеет деятельность микроорганизмов в круговороте азота, водорода, серы, железа и других элементов. При их участии происходят биогеохимические процессы, ведущие к образованию и разрушению некоторых минералов. Общепризнано значение прокариот в очищении окружающей среды от ряда токсических и загрязняющих соединений.

Исследование свойств разных автотрофных прокариот расширило и продолжает расширять представление о тех условиях, в которых возможно существование жизни.

Успехи экологии микроорганизмов часто ограничены методами, которые применяют для исследования микробных систем. Развитие микроэлектродной техники и оптических методов увеличило наши возможности наблюдать и оценивать жизнедеятельность микроорганизмов в естественных условиях. Однако остается актуальной проблема развития методов, позволяющих лучше понимать характер изменений в природных сообществах при смене физико-химических условий.

В настоящее время из природных альгобактериальных сообществ хорошо изучены сульфуреты стратифицированных озер и альгобактериальные маты гидротерм. Большая часть работ, посвященных альгобактериальным сообществам литорали, приходится на сообщества литорали теплых морей. Исследования литоральных альгобактериальных сообществ северных морей недостаточны по объему и количеству. Особенно это относится к сообществам беломорских литоральных ванн. Уникальный видовой состав, сложная структурная организация, чрезвычайная экологическая пластичность, обусловленная широкими метаболическими возможностями отдельных представителей сообщества и, наконец, тесная топическая связь с границей аэробной и анаэробной зон относит их к разряду перспективных объектов экологического исследования. Фототрофы природных сульфурет являются первым барьером на пути распространения сероводорода и таким образом участвуют в естественном очищении прибрежных районов моря.

Цели и задачи. Диссертационная работа посвящена исследованию особенностей существования природных альгобактериальных сообществ литоральных ванн Кандалакшского залива Белого моря. Основная задача работы была сведена к наблюдению за динамическими особенностями видовых и пространственных преобразований в данных системах. В комплекс основных задач исследования были также включены наблюдения за состоянием среды по нескольким традиционным параметрам. Особое значение придавалось разработке новых методов отбора проб, позволяющих наиболее полно оценить численность и описать пространственное распределение видов в сообществе.

Научная новизна. Впервые прослежены особенности пространственных структурных преобразований альгобактериальных сообществ беломорской литорали на фоне циклических изменений среды обитания. На основе полученных результатов сформировано представление о пространственно-структурной организации литоральных сульфурет, отличное от известных альгобактериальных систем природных гидротерм и стратифицированных озер. Предложена новая конструкция пробоотборника, который позволил с минимальным воздействием исследовать структуру альгобактериального сообщества в естественной среде обитания. В работе предложены новые методики по исследованию как биотической, так и абиотической составляющей сульфуреты литоральных ванн.

Практическая ценность. Полученные данные могут быть использованы при оценке состояния литоральных сообществ Белого моря. Сведения о естественных состояниях сообщества сульфурета литоральных ванн могут быть использованы при оценке воздействия антропогенных факторов среды, при построении математических моделей литоральных сообществ.

Апробация работы. Материалы работы были доложены на второй региональной конференции «Проблемы изучения рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря», г. Архангельск, 1985 г.; XIX конференции молодых ученых биологического факультета МГУ, г. Москва, 1988 г.; научной конференции «Физические проблемы экологии (экологическая физика)», г. Москва, 2004 г.; научной конференции «Водные экосистемы и организмы–7», Москва, 2005 г.; международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых по фундаментальным наукам «Ломоносов – 2005», Москва, 2005 г.; VII International Conference “Atomic and Molecular Pulsed Lasers”, Tomsk, 2005 г.; Всероссийском симпозиуме с международным участием «Автотрофные микроорганизмы», Москва, 2005 г.

Публикации. По теме диссертационной работы опубликовано 11 работ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, трех глав, включающих обзор литературы, экспериментальную часть, результаты исследования и обсуждение результатов, выводов и приложения. Основной текст диссертации изложен на _____ машинописных страницах. Работа содержит _____ рисунков и _____ таблиц. Список литературы включает 163 названия, среди которых 75 на русском языке.

Место проведения работы. Работа выполнена на кафедре общей экологии биологического факультета МГУ им. М.В.Ломоносова.

Методы исследований.

К настоящему времени в экологии микроорганизмов используется несколько методов определения численности бактерий в природных субстратах: водах, почве, илу.

Доступным и распространенным методом выявления состава бактериальной флоры и характерных особенностей микробного пейзажа поверхностного слоя грунта и придонной воды, а также учета численности микроорганизмов, является метод установки стекол обрастания Холодного (Cholodny, 1930). Однако, на наш взгляд, этот метод имеет ряд недостатков. Во-первых, характер микробного пейзажа и численность микроорганизмов существенно зависят от времени выдержки стекол в воде (Родина, 1965). Во-вторых, закономерности адсорбции для каждого вида микроорганизмов на стекле сложны и зависят от многих условий: возраста микроорганизмов, физиологического состояние клеток, свойств стекла, солевого состава среды и других факторов (Звягинцев, 1973). Поэтому нельзя утверждать, что характер распределения и значения численности микроорганизмов соответствуют реальной картине, существующей в системе на момент проведения исследований. Работы Б.В.Перфильева и Д.Р.Габе (Перфильев, Габе, 1961) по изучению микробных пейзажей в поверхностном слое ила привели к созданию капиллярного пелоскопа, но он не позволяет учитывать численность и видовой состав микроорганизмов альгобактериального сообщества в данный момент времени.

Автором был разработан специальный пробоотборник (рис. 1) на основе мультидозатора «Eppendorf Multipette 4780», который удовлетворял следующим требованиям: отобранная проба реально отражала картину вертикального распределения видов в сообществе, и устройство минимально воздействовало на систему. Работа спроектированного устройства проверялась как лабораторных, так и в полевых условиях.

Температуру воздуха измеряли дискретно ртутным термометром. Температуру воды измеряли температурным датчиком TP-202 портативного устройства «Conductometr – 5712». Для измерения освещенности использовали люксметр Ю-16 с селеновым фотоэлементом. Определения солености воды были выполнены с помощью портативного устройства «Conductometer – 5712» с платиновым электродом, предварительно калиброванным по растворам морской соли. Сульфаты определяли хлоранилатным методом (Spenser, 1960). Концентрацию растворенного в воде сероводорода определяли колориметрически (Truper, Schlegel, 1964). Для качественного определения зоны распространения сероводорода в среде альгобактериального сообщества использовали засвеченную рентгеновскую пленку. Зону распространения сероводорода определяли по зачернению пленки.

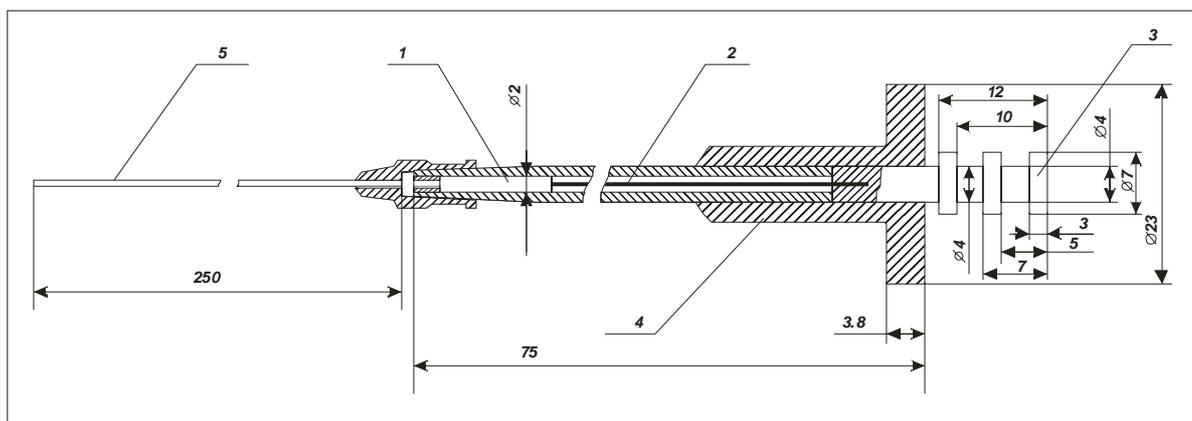


Рис. 1. Чертеж основных узлов пробоотборника.

Содержание кислорода в воде определяли по методу Винклера (Романенко, Кузнецов, 1974). Содержание общего углерода карбоната с углекислотой ($C_{\text{карб}}$) определяли титрованием (Романенко, Кузнецов, 1974). Концентрацию фосфатов определяли по модифицированной методике (Методы исследования органического вещества в океане, 1980).

Определение видовой принадлежности микроорганизмов проводили микроскопированием проб в световом микроскопе с фазово-контрастным устройством.

Количественный учет микроорганизмов, их вертикальное распределение и характер изменения структуры сообщества в течение суток определяли на стеклах обрастания и путем просчета проб, полученных пробоотборником. Пробы отбирались пробоотборником из воды непосредственно над стеклами обрастания. Каждая проба раскапывалась по 5 мкл на предварительно прокипяченные в дистиллированной воде мембранные фильтры Сынпор с диаметром пор 0,23 мкм. Фильтры окрашивали и высушивали. Подсчет бактерий проводили на фильтре, помещенном на предметное стекло в каплю иммерсионного масла при иммерсионном объективе ($\times 90$) и окуляре ($\times 20$) с сетчатым микрометром (Кузнецов и др., 1989). Для каждого вида бактерий определяли средний объем клеток (Сажин и др., 1987) и на основании этих данных рассчитывали биомассу каждого вида (Кузнецов, Дубинина, 1989):

Материалы исследований.

Для анализа литоральных альгобактериальных сообществ послужили данные, полученные автором о численности, количестве видов и физико-химических характеристиках среды обитания. В диссертационной работе всего собрано и обработано 290 проб, содержащих информацию о биотической составляющей сообщества и 864 пробы, характеризующих абиоту.

Результаты исследований.

1. Альгобактериальные сообщества литорали Кандалакшского залива Белого моря.

Проведенное в июле 1986 года микробиологическое обследование 16 литоральных ванн залива Нильмогуба и Кузокоцкая губа (Кандалакшский залив, Белое море) выявило развитие альгобактериальных сообществ в виде четко ограниченных пурпурных пятен различной конфигурации и размера. Видовой состав и численность микроорганизмов представлены в таблице 1.

Таблица 1. Численность микроорганизмов альгобактериальных сообществ литоральных ванн 1-16.

| № п/п | Виды | № ванны | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|------------------------|---------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| 1 | Thiospirillum sp. | 1.5 | 1.7 | - | - | 2 | 3 | - | 2 | 3 | 3.6 | - | 2 | 5.8 | 3.3 | 3 | 3.6 |
| 2 | Thiocapsa sp. | 1.7 | 6 | 2.1 | 6.9 | 4.2 | 3.9 | 1.8 | - | 2.7 | - | 5.5 | 5 | 5.4 | 4.7 | - | 5.7 |
| 3 | Thiocapsa rosea | - | - | 6.3 | 3.3 | 2 | - | - | 2 | 2.4 | 5.4 | - | 3 | 4.9 | 5.2 | - | - |
| 4 | Thiocystis violacea | - | 1.5 | - | - | 2 | 4.2 | 4.7 | 3 | 3.7 | - | 5.5 | 5 | 4.9 | 3.7 | 4.2 | 3.8 |
| 5 | Allochroematium sp. | 5.5 | 3.4 | 4.1 | - | 2 | - | - | 2.7 | 2.4 | 5.3 | 2 | 2 | 4.7 | 5.4 | 4.9 | - |
| 6 | Chromatium sp. | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | 2.9 | - | - | 4.1 | 2.2 | - | - |
| 7 | Thiopedia sp. | 2 | 2.5 | 2 | 2.5 | - | 3.8 | - | 1.1 | 2.2 | 3.1 | - | 2.5 | 3.7 | - | 3.6 | 3.6 |
| 8 | Rhodobacter sp. | - | - | - | - | 5 | - | 5 | 5.7 | 6.2 | - | 5.5 | 5 | 6.1 | - | 3.3 | 5.3 |
| 9 | Ectothiorhodospira sp. | - | - | - | - | 2.6 | - | 2 | 2.5 | - | - | - | - | - | 3.1 | - | - |
| 10 | Prosthecochloris sp. | - | 1.3 | - | - | - | - | - | 5 | - | 5.2 | 4 | - | 3.5 | 4.8 | 4 | - |
| 11 | Chloroflexus sp. | - | - | - | 1.1 | 4.2 | 3.7 | 2 | 3 | 3.2 | 4.9 | 5.5 | 2 | 3.7 | 3 | 3.5 | - |
| 12 | Oscillochloris sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3.7 | 2.1 | 3.9 | - |
| 13 | Thiobacillus sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | 6.2 | 5.1 | - | - | 4.9 | 4.9 | 2.9 | 4.9 |
| 14 | Achromatium sp. | - | 1.6 | - | - | 2 | 3.2 | 1.2 | 1.3 | 2.2 | 3.2 | - | - | 3.4 | 3.6 | 2.7 | - |
| 15 | Beggiatoa alba | 1.3 | - | 1.3 | 2 | - | - | - | - | 2.2 | - | 2 | - | - | - | 2.8 | - |
| 16 | Spirillum sp. | - | - | - | - | - | - | 3 | - | 3.7 | 2.5 | - | 2 | - | - | 3.8 | 3.7 |
| 17 | Synechocystis sp. | - | - | - | - | - | 3.3 | 3 | - | 3.2 | 5 | 2 | - | 5.1 | 3.5 | 3.2 | 5 |
| 18 | Merismopedia sp. | - | 2.3 | 1.9 | - | 2 | 5.3 | 5 | - | 2.7 | - | 2 | - | 5.1 | - | - | - |
| 19 | Calothrix sp. | - | - | - | - | 2 | - | - | - | - | - | - | - | 3.2 | 3.2 | - | - |
| 20 | Spirulina sp. | - | - | - | - | - | 3.5 | - | - | - | - | 4.7 | 2 | - | - | 2.8 | 2.8 |
| 21 | Oscillatoria sp. | 1.4 | 1.9 | 2 | - | - | - | 5.5 | - | 6.2 | - | 3 | - | 2.7 | 2.7 | 3 | - |
| 22 | Gloeocapsa sp. | - | - | 1.8 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 23 | Microcystis sp. | - | - | - | 1.1 | - | - | - | 1.8 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| 24 | Диатомовые водоросли | 1.3 | 1.4 | 1.5 | 1.3 | 5 | 4.5 | 3 | 5.6 | 6.2 | 2.2 | 5.5 | 3 | 3.9 | 4.1 | 3.3 | 5 |
| 25 | Зеленые одноклеточные | - | - | - | - | 5 | - | 1.1 | - | - | - | 3 | 3 | - | - | 3.6 | 5 |
| 26 | Зеленые нитчатые | 4.2 | - | - | - | 4.2 | 4 | 5.5 | 5.1 | - | 2.1 | 2 | 3 | - | 4.2 | - | - |

Численность представлена в lg N (кл/мл); (-) – вид в пробе не обнаружен.

С целью классификации исследованных ванн были рассчитаны индексы сходства, и в пространстве индексов был проведен кластер-анализ, с помощью которого были выделены определенные группы объектов. Для нашей цели мы воспользовались индексами Шорыгина (SHR) Морисито (BMRS) и показателем EVD (евклидово расстояние). Выбор осуществлялся на основании метрологических свойств используемых индексов. Для всех возможных пар объектов (литоральных ванн) рассчитывались вышеназванные индексы и были получены симметричные матрицы 16x16 элементов, по которым, после приведения их в матрицы расстояния, производился кластер-анализ. Результатом проведенного

кластер анализа по трем полученным матрицам индексов сходства явились дендрограммы, две из которых приведены на рис. 2.

В группу I объединились супралиторальные ванны (1, 2, 3 и 4), а в остальные группы вошли собственно литоральные.

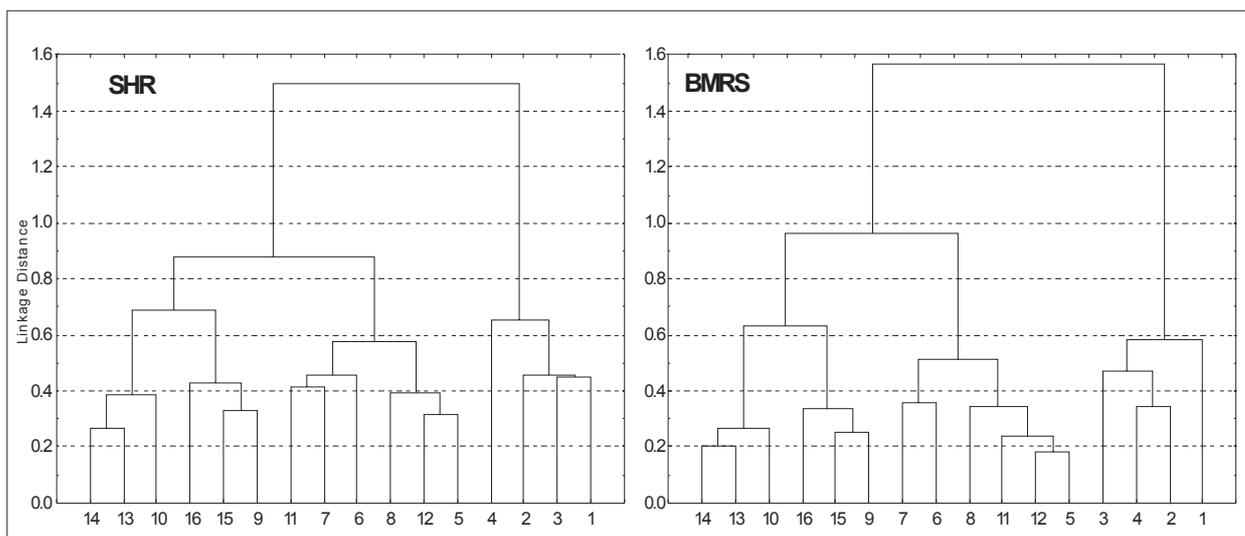


Рис. 2. Дендрограммы для 16-ти альгобактериальных ванн залива Нильмогуба.

В экологии для анализа видовой структуры часто проводятся сравнения, основанные на значениях индексов разнообразия, которые позволяют объединить два параметра: число видов и их относительное обилие (Мэгарран, 1992). С целью сравнения в пределах выделенных групп сообществ литоральных ванн, был рассчитан индекс Симпсона, значения которого представлены в таблице 2.

Таблица 2. Значения индекса доминирования Симпсона (C) для 16-ти альгобактериальных сообществ литоральных ванн залива Нильмогуба.

| | | | | | | | | |
|---------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| № ванны | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 |
| индекс Симпсона (C) | 0.908 | 0.993 | 0.987 | 0.999 | 0.253 | 0.512 | 0.284 | 0.342 |
| № ванны | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| индекс Симпсона (C) | 0.249 | 0.172 | 0.197 | 0.323 | 0.283 | 0.240 | 0.344 | 0.271 |

В группу ванн, составивших кластер I (рис. 2), вошли супралиторальные ванны 1, 2, 3 и 4. Сообщества этих биотопов характеризуются минимальным набором видов (w) среди всех исследованных ванн ($w_1=7$; $w_2=10$; $w_3=9$; $w_4=7$). Доминирующей группой во всех сообществах этого кластера были пурпурные серные бактерии родов *Allochromatium* sp. и *Thiocapsa rosea*. Минорную компоненту составили цианобактерии родов *Merismopedia*, *Oscillatoria*, *Gloeocapsa*, *Microcycilus*, бесцветные серные родов *Achromatium*, *Beggiatoa* и диатомовые водоросли. Для всех сообществ этой группы характерны высокие значения

индекса Симпсона ($C > 0.9$). Исследованные супралиторальные ванны имели контакт с морем только во время сизигийных приливов или за счет заплеска.

Ванны 5, 6, 7, 8, 11 и 12, расположенные на заиленных участках песчаной и каменистой литорали, составили группу II. Минимальный набор видов для сообществ этой группы $w_{\min} = 11$, а максимальный – $w_{\max} = 14$. По сравнению с сообществами супралиторальных ванн, в этой группе заметно снижаются значения индекса Симпсона (табл. 2). В доминирующую группу видов вошли пурпурные несерные бактерии рода *Rhodobacter* sp. (ванны 5, 8, 11 и 12), пурпурные серные бактерии рода *Thiocapsa* sp. (ванны 11 и 12). В биотопах 5, 6, 8 и 11 в доминирующую группу вошли диатомовые водоросли, а ваннах 7 и 5 – зеленые одноклеточные водоросли и цианобактерии.

В третью группу объединились сообщества литоральных ванн 9, 10, 13, 14, 15 и 16, которые располагались на участках песчано-илистой литорали. В этих сообществах число идентифицированных видов было максимальным и достигало $w_{\max} = 18$. По сравнению с ваннами, вошедшими в группы I и II, общая численность популяций возростала и различия в численностях между отдельными популяциями менее значительны. По сравнению с сообществами II группы ($C_{\text{ср.,II}} = 0.34$) уменьшаются значения индекса Симпсона ($C_{\text{ср.,III}} = 0.26$). Группа видов, численность которых составляла 10^5 кл/мл и выше, в данных сообществах отличалась разнообразием. Так, например, в биотопе ванны 9 к видам с такой численностью относятся микроорганизмы родов *Rhodobacter*, *Thiobacillus*, *Oscillatoria* и диатомовые водоросли. Необходимо отметить, что представители доминантной группы этого сообщества различаются метаболическими особенностями.

С целью выявления факторов, определяющих различия в структуре описанных сообществ, нами было выбрано три литоральных ванны - 14, 12 и 3, по одной из каждой группы.

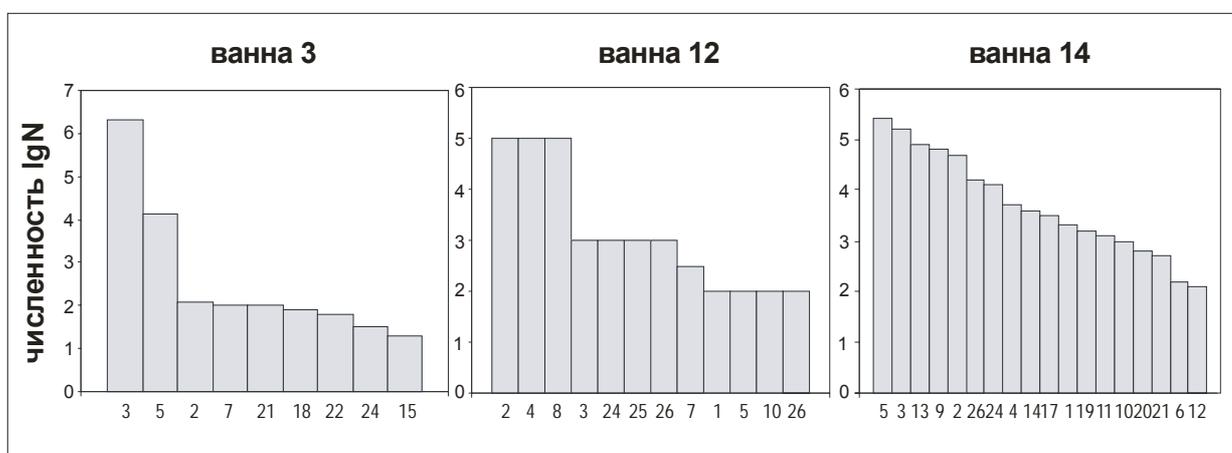


Рис. 3. Видовые ранговые распределения альгобактериальных сообществ ванн 3, 12 и 14. Нумерация видов на графиках соответствует таблице 1.

Видовые ранговые распределения наглядно отражают естественную видовую структуру сообщества и широко используются при изучении разнообразия и являются одним из способов представления данных по обилию видов (May, 1975). Типичные для каждой группы сообществ литоральных ванн видовые ранговые распределения представлены на рисунке 3.

В этих биотопах помимо описания биотической составляющей мы регистрировали в течение суток изменения абиотической компоненты по следующим параметрам: освещенность, температура воды, соленость, концентрация кислорода, сероводорода и уровень воды. Измерения проводились с интервалом в два часа. Результаты представлены в таблицах 3, 4, 5.

Таблица 3. Динамика физико-химических параметров среды ванны 14 в течение суток.

| Время (часы) | Освещенность (люксы) | Уровень воды (см) | H ₂ S (мг/л) | O ₂ (мг/л) | Соленость (‰) | t°C |
|------------------|----------------------|-------------------|-------------------------|-----------------------|---------------|-----|
| 2 ⁰⁰ | 200 | 3 | 0.6 | 0.1 | 14.8 | 8.5 |
| 4 ⁰⁰ | 1400 | 3.2 | 1.42 | 0.1 | 15 | 8.7 |
| 6 ⁰⁰ | 3580 | 10 | 3.02 | 0.1 | 14.9 | 9 |
| 8 ⁰⁰ | 55200 | 27 | 0.41 | 1.2 | 15 | 13 |
| 10 ⁰⁰ | 37600 | 3 | 0.53 | 0.7 | 14.8 | 17 |
| 12 ⁰⁰ | 45400 | 2.9 | 0.12 | 0.9 | 15 | 18 |
| 14 ⁰⁰ | 66500 | 3 | 0.1 | 1.3 | 14.6 | 20 |
| 16 ⁰⁰ | 51200 | 3 | 0.11 | 0.8 | 14.8 | 22 |
| 18 ⁰⁰ | 47200 | 35 | 0.36 | 0.9 | 14.8 | 20 |
| 20 ⁰⁰ | 45310 | 22 | 0.45 | 0.3 | 15 | 18 |
| 22 ⁰⁰ | 15200 | 3 | 0.44 | 0.1 | 14.9 | 16 |
| 0 ⁰⁰ | 250 | 3 | 0.52 | 0.1 | 14.8 | 14 |
| 2 ⁰⁰ | 200 | 2.7 | 0.57 | 0.1 | 15 | 10 |

Таблица 4. Динамика физико-химических параметров среды ванны 12 в течение суток.

| Время (часы) | Освещенность (люксы) | Уровень воды (см) | H ₂ S (мг/л) | O ₂ (мг/л) | Соленость (‰) | t°C |
|------------------|----------------------|-------------------|-------------------------|-----------------------|---------------|------|
| 2 ⁰⁰ | 200 | 5 | 2.03 | 4.3 | 14.7 | 10 |
| 4 ⁰⁰ | 1400 | 7 | 1.9 | 4.7 | 15 | 9 |
| 6 ⁰⁰ | 3580 | 20 | 2 | 3.6 | 14.6 | 8.5 |
| 8 ⁰⁰ | 55200 | 38 | 0.97 | 5.5 | 15 | 9 |
| 10 ⁰⁰ | 37600 | 15 | 0.5 | 8.9 | 17 | 11 |
| 12 ⁰⁰ | 45400 | 5.4 | 0.24 | 10 | 15 | 13 |
| 14 ⁰⁰ | 66500 | 5.1 | 0.23 | 12.5 | 14.6 | 13.5 |
| 16 ⁰⁰ | 51200 | 5 | 0.27 | 12.4 | 14.8 | 14 |
| 18 ⁰⁰ | 47200 | 25 | 0.3 | 12 | 14.8 | 13.5 |
| 20 ⁰⁰ | 45310 | 40 | 0.23 | 11 | 14.5 | 11.5 |
| 22 ⁰⁰ | 15200 | 6 | 0.9 | 6 | 14.1 | 10 |
| 0 ⁰⁰ | 340 | 5 | 0.7 | 3.9 | 14.3 | 9.5 |
| 2 ⁰⁰ | 140 | 5 | 1.1 | 4 | 14.5 | 10 |

Таблица 5. Динамика физико-химических параметров среды ванны 3 в течение суток.

| Время (часы) | Освещенность (люксы) | Уровень воды (см) | H ₂ S (мг/л) | O ₂ (мг/л) | Соленость (‰) | t°С |
|------------------|----------------------|-------------------|-------------------------|-----------------------|---------------|------|
| 2 ⁰⁰ | 200 | 3 | 1.26 | 4.7 | 29 | 10.2 |
| 4 ⁰⁰ | 1270 | 3 | 1.34 | 5.2 | 27 | 10.4 |
| 6 ⁰⁰ | 3750 | 3 | 1.2 | 7 | 25.5 | 11 |
| 8 ⁰⁰ | 55200 | 3 | 0.97 | 9.7 | 22 | 11 |
| 10 ⁰⁰ | 50000 | 3 | 0.5 | 10 | 27 | 12.7 |
| 12 ⁰⁰ | 54000 | 3.2 | 0.24 | 11 | 30 | 13 |
| 14 ⁰⁰ | 66500 | 3 | 0.23 | 12.5 | 31 | 14 |
| 16 ⁰⁰ | 51200 | 3 | 0.24 | 12.4 | 30 | 15.5 |
| 18 ⁰⁰ | 47200 | 3 | 0.27 | 12 | 25 | 13.2 |
| 20 ⁰⁰ | 45000 | 3.1 | 0.23 | 11 | 25.2 | 12 |
| 22 ⁰⁰ | 15000 | 3 | 0.9 | 5.3 | 27 | 10 |
| 0 ⁰⁰ | 300 | 3 | 0.7 | 3.9 | 28 | 10 |
| 2 ⁰⁰ | 160 | 3 | 1.1 | 4 | 29 | |

Информация о состоянии среды каждой ванны представлена в виде среднего коэффициента вариабельности среды CV , который позволяет сравнивать изменчивость признаков, выраженных в разных единицах, и представляет собой среднее квадратичное отклонение, выраженное в процентах от величины средней арифметической (Лакин, 1990). Минимальная вариабельность среды отмечена для супралиторальной ванны 3: $CV_3 = 35$, максимальной вариабельностью $CV_{14} = 76$ характеризуется ванна 14 и биотоп 12 занимает промежуточное положение $CV_{12} = 55$.

2. Горизонтальная структура альгобактериального сообщества.

Обращает на себя внимание тот факт, что альгобактериальные пятна неоднородны по цвету: ярко-розовые в центральной части, а периферия может быть окрашена в слабо-розовые, зеленоватые или белые цвета. Естественно предположить, что сообщество имеет сложную пространственную структуру в горизонтальном направлении. С целью проверки данного предположения для наблюдения было выбрано альгобактериальное сообщество ванны 14. Первоначально данные, подтверждающие данное предположение были получены автором при использовании стекол обрастания, которые располагались в 6 точках сообщества. В дальнейших исследованиях отбор проб производился в 14 точках, расположенных по диаметрам эллипса, очерчивающего пятно, специальным пробоотборником, который минимально воздействовал на структуру сообщества. Чтобы избежать влияния суточных изменений освещенности и прилива на структуру сообщества, исследования проводили во время полярного дня на отливе. Наблюдения за состоянием среды в каждой точке проводились по следующим параметрам: освещенность,

температура, соленость, концентрация кислорода, сероводорода, соединений азота и фосфора, а также качественно определяли границу распространения сероводорода в пространстве сообщества. Во всех точках присутствовали четыре вида: *Thiocystis* sp., *Rhodobacter* sp. и *Thiomicrospira* sp. Максимальное число видов – 11 обнаружено в центральной части сообщества, при этом доминировали по численности *Rhodobacter* sp. и *Thiomicrospira* sp. К краям альгобактериального сообщества число видов уменьшилось до 6–8, но численность каждого отдельного вида возросла.

Таблица 6. Численность микроорганизмов в точках 1-14 альгобактериального

| № точки \ Виды | <i>Thiospirillum</i> sp. | <i>Thiocystis</i> sp. | <i>Chromatium</i> sp. | <i>Allochrodatum</i> sp. | <i>Rhodobacter</i> sp. | <i>Prosthecochloris</i> sp. | <i>Chloroflexus</i> sp. | <i>Achromatium</i> sp. | <i>Thiomicrospira</i> sp. | <i>Spirillum</i> sp. | Диатомовые водоросли |
|----------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------|------------------------|-----------------------------|-------------------------|------------------------|---------------------------|----------------------|----------------------|
| 1 | 9.2 | 4.1 | 1.8 | 0 | 27 | 0 | 0 | 1.7 | 4 | 0 | 0 |
| 2 | 2.3 | 3.4 | 0.1 | 1.4 | 46 | 0 | 1.2 | 1.4 | 4.2 | 1 | 0 |
| 3 | 1.5 | 2.3 | 1.1 | 1.3 | 52 | 0 | 0 | 0.2 | 4.7 | 0 | 0.3 |
| 4 | 0.2 | 34 | 0.5 | 1.7 | 318 | 0.8 | 0.2 | 0.2 | 18 | 3 | 0 |
| 5 | 0.1 | 14.7 | 1.2 | 4.4 | 132.9 | 1.2 | 0 | 0.1 | 21 | 1 | 0.3 |
| 6 | 0.1 | 3.7 | 1.1 | 1.5 | 54 | 0 | 0 | 0.1 | 12.5 | 1 | 0.3 |
| 7 | 1.3 | 4 | 0.9 | 1.9 | 24 | 0 | 0.8 | 0.7 | 5.5 | 0 | 0.5 |
| 8 | 3.2 | 4.8 | 0.6 | 3.2 | 17.8 | 0 | 0.2 | 0.7 | 5.7 | 0 | 0.6 |
| 9 | 6.1 | 5 | 1.2 | 0 | 14 | 0 | 0.7 | 1.5 | 6.6 | 1 | 0 |
| 10 | 1.9 | 3.7 | 1.5 | 1.9 | 18 | 0 | 0 | 0 | 12.6 | 1 | 2.4 |
| 11 | 0.1 | 0.7 | 1.8 | 2 | 15 | 0 | 0 | 0 | 11 | 0 | 0.7 |
| 12 | 0.1 | 8.2 | 1.8 | 1.5 | 49 | 1.4 | 0 | 1.7 | 17 | 1 | 0 |
| 13 | 0.2 | 1.3 | 0.1 | 0.4 | 27 | 0 | 0.1 | 0.1 | 8.5 | 1 | 0.4 |
| 14 | 0.8 | 3.7 | 0 | 0.9 | 20 | 0 | 0.1 | 0.2 | 11 | 0 | 2.4 |

Численность выражена в млн. кл/мл; (0) – вид в пробе не обнаружен.

Подобная картина изменения численностей по пространству сообщества характерна и для точек 10 - 14. В центральной части доминирует по численности *Rhodobacter* sp. и высоких численностей достигают *Thiomicrospira* sp. и *Thiocystis* sp. К периферии сообщества увеличивается численность диатомовых водорослей, пурпурных серных бактерий рода *Thiospirillum* и бесцветных серных рода *Achromatium* sp.. Изменение общей численности видов в пространстве альгобактериального пятна представлено на рис. 4.

Поскольку изменение численностей по пространству сообщества в горизонтальном направлении имеет сходный характер как для точек 1 – 9, так и для точек 10 – 14, то в дальнейшем мы будем обсуждать данные, полученные для первых девяти точек

сообщества. В краевых точках сообщества с уменьшением числа видов возрастает численность видов, которые малочисленны в центральной части. Так, значения индекса Симпсона для периферических точек изменяются от 0.23 до 0.56 ($C_9 = 0.23$, $C_8 = 0.29$, $C_7 = 0.40$, $C_1 = 0.40$, $C_2 = 0.56$). В центральной части число видов увеличивается, но большинство из них малочисленны, а доминируют один два вида. Соответственно значения C возрастают ($C_3 = 0.67$, $C_4 = 0.72$, $C_5 = 0.58$). Следует отметить, что виды, доминирующие по численности, как правило, составляют меньшую долю в сообществе по биомассе, в то время как малочисленные виды превосходят их по биомассе в разы.

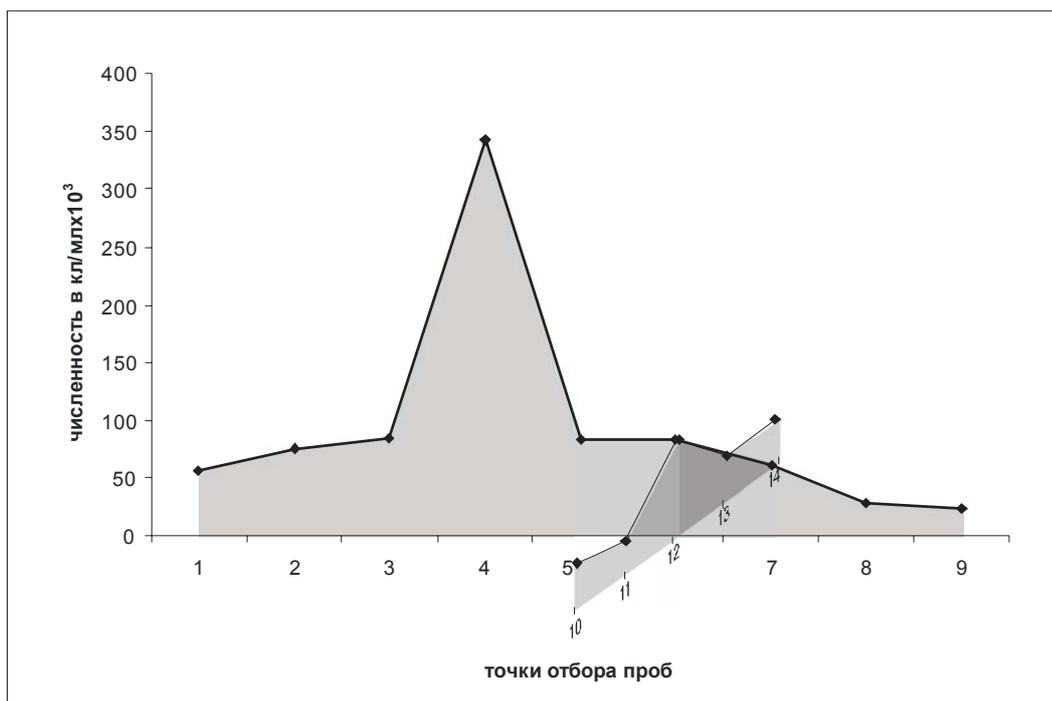


Рис. 4. Изменение общей численности микроорганизмов в пространстве сообщества.

По пространству сообщества заметно различались в горизонтальном направлении значения концентраций некоторых физико-химических параметров (табл. 8). С целью выявления характера зависимости распределения видов сообщества в горизонтальном направлении от градиентов физико-химических параметров среды был проведен корреляционный анализ с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена ρ . Анализ выявил достоверные зависимости концентрации сероводорода с общей численностью и с численностью отдельных видов. С другими физико-химическими параметрами корреляционный анализ, не выявил достоверных зависимостей.

3. Влияние прилива на горизонтальную структуру альгобактериального сообщества.

Первоначальное представление о влиянии приливных вод на горизонтальную структуру альгобактериального сообщества было получено автором при использовании стекол обрастания, которые располагались в 6 точках сообщества на приливе. С целью выявления степени воздействия приливных вод на структуру сообщества мы продолжили исследования в биотопе литоральной ванны 14 используя для отбора проб специально сконструированный пробоотборник. В точках 1–9 (рис. 4) определяли видовой состав и численность микроорганизмов в конце прилива. Наблюдение за состоянием среды велось по следующим параметрам: соленость, концентрация сероводорода, соединений азота и фосфора, а также качественно определяли границу распространения сероводорода в пространстве биотопа. Отбор проб производился на убывающей воде, во время полярного дня, чтобы избежать влияния суточных колебаний освещенности. Видовой состав сообщества, по сравнению с таковым во время отлива, существенно не изменился (табл. 7). По сравнению с отливом общая численность во время прилива во многих точках сообщества увеличилась почти в два раза. Во время прилива численность подвижных форм возрастает от периферии к центру альгобактериального пятна. Так, например, популяция *Thiospirillum* sp., которая на отливе находилась на периферии пятна, переместилась и в центральную область. Во время прилива в центральной части сообщества возросла численность *Thiocystis* sp., *Rhodobacter* sp. и *Thiomicrospira* sp. Численность популяций *Achromatium* sp. и *Chloroflexus* sp., а также

Таблица 7. Численность микроорганизмов в точках 1–9 альгобактериального сообщества во время прилива.

| точки отбора проб | <i>Thiospirillum</i> sp. | <i>Thiocystis</i> sp. | <i>Chromatium</i> sp. | <i>Alochromatium</i> sp. | <i>Rhodobacter</i> sp. | <i>Prosthecochloris</i> sp. | <i>Chloroflexus</i> sp. | <i>Achromatium</i> sp. | <i>Thiomicrospira</i> sp. | <i>Spirillum</i> sp. | Диатомовые водоросли |
|-------------------|--------------------------|-----------------------|-----------------------|--------------------------|------------------------|-----------------------------|-------------------------|------------------------|---------------------------|----------------------|----------------------|
| 1 | 4.80 | 1 | 0.42 | 0 | 27 | 0 | 0.19 | 1.46 | 0 | 0.27 | 2.18 |
| 2 | 3.60 | 1.40 | 0.51 | 0.51 | 20 | 0.07 | 0.92 | 1.27 | 1.90 | 0.90 | 1.32 |
| 3 | 5.10 | 22.40 | 0.78 | 0.40 | 220 | 0.13 | 0.11 | 0.44 | 6.17 | 0 | 0.78 |
| 4 | 6.09 | 48.80 | 1.25 | 1.03 | 370 | 0.48 | 0 | 0 | 22.36 | 1 | 0.40 |
| 5 | 5.84 | 28.80 | 0.98 | 1.86 | 337 | 0.39 | 0 | 0.01 | 23.78 | 1.10 | 0 |
| 6 | 4.40 | 15.80 | 0.57 | 1.18 | 69 | 0 | 0 | 0 | 15.79 | 0 | 0 |
| 7 | 4.15 | 0.80 | 0.56 | 1.14 | 10 | 0 | 0 | 0.04 | 6.91 | 0 | 0.65 |
| 8 | 3.87 | 0 | 0.27 | 0.88 | 11 | 0 | 0.51 | 0.88 | 6.84 | 0.57 | 0.65 |
| 9 | 3.87 | 0 | 0.02 | 0.00 | 0 | 0 | 0.57 | 0.95 | 8.94 | 0.31 | 0.77 |

Численность выражена в млн. кл/мл; (0) – вид в пробе не обнаружен

место их локализации в пространстве сообщества с приливом существенно не изменились.

Изменения численности некоторых видов в точках 1–9 представлены на рис. 5.

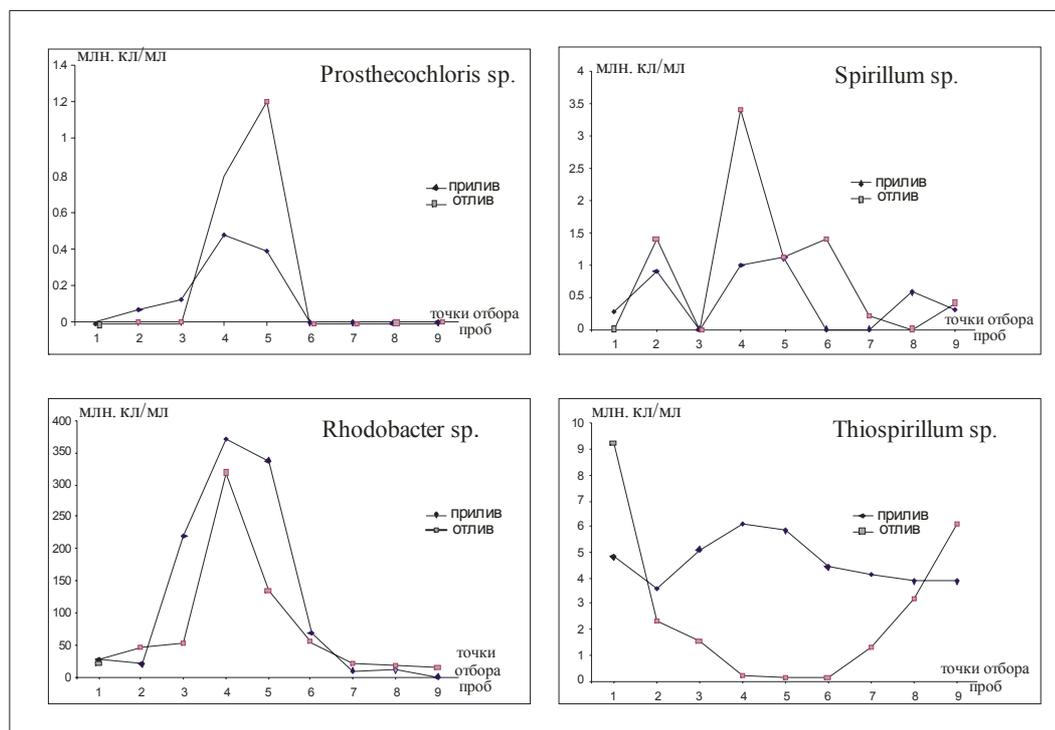


Рис. 5. Изменение численностей популяций некоторых видов альгобактериального сообщества в точках 1-9 во время прилива и отлива.

Увеличение общей численности в центральной части сообщества происходит в основном за счет подвижных видов, передвигающихся с помощью жгутиков. Именно эти виды (*Thiocystis* sp., *Rhodobacter* sp. и *Thiomicrospira* sp.) являются численными доминантами в центральной зоне альгобактериального пятна. Значения индекса концентрации доминирования в точках 1–9 изменились не существенно по сравнению с отливом. Так, в центральных точках сообщества они составляли $C_3 = 0.75$; $C_4 = 0.69$; $C_5 = 0.73$, а в периферических точках значения индекса Симпсона изменялись от 0.29 до 0.54 ($C_1 = 0.54$; $C_2 = 0.40$; $C_6 = 0.46$; $C_7 = 0.29$; $C_8 = 0.29$; $C_9 = 0.40$).

Корреляционный анализ выявил достоверные зависимости изменения общей численности и численностей отдельных видов от концентрации сероводорода и границы его распространения по пространству сообщества. Приливные воды изменяют некоторые физико-химические параметры среды литоральной ванны (табл. 8). Концентрация сероводорода под действием прилива уменьшилась, что объясняется его окислением кислородом приливных вод. Однако с приливом увеличилась граница распространения сероводорода, и следом за ней переместились подвижные пурпурные серные и несерные бактерии.

Таблица 8. Физико-химические параметры в точках 1-9 альгобактериального сообщества литоральной ванны 14.

| точки отбора проб | PO ₄ (мкг/л) | | NH ₄ (мкг/л) | | H ₂ S (мг/л) | | соленость (‰) | | граница распространения H ₂ S (мм) | |
|-------------------|-------------------------|--------|-------------------------|--------|-------------------------|--------|---------------|--------|---|--------|
| | отлив | прилив | отлив | прилив | отлив | прилив | отлив | прилив | отлив | прилив |
| 1 | 0.23 | 0.06 | 0.01 | 0.01 | 0.1 | 0.07 | 11 | 14 | 4.9 | 7.3 |
| 2 | 0.3 | 0.04 | 0.02 | 0.0113 | 0.12 | 0.08 | 11.4 | 14.2 | 5.1 | 7.2 |
| 3 | 0.31 | 0.08 | 0.001 | 0.008 | 0.13 | 0.09 | 11.7 | 14.1 | 6.5 | 10.5 |
| 4 | 0.31 | 0.13 | 0.07 | 0.009 | 0.21 | 0.14 | 11.7 | 14.3 | 14 | 17.9 |
| 5 | 0.30 | 0.16 | 0.09 | 0.012 | 0.23 | 0.15 | 11.7 | 14 | 9.2 | 14.7 |
| 6 | 0.22 | 0.14 | 0.001 | 0.0113 | 0.17 | 0.13 | 11.4 | 14.1 | 8.3 | 9.6 |
| 7 | 0.20 | 0.12 | 0.07 | 0.013 | 0.12 | 0.08 | 11.4 | 14.2 | 7 | 8.9 |
| 8 | 0.19 | 0.13 | 0.001 | 0.014 | 0.09 | 0.06 | 11 | 14.1 | 7.2 | 8.8 |
| 9 | 0.18 | 0.11 | 0.06 | 0.014 | 0.08 | 0.06 | 11 | 14 | 7.6 | 8.5 |

4. Влияние прилива на вертикальную структуру альгобактериального сообщества.

Как было показано ранее, прилив оказывает влияние на пространственную структуру сообщества в горизонтальном направлении. Естественно предположить, что приливные воды изменяют и вертикальную структуру альгобактериального сообщества. Первоначально данные, подтверждающие данное предположение были получены автором при использовании стекол обрастания, которые располагались на приливе и отливе в биотопах литоральных ванн 14, 15, 6 и 13. Далее степень влияния прилива на вертикальную структуру сообщества изучали на примере альгобактериального сообщества литоральной ванны 14. Отбор проб производился сконструированным пробоотборником в двух точках сообщества, одна из которых располагалась в центральной части, а другая на периферии пятна. Наблюдения проводились в течение суток с интервалом около двух часов. Состояние среды оценивалось, как и в предыдущих исследованиях по следующим параметрам: освещенность, температура воды и воздуха, концентрация соединений азота, фосфора, кислорода и сероводорода. Зона распространения сероводорода оценивалась качественно.

Анализ вертикальной структуры показал, что большинство популяций под воздействием приливных вод меняет свою пространственную локализацию. Подвижные пурпурные серные бактерии *Thiospirillum* sp., *Chromatium* sp., *Allochrochromatium* sp. и

Thiocystis sp. под воздействием прилива меняли свое положение в вертикальном направлении, как в центральной, так и в периферической областях сообщества. Популяция *Thiospirillum* sp. во время отлива в центральной части альгобактериального пятна занимала положение в зоне от 3 до 9 мм над поверхностью ила, на периферии она располагалась ниже – от 1 до 5 мм. Поступление приливных вод в литоральную ванну увеличивало вертикальную протяженность этой популяции в центре до 12 мм, а в краевой точке альгобактериального пятна до 15 мм. В этот же период зафиксировано увеличение численности *Thiospirillum* sp. в обеих точках. Популяции неподвижных пурпурных серных бактерий *Thiocapsa rosea* и *Thiopedia* sp. под действием приливных вод распространялись по всей толще сообщества и достигали максимальной численности. В отличие от популяций подвижных пурпурных серобактерий, популяции *Thiocapsa rosea* и *Thiopedia* sp. после воздействия приливных вод медленнее возвращались в зону, занимаемую во время отлива. Популяция пурпурных несерных бактерий *Rhodobacter* sp. в центральной области и на периферии альгобактериального сообщества в результате влияния приливных вод увеличила зону распространения до 16 мм, в то время как в отлив популяция локализовалась в промежутке от 3 до 10 мм, и в этот момент времени ее численность достигала максимальных значений. Наблюдения выявили изменение вертикального распределения популяций *Achromatium* sp., *Beggiatoa* sp., которые не связаны с воздействием приливных вод. Также не выявлено влияния приливных вод на вертикальное распределение популяций *Thiomicrospira* sp., *Prosthecochloris* sp. и *Chloroflexus* sp. Популяция цианобактерий присутствовала в центральной области альгобактериального пятна лишь в определенные часы. Популяция зеленых одноклеточных водорослей преимущественно локализовалась в центральной части. Поступление приливных вод в литоральную ванну расширило границы вертикального распространения этой популяции от 6–1 мм в отлив до 1–16 мм. Приливные воды не оказали заметного влияния на вертикальное распределение популяции *Spirillum* sp.

Проведенный корреляционный анализ с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена выявил достоверные зависимости изменения численности популяций некоторых видов от границы распространения сероводорода. Максимальные изменения границы распространения сероводорода происходят во время прилива, что проявляется в образовании локальных максимумов и минимумов (рис. 6). В период отлива зона распространения сероводорода характеризуется довольно ровной границей без резких перепадов. Вероятно, увеличение вертикальной протяженности многих популяций в определенные моменты времени связано именно с появлением локальных пиков в границе сероводорода. За время наблюдения подобные пики возникают на периферии сообщества в

периоды с 16¹⁵ до 21⁰⁰ и с 5⁰⁰ до 9⁰⁰, причем на последний интервал приходится максимальный пик сероводородной границы. Именно в этот временной интервал максимально увеличивается на периферии сообщества вертикальная протяженность популяций *Thiospirillum* sp., *Thiocapsa rosea* (*Amoebobacter* sp.), *Chromatium* sp., *Rhodobacter* sp. и *Thiomicrospira* sp.

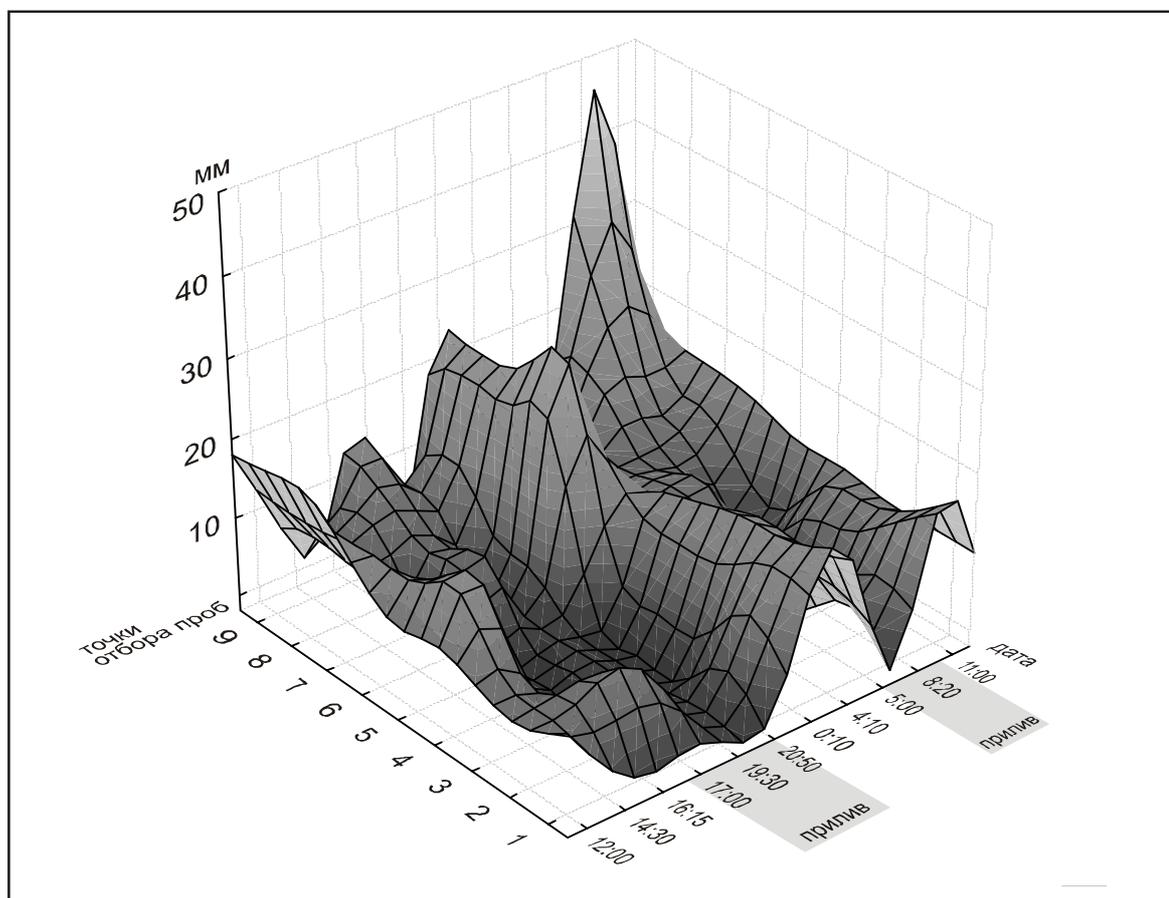


Рис.6. Изменение границы распространения сероводорода в пространстве сообщества в течение суток.

Обращает на себя внимание тот факт, что в определенные часы наблюдений некоторые доминирующие виды в пробах не обнаруживаются, а через короткий интервал времени их численность становится настолько высокой, что такие изменения никак нельзя объяснить ни скоростью размножения, ни активными перемещениями особей. Подобные изменения численностей за короткий период можно объяснить наличием перехода от планктонной формы существования к бентосной. Такой переход может осуществляться за счет изменения физиологических особенностей организмов при изменении условий среды. Так, некоторые виды *Chromatium*, *Thiocystis*, *Thiospirillum* и *Ectothiorhodospira* могут терять подвижность, при этом они выделяют слизь и образуют на поверхности ила толстую

пленку (Горленко и др., 1977). Мы провели количественный учет бентосной компоненты, используя стекла обрастания. Благодаря одновременному учету численности с помощью стекол обрастания и при просчете проб, полученных с использованием пробоотборника, удалось количественно зарегистрировать для некоторых видов переход от планктонной формы существования к бентосной. Динамика перехода от бентосной к планктонной форме для *Thiospirillum* sp. представлена на рис. 7. Подобные обратимые переходы планктонная – бентосная форма существования были зафиксированы для популяций видов *Chromatium* sp. и *Thiocystis rosea*.

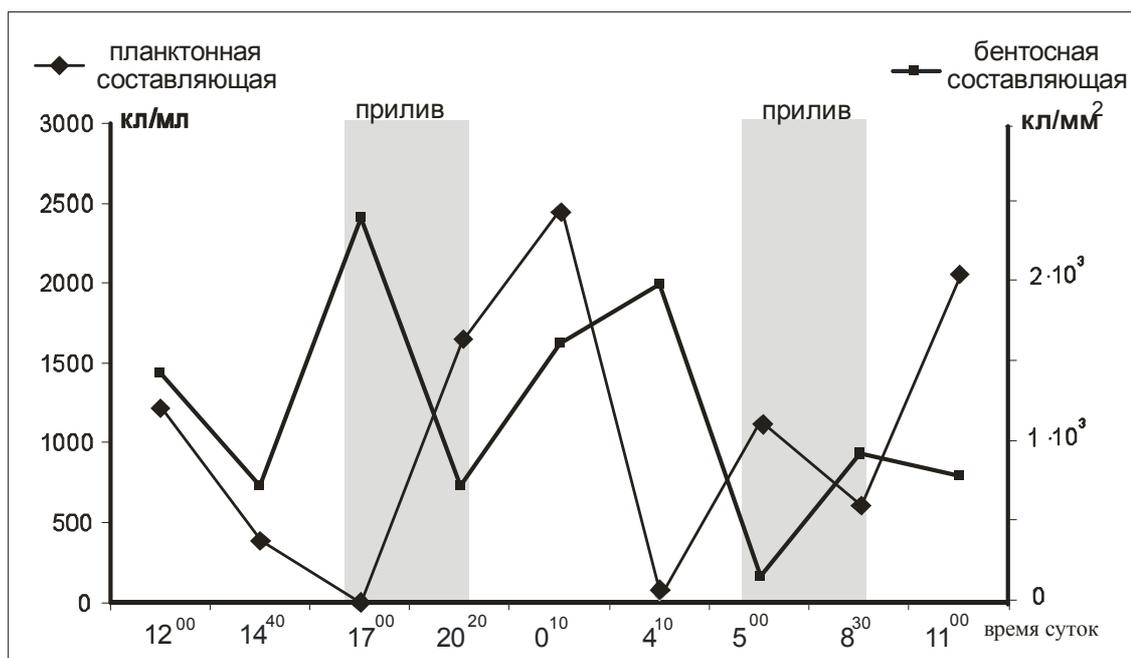


Рис. 7. Суточная динамика планктонной и бентосной составляющих популяции *Thiospirillum* sp. в центральной части альгобактериального сообщества.

5. Сезонные изменения структуры альгобактериальных сообществ литорали.

Наблюдения за сезонными изменениями видовой структуры альгобактериальных сообществ проводили с июня по сентябрь в 1987 году и 2003 году. В 1987 году исследования проводились на сообществе ванны 14, а в качестве объектов в 2003 году были выбраны сообщества литоральных ванн 6 и 13, а также сообщество супралиторальной ванны 2, то есть по одному объекту из каждого кластера (рис. 2). С целью избежать влияния прилива на структуру сообщества отбор проб производился во время отлива. Наблюдения за состоянием окружающей среды велось по следующим параметрам: температура воды, концентрация соединений азота и фосфора.

В ходе изучения сезонных изменений видового состава альгобактериального сообщества супралиторальной ванны за весь период наблюдения было идентифицировано

по морфофизиологическим параметрам 4 вида пурпурных серных бактерий, 3 вида бесцветных серных, 1 вид зеленых серобактерий, 1 вид цианобактерий и 1 вид зеленых водорослей. Диатомовые водоросли не идентифицировались, и при подсчете их объединяли в одну группу «диатомовые водоросли».

Изменение общей численности альгобактериального сообщества супралиторальной ванны представлено на рис. 8.

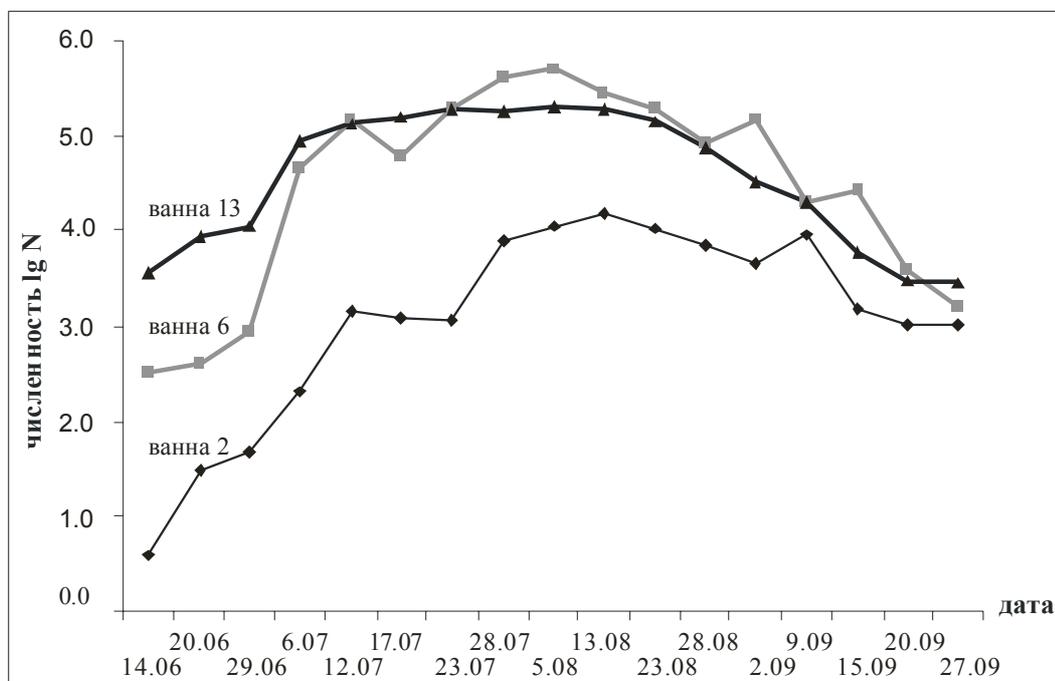


Рис. 8. Динамика общей численности в альгобактериальных сообществах супралиторальной ванны 2 и литоральных ванн 6 и 13 (2003год).

Популяции отдельных видов сменяли друг друга в течение исследуемого периода следующим образом: бесцветные серные бактерии родов *Beggiatoa* и *Achromatium* развивались самыми первыми. С конца июня по конец сентября доминирующее положение в сообществе по всему пространству занимают пурпурные серные бактерии *Thiocystis violacea* и *Thiopedia* sp.. Диатомовые водоросли присутствовали в пробах в течение всего периода наблюдения. Остальные виды микроорганизмов, составляющие минорную по численности компоненту сообщества, присутствовали только в отдельные периоды.

Поскольку проведенный корреляционный анализ не выявил зависимостей для отдельных видов от факторов среды, то исходные данные были преобразованы. Отдельные виды были объединены в группы, каждая из которых представляла собой ряд видов со сходными метаболическими возможностями. Анализ выявил достоверные зависимости изменения общей численности водорослей от сезонного изменения

температуры на периферии сообщества. В центральной части сообщества с изменением температуры коррелирует общая численность, численность пурпурных бактерий, водорослей, биомасса водорослей и биомасса пурпурных серных бактерий. На периферии сообщества была выявлена зависимость от изменения температуры для биомассы водорослей, биомасса бесцветных серных бактерий коррелировала с этим параметром отрицательно. Для других параметров корреляционный анализ не выявил достоверных корреляций.

Видовой состав альгобактериального сообщества литоральной ванны 6 оказался сходным с видовым составом сообщества супралиторальной ванны 2. Было идентифицировано по морфофизиологическим признакам 4 вида пурпурных серных бактерий, 2 вида бесцветных серных, 2 вида зеленых серобактерий и 4 вида цианобактерий. Диатомовые водоросли не идентифицировали, их объединили в одну группу под общим названием «диатомовые водоросли».

Доминирующими видами в течение всего периода наблюдения по всему пространству альгобактериального пятна были *Thiocystis violacea* и *Thiopedia* sp. Диатомовые водоросли, как и пурпурные серные бактерии, являлись численными доминантами в сообществе за весь период наблюдения. Плавное возрастание и убывание численности в сезоне отмечено только для пурпурных серных бактерий. Изменение численности остальных видов носило осциллирующий характер. Изменение общей численности и биомассы за период наблюдения представлены на рис. 8. Корреляционный анализ с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена выявил достоверные зависимости изменения общей биомассы, биомассы водорослей и пурпурных серных бактерий. На периферии сообщества с температурой связаны общая биомасса, биомасса пурпурных серных бактерий и водорослей. Для других параметров анализ достоверных корреляций не выявил.

В отличие от альгобактериальных сообществ супралиторальной ванны 2 и литоральной ванны 6, альгобактериальное сообщество литоральной ванны 13 характеризовалось максимальным видовым обилием ($w = 20$). Доминирующей по численности группой в течение всего сезона были пурпурные серные бактерии. *Thiocystis violacea*. Корреляционный анализ показал, что изменение общей численности микроорганизмов и водорослей зависело от изменений температуры. В меньшей степени с этим параметром коррелировала общая численность пурпурных серных бактерий. Что касается зависимости динамики биомассы от факторов среды, то корреляционный анализ выявил достоверные зависимости изменения биомассы пурпурных серных бактерий от температуры. Биомасса водорослей коррелировала с этим параметром также

положительно. Сравнение сезонных изменений в сообществе литоральной ванны 14 в разные годы (1987, 2003) выявило сходное изменение общей численности и доминирующих групп с июня по сентябрь.

Обсуждение полученных результатов.

Микробиологическое обследование 16-ти литоральных ванн Кандалакшского залива Белого моря выявило разнообразие видового состава альгобактериальных сообществ этих биотопов. Классификация исследованных объектов привела к выделению трех групп сообщества. Биотопы сообществ первой группы характеризовались минимальной вариабельностью среды в течение суток. Максимальная вариабельность отмечалась для биотопов литоральных ванн третьей группы, а биотопы второй группы занимали промежуточное положение.

На физико-химические параметры среды литоральных ванн влияют воды прилива и собственная деятельность альгобактериальной компоненты. Влияние бактериальной компоненты проявляется в изменении концентрации сероводорода, которую уменьшают бактерии, использующие H_2S в качестве донора электронов. Поступление сероводорода в литоральную ванну происходит в результате деятельности сульфатредуцирующих и серовосстанавливающих бактерий (Пучков, 1986). Цианобактерии и водоросли активно изменяют концентрацию кислорода. В наших исследованиях максимальное видовое обилие отмечено для биотопов с максимальной суточной вариабельностью среды. Сообщества литоральных ванн, расположенных ниже по разрезу супралитораль – литораль, характеризуются уменьшением видового обилия и уменьшением вариабельности среды в течение суток. Для альгобактериальных сообществ супралиторальных ванн отмечено минимальное видовое обилие и минимальная суточная вариабельность среды. Таким образом, в обследованных нами биотопах литоральных ванн время воздействия приливных вод на среду биотопа было фактором, определяющим вариабельность среды и, как следствие, разнообразие видовых структур альгобактериальных сообществ. Впервые проведенное исследование пространственной структуры альгобактериального сообщества в горизонтальном направлении выявило различия в видовой структуре центральной и периферической зон альгобактериального пятна. В центральной части сообщества реализуется максимальное число видов по сравнению с периферией. К периферии число видов уменьшается, а разница в численности между доминирующими и остальными видами сглаживается, что находит отражение в уменьшении значений индекса концентрации доминирования. Помимо неоднородности биотической составляющей, выявлена вариабельность физико-

химических параметров среды в пространстве биотопа. Было установлено, что основным фактором, достоверно связанным с изменением численности отдельных видов пурпурных серных и несерных бактерий, является сероводород. Причем на численность отдельных видов влияет и его концентрация, и граница зоны его распространения. В соответствии с границей сероводорода формируется вертикальная и горизонтальная структура сообщества. Высокие значения численности некоторых видов в центральной части альгобактериального пятна являются результатом активной миграции подвижных видов за зоной сульфидов. Необходимо отметить, что доминирующие виды, по сравнению с другими представителями альгобактериального сообщества, отличаются весьма малыми объемами клеток (0.35 мкм^3 – *Thiomicrospira* sp. и 1.05 мкм^3 – *Rhodobacter* sp.). Столь малые размеры дают преимущество этим видам в потреблении питательных веществ. Питание бактерий осуществляется путем молекулярной диффузии, и поступление субстрата в клетку пропорционально $1/R^2$ (Заварзин, 2001), и чем меньше размер, тем эффективнее поступление субстрата, тем выше шансы занять пространство биотопа. На периферии сообщества, располагаются виды, по объему клеток в несколько раз превосходящие виды, являющиеся численными доминантами. Помимо преимуществ, которые дает малый объем клеток, доминирующие виды обладают самым широким спектром метаболических возможностей. Так *Rhodobacter* sp. может расти и на свету и в темноте, в аэробных и анаэробных условиях, переключаясь на разные энергетические процессы: фотосинтез, анаэробное и аэробное дыхание.

При использовании одновременно двух методов отбора проб и учета численности микроорганизмов, удалось количественно зарегистрировать для трех видов пурпурных серных бактерий *Chromatium* sp., *Thiospirillum* sp. и *Thiocapsa* sp. обратимый переход от планктонной к бентосной форме существования в течение суток. Изменение численности планктонной составляющей этих видов коррелирует с перемещением границы сероводорода, как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях.

Наблюдения за изменением видовой структуры альгобактериальных сообществ различных биотопов в течение сезона выявили сходство в смене доминирующих видов в сообществах. Во всех биотопах в начале июня доминировали как по численности, так и по биомассе бесцветные серные бактерии. С середины июля по середину сентября во всех биотопах доминирующее положение занимали пурпурные серные бактерии. Существенный вклад в общую биомассу наряду с пурпурными серными бактериями альгобактериального сообщества литоральной ванны 6 внесли диатомовые водоросли. Минорная компонента в этот период времени различна для исследованных биотопов. С

середины сентября во всех биотопах наблюдалось преобладание по биомассе бесцветных серных бактерий и водорослей.

Подобное сходство в сезонной смене доминирующих групп в сообществах, различающихся по видовой структуре и физико-химическим параметрам среды, можно объяснить только наличием факторов, оказывающих одинаковое влияние на все сообщества одновременно. Корреляционный анализ не выявил зависимости изменения численности и биомасс отдельных видов от факторов среды. Такие зависимости удалось установить только на уровне объединения отдельных видов, сходных по физиологии, в группы. Основным фактором, достоверно оказывающим влияние на сезонные изменения численности и биомассы групп доминирующих видов за период наблюдения, была температура. Хотя корреляционный анализ не выявил зависимости, но логично предположить, что другим столь же значимым фактором, определяющим подобную сукцессию сообществ фототрофных микроорганизмов и водорослей, является освещенность. Действие остальных физико-химических параметров среды биотопов литоральных ванн проявляется в значимо более короткие сроки – часы и выражается в регулярных изменениях пространственной структуры альгобактериальных сообществ, как в вертикальном, так и в горизонтальном направлении.

Благодарности.

Автор глубоко признателен научному руководителю - Виктору Николаевичу Максиму за помощь и постоянные консультации; Владимиру Михайловичу Горленко - за полученные знания при работе с фототрофными микроорганизмами, Алексею Меркурьевичу Гилярову – за критические замечания, а также своим друзьям и близким.

Выводы

1. В литоральных и супралиторальных ваннах залива Нильмогуба, Кандалакшского залива Белого моря обнаружено 7 видов пурпурных серных, 2 вида пурпурных несерных, 2 вида зеленых серобактерий, 2 вида тионовых, 1 вид гетеротрофных спирилл и 7 видов цианобактерий.

2. Видовой состав альгобактериального сообщества в центральной и периферической областях существенно отличается. В центре по численности доминируют 1-2 вида, с небольшими размерами клеток, на периферии увеличивается число видов и размер клеток каждого вида. Подобная пространственная неоднородность сообщества обуславливается изменением границы распространения сероводорода в биотопе.

3. С перемещением границы анаэробной зоны связано также периодическое – в течение суток – изменение вертикального распределения видов в альгобактериальном сообществе.

4. Возрастание изменчивости физико-химических условий среды биотопов литоральных ванн в течение суток, связанное с приливно-отливными явлениями, приводит к увеличению видового разнообразия в альгобактериальных сообществах.

5. Изменение вертикальной структуры альгобактериального сообщества связано, в частности с регулярными обратимыми переходами некоторых видов микроорганизмов от планктонной к бентосной форме существования.

6. В течение летне–осеннего периода в альгобактериальных сообществах различных биотопов наблюдается сходный характер смены групп доминирующих видов.

Список работ, опубликованных по теме диссертации.

1. Пучков А.Н., Пучкова Н.Н., Ростовцева Е.Л., Малицкий С.В., Демчев В.В. Альгобактериальные сообщества литоральных ванн Белого моря // Тез. док. Второй региональной конференции «Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря». - Архангельск, 1985. – С.168 – 169.

2. Ростовцева Е.Л., Пучкова Н.Н. Структурная организация альгобактериального сообщества литоральной ванны Белого моря // Труды 19 научной конференции молодых ученых биологического ф-та МГУ «Проблемы современной биологии». - Москва, 25-29 апреля 1989, МГУ, ч.3 . - С.184-128, деп. в ВИНТИ 24 августа 1989, № 6712В.

3. Пучков А.Н., Малицкий С.В. Пучкова Н.Н., Ростовцева Е.Л. Альгобактериальные сообщества беломорской литорали. Интегральное описание // НДВШ Биологические науки. – 1990. - № 10. -С. 81 – 93.
4. Пучкова Н.Н., Ростовцева Е.Л., Пучков А.Н., Малицкий С.В. Видовой состав и структура литоральных сульфурет // НДВШ Биологические Науки. – 1990. - № 11. - С.74-81.
5. Пучков А.Н., Пучкова Н.Н., Ростовцева Е.Л., Малицкий С.В., Экологическое описание альгобактериальных сообществ литорали Белого моря (традиции и новации) // Биологический мониторинг прибрежных вод Белого моря / Отв. ред. Г.Е. Михайловский. – Москва.: Институт Океанологии им. П.П.Ширшова АН СССР, 1990. - С. 72-82.
6. Агеев Д.В., Пацаева С.В., Южаков В.И., Ростовцева Е.Л. Собственная флуоресценция пурпурных серных бактерий // Тез. док. науч. конф. «Физические проблемы экологии (экологическая физика)». - М.: МАКС Пресс, 2004. – С.129 -137.
7. Ростовцева Е.Л. Влияние прилива на структуру альгобактериального сообщества литорали Белого моря: Тез. док. Всероссийского симпозиума с международным участием «Автотрофные микроорганизмы» . - М.: МАКС Пресс, 2005. – С.64.
8. Ростовцева Е.Л. О новом способе отбора проб при исследовании альгобактериальных сообществ литоральных ванн: Тез. док. седьмой науч. конф. « Водные экосистемы и организмы». - М.: МАКС Пресс, 2006. – С. 89.
9. Ростовцева Е.Л., Пацаева С.В., Милюков А.С., Южаков В.И. Спектроскопическое определение численности пурпурных серных бактерий *Chromatium* sp. в культуре // Тез. док. седьмой науч. конф. « Водные экосистемы и организмы». - М.: МАКС Пресс, 2006. – С. 90.
10. Gorshkova O.M., Patsayeva S.V., Rostovtseva E.I., Yuzhakov V.I. Fluorescence of microorganisms, dissolved organic matter and its components in natural water // The 7th International Conference “ Atomic and Molecular Pulsed Lasers”: Conference Proceedings/ Eds. A.Klimkin and E.Kozlova , Tomsk. : IAO SB RAS, - 2006. – P.114.
11. Милюков А.С., Пацаева С.В., Южаков В.И., Ростовцева Е.Л. Спектроскопическое исследование культуры пурпурных серных бактерий *Chromatium* sp. в водной среде // Вестник Московского университета. Серия 3. Физика. Астрономия. – 2007. - №3. – С. 46-49.