

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ВОДОЕМОВ С ПОЗИЦИЙ КОНЦЕПЦИИ АССОЦИАТИВНОГО СИМБИОЗА

Анализ структурной организации фитопланктонного сообщества водоемов выявил его многокомпонентность и сложную интегрированность по типу ассоциативного симбиоза. Разработаны методические подходы для определения отдельных компонентов (хозяин, доминантный и ассоциативный микропартнеры) с привлечением математического аппарата.

Ключевые слова: фитопланктон, ассоциативный симбиоз, структура сообщества.

Введение

В процессе функционирования природных экосистем значительную роль играет самоорганизация, т.е. самопроизвольное упорядочение структуры под воздействием внешних и внутренних факторов. К внутренним факторам относятся различные типы связей между организмами, образующими природные ассоциации, в том числе – симбиотические.

В современной трактовке симбиотические ассоциативные системы, или симбиотические ассоциации, предложено определять как взаимодействие между организмами, не предполагающее высокоспециализированных, облигатных связей между партнерами [7, 12]. При этом временной параметр взаимодействия партнеров ассоциаций не имеет определяющего значения. Дальнейшие исследования в этом направлении способствовали появлению концепции, получившей название «ассоциативный симбиоз». Ассоциативный симбиоз – это многокомпонентная интегральная система, включающая хозяина в качестве макропартнера (является своеобразным центром организации ассоциативного сообщества), стабильный доминантный микросимбионт и ассоциированные микросимбионты с разнонаправленными воздействиями, определяющими формирование, стабильность существования и продуктивность симбиоза в целом [2, 11].

Рассматривая с позиций ассоциативного симбиоза микробиоценозы, следует признать, что для микроорганизмов само понятие макропартнера довольно условно. Тем не менее, учитывая наличие функциональной специализации и коммуникативных связей, возникающих внутри сообщества микроорганизмов, можно говорить о формировании ассоциативного симбиоза по популяционно-коммуникативному сценарию [5, 6, 14]. Исходя из этого, с опреде-

ленной долей условности природные популяции микроорганизмов могут быть представлены в качестве макропартнера. Однако в этом случае должны быть определены критерии (признаки), позволяющие отличить популяции микроорганизмов конкретного сообщества, выполняющие роли макропартнера (хозяина), доминантных и минорных компонентов.

Поэтому, на примере функционирования природных фитопланктонных сообществ и не предвзято результаты ассоциативных взаимодействий (польза или вред), мы предприняли попытку оценить структурную организацию планктонных водорослей с позиций ассоциативного симбиоза и разработать методические подходы для определения его отдельных компонентов (хозяин, доминантный и ассоциативный микропартнеры) с привлечением математического аппарата.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили результаты многолетних (1982-2006 гг.) наблюдений за динамикой качественных и количественных показателей развития фитопланктона в летне-осенний период девяти водоемов озерного типа различной трофности [3, 16, 17, 18].

Отбор, фиксацию и обработку проб осуществляли по общепринятой методике [4, 15]. Идентификацию водорослей осуществляли по классическим методикам, как было описано ранее [20].

Для количественной оценки биоценотической значимости вида в фитопланктонных сообществах в работе использован показатель «индекс плотности» (ИП) Броцкой - Зенкевича в его первоначальном варианте [8], который рассчитывали по формуле: $ИП = \sqrt{(BN)}$, где ИП – индекс плотности, В – биомасса, а N – численность водорослей. С целью унификации полученных результатов вычисляли натуральный

логарифм (ln) значений ИП. Полученные материалы (около 17 000 первичных данных) подвергнуты статистической и математической обработке с использованием пакета программ Excel 2003, Statistika 6.0 for Windows XP.

За количественно-качественные показатели приняты выборки из результатов наблюдений за исследуемый период по частоте встречаемости структурных единиц сообщества более чем в 50% проб (за структурную единицу принимали таксоны рангом выше вида).

Структурно-функциональные взаимоотношения оценивали, используя метод корреляционных плеяд [19]. С этой целью между отобранными показателями был проведен парный корреляционный анализ, получены коэффициенты парной корреляции (r), произведен отсев связей $|r|$ менее 0,4 [9]. По корреляционным матрицам построены чертежи-графы, в которых отражена степень корреляционной связи: при $0,4 \leq r \leq 0,59$ связь признавали умеренной (средняя сила связи), при $r > 0,59$ – корреляцию считали значительной [10]. Доверительную оценку коэффициента корреляции проводили по t -критерию Стьюдента при уровне значимости $p = 0,05$.

Для определения стабильности структуры плеяд в целом и функциональной значимости отдельных элементов был применен подход очередного искусственного усечения структуры сообщества путем удаления сочленов, относящихся к одному отделу.

Результаты и их обсуждение

Анализ показал, что видовой состав фитопланктона озер представлен 639 видами, разновидностями и формами, принадлежащими к 8 отделам, 12 классам, 22 порядкам, 64 семействам и 164 родам (*Cyanophyta* - 77 таксонов рангом ниже рода, *Cryptophyta* - 4, *Dinophyta* - 21, *Bacillariophyta* - 52, *Chrysophyta* - 28, *Xanthophyta* - 18, *Euglenophyta* - 111, *Chlorophyta* - 328).

Последовательная смена доминирующих форм с преобладанием той или иной группы водорослей в планктоне обусловила многопиковый характер сезонной динамики численности и биомассы фитопланктона. Видовой состав постоянно изменялся, представляя собой динамически-пеструю картину. Поэтому, следуя идее о том, что предсказуемость событий возрастает с повышением уровня обобщения данных [21, 22, 23, 24, 25], для оценки функцио-

нальной нагрузки компонентов ассоциативных симбиозов фитопланктонного сообщества водоемов в работе были использованы таксоны рангом выше видового – рода и отделы, представляющие собой более стабильные единицы.

Учитывая, что одним из главных критериев ассоциативного симбиоза является многокомпонентность и относительное постоянство структуры, на следующем этапе работы были выявлены постоянные структурно-функциональные компоненты фитопланктонного сообщества, или, иными словами, константные роды водорослей. Для этого был использован подход, широко применяемый в гидробиологии, основанный на оценке встречаемости структурных единиц сообщества: константные (постоянные) – показатель встречаемости более 50%, второстепенные – 25-50%, случайные – менее 25% [1]. Критерием отбора константных родов водорослей выбрана частота их встречаемости более чем в 50% проб.

Из общего числа родов водорослей изученных водоемов (164 рода) этому условию соответствовали от 15 до 19 родов. Из них на долю *Chlorophyta* приходилось от 7 до 9 родов в зависимости от состава водорослей в исследуемых водоемах (*Ankistrodesmus* Corda, *Coelastrum* Nag., *Crucigenia* Morr., *Dictyosphaerium* Nag., *Didymocystis* Korsch., *Kirchneriella* Schmidle, *Oocystis* A. Br., *Scenedesmus* Meyen, *Tetraedron* Kutz. ex Korsch). В остальных отделах количество представленных родов колебалось по озерам от 0 до 3. *Cyanophyta* были представлены родами: *Anabaena* Borg., *Aphanizomenon* Morr., *Microcystis* (Kutz.) Elenk., *Lyngbya* Ag.; из *Xanthophyta* – *Centritractus* Lemm., *Goniochloris* Geitl.; *Bacillariophyta* – родами: *Stephanodiscus* Ehr., *Cyclotella* Kutz.; *Chrysophyta* – родом *Dinobryon* Ehr.; из *Euglenophyta* – *Euglena* Ehr., *Trachelomonas* Ehr., *Phacus* Duj.; а *Dinophyta* – родами: *Peridiniopsis* Lemm., *Peridinium* Ehr.

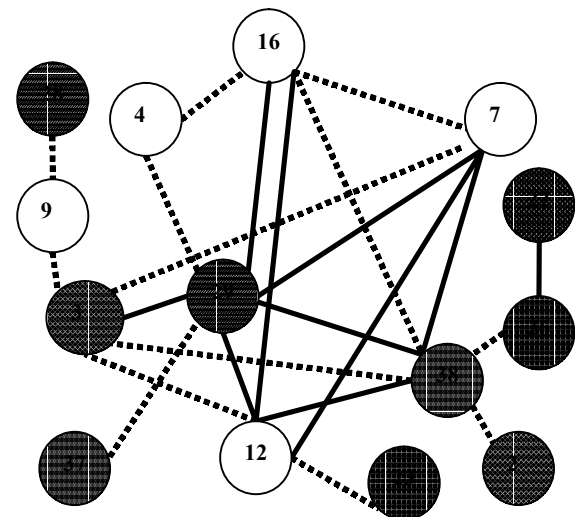
Учитывая, что основное в системе – не тождественность элементов, а наличие определенных связей [13], для установления качественных и количественных обусловленностей был проведен корреляционный анализ показателей развития водорослей отобранных родов. В результате получены комплексы, представленные в виде схем (чертежи-графы), включающие отобранные рода и отражающие количество и качество парных корреляционных связей между

ними (рис. 1). За комплекс здесь и далее нами принято фитопланктонное сообщество, состоящее из константных родов водорослей.

Каждая из схем имеет свои особенности, которые выражаются в количестве константных родов, в их составе (что отражает экологические особенности водоемов), а также во взаимосвязи между ними.

Поскольку в каждом из отделов водорослей по озерам встречались рода разного состава, с большим и малым количеством связей разного значения, используя вышеупомянутый подход обобщения, дальнейший анализ проводили на уровне отделов водорослей (в объеме константных родов).

Для выяснения значимости роли различных отделов водорослей и определения компонентов ассоциативного симбиоза фитопланктонного сообщества был проведен повторный парный корреляционный анализ с применением поочередного искусственного



Условные обозначения к рисункам

----- Коэффициент корреляции от 0,40 до 0,59
 ————— Коэффициент корреляции от 0,6 до 0,85

- – Cyanophyta (2 – Aphanizomenon Morr.; 3 – Microcystis (Kutz.) Elenk.)
- – Chlorophyta (4 – Ankistrodesmus Corda; 7 – Crucigenia Morr.; 9 – Didymocystis Korsch.; 12 – Oocystis A. Br.; 16 – Tetraedron Kutz. ex Korsch.)
- – Xanthophyta (22 – Goniochloris Geitl.)
- – Bacillariophyta (23 – Stephanodiscus Ehr.; 36 – Cyclotella Kutz.)
- – Euglenophyta (28 – Euglena Ehr.; 29 – Trachelomonas Ehr.)
- – Dinophyta (37 – Peridiniopsis Lemm.; 38 – Peridinium Ehr.)

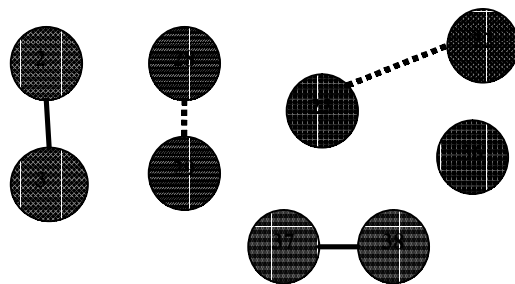
Рисунок 1. Чертеж-граф структуры постоянного сообщества фитопланктона озера Беленовское (все отделы водорослей)

усечения структуры комплекса путем поочередного удаления его сочленов, относящихся к одному отделу.

Построенные чертежи-графы показали, что во всех исследованных водоемах при отсутствии зеленых водорослей общая схема корреляционных связей комплекса кардинально менялась: вся плеяда рассыпалась на отдельные фрагменты, возникали новые связи, сила связей изменялась (рис. 2).

Напротив, поочередное искусственное исключение прочих отделов не приводило к такому радикальному изменению – общие контуры чертежа-графа в целом сохранялись. Полученные результаты свидетельствуют в пользу того, что системообразующим центром структурно-функциональной организации комплекса водорослевого сообщества и одновременно основным претендентом на роль хозяина являются *Chlorophyta*.

Сохранение общей схемы структуры комплекса водорослевого сообщества при изъятии сочленов других отделов осуществлялось за счет взаимозамещения элементов сообщества (с теми же коэффициентами корреляции) с образованием «цепочек замещения». «Цепочки замещения», образованные последовательным перемещением сочленов водорослевого комплекса в плеяде, были различной длины. Так, на схеме комплекса озера Беленовское при искусственном усечении синезеленых водорослей прослеживались два варианта максимально длинных цепочек замещения, начальным звеном которых были изъятые *Cyanophyta*. Их нишу в плеяде занимали эвгленовые водоросли. В свою очередь *Euglenophyta* замещались динофитовыми,



(Условные обозначения как на рис. 1).

Рисунок 2. Чертеж-граф структуры постоянного сообщества фитопланктона озера Беленовское при искусственном усечении Chlorophyta. Разрушение сообщества, распад связей, характеризующие зеленые водоросли как основное структурное звено

Dinophyta - диатомовыми. *Bacillariophyta* в одном варианте цепочки были замещены желто-зелеными (рис. 3).

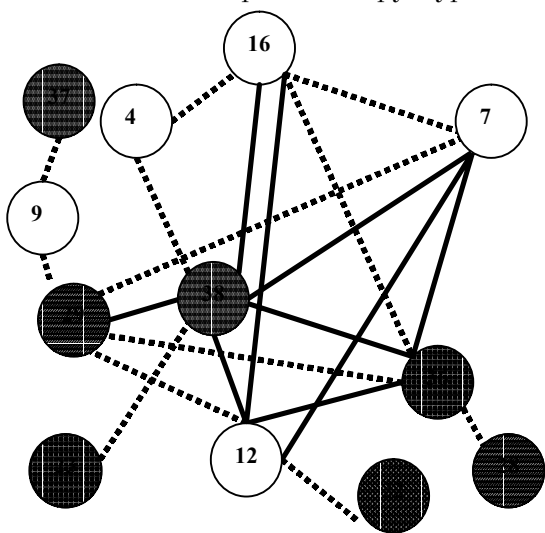
Самые короткие цепочки замен на чертеже-графе этого водоема наблюдались при усечении *Bacillariophyta*, замещаемых *Xanthophyta*. Усечение желто-зеленых не приводило к появлению «цепочки замещения» (рис. 4).

Аналогичный подход при изучении структурной организации комплекса альгосообщества других водоемов выявил достаточно пеструю картину «цепочек замещения». Тем не менее, была установлена общая закономерность: в процессе перестройки компонентов постоянного сообщества фитопланктона всех исследованных водоемов происходила замена сочленов, характеризующаяся последовательностью: *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta* (при перемещении по «цепочке» место эвгленовых водорослей занимали динофитовые, а на место *Dinophyta* становились диатомовые), что выявляет ее универсальный характер.

Таким образом, с одной стороны, выявлена взаимозависимость *Euglenophyta*, *Dinophyta*, *Bacillariophyta* друг от друга, а также важность этих отделов для сохранения структуры водо-

рослевого сообщества. С другой стороны, их искусственное усечение из водорослевого комплекса не приводило к такому радикальному изменению, как вызываемое изъятием *Chlorophyta*. Вероятно, их функциональное предназначение заключается в регуляции устойчивости структуры водорослевого сообщества, что характеризует их с точки зрения ассоциативного симбиоза как доминантных партнеров.

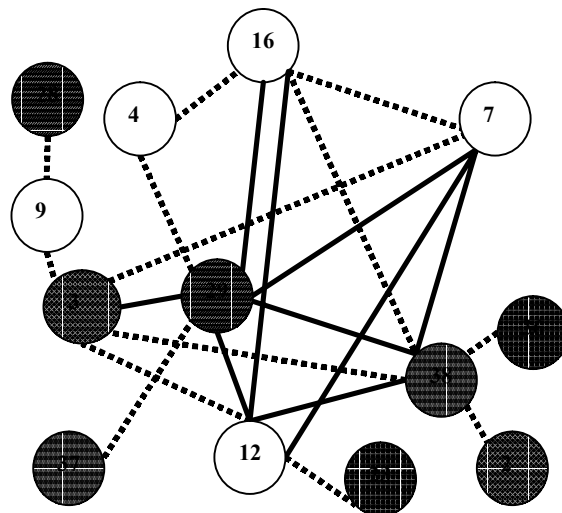
На чертежах-графах каждого из озер обнаружены также достаточно индивидуальные замены, которые, вполне вероятно, обусловлены экологическими особенностями этих водоемов. Так, в мезотрофных с признаками эвтрофирования водоемах искусственное усечение желто-зеленых водорослей не приводило к появлению «цепочки замещения», все сочлены плеяды оставались на своих местах. При исключении золотистых водорослей их место занимали желто-зеленые (*Xanthophyta* > *Chrysophyta*). При исключении диатомовых водорослей их место занимали желто-зеленые либо золотистые (*Xanthophyta* > *Bacillariophyta*; *Chrysophyta* > *Bacillariophyta*). При усечении синезеленых выстраивалась «цепочка замещения» *Chrysophyta* > *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta* > *Cyanophyta* либо *Xanthophyta* > *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta* > *Cyanophyta*.



Бacillariophyta (36)®Dinophyta (38)®Euglenophyta (29)
®Cyanophyta (3) Xanthophyta (22)®Bacillariophyta
(23)®Dinophyta (37)®Euglenophyta
(28)®Cyanophyta (2)

(Условные обозначения как на рис. 1)

Рисунок 3. Чертеж-граф структуры постоянного сообщества фитопланктона озера Беленовское при искусственном усечении Cyanophyta. Демонстрация цепочки взаимозаменяемости отделов водорослей



(Условные обозначения как на рис. 1)

Рисунок 4. Чертеж-граф структуры постоянного сообщества фитопланктона озера Беленовское при искусственном усечении Xanthophyta. Сохранение практически без изменений исходной схемы. Xanthophyta – возможные ассоцианты

В эвтрофных водоемах усечение желто-зеленых также не приводило к появлению «цепочки замещения». При исключении диатомовых наблюдалась аналогичная картина, однако иногда их место занимали желто-зеленые (*Xanthophyta* > *Bacillariophyta*). При усечении синезеленых выстраивалась «цепочка замещения» *Chrysophyta* > *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta* > *Cyanophyta* либо *Xanthophyta* > *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta* > *Cyanophyta*.

Наиболее пестрая картина замещения сочленов плеяд отмечалась в мезотрофных водоемах. Здесь место золотистых водорослей занимали либо желто-зеленые, либо синезеленые (*Xanthophyta* > *Chrysophyta*; *Cyanophyta* > *Chrysophyta*). С усечением желто-зеленых формировались «цепочки замещения» *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta* > *Xanthophyta* либо *Xanthophyta* просто выпадали из общей схемы чертежа-графа и т. д.

Однако в комплексе фитопланктона каждого из водоемов были отмечены сочлены, искусственное усечение которых не порождало формирование «цепочки замещения», они просто «выпадали» из чертежа-графа. Исходя из этого, можно предположить, что такие сочлены комплекса играют роль минорного компонента. Тем не менее, при условии отсутствия основных доминантов они могут участвовать в цепочках замен, переходя в доминантный комплекс, что подчеркивает их ассоциативную роль.

Учитывая, что первоначально из базы данных были отсечены водоросли, частота встречаемости которых была менее 50%, ассоциантов может быть значительно больше. Ассоциативные микросимбионты играют сопутствующую роль, по-видимому, не оказывают прямого влияния на структуру сообщества, но необходимы для регуляции взаимоотношения хозяина с остальными компонентами водорослевого сообщества.

В результате установлено существование компонентов водорослевого сообщества трех

уровней значимости: основные, на которых держится вся структура сообщества, – основной партнер (хозяин); доминантные микросимбионты с «цепочкой замещения», принимающие участие в регуляции устойчивости структуры сообщества; ассоциативные компоненты, отсутствие которых не влияет на общую схему структуры фитопланктонного сообщества, но значимость которых при определенных условиях повышается.

Таким образом, результаты проведенных исследований свидетельствуют, что при заданном сочетании условий, по-видимому, формируется вполне определенный комплекс водорослей, с общим структурным алгоритмом взаимоотношений по типу ассоциативного симбиоза, включающим взаимодействие хозяина (макропартнера), который является своеобразным системообразующим центром формирования сообщества, с постоянными микропартнерами, представленными группой взаимозаменяемых элементов и сопутствующими минорными компонентами сообщества.

Заключение

Подводя итог вышесказанному, следует отметить, что анализ структурно-функциональной организации фитопланктонного сообщества водоемов выявил его многокомпонентность и сложную интегрированность по типу ассоциативного симбиоза. В структуре комплекса может происходить замена элементов с образованием «цепочек замещения», но общая схема сохраняется при условии сохранения преемственности между элементами и типами связи. Установлена зависимость «цепочек замещения» от экологических особенностей водоемов и универсальность «цепочки замещения» *Bacillariophyta* > *Dinophyta* > *Euglenophyta*. Получен алгоритм определения структурированности фитопланктонного сообщества, сформированного по типу ассоциативного симбиоза, включающий в себя анализ количественно-качественных связей и искусственное усечение отдельных членов сообщества.

Список использованной литературы:

1. Баканов А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Количественные методы экологии и гидробиологии (Сборник научных трудов, посвященный памяти А.И. Баканова). Тольятти: СамНИЦ, 2005. С. 37-67.
2. Бухарин О.В., Лобакова Е.С., Немцева Н.В., Черкасов С.В. Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 264 с.
3. Бухарин О.В., Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В. Новый метод оценки трофического статуса лентических водоемов // Известия Самарского научного центра РАН, 2008. Т. 10. 5/1. С. 229-234.

4. Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
5. Глаголева О.Б., Зенова Г. Ш., Добровольская Т.Г. Взаимодействие водорослей и бактерий - спутников в ассоциативных культурах // Альгология, 1992. Т.2. № 2. С. 57-63.
6. Грузина В.Д. Коммуникативные сигналы бактерий // Антибиотики и химиотерапия, 2003. Т. 48. № 10. С. 32-39.
7. Емцев В.Т., Чумаков М.И. Критерий ассоциативности для бактерий, находящихся в diazотрофном биоценозе с небобовыми растениями // Микробиол. журн., 1988. Т. 50, № 3. С. 93-101.
8. Зенкевич Л.А., Броцкая В.А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцева моря // Учен. зап. МГУ. Зоол., 1937. № 3. С. 203-226.
9. Кулаишев А.П. Методы и средства комплексного анализа данных. М.: Форум: ИНФРА-М, 2006. 512 с.
10. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
11. Лобакова Е.С. Ассоциативная симбиология на примере растительных симбиозов // Вестник московского университета. Сер. 16. Биология, 2006. № 4. С. 9-16.
12. Лукин С.А., Кожевин П.А., Звягинцев Д.Г. Азоспириллы и ассоциативная азотфиксация у небобовых культур в практике сельского хозяйства // Сельскохозяйственная биология, 1987. № 1. С. 51-58.
13. Малиновский А.А. Общие вопросы строения систем и их значение для биологии // Вопросы методологии системного исследования. М.: Наука, 1970. С. 146-183.
14. Олескин А.В., Ботвинко И.В., Цавкелова Е.А. Колониальная организация и межклеточная коммуникация у микроорганизмов // Микробиология, 2000. Т. 69, № 3. С. 309-327.
15. Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М.: Изд-во «Университет и школа», 2003. 157 с.
16. Степанова Т.Н. Особенности развития фитопланктона и продуцирования первичного органического вещества в пойменных озерах реки Урал / Автореферат. ... к.б.н., Кишинев, 1988. 19 с.
17. Степанова Т.Н. Сапробиологическая характеристика фитопланктона водоемов поймы реки Урал // Деп. в ВИНТИ 03.04.90. № 1806. 16 с.
18. Степанова Т.Н. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества некоторых озер поймы р. Урал (Оренбургская область) // Труды института биоресурсов и прикладной экологии. Вып. 1. Оренбург, ОГПУ, 2000. С. 5-14.
19. Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. ун-та. Серия биол. 1959. № 9. Вып. 2. С. 137-141.
20. Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В., Шабанов С.В. Альгофлора Оренбуржья. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 202 с.
21. Cottingham K.L. // Phytoplankton responses to whole lake manipulations of nutrients and food webs: Thesis, University of Wisconsin, 1996.
22. McGrady-Steed, J., P. M. Harris, and P. J. Morin. 1997. Biodiversity regulates ecosystem predictability. Nature V. 390: 162-165.
23. Naeem S., Li S. // Nature. 1997. V. 390. P. 507.
24. Tilman D. // Ecology. 1996. V. 77. P. 350.
25. Scheffer M., Rinaldi S., Huisman J., Weissing F.J. // Hydrobiology. 2003.V. 491. P. 9.

**Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований
Президиума РАН «Биологическое разнообразие»**

**Yatsenko-Stepanova T.N., Nemtseva N.V.
STRUCTURAL ORGANIZATION OF PHYTOPLANKTON COMMUNITY OF PONDS FROM THE POINT OF
VIEW OF CONCEPTION OF ASSOCIATIVE SYMBIOSIS**

The analysis of the structural organization of phytoplankton community of ponds revealed its multidimensional and complex integrality at the type of associative symbiosis. Methodical approaches to determine the individual components (master, dominant and associative mikropartnery) involving mathematics apparatus were worked out in this article.

Key words: phytoplankton, associative symbiosis, community structure.

Сведения об авторах:

Яценко-Степанова Т.Н. лаборатория природных микробиоценозов Института клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН, кандидат биологических наук, доцент
460000 г. Оренбург ул. Пионерская, 11, тел.: (3532) 775417, e-mail: IgorYatsenko@mail.ru

Немцева Н.В. лаборатория природных микробиоценозов Института клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН, доктор медицинских наук, профессор
460000 г. Оренбург ул. Пионерская, 11, e-mail: ikvs@esoo.ru