

УДК 593.17 : 574.583(504.456)

**ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИНFUЗОРИЙ ПЛАНКТОНА
В ПОЛИГУМОЗНОМ ВОДОЕМЕ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ
(СРЕДНЕЕ ПОВОЛЖЬЕ)**

© 2019 С. В. Быкова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Статья поступила в редакцию 19.02.2019

В работе представлены данные по развитию инфузорий планктона в разных биотопах полигумозного стратифицированного водоема – «болотного окна» (оз. Долгое), расположенного в заповедной зоне Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Максимальные значения численности и биомассы инфузорий в 2006 г. составляли соответственно 3914 тыс. экз./м³ и 392 мг/м³, а в 2007 г. – 5716 тыс. экз./м³ и 822 мг/м³. Средние значения в целом для водоема – 1225 тыс. экз./м³ и 130 мг/м³. К особенностям сообщества инфузорий данного водоема можно отнести преобладание в составе структурообразующих видов миксотрофных инфузорий во всем столбе воды как по числу видов, так и по численности и по биомассе. При этом в условиях более окрашенной воды вклад миксотрофов в средние показатели сообщества в столбе воды был выше (74 % численности и 91 % по биомассе), по сравнению с «менее» цветной водой (59 % численности и 87 % биомассы, соответственно). Для зарослевых биотов озера характерно образование значительных агрегированных скоплений крупных видов-миксотрофов. В отличие от светловодных стратифицированных, в т.ч. меромиктических водоемов, где основная часть инфузорного сообщества сосредоточена у границы кислородной и бескислородной зон с образованием узких максимумов, в оз. Долгое максимумы численности и биомассы сосредоточены в кислородной зоне и охватывают широкую зону. В целом, вертикальное распределение сообщества инфузорий в водном столбе, по сравнению с горизонтальным, более гетерогенно.

Ключевые слова: инфузории, окно в сплаvine, полигумозное озеро, миксотрофные инфузории, цветность, вертикальное распределение, неоднородность распределения

ВВЕДЕНИЕ

Оптические свойства водных масс и, цветность в частности, являются важным фактором для гидробионтов в пресных водоемах и часто учитываются во многих классификациях озер и водохранилищ [1]. При всем разнообразии таких классификаций в целом озера делятся на олигумозные, мезо- и полигумозные. Полигумозными считаются водоемы с цветностью более 160 °Pt-Co, или XIX-XXI и более по шкале Фореля-Уле. Такие водоемы обычны для гумидной зоны. Известно, что в целом средние величины цветности озер тундры, тайги (68-69 °Pt-Co) и смешанных лесов (49 °Pt-Co) не выходят за пределы мезогумозного класса, однако в каждой природной зоне имеются все классы цветности [1]. Так, в Раифском участке Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ), расположенного на границе южнотаежной зоны с зоной широколиственных лесов, значительная часть малых озер

(площадь, в основном, менее 35 га) – это водоемы с окрашенной водой. И из них озера Илантово, Линево, Карасиха, Долгое и Гнилое относятся к классу полигумозных [1], или темноокрашенных (100-200 °Pt-Co) и исключительно темноокрашенных (>200 °Pt-Co) [2]. Считается, что в условиях тайги показатели цветности обычно растут с увеличением условного водообмена. Так, в более проточных озерах Линево и Карасиха цветность выше (до 430 °Pt-Co и 380 °Pt-Co, или до XXI по шкале Фореля-Уле), чем в «окнах» сфагновых сплавин (220 °Pt-Co, или X) в оз. Долгое и Гнилое [3, 4]. Гуминовые кислоты влияют и на минерализацию, поскольку способствуют разложению солей и переходу их в донные отложения. Именно поэтому в полигумозных раифских озерах минерализация ниже: от 22 до 58 мг/л (на поверхности) и от 44 до 125 мг/л (у дна), чем в мезогумозных (оз. Белое, Раифское) – до 344 мг/л у поверхности и 451 мг/л у дна, соответственно. Многие гумозные озера часто являются стратифицированными, т.к. из-за низкой прозрачности, в тонком поверхностном слое воды поглощается большая часть солнечного излучения. Особое положение в гидрографической системе озер занимают так называемые «окна

Быкова Светлана Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии простейших и микроорганизмов.

E-mail: svbykova@rambler.ru

в сплавинах», например изолированное оз. Долгое, расположенное в заболоченной котловине. В рамках мониторинга озерных экосистем заповедника в нем и ранее проводились исследования фито- и зоопланктона [5–7]. Однако представления о вертикальном распределении гидробионтов в основном, ограничивались исследованиями по слоям (эпи-, мета-, гипolimнион) зоопланктона [6]. Отсутствие полноценных данных по распределению гидробионтов в толще воды могут исказить истинную картину продуктивности озер. В 2006 г. впервые исследовались и инфузории. Цель работы – выявить количественный уровень и специфику развития инфузорий в оз. Долгое в целом по акватории и с учетом их вертикального распределения в водной толще.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ.

Отбор проб проводили 17 июля 2006 г. и 6 августа 2007 г. Для исследования вертикальной неоднородности распределения сообщества инфузорий отбор проб осуществляли в центре «болотного окна» батометром через каждый метр от поверхности до горизонта 4 м и далее до дна – через каждые 2 м, для исследования горизонтальной гетерогенности – в приповерхностных горизонтах биотопов, образованных сообществами макрофитов: водокраса обыкновенного *Hydrocharis morsus-ranae* L. (1753), сабельника болотного *Comarum palustre* L. (1753) кувшинки белой *Nymphaea alba* L., 1753, элодеи канадской *Elodea canadensis*, мха р. *Fontinalis*. Для сравнения сообществ инфузорий из разных биотопов (включая открытую часть водоема) использовали, за небольшим исключением, только поверхностные пробы. Количественный учет осуществляли на фиксированных сулемой препаратах, качественный – с применением стандартных протоzoологических методик окрашивания аргирома и ядер. Для анализа видовой структуры использовали индексы видовой разнообразия Шеннона и Симпсона, выравненности Пиелу, доминирования Симпсона; сравнение фауны

инфузорий сообществ в разных экотопах проводили по коэффициенту Сьеренсена.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристика условий в водоеме.

Оз. Долгое – это непроточный полигузмозный водоем, с низкой минерализацией и низкой активной реакцией среды, относительно глубокий ($h=12,5$ м), стратифицированный, с дефицитом кислорода и незначительным содержанием сероводорода у дна (табл. 1). Подробное описание морфометрических и физико-химических характеристик оз. Долгое приводится в работах [3–5]. В исследованный нами период термический режим озера соответствовал типу стратифицированного водоема. Однако в 2006 г. классического «изгиба» температурной кривой не наблюдалось: температура снижалась на 20°C от поверхности до 4 м; в 2007 г. термоклин был тоже растянут – от 1 м до 6 м. В целом, в 2006 г. столб воды был более прогрет (на 1,3 °C). Граница кислородной и бескислородной зон (0мгО/л) располагалась в 2006 г. на глубине 3 м, а в 2007 г. – чуть ниже 4 м. Снижение цветности в 2007 г., по сравнению с 2006, сопряжено с увеличением рН и снижением прозрачности (табл. 1). В данном случае можно предположить, что снижение прозрачности, а не ее увеличение (как известно, цветность и прозрачность связаны обратной зависимостью) обусловлено, увеличением количественного развития фитопланктона. Это подтверждается и тем, что средняя концентрация хлорофилла *a* (Хл *a*) в фотической зоне в оз. Долгое, по данным М.Ю. Горбунова [8], заметно повысилась с 15,6 мкг/л до 43,2 мкг/л. В 2007 г. максимум Хл *a* зарегистрирован на глубине 2 м. При этом отмечается и заметное увеличение, по сравнению с 2006 г. [8], концентрации Бхл *a* и Бхл *d*, свидетельствующих об усилении развития пурпурных и зеленых серных бактерий (максимум на глубине 3 м). В целом, главный максимум численности бактериопланктона в 2006 г. располагался именно в области оксиклина (3–3,5 м) [9]. По содержанию Хл *a* озеро можно отнести

Таблица 1. Оптические и физико-химические характеристики воды в оз. Долгое

Параметр	17.07.2006		06.08.2007	
	пов.	дно (8м)	пов.	дно (12м)
Прозрачность, м	1,5	-	0,95	-
Цветность, °Pt-Co	220	-	170	-
T, °C	26,9	6,2	25	4
O ₂ , мг/дм ³	7,03	0	8,5	0
pH	6,6	5,6	7,05	5,3
H ₂ S, мг/дм ³	0	0,073	0	0,061
Минерализация, мг/дм ³	24	44	-	-

Примечание. Таблица составлена по данным автора, М.Ю. Горбунова [8, 9]; Е.Н. Унковской и О.Ю. Тарасова [4]; данные по минерализации и содержанию сероводорода и сульфидов любезно предоставлены сотрудником заповедника Е.Н. Унковской; «-» – нет данных

Таблица 2. Видовой состав инфузорий планктона в разных биотопах оз. Долгое в 2006-2007 гг.

Вид	Пелагиаль (зоны)				Литораль					v, %
	аэробная		анаэробная		водокрас	сабельник	кувшинка	элодея	мох	
	2006 г.	2007 г.	2006 г.	2007 г.						
<i>Acaryophrya sphaerica</i> Foissner, 1983		+								4.5
<i>Amphileptus</i> cf. <i>procerus</i> (Penard, 1922)						+				4.5
<i>Askenasia volvox</i> (Eichwald, 1852)	++	+			++	++		++		40.9
<i>Aspidisca</i> gen.sp.						++		++	+++	13.6
<i>Balanion planctonicum</i> Foissner et al., 1994		+								9.1
<i>Caenomorpha medusula</i> Perty, 1852			++							18.2
<i>Chilodonella uncinata</i> (Ehrenberg, 1838)						+				4.5
<i>Cinetochilum margariaceum</i> Perty, 1852	+	+			++					18.2
<i>Coleps hirtus</i> (Muller, 1786)					+	+		+++		13.6
<i>C. hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831	+	+								9.1
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i> Stokes, 1884		++						++	++	27.3
<i>Cyclidium</i> spp.	+++	+	+		+	++	++		++	50.0
<i>Cyclidium</i> , sp. (с симбиотическими водорослями)	+									9.1
<i>Cyrtolophosis</i> cf. <i>elongata</i> (Schewiakoff, 1892)						+	++	++		13.6
<i>Cyrtolophosis mucicola</i> Stokes, 1888		+			++	++	++	++	++	36.4
<i>Dexiotricha</i> cf. <i>granulosa</i> (Kent, 1881)	+	+++	++							40.9
<i>Disematostoma butschlii</i> Lauteborn, 1894		+++		+++						22.7
<i>Enchelys pupa</i> Müller, 1786		+								4.5
<i>E. simplex</i> Kahl, 1926		+								9.1
<i>Euplotes diadaleos</i> Diller & Kounarius, 1966			+							4.5
<i>Frontonia acuminata</i> (Ehrb., 1833)		+			+		++			13.6
<i>F. leucas</i> (Ehrb., 1838)		++	++	+++						50.0
<i>Furgasonia trichocystis</i> (Stokes, 1894)		+								4.5
<i>Glaucoma</i> cf. <i>frontata</i> (Stokes, 1886)							++			4.5
<i>Halteria grandinella</i> (O.F. Muller, 1773)	+++	+++	+		+++	++		+++	+++	50.0
<i>Halteria</i> sp.	++	+++		+++	++	+++	++	+++	++	59.1
<i>Haplocaulus</i> sp.					+					4.5
<i>Histiobalantium natans</i> Clap. & Lachm., 1858		++	+++	+++						54.5
<i>Lagynophrya acuminata</i> Kahl, 1935		+	++		++					31.8
<i>Lembadion bullinum</i> Perty, 1852				++						4.5
<i>Limnostrombidium pelagicum</i> (Kahl, 1932)	+	+								18.2
<i>L. viride</i> (Stein, 1867)		+								9.1
<i>Litonotus crystallinus</i> (Vuxanovici, 1960)		+								9.1
<i>Litonotus</i> spp. (<i>L. varsaviensis</i> Wrzesniowsky, 1870; <i>L. lamella</i> (Ehrb.))	+									9.1
<i>Ophryoglena flava</i> (Ehrb., 1833)	+	+								9.1
<i>Ophryoglena</i> sp.		+								4.5
<i>Oxytricha</i> sp.							++			4.5
<i>Paramecium</i> cf. <i>aurelia</i> (Ehrb., 1838) complex	+									4.5
<i>Pelagohalteria viridis</i> (Fromentel, 1876)	++	++	+		++	+++			+++	50.0
<i>Pelagostrombidium mirabile</i> (Penard, 1916)	++	++	++		++	++		++	++	68.2
<i>Pelagothrix plancticola</i> Foissner et al., 1995		+	+++	++						45.5
<i>Placus luciae</i> Kahl, 1926									+	4.5
<i>Pseudoblepharisma tenue</i> var. <i>viride</i> Kahl, 1926		+		+++						27.3
<i>Rhabdoaskenasia minima</i> Krainer & Foissner, 1990		+								9.1
<i>Rimostrombidium</i> spp.	++	++			+					22.7
<i>Rimostrombidium velox</i> (Faure-Fremiet, 1924)	++	+			++	++			+	40.9
<i>Rimostrombidium lacustris</i> (Foissner, Skogstad & Pratt, 1988)	++	++				+			+	31.8
<i>Spathidium viride</i> Kahl, 1926	+	+								13.6
<i>Stentor amethystinus</i> Leidy, 1889	++		++			++	+++	++		36.4
<i>Stichotricha secunda</i> Perty, 1849								++		4.5
<i>Stokesia vernalis</i> Wenzich, 1929	++	++	++							54.5
<i>Strobilidium caudatum</i> (Fromentel, 1876)					+	+			+++	13.6
<i>Strombidinopsis setigera</i> Stokes, 1885		+			+	+			++	18.2
<i>Trachelius ovum</i> (Ehrenberg, 1831)								++		4.5
<i>Urocentrum turbo</i> (O.F. Muller, 1786)		+								4.5
<i>Urotricha</i> spp. (17-25 мкм) (<i>U. farcta</i> Clap. & Lachmann, 1859; <i>U. furcata</i> Schewiakoff, 1893; <i>U. globosa</i> Schewiakoff, 1892)	+	++			++	++		++	+	54.5
<i>Urotricha</i> spp. (>60 мкм)		++								9.1
<i>Urotricha</i> spp. (<i>U. apcheronica</i> Alekperov, 1984; <i>U. pelagica</i> Kahl, 1935)	++	+	+							9.1
<i>Vorticella</i> cf. <i>chlorostigma</i> (Ehrenberg, 1831)	+++	+	+++		++	++			+	54.5
<i>Vorticella</i> spp.		+			+++	++	++	+++	++	27.3
из п/кл Hypotrichia (cf. <i>Paraurostyla viridis</i> Stein 1859) Borror, 1972 или cf. <i>Oxytricha chlorelligera</i> KAHN, 1932)	+	++	+	+++						36.4

Примечание. +++ – доминирование вида (вклад > 10 % общей численности); ++ – субдоминирование (1 % < N < 10 %); + – наличие вида (0 % < N < 1 %); v, % – частота встречаемости

к эвтрофному типу. Показатели зоопланктона неоднозначно характеризуют трофический статус озера: значения биомассы свидетельствуют об α - олиготрофии, а значения индекса Шеннона – о мезотрофии [7].

Общая характеристика фауны инфузорий

Всего за исследованный период было зарегистрировано более 60 видов инфузорий (табл. 2): порядка 50 видов – непосредственно в центре «окна в сплаvine» (учитывались виды во всем столбе воды), т.е. в пелагической глубоководной части, 31 вид – рядом со сплавиной, т.е. в зарослях макрофитов (водокрас, сабельник, кувшинка, элодея и мох). Фаунистическое сходство инфузорий двух биотопов (пелагического и зарослевого) в целом невелико – 47%, однако это значительно выше данного показателя (7,3%) в мелком (глубиной 2,4 м) заболачивающемся полигуозном оз. Илантово и сравнимо с глубоким (h=19,5 м) мезогуозным оз. Раифское (43%) [10, 11]. Из 47 видов инфузорий, зарегистрированных в 2006 г. вообще во всех биотопах в планктоне оз. Долгое, 17 видов (36%) встречены только в зарослях макрофитов, что свидетельствует о меньшей специфичности зарослевой фауны, по сравнению с мелководным оз. Илантово, где этот показатель составил почти 85%. Ценотическое сходство (коэффициент Серенсена) видового состава инфузорий пелагиали с зарослевыми биотопами уменьшалось в ряду: мох (57 %) – сабельник (55 %) – водокрас (52 %) – элодея (31 %) – кувшинка (19 %). Вызывает удивление тот факт, что фауна инфузорий, формирующаяся в консорциях пространственно более «близких» к пелагиали типов макрофитов – с плавающими листьями и погруженно-водных, характеризуется наименьшим сходством. Ранее было показано, что максимальным сходством с пелагической фауной, напротив, характеризуются сообщества инфузорий в биотопе растений с плавающими листьями [10]. В целом, в оз. Долгое наиболее сходной оказалась фауна инфузорий, формирующаяся в планктоне сообществ сабельника и мха (коэффициент Серенсена – 81 % и сабельника и водокраса – 70 %).

В целом, в поверхностных горизонтах по всему зеркалу водоема чаще (в более 50 % проб) встречались *Halteria* sp., *Vorticella* spp. на планктонных водорослях, *Cyclidium* spp., *Halteria grandinella*, *Pelagostrombidium mirabile*, *Urotricha furcata*, *Askenasia volvox*, *Pelagohalteria viridis*, *Rimostrombidium velox*. Кроме перечисленных, в поверхностных слоях воды открытой части водоема более чем в половине проб регистрировались *Stokesia vernalis*, *Vorticella* cf. *chlorostigma*, представитель из п/кл. *Hypotrichia* (предположительно, *Paraurostyla viridis*), *Limnostrombidium pelagicum*, *Pseudoblepharisma tenue* var. *viride*, *R. lacustris* и мелкие инфузории р. *Rimostrombidium*,

а в планктоне экотопов, образованных зарослями макрофитов – *Cyrtolophosis mucicola*, *C. cf. elongata*, *Aspidisca costata*, *Coleps hirtus*, *Ctedoctema acanthocrypta*, *Stentor amethystinus*, *Strobilidium caudatum*, *Strombidinopsis setigera*. В глубоких микроаэробных и анаэробных слоях воды в открытой части озера часто встречающимися были *Frontonia leucas* с симбионтами, *Histiobalantium natans*, *Lagynophrya acuminata*, *Pelagothrix plancticola*. Примечательно, что в ряд часто встречающихся видов на этих горизонтах не входили или вообще отсутствовали *C. hirtus viridis* и *Euplotes diadaleos*, которые довольно обычны в светловодных стратифицированных и меромиктических водоемах и играют в них значимую роль.

Характеристика количественного развития

Средние значения численности и биомассы инфузорий в целом для водоема составили 1225 тыс. экз./м³ и 130 мг/м³. Максимальные значения видового богатства, численности и биомассы инфузорий планктона были зафиксированы в открытой части водоема. Число видов в пробе на разных глубинах в пелагической части водоема менялось от 6 до 22 видов в 2006 г. и от 2 до 35 видов – в 2007 г. Значения численности варьировали на разных горизонтах от 89 тыс. экз./м³ до 3914 тыс. экз./м³ в 2006 г. и до 5716 тыс. экз./м³ в 2007 г.; биомассы от 10,8 до 391,6 мг/м³ в 2006 г. и от 0,6 до 822,2 мг/м³ в 2007 г. В сообществах зарослевых биотопов пределы этих показателей следующие: число видов – 9-21, численность – 261-1300 тыс. экз./м³, биомасса – 6,7-278 мг/м³. Единой шкалы трофности по показателям сообщества инфузорий, аналогично фито-и зоопланктону, на данный момент не разработано. Тем не менее, по имеющимся литературным данным, такие количественные характеристики вполне могут соответствовать в отдельных биотопах олиго-мезотрофному статусу (по численности) и мезо- – эвтрофному (по биомассе) [12-16]. Обычно в полигуозных водоемах, по данным некоторых авторов [17-19], значения численности инфузорий могут быть и выше, а биомассы значительно ниже, чем в исследованном нами водоеме, что в целом свидетельствует в пользу их олиготрофии.

Пространственная неоднородность распределения

Значительная варибельность показателей (>100%) сообщества инфузорий по акватории и в вертикальном столбе воды свидетельствует о том, что средние квадратические отклонения выше средних величин. Тем не менее, сопоставление коэффициентов вариации показывает, что видовое обилие менее варибельно, чем численность и биомасса. Неоднородность пространственного распределения удельного числа видов и численности в приповерхностных гори-

Таблица 3. Средние значения и коэффициенты вариации показателей сообщества инфузорий оз. Долгое

	Число видов	Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, мг/м ³
вертикальное распределение (пелагиаль, все горизонты)			
2006 г.	30 / 43%	1037 / 153%	98,5 / 134%
2007 г.	44 / 95%	2073 / 121%	223,9 / 133%
горизонтальное распределение (макрофиты и пелагиаль, 0 м)			
2006 г.	31 / 29%	566 / 70%	68,3 / 175%

зонтах по акватории водоема (горизонтальная неоднородность) значительно ниже, чем биомассы. Это объясняется, в частности, мозаичным и локальным распределением некоторых крупных видов (например, р. *Stentor*) в зарослях макрофитов. И, наконец, вертикальная неоднородность (пространственное распределение в толще воды) всех, за исключением биомассы, показателей выше горизонтальной (табл. 3).

а) Горизонтальная гетерогенность распределения сообществ инфузорий

По численности развитие инфузорий в открытой части водоема превосходит развитие инфузорий в зарослях макрофитов более чем в 2 раза, а по биомассе – напротив, в 2,8 раза меньше (табл. 4). Такая диспропорция в соотношении по численности и биомассе объясняется неравномерным развитием крупной *Stentor amethystinus* в водных сообществах отдельных макрофитов. Такая «пятнистость» в распределении крупных полуподвижных видов отмечалась и в лесостепных озерах Самарской Луки (оз. Харовое), и в заболоченных озерах Самарской области у с. Старая Рачейка (оз. Журавлиное). Количество видов инфузорий в пробах разных биотопов оз. Долгое сравнимо, однако несколько выше в зарослях макрофитов (12 видов в открытой части и 16 – в зарослевых биотопах) (табл. 4). В зарослевых биотопах значителен вклад в количественные показатели сообщества, помимо классических эупланктонных видов, перифитонных полуподвижных видов: кроме указанного *Stentor amethystinus*, это *Strobilidium caudatum*, *Oxytricha* cf. *minor*, *Aspidisca* sp., *Amphileptus* sp., *Chilodonella uncinata*, *Vorticella* spp., *Haplocaulus anabaena*, *Stichotricha secunda*, *Strombidinopsis setigera* и др.

б) На вертикальную неоднородность распределения, проявляющуюся в смене видового состава инфузорий с глубиной (крупные миксотрофы – в поверхностных слоях, а мелкие харториды – в глубоких), указывали многие авторы [17-19]. В оз. Долгое неравномерность распределения в толще воды показана для микрозоопланктона (включающего инфузорий и коловраток) в целом. Максимумы видового обилия и количественных показателей и инфузорий, и коловраток приходятся на 1-2 м (аэробная зона и середина или верхняя граница термоклина) (рис. 1А), а максимумы биомассы инфузорий располагаются на глубине 1 м (рис. 1В). В аэробных слоях сосредоточено 83 % численности и 50 % биомассы инфузорий, а также 73 % численности коловраток. При этом из-за отсутствия резких и «узких» градиентов абиотических факторов, максимумы численности и биомассы инфузорий и коловраток тоже «широкие» (т.е. охватывают порядка нескольких метров, в отличие от меромиктических водоемов, в которых регистрируются максимумы в строго ограниченном «узком» пространстве (~10 см) и часто у границы кислородной-бескислородной зон). В оз. Долгое пики численности и биомассы инфузорий располагаются над максимумами фитопланктона (Хл а, h=2 м) и серных бактерий (Бхл а и Бхл d, h=3 м) (рис. 1А).

В 2007 г. средние в столбе воды значения удельного числа видов в 1,5 раза, а численности и биомассы инфузорий были вдвое выше, чем в 2006 г. (табл. 3). В целом, численность инфузорий вполне сопоставима с численностью коловраток, количественные показатели которых в 2007 г. тоже оказались выше (рис. 1А). Можно предпо-

Таблица 4. Характеристика сообществ инфузорий в приповерхностном слое разных биотопов оз. Долгое 17.07.2006

Биотоп	N, тыс. экз./м ³	n	B, мг/м ³	H _n , бит/экз.	H _b , бит/экз.	E _n	E _b
водокрас	515	19	6,7	3,43	3,59	0,81	0,85
сабельник	1300	21	37,3	3,06	2,56	0,70	0,58
кувшинка	310	9	277,8	1,79	0,11	0,56	0,03
элодея	264	14	10,8	3,03	2,39	0,80	0,63
мох	442	16	9,0	3,24	2,89	0,81	0,72
пелагиаль, пов	1313	12	24,4	2,68	2,94	0,75	0,82

Примечание. N – численность, B – биомасса, H_n и H_b – индекс Шеннона по численности и биомассе, E_n и E_b – индекс выравнивания Пиелу по численности и биомассе

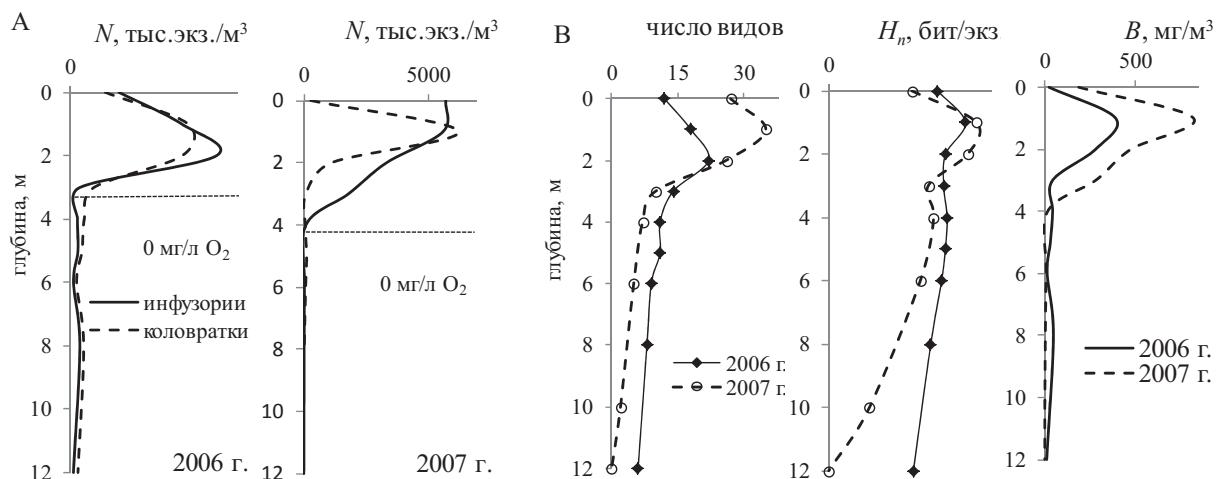


Рис. 1. Вертикальные профили численности микрозоопланктона (А) и некоторых характеристик сообщества инфузорий (В) (данные по Хл а, Бхл а и Бхл d и содержанию кислорода – по: Горбунов, 2011 [8]; обозначения, как в табл. 4)

ложить, что это как-то связано со значительным снижением цветности, приведшим к улучшению фотических, а, следовательно, и трофических условий. Интересно, что состав основных крупных структурообразующих таксонов инфузорий в разные годы остаётся неизменным при том, что на видовом уровне происходят замены (табл. 2, 5). Так, в составе скутикоцилиат в 2006 г. доминировали инфузории рода *Cyclidium* (до 44 % численности), в 2007 г. их роль значительно снизилась (до 1,2 %) и на отдельных горизонтах возрос вклад (до 4,5 % общей численности) не обнаруженного в 2006 г. *Ctedoctema acanthocrypta*. Из инфузорий п/кл. *Peniculia* в 2006 г. не регистрировалась *Disematostoma butschlii*, в состав субдоминантов входила *Stokesia vernalis* (до 9,5 %

численности). Однако в августе 2007 г. *D. butschlii* формировала в столбе воды в среднем 10,6 % численности (максимально на отдельных горизонтах до 19,2 %). Вероятно, эти виды функционально близки и в несколько различных условиях могут выполнять одни и те же функции.

Специфика сообщества инфузорий полигумозного водоема. В сильно гумифицированных водоемах складываются неблагоприятные трофические условия: значительная часть органического вещества находится в труднодоступной форме. Поэтому, как и в олиготрофных водоемах, существенный вклад в развитие микрозоопланктона и инфузорий, в частности, вносят миксотрофные инфузории (табл. 5), способные «обеспечить себя питательными

Таблица 5. Численности (средние/максимальные) отдельных структурообразующих видов инфузорий в зарослевых биотопах и во всем столбе воды пелагической части озера в 2006 и 2007 гг.

Виды	17.07.2006 (пелагиаль)		06.08.2007 (пелагиаль)		17.07.2006 (макрофиты)	
	N	N, %	N	N, %	N	N, %
<i>Cyclidium</i> spp.	215 / 1713	20,7 / 43,8	9 / 66	0,5 / 1,2	8,6 / 20	1,5 / 6,4
<i>Dextiostricha</i> cf. <i>granulosa</i>	9 / 43	0,9 / 21,7	231 / 812	11,2 / 45,1	-	-
<i>Disematostoma butschlii</i>	-	-	219 / 1076	10,6 / 19,2	-	-
<i>Frontonia leucas</i>	11 / 30	1 / 14,3	70 / 195	3,4 / 25	-	-
<i>Halteria grandinella</i>	100 / 488	9,6 / 37,2	229 / 1261	11,0 / 22,5	71 / 132	12,6 / 25,6
<i>Halteria</i> sp.	37 / 139	3,6 / 10,6	610 / 3828	29,4 / 67	73 / 175	12,8 / 30
<i>Histiobalantium natans</i>	43 / 122	4,1 / 46	118 / 673	5,7 / 50	-	-
<i>Pelagohalteria viridis</i>	52 / 281	5,1 / 21,4	68 / 449	3,3 / 7,9	120 / 531	21,2 / 40,9
<i>Pelagostrombidium mirabile</i>	87 / 393	8,4 / 17,9	33 / 158	1,6 / 2,8	28 / 102	5,0 / 7,9
<i>Pelagothrix plancticola</i>	19 / 46	1,9 / 25,9	20 / 73	0,9 / 12,5	-	-
<i>Rimostrombidium velox</i>	79 / 413	7,6 / 10,5	23 / 125	1,1 / 2,2	10 / 26	1,7 / 5,1
<i>Stentor amethystinus</i>	23 / 116	2,3 / 6,7	-	-	44 / 205	7,8 / 66,0
<i>Stokesia vernalis</i>	61 / 234	5,8 / 9,5	38 / 149	1,8 / 2,6	-	-
<i>Urotricha</i> spp. (17-20 мкм)	25 / 129	2,4 / 3,5	14 / 73	0,7 / 1,2	32 / 83	5,6 / 9,6
<i>Vorticella</i> cf. <i>chlorostigma</i>	181 / 861	17,4 / 29,7	20 / 139	1,0 / 2,4	-	-
<i>Vorticella</i> spp.	-	-	0,8 / 7	0,04 / 0,1	50 / 96	8,7 / 16,0

Примечание. N – численность, тыс. экз./м³; N, % – вклад вида в общую численность; жирным шрифтом отмечены миксотрофные инфузории.

веществами в водоемах пониженной трофности» (*Pelagohalteria viridis*, *Pelagostrombidium mirabile*, *Disematostoma butschlii*, *Stokesia vernalis*, *Enchelys simplex*, *Vorticella* cf. *chlorostigma*, *Limnostrombidium viride*). При этом, как и в мелких заболачивающихся водоемах, распределение крупных инфузорий характеризуется сильной «пятнистостью», или агрегированностью (*Stentor amethystinus*). Помимо них, в озере, как и в др. стратифицированных водоемах, массовое развитие получают еще и миксотрофы, способные обеспечить себя кислородом в микроаэробных условиях гипolimниона: *Pelagothrix plancticola*, *Pseudoblepharisma tenue* var. *viride*, *Disematostoma butschlii*, *Frontonia leucas* с зоохлореллами, *Histiobalantium natans*, гипотриха с зоохлореллами. Таким образом, в водном столбе относительно равноценно представлены миксотрофы одновременно двух стратегий. Численность и биомасса инфузорий, содержащих симбионты, максимальны (в абсолютных значениях) в приповерхностных горизонтах ($h=1$ м). Однако их роль заметно увеличивается с глубиной (рис. 2), и при этом происходит смена группы миксотрофов первой стратегии, развивающихся в толще воды до 2 м на группу, реализующую вторую стратегию (начиная с горизонта 3 м и ниже). В условиях более окрашенной воды в 2006 г. (220 °Pt-Co) средний вклад миксотрофов был выше (74 % численности и 91 % по биомассе), по сравнению с «менее» цветной водой в 2007 г. (170 °Pt-Co) (59 % численности и 87 % биомассы) (табл. 1, 5, рис. 2). В зарослевых же биотопах были представлены миксотрофы, реализующую лишь первую стратегию, и их вклад составлял: от 5 % численности в биотопе элодеи до 66 % – в биотопе кувшинки и от 21 % биомассы в зарослях водокраса и до 98 % биомассы в зарослях кувшинки.

На преобладание крупных миксотрофных инфузорий в составе микробной петли в полигумозных водоемах указывает К. Kalinowska [17]. При этом она делает вывод, что пищевая цепь в таком озере короткая (бактерии – инфузории), и, поскольку высокие концентрации органического вещества аллохтонного происхождения не усваиваются, концентрации бактерий и инфузорий в нем довольно низкие. Это вполне соответствует нашим данным по численности, но не по биомассе [19].

В заключение можно отметить, что высокая цветность, приводящая к ухудшению оптических условий, с одной стороны, и стратификация абиотических и трофических факторов, с другой, в оз. Долгое способствуют созданию особого сообщества, в котором основу численности и биомассы составляют миксотрофные инфузории. Однако в отличие от мелких гумозных и глубоких стратифицированных (в частности меромиктических) светловодных водоемов, миксотрофы реализуют одновременно стратегию выживания и в условиях, бедных питательными веществами, и в условиях с низким содержанием кислорода. Вероятно, именно повышенная цветность обуславливает наличие широких градиентов температурных и окислительно-восстановительных условий, приводящих к созданию «широких» максимумов численности и биомассы инфузорий, в отличие от меромиктических водоемов, где формируются максимумы в узком слое («микробная пластина»). Наличие только одного максимума (аэробного) отличает сообщество инфузорий данного водоема от меромиктического водоема, где помимо эпилимнического, существует и хемоклинный максимум. Большая часть инфузорного сообщества в оз. Долгое сосредоточена в приповерхностных горизонтах от-

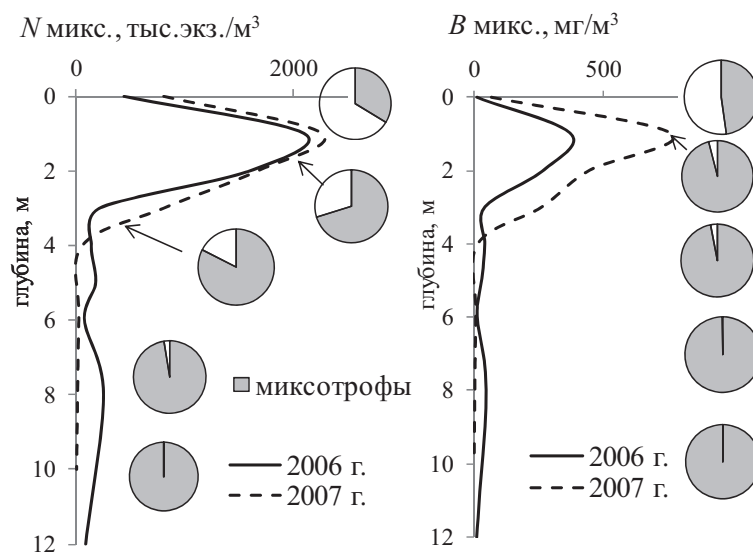


Рис. 2. Вертикальные профили численности и биомассы миксотрофных инфузорий (2006, 2007 гг.) и их вкладов (диаграммы) в 2006 г. в пелагической части оз. Долгое

крытой части водоема на глубине 1-2м, хотя, возможно, этот вывод преждевременный, поскольку сама сплавина исследовалась недостаточно. В целом, вертикальное распределение сообщества инфузорий в водном столбе более гетерогенно, по сравнению с горизонтальным распределением. Таким образом, сообщество инфузорий оз. Долгое, своеобразного «окна в сплавине», имея отличия, совмещает в себе черты сообществ мелкого гумозного водоема и стратифицированного светловодного.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
2. Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1959. Вып. 2 (25). С. 246-357. Цит. по: Китаев, 2007.
3. Унковская Е.Н., Мингазова Н.М., Павлова Л.Р. Гидрологическая и гидрохимическая характеристика водоемов Раифы // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2002. Вып. 5. С. 9-36.
4. Унковская Е.Н., Тарасов О.Ю. Гидрохимический режим водоемов и водотоков Раифского участка Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2016. Вып. 7. С. 9-40.
5. Палагушкина О.В., Бариева Ф.Ф., Унковская Е.Н. Видовой состав, биомасса и продуктивность фитопланктона озер Раифского участка Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2002. Вып. 5. С. 37-52.
6. Деревенская О.Ю., Унковская Е.Н. Структура пищевых сетей в сообществах зоопланктона разнотипных озер Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника // Биология внутренних вод. 2007. № 2. С. 55-61.
7. Деревенская О.Ю., Унковская Е.Н. Планктонные коловратки и ракообразные озер Волжско-Камского заповедника и его охранной зоны // Тр. Волжско-Камского гос. природного заповедника. 2016. Вып. 7. С. 114-129.
8. Горбунов М.Ю. Вертикальное распределение бактериохлорофиллов в гумозных озерах Волжско-Камского заповедника (Республика Татарстан). // Поволжский экологический журнал. 2011. № 3. С. 280-293.
9. Уманская М.В., Горбунов М.Ю., Унковская Е.Н. Бактериопланктон озер Раифы (Татарстан, Россия) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2007. Т. 9. № 4. С. 987-995.
10. Быкова С.В. Инфузории планктона пелагиали и зарослей высших водных растений заповедных озер Раифское и Илантово // Актуальные проблемы экологии и охраны окружающей среды / Мат-лы VI междунар. научно-практ. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». Тольятти: Волжский университет им. В.Н. Татищева, 2009. С. 17-25.
11. Быкова С.В., Жариков В.В. Свободноживущие инфузории Волжско-Камского заповедника // Тр. Волжско-Камского гос. природ. заповедника. 2016. Вып. 7. С. 72-90.
12. Beaver J.R., Crisman T.L. The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. *Microbial. Ecol.*, 1989. V. 17. № 2. P. 11-136.
13. Foissner W., Berger H., Schaumdurg J. Identification and Ecology of Limnetic Plancton Ciliates // Informationsberichte des Bayern. Hf. 3/99. Munchen: Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1999. 793 p.
14. Mieczan T. Diversity and vertical distribution of planktonic ciliates in a stratified mesotrophic lake: relationship to environmental conditions // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2008. T. 37. № 1. С. 83-95.
15. Runlin X., Gertrud C. Planktonic ciliates in Western Basin of Lake Ringsjön, Sweden: community structure, seasonal dynamics and long-term changes // *Protistology*. 2010. T. 6. № 3. P. 173-187.
16. Velho L.F.M., Pereira D.G., Pagioro T.A., Santos V.D., Perenha M.C.Z., & Lansac-Tôha F.A. Abundance, biomass and size structure of planktonic ciliates in reservoirs with distinct trophic states // *Acta Limnologica Brasiliensia*. 2005. 17(4). P. 361-371.
17. Kalinowska K. Bacteria, nanoflagellates and ciliates as components of the microbial loop in three lakes of different trophic status // *Polish Journal of Ecology*. 2004. T. 52. № 1. С. 19-34.
18. Kalinowska K. Ciliates in small humic lakes (Masurian Lakeland, Poland): relationship to acidity and trophic parameters // *Polish Journal of Ecology*. 2000. T. 48. № 3. С. 169-183.
19. Carrias J. F., Amblard C., Bourdier G. Vertical and temporal heterogeneity of planktonic ciliated protozoa in a humic lake // *Journal of Plankton research*. 1994. T. 16. № 5. С. 471-485.

**FEATURES OF SPATIAL DISTRIBUTION OF PLANKTON CILIATES
IN THE HUMIC LAKE OF THE SOUTHERN TAIGA
(MIDDLE VOLGA REGION)**

© 2019 S.V. Bykova

Institute of Ecology of Volga River Basin of RAS, Togliatti

The paper presents data on the planktonic ciliates in various habitats of humic stratified lakes – “wetland window”, in a strictly protected area of the Volga-Kama state natural biosphere reserve. The maximum values of abundance and biomass were 3914 thousand ind./m³ and 392 mg/m³ in 2006, and – 5716 thousand ind./m³ and 822 mg/m³ in 2007 respectively. Average values of abundance and biomass are 1225 thousand ind./m³ and 130 mg/m³. The specific characteristics of the ciliates community are the predominance of mixotrophic ciliates among the structure-forming species in the entire water column of the lake in the species number, ciliates abundance and biomass. At the same time, under condition of greater water chromaticity, the contribution of mixotrophic ciliates to the average abundance and biomass in the water column was higher (74% of the number and 91% of biomass), compared with “less colored” water (59% of the number and 87% of biomass, respectively). The formation of significant aggregates of large species-mixotrophs is characteristic for overgrown biotopes of the lake. In contrast to the stratified, including meromictic water bodies (where the narrow maxima of the ciliates community is concentrated at the boundary of oxygen and anoxic zones) the abundance and biomass maxima in lake Dolgoe are concentrated in the oxygen zone and cover a wide area. In general, the vertical distribution of the ciliates community in the water column is more heterogeneous than the horizontal one.

Keywords: ciliates, “wetland window”, humic lake, mixotrophic ciliates, color, vertical distribution, heterogeneity of distribution.