

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ВОЛОГОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

И. А. Мухин

**ФОРМИРОВАНИЕ
ПЕРИФИТОННЫХ ЦИЛИОСООБЩЕСТВ
НА РАЗНОТИПНЫХ СУБСТРАТАХ**

Монография

ВОЛОГДА
2020

УДК 574
ББК 28.082
М92

Утверждено экспертным советом по научной литературе ВоГУ

Рецензент

канд. биол. наук доцент кафедры «Нефтегазовое дело, химия и экология»
Дальневосточного государственного университета путей сообщения
М. М. Трибун

Мухин, И. А.

М92 Формирование перифитонных цилиосообществ на разнотипных субстратах : монография / И. А. Мухин ; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Вологодский государственный университет. – Вологда : ВоГУ, 2020. – 159 с. : ил.

ISBN 978-5-87851-889-5

Монография посвящена сообществам перифитона и роли архитектоники пространства в их формировании. В издании приводятся результаты экспериментальных и натуральных исследований на естественных и модельных субстратах.

Монография имеет практическую значимость для студентов, обучающихся по биологическим и экологическим направлениям, практикующих исследователей и всех, интересующихся проблемами гидроэкологии.

УДК 574
ББК 28.082

ISBN 978-5-87851-889-5

© ФГБОУ ВО «Вологодский
государственный университет», 2020
© Мухин И. А., 2020

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	5
Глава 1. ПЕРИФИТОН КАК ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ГРУППА ОРГАНИЗМОВ.....	7
1.1. Современные представления о содержании термина «перифитон» и подходы к его изучению	7
1.2. Основные направления изучения перифитонных сообществ	14
1.3. Экологические факторы, действующие на сообщества перифитона	21
1.3.1. Характер омывания субстрата	21
1.3.2. Характер архитектоники субстрата	25
Глава 2. ИНFUЗОРИИ КАК КОМПОНЕНТ МИКРОПЕРИФИТОННЫХ СООБЩЕСТВ.....	28
2.1. Морфо-экологические особенности инфузорий перифитона	28
2.2. Направления изучения инфузорий.....	35
Глава 3. МЕТОДОЛОГИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЦИЛИОПЕРИФИТОНА.....	38
3.1. Выбор водных объектов для исследования.....	38
3.2. Методы сбора полевого материала микроперифитона	44
3.2.1. Сбор обрастаний с поверхности макрофитов	44
3.2.2. Сбор обрастаний в скальной и каменистой литорали.....	47
3.2.3. Микроперифитон, ассоциированный с планктонными цианопрокариотами.....	50
3.2.4. Закладка модельных субстратов.....	52
3.3. Лабораторные эксперименты.....	53
Глава 4. СТРУКТУРА ПЕРИФИТОННЫХ ЦИЛИОСООБЩЕСТВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ НА СУБСТРАТАХ РАЗНОЙ АРХИТЕКТониКИ	58
4.1. Цилиосообщества, формирующиеся на поверхности макрофитов в разных водотоках	58
4.1.1. Сравнительный анализ цилиосообществ макрофитов.....	58
4.1.2. Цилиоперифитон разнотипных субстратов растительного происхождения.....	65
4.2. Цилиосообщества нитчатых водорослей, формирующих микробитопы с различной архитектоникой	70
4.3. Цилиосообщества, формирующиеся в микроместообитаниях на одном растении.....	78

Глава 5. СУКЦЕССИИ ПЕРИФИТОННЫХ ЦИЛИОСООБЩЕСТВ НА МОДЕЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ РАЗЛИЧНОЙ АРХИТЕКТониКИ	84
5.1. Стадии первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ	85
5.2. Особенности первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ на субстратах различной архитектуры.....	89
5.3. Динамика микроперифитонных сообществ на различных скальных породах	97
Глава 6. СТРУКТУРА ЦИЛИОСООБЩЕСТВ, ФОРМИРУЮЩИХСЯ НА МОДЕЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ.....	107
6.1. Цилиосообщества, формирующиеся в условиях пространственно-однородного местообитания	107
6.2. Цилиосообщества, формирующиеся в условиях пространственно-неоднородного местообитания	114
Глава 7. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПРИКРЕПЛЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АРХИТЕКТониКИ СУБСТРАТА	117
7.1. Значение морфологических адаптаций перифитонных инфузорий для освоения ими различных типов субстратов	117
7.2. Архитектура как фактор формирования структуры сообщества.....	128
Заключение	133
Список литературы	135
Приложение. Список видов перифитонных инфузорий водных объектов Вологодской области	153

ВВЕДЕНИЕ

Структура сообщества – отражение его функционирования остается в центре внимания экологии. Все связи между организмами в популяции или между представителями разных видов так или иначе реализуются в пространстве и приводят к формированию определенного взаиморасположения – пространственной структуры сообщества. Закономерностям ее формирования посвящено большое число исследований. Значительная часть из них так или иначе связывает распределение организмов с особенностями структуры самой среды, ее неоднородностью. Пришло время количественно оценить роль пространственной организации среды как экологического фактора и его вклад в управление структурой сообществ.

Наиболее выражена роль структуры пространства в сообществах перифитонных организмов, формирующихся на разделе фаз «твердый субстрат – вода». В таких сообществах, как правило, обостряется конкуренция за субстрат – доступное для освоения двухмерное пространство в силу его ограниченности. Наличие водной среды, которую организмы осваивают во всем объеме, и плоской поверхности, осваиваемой в плоскости, определяет специфику этого биотопа и, как следствие, – сложную пространственную и таксономическую структуру сообществ прикрепленных организмов с широким спектром биотических отношений, обусловленных в том числе топической конкуренцией. Это делает перифитон перспективной группой для изучения роли структуры пространства как экологического фактора.

Сообщества, которые развиваются на погруженных в воду поверхностях, остаются одними из самых малоисследованных в пресных водах. В особенности справедливо это для протозойного перифитона. В то же время многими авторами отмечается, что это экотопическая группировка, которая играет важную роль в функционировании водных экосистем (Скальская, 2002; Макаревич, 2003; Раилкин, 2008; Протасов, 2010 и др.).

Пленки биологического обрастания формируются на любых погруженных в воду объектах. Прикрепленные формы есть среди различных групп простейших: солнечников, фораминифер, радиолярий, гетеротрофных и автотрофных жгутиконосцев, инфузорий. Сидячий образ жизни дает организмам определенные преимущества, так как на обтекаемой водой поверхности они всегда обеспечены пищей (Довгаль, 1998).

Микроорганизмы, хотя и имеют небольшую индивидуальную массу, активно участвуют в трофических цепях за счет высокой численности. Они, в зависимости от индивидуальных размеров особей, потребляют в пищу организмы от мельчайших водорослей и бактерий до их крупных агрегаций (Шубернецкий, 1990). Многие организмы перифитона в свою очередь используются в пищу молодью и взрослыми рыбами – плотвой, лещом, густерой, сазаном, стерлядью (Скальская, 2002).

Перспективной модельной группой для изучения колонизации субстратов в зависимости от особенностей архитектуры и комплекса морфоэкологических адаптаций организмов являются прикрепленные инфузории. Основные направления исследований перифитонных цилиосообществ связаны с биологией и экологией эпибионтных видов, изучением фауны естественных водоемов, а также биоиндикационных возможностей инфузорий активного ила очистных систем (Мамаева, 1986; Трифонов, 2011а, 2011б).

В этом спектре направлений отсутствуют исследования влияния архитектуры субстрата на формирование цилиосообществ с применением экоморфного принципа, несмотря на преимущества инфузорий для использования их в качестве модельных организмов, имеющих мелкие размеры и разнообразие адаптаций к перифитонному образу жизни. Кроме того, быстрая смена поколений позволяет наблюдать сукцессию цилиосообществ в лабораторных условиях.

Практическая значимость изучения прикрепленных сообществ возрастает в связи с прогрессирующей антропогенной трансформацией водных экосистем. Так, наблюдающиеся процессы эвтрофирования, особенно выраженные в мелководных водоемах Вологодской области, сопровождаются интенсивным зарастанием, что создает для перифитонных организмов обширные и разнообразные субстраты (Болотова, 2006, 2009). Особого внимания заслуживает проблема появления в водных объектах новых по качеству субстратов и значительного роста их площади за счет хозяйственной деятельности и захламления (Протасов, 2010, 2013). Хорошо известна роль перифитонных инфузорий в формировании хлопьев активного ила и участие в адсорбции поллютантов. Отмечается, что ресничные обладают наибольшей, по сравнению с другими организмами сточных вод, фильтрационной активностью (Банина, 1990; Трифонов, Макаревич, 2013). Таким образом, располагаясь в основании трофической цепи, инфузории не только участвуют в регуляции потоков биогенов в водоеме, но и тем самым являются эдификаторами для других водных обитателей.

Важной задачей в этой связи является установление особенностей структуры и развития сообществ прикрепленных инфузорий в зависимости от архитектуры субстратов.

Автор выражает глубокую признательность за неоценимую помощь проф., д-ру биол. наук Н.Л. Болотовой; за советы и методическую помощь благодарит д-ра биол. наук А.П. Мыльникову, д-ра биол. наук Д.В. Тихоненкову, д-ра биол. наук И.В. Довгалея, д-ра биол. наук А.А. Протасова; за обсуждение работы и неизменную поддержку – сотрудников кафедры биологии и экологии ВоГУ, в особенности канд. биол. наук А.А. Шабунова.

Глава 1. ПЕРИФИТОН КАК ЭКОТОПИЧЕСКАЯ ГРУППА ОРГАНИЗМОВ

Для современной гидробиологии характерно различное толкование термина перифитон, что определяет и разные методические подходы к изучению сообществ обрастания. Это обстоятельство делает необходимым изложение точки зрения, которой автор придерживается в дискуссионных вопросах.

В главе рассмотрены разные подходы к определению перифитона, обсуждаются основные направления исследований сообществ перифитонных организмов в связи с действием экологических факторов и особенностей субстрата. Это изучение разномасштабной пространственной структуры перифитонных сообществ, зависимость ее от морфологии детерминанта, взаимоотношения эпибионт-носителей, влияние свойств субстрата на формирование сообществ обрастателей, включая его происхождение и химическую природу, ориентированность в пространстве.

Особенность перифитона как сообщества, расположенного на границе раздела твердой и жидкой фаз, определяет специфику действия некоторых экологических факторов. Мы рассмотрим ключевые, с точки зрения формирования сообществ, факторы, предваряя 4-6 главы этой книги.

1.1. Современные представления о содержании термина «перифитон» и подходы к его изучению

Выделение экологических групп организмов проводится в методических целях, а также для анализа эколого-эволюционных процессов, поскольку тесная взаимосвязь биотических группировок с их характерным местообитанием – результат длительного адаптациогенеза. Экотонные группировки, с одной стороны, отражают результат адаптаций животных к определенному местообитанию, а с другой – обозначают некоторую группу организмов, формирующих сообщество в определенных условиях. Так, А.А. Протасов (2010) определяет экотопическую группу гидробионтов как «совокупность организмов, населяющих наиболее крупные биотопы в контурных и внутренних областях гидросферы и конвергентно обладающих рядом близких по своему характеру адаптаций, позволяющих наиболее эффективно использовать ресурсы в условиях этих биотопов».

Перифитон как экотопическая группа организмов, несмотря на длительную историю изучения, до сих пор не получил определенного статуса. Впервые термин предложил А.Л. Беннинг в 1924 г. для сообществ водных организмов, формирующихся на погруженных в воду субстратах исключительно антропогенного происхождения (Протасов, 2010). В дальнейшем термин получил распространение и для всех других сообществ, формирующихся на твердой поверхности вне придонного слоя. В настоящее время критерии вы-

деления перифитона и адаптивные особенности представителей этой группы являются предметом дискуссии.

Сообщества, формирующиеся на границе раздела фаз «твердый субстрат – вода», имеют сложную пространственную и таксономическую структуру. Для прикрепленных организмов характерен широкий спектр биотических отношений, обусловленных топической конкуренцией. Такие сообщества включают связанных трофическими и топическими отношениями представителей различных экологических групп: как ведущих прикрепленный образ жизни, так и подвижных форм. При этом они выполняют функции, которые специфичны для компонентов сообщества: подвижные формы участвуют в переносе вещества и в меньшей степени (автотрофные формы) – в запасании энергии. Напротив, прикрепленные формы в силу особенностей питания (гетеротрофы-фильтраторы или автотрофы) способствуют изыманию органических или минеральных веществ из толщи воды и его локальной аккумуляции. Такое разделение функций, при важном вкладе перифитонных организмов в функционирование сообщества, приводит к необходимости выделять переходные между планктоном и перифитоном формы, что не позволяет четко разграничить эти экологические группы.

Прикрепление животного к субстрату может быть связано с самыми разными аспектами жизнедеятельности: использование его в качестве опоры, фиксации яиц, а также в качестве места для совокупления, питания, отдыха. Постоянное или временное прикрепление к субстрату направлено либо на передвижение вдоль его поверхности, либо на удержание на месте (Vogel, 2003). И в том, и в другом случае животное должно преодолеть силы среды, смещающие его относительно субстрата. Это определяет общность адаптаций живых организмов, обитающих в биотопах на разделе твердой и текучей фаз и обуславливают возможность выделения их в отдельную, специфическую экологическую группу. При этом, в силу высокой вязкости и других свойств воды, отличающих ее от воздуха, природа и особенности адгезии к субстрату в водной среде существенно отличаются от таковых в наземных условиях. Это позволяет говорить о перифитонном сообществе как целостном и характерном только для водной среды.

В современной отечественной науке существуют различные точки зрения на проблему определения перифитона, связанные с включением в его состав подвижных форм и обрастателей живых субстратов – эпизоев и эпифитов. Например, к эпизоям относят комменсальных инфузорий, населяющих поверхность тела беспозвоночных (Шубернецкий, Чорик, 1977; Gilbert, Schroeder, 2003; Gelmboldt, Dovgal, 2005; Развитие эпибионтов., 2009). В отдельные группы выделяется население погруженных поверхностей макрофитов и водных животных на основании не только экологии видов, но и методических особенностей изучения перифитона (Бурковский, 2006). Иная точка зрения на перифитон как совокупность всех сообществ, формирующихся на

границе «вода – твердое тело» вне зависимости от характера субстрата обосновывается в работах И.В. Довгаля (1995, 1998, 2005). Подчеркивается, что среди эпизойных организмов много обитателей неорганических субстратов. В то же время указывается, что в состав сообщества, населяющего поверхности живых организмов, входят не только виды, прикрепленные к поверхности животного, но и подвижные формы инфузорий (Green, Shiel, 2000; Öztürk, Özer, 2010 и др.).

Некоторые авторы отмечают, что макрофиты, выступающие в качестве субстрата эпифитона, могут представлять собой существенный источник питательных веществ (Riber et al., 1983; Moeller et al., 1988). С другой стороны, показано, что в эвтрофных озерах, где наличие питательных веществ высоко, различия, наблюдаемые между инертным и живым субстратами, не значительны (Fairechild and Everett, 1988; Hillebrand and Sommer, 2000). С точки зрения автора, противоречия в содержании термина «перифитон» не возникает, если рассматривать эпибионтов в качестве подмножества множества перифитонных организмов.

Дискутируется принадлежность к перифитонным сообществам видов, особи которых свободно передвигаются вдоль поверхности субстрата. С одной стороны, они являются населением «двухмерного» биотопа поверхности, с другой – не имеют адаптаций к прикреплению и ведут отличный от собственно прикрепленных форм образ жизни. Так, И.А. Скальская (2002) разграничивает перифитонные организмы на «истинно перифитонных» животных, имеющих специальные приспособления для закрепления на субстратах, и «псевдоперифитонных», свободно перемещающихся вдоль его поверхности. В отношении фитоперифитона часто можно встретить указания на наличие в перифитоне планктонных видов. Это означает, что собственно перифитонными называют те формы, которые прикреплены к субстрату, а перифитонным сообществом – сообщество водорослей на любой поверхности. При этом часто основу такого сообщества формируют планктонные виды. Например, в эпифитоне харовых водорослей озера Нарочь отмечалось следующее соотношение экологических форм: эвритопные формы – 67 % от общего числа выявленных видов, планктонные формы – 11 %, а обрастатели всего 6 % (Булатова, 2019).

А.И. Раилкин (2008) относит все организмы, живущие на разделе твердой и жидкой сред в гидросфере к бентосу. Предлагается классификация живущих на поверхности субстрата форм на прикрепленные (сессильные), сверлильщики и подвижные (вагильные). Фактически предложение основано на отсутствии экологических различий между населением собственно дна и поверхностей придонных объектов. Такую экологическую классификацию можно считать практически-ориентированной, поскольку во многих исследованиях различия между бентосом и перифитоном в традиционном его понимании не выявляются.

По мнению А.А. Протасова (2010), сообщества перифитона представляют собой пространственно-сложную структуру, которая сочетает как прикрепленные, так и подвижные формы, выполняющие специфические для них функции.

Отнесение подвижных форм к сообществам перифитона представляется автору обоснованным с точки зрения целостности сообществ. Очевидно, что и подвижные и неподвижные формы, локализованные на поверхности субстрата, представляют собой единый, тесно взаимосвязанный биотический комплекс. Появление подвижных форм на поверхности погруженного субстрата не случайно и обусловлено теми же причинами, что и прикрепленных, связанными с аккумуляцией пищи на его поверхности. Таким образом, свободные организмы, не будучи частью перифитона с точки зрения наличия морфологических адаптаций, являются им функционально. Имеются данные, что существует определенная связь между разнообразием и численностью прикрепленных и подвижных форм простейших у поверхности субстрата. Эта связь выявляется при наблюдении первичной сукцессии и сообществ, формирующихся в условиях различного обтекания водой. Так, на поверхности субстратов, которые располагаются в спокойной воде с редкими нерегулярными течениями, преимущество получают подвижные виды, перемещающиеся в поисках пищи. Напротив, на хорошо омываемых участках преобладают прикрепленные формы (см. раздел 1.3).

Наибольшую сложность представляет разделение экотопических групп перифитона и бентоса. Так, С.Н. Дуплаков (1925) отмечает, что А.Л. Бенинг в своей работе не указывает отличие сообществ перифитона от бентоса. В более поздней работе он приходит к заключению, что для перифитона характерна жизнь на плотном субстрате, а сообщества бентоса формируются на поверхности и в толще рыхлого субстрата, что обуславливает характерные черты отличия морфологии той или иной группы сообществ (Дуплаков, 1933).

Очевидно, что существуют функциональные различия между бентосными формами, обитающими на мягких грунтах, и перифитонными, населяющими твердые субстраты вне зависимости от их происхождения. Во многих работах отмечается существенное различие донной фауны на небольших пространствах, вызванное абиотическими факторами, связанными с характером грунтов (Герд, 1949; Зевина, 1972; Звягинцев, 2005). Однако состав жизненных форм рыхлых грунтов очень сходен, фактически формируется экологически однородная группа бентоса. В противоположность им характер твердого субстрата определяет широкий спектр адаптаций прикрепленных организмов, увеличивается разнообразие ползающих форм, в том числе за счет формирования различных приспособлений удерживания на субстрате, особенно в условиях гидродинамических воздействий (Протасов, 1994; Раилкин, 2008).

Экотопическая концепция разграничения перифитона и бентоса находит отражение в практике, когда рассматриваются сообщества плотных камени-

стых грунтов, по сути представляющих собой погруженный субстрат. Так, Г.В. Ковалева (2005) отмечает, что различие между перифитонными и бентосными сообществами диатомовых водорослей в таких условиях стирается настолько, что разница в систематической структуре между микрофитобентосом и микрофитоперифитонном практически отсутствует. Типично бентосные виды регулярно встречаются в перифитонном сообществе так же, как и эпифитные формы отмечаются в бентосе.

Сходство видового состава зообентоса и зооперифитона в известной мере может определяться также пространственной близостью бентали и перифитали при небольших глубинах (Шарапова, Волкогонова, 2010). Однако в условиях малой реки при максимальном сближении местообитаний в пространстве, но при качественном различии условий сообщества зообентоса и зооперифитона сохраняют свою экологическую и таксономическую разнородность (Скальская и др., 2003). Это свидетельствует о существовании перифитона и бентоса как функциональных и экологических групп в водных сообществах.

В отношении перифитона в русскоязычной литературе применяется также термин «обрастание», хотя использование его нежелательно, как не являющегося международным. Организмы, составляющие обрастание, было предложено называть обрастателями (Тарасов, 1961). Попытка распространить термин «обрастание» на все процессы заселения живыми организмами новых поверхностей, включая погруженные морские, пресноводные и воздушные, не нашла поддержки (Серавин и др., 1985). За термином «обрастание» предлагают закрепить права технического термина, он близок к английскому «fouling», хотя этимология последнего также вызывает некоторые сомнения в его правомочности (Протасов, 1994). Следовательно, можно говорить о биологическом явлении – обрастании, тогда как корректность термина «биообрастание» находится под вопросом (Протасов, 2011).

Термин «перифитон» также часто используют применительно к физическому образованию, обозначая им налет на поверхности погруженных в воду предметов. В его состав в качестве компонентов часто включают органический матрикс, детрит и другие микрочастицы, оседающие на поверхности (Wetzel, 1983; Макаревич, 2003). В таком понимании термин «перифитон» приближается по своему значению к термину «биогеоценоз», так как включает средообразующие особенности и компоненты неживой природы на конкретном участке местности.

С точки зрения методической целесообразности, выделение группировки обитателей твердых субстратов дает возможность адекватного определения количественных показателей, характеризующих сообщества и сложившиеся между популяциями биотические отношения. Следует подчеркнуть, что подсчет плотности организмов, населяющих погруженные поверхности, производится иным, чем для планктонных форм, методом. Неоднозначность понятия «перифитон» и включение в его состав разнообразных по образу жизни орга-

низмов привели к тому, что на данный момент не существует общепринятой методики определения количественных показателей прикрепленных сообществ (Скальская и др., 2003). В зависимости от целей и особенностей исследования используется несколько подходов.

Один из наиболее распространенных при изучении инфузорий – анализ качественного состава перифитонных форм в естественных обрастаниях, сопровождающийся закладкой стандартных искусственных субстратов, на которых и подсчитывается численность организмов. При этом подсчет особей ведется в смыве со стекла и все показатели рассчитываются на единицу объема жидкости, что позволяет сравнить их с данными, полученными из планктонных проб. При несомненных достоинствах метода, связанных с получением сопоставимых результатов, он имеет и ряд недостатков. В частности, анализируется численность лишь обитателей искусственных субстратов, тогда как население естественных биотопов оценивается только качественно.

В последние годы разрабатывается концепция «жизненного пространства перифитона», которая позволяет обосновать относительность количественных показателей к единице объема воды. Этот подход дает возможность оценить количественные показатели сообществ перифитона не только модельных, но и естественных субстратов. Отнесение численности перифитонных микроорганизмов к площади поверхности затрудняет сложность оценки последней в микроместообитаниях. Предложение заменить площадь водорослей ее массой (Нестеренко, 1989) не нашло широкого применения. При простоте измерения массы требуется соблюдение множества условий, в особенности влажности растительного субстрата. Кроме того, данный метод не позволяет сравнивать между собой данные, полученные с различных по морфологии растений.

Более удачным нам кажется подход, основанный на определении удельной поверхности субстрата (Корляков, Нохрин, 2011). Сходный метод для количественной оценки сложности пространства применялся для исследования бентосных сообществ (Курашев, 1994). Суть его состоит в отнесении площади поверхностей в биотопе к объему доступного для организма объема пространства. Модификация этого метода для точки пространства позволяет оценить сложность поверхности в любом заданном масштабе (Локальное численное исследование..., 2012).

Активно развивается направление исследований факторов пространственного распределения в разнородной среде (Макаров и др., 2002; Кренева и др., 2003; Тихоненков и др., 2013). Исследования пространственного распределения гидробионтов имеют большое практическое значение. Так, на основании гидробиологических, гидрофизических и гидрохимических данных показана зональность распределения популяций планктонных организмов в загрязненных водах. Предложена система оценки качества вод, действующая с привлечением методов многомерного статистического анализа, учитывающего в том числе гидроструктуру водного объекта (Кренева, 1993; Кренева и др., 2003).

Для изучения большего числа видов на искусственном субстрате обсуждалась возможность использовать несколько разнотипных модельных объектов для обрастания, имитирующих различные экологические ниши (Artificial substrates, 1982). Однако этот подход не нашел применения у отечественных исследователей, возможно, по причине высокой технической сложности. Также такой способ сбора приводил к значительным потерям материала, что снижало достоверность и качество данных.

Наконец, крайняя точка зрения – отказ от выделения собственно перифитонного сообщества и включение всех видов обитающих на разделе фаз «вода – твердое тело» в состав бентоса. Такое разделение является удобным, но, по нашему мнению, препятствует рассмотрению адаптаций видов к прикрепленному образу жизни в условиях, отличных от дна водоема. Кроме того, из группы обрастателей выводятся эпибионтные организмы, среди которых встречаются не только специфичные к прикреплению на живых организмах виды.

Прикрепленные формы являются эдифицирующими в сообществах перифитона, хотя это вовсе не неперенный атрибут перифитона в целом (Протасов, 2010). Отмечается, что перифитонные формы являются фоновыми не по таксономическому богатству, а по обилию и их роли в организации среды (Звягинцев, 2005). Вывод об объективности существования перифитонного сообщества сделала группа исследований по результатам работ на побережье Черного моря. И.К. Евстигнеева и И.Н. Танковская (2019) показали, что обрастание способно изменяться в пространстве даже в пределах одной гидротехнической конструкции, приобретая характерные черты. Сравнение альгоценозов бентоса и перифитона одного и того же района выявило наличие у них сходных и специфических черт, что свидетельствует об объективности существования ценозов разных жизненных форм, но с единым происхождением и взаимодополняющими особенностями (Евстигнеева, Танковская, 2019).

Таким образом, можно заключить, что подходы разных авторов к определению перифитона основываются, как правило, на методических аспектах сбора и обработки материала. В самом узком смысле этим термином обозначают сообщества организмов, непосредственно прикрепленных к погруженной в воду поверхности. При использовании термина «обрастание» в группу перифитона также можно включать обрастателей твердых поверхностей в условиях наземно-воздушной среды. На наш взгляд, такая классификация логична, ввиду сходства адаптаций последних. Включение в состав перифитона подвижных форм, обитающих на поверхности субстрата, создает трудности с отнесением того или иного вида к перифитону или бентосу и даже планктону. Разграничение перифитонных и бентосных форм проводится для различных таксономических групп более или менее легко, что связано с шириной (или, наоборот, узостью) экологических ниш, характерной для ее представителей. Сходство населения бентоса и перифитона выражено лишь в условиях качественного однообразия дна и погруженных поверхностей.

Принимаемая автором точка зрения базируется на том, что основу перифитонного сообщества составляют собственно прикрепленные виды. В частности, важным обстоятельством является тот факт, что топическая конкуренция за субстрат возникает лишь между истинно перифитонными организмами. Поскольку именно топические отношения в наибольшей степени опосредуют влияние архитектоники пространства на формирование сообществ, в настоящей работе рассматривается преимущественно данный компонент экосистемы погруженных поверхностей.

1.2. Основные направления изучения перифитонных сообществ

Для сообществ перифитона закономерная связь топологии пространства и структуры сообществ особенно выражена, поскольку они располагаются вдоль поверхностей погруженных предметов. В условиях обтекания водой на поверхности любого погруженного тела, в силу особенностей массообмена, создается благоприятная трофическая ситуация (Довгаль, Кочин, 1995). Это способствует активному заселению таких местообитаний микроорганизмами и увеличению конкуренции между ними. Ограниченность площади поверхности, доступной для прикрепления, с одной стороны, и облигатность прикрепления – с другой, приводят к возникновению между перифитонными организмами топической конкуренции за местообитание. Как следствие, в перифитонных сообществах обостряются биотические отношения, обуславливающие формирование сложной консорционной структуры (Протасов, 2006). Формируется иерархическая структура обрастания, каждый из уровней которой наследует особенности пространственной организации предыдущего. Пространственная организация гидробионтов разных размерных классов (бактерии, одноклеточные водоросли, простейшие, макроорганизмы) не совпадает в одном и том же физическом масштабе, но она идентична в масштабе, определяемом их собственными размерами. Для описания такого типа организации сообществ предложено понятие фрактального типа пространственной структуры. Подразумевается наличие нескольких уровней вложенных пятен различных размеров и сходной четкости. Для различения известных типов структуры, включая фрактальный, предложен новый статистический критерий, связанный с влиянием масштаба рассмотрения на степень неоднородности структуры (Азовский, Чертопруд, 1998).

На примере бентоса указывается, что в крупном (сотни метров – первые километры) масштабе сообщества имеют фрактально-иерархическую структуру, формирующуюся преимущественно за счет вклада одного массового вида, распределение которого связано с гидродинамикой прибрежных вод. В метровом же масштабе размещение макробентоса случайно-мозаично, а одноклеточные организмы, в том числе инфузории, формируют фрактальную структуру. Другие исследователи отмечают, что и в этом случае иерархия

скоплений микробентоса связана с пространственными вариациями численности популяций только нескольких (не всех) массовых видов (Бурковский, 2006).

С этой точки зрения в качестве детерминантов можно рассматривать водных беспозвоночных, на поверхности которых формируются сообщества эпибионтов (Olafsdottir, Svavarsson, 2002; Utz, Coats, 2005). Пространственная структура сообществ эпизоев в разной степени зависит от особенностей строения тела хозяина и его движения. Так, отмечается, что крупные инфузории-перитрихи обычны как эпибионты ракообразных, у которых тело расчленено на сегменты. Это связывается с тем, что под головогрудным щитом им легче прикрепляться, так же как и на плавательных конечностях, ротовых частях и анальных придатках (Развитие эпибионтов..., 2009). Ряд авторов также связывает сложность расчлененности тела ракообразных с богатством видового состава эпизоев. Видимо, топическая конкуренция снижается за счет большого числа микрониз на различных частях тела (Банина, 1990). Известно много указаний на специфичность эпибионтов к своим хозяевам (Гаевская, 1949; Янковский, 1986; Song, 1991 и др.). По материалам исследований, проведенных в центральных и северных областях Украины, опубликован список видов перитрих, встречающихся на циклопах с указанием видов носителей и мест прикрепления инфузорий на их теле (Костенко, Монченко, 1982). Характерный субстрат может также указываться даже в видовом диагнозе отдельных видов прикрепленных инфузорий.

Очевидно, что степень специфичности организма к субстрату зависит от качества его адаптации к условиям конкретного местообитания. В частности, отмечается что инфузории, распространенные на разнообразных живых и неживых субстратах или на широком круге хозяев, не проявляют специфичности и к месту своего прикрепления на теле носителя. Напротив, перитрихи со строгой специфичностью к данному носителю, как правило, имеют определенную экологическую нишу на его теле, причем чем выше степень специфичности, тем уже локус, который они занимают (Бошко, 2010).

Работ подобного плана, посвященных исследованиям эпифитных животных, немного, хотя известно, что в условиях пресноводных зарастающих водоемов основным субстратом для перифитона служат макрофиты (Скальская, 2002). Еще Г.С. Карзинкин (1927) отмечал, что на формирование эпифитона оказывают влияние не только особенности растительного субстрата, но и характер зарослей, пространственно-сложного биотопа. Исследования в этом направлении продолжаются и в настоящее время (Александров, Юрченко, 2000; Турская, 2012 и др.). Отмечается более высокая численность зоопланктонных организмов, имеющих обрастания, на заросших макрофитами участках. Так, по сравнению с открытыми участками того же водоема, их частота встречаемости возрастает в два раза (Развитие эпибионтов..., 2009). Авторы объясняют это тем, что между организмами складываются более сложные,

чем в пелагиали, биоценотические взаимоотношения. Установлена зависимость формирования перифитонного сообщества погруженной растительности от физиологического состояния растений, их прижизненных и появляющихся после отмирания выделений (Быкова, 2007, 2008). Показано также изменение видового состава обрастателей растительных остатков по мере их разложения (Ким, 2011). В то же время в упомянутых работах не принималась во внимание сложность пространственной структуры субстрата и количество микроместообитаний, формирующихся на нем, для интерпретации полученных данных.

Установлена высокая степень корреляции между сложностью пространственной организации субстрата и количественными показателями перифитона. Для изучения пространственной структуры эпифитных простейших вводится понятие «жизненного пространства», которое характеризует размер микробиотопа в условиях сложноорганизованного субстрата, каковым, в частности, являются макрофиты. Исследования показывают положительную корреляцию усложнения структуры жизненного пространства и количественным развитием простейших (Бабко, Кузьмина, 2011).

Сходная закономерность прослеживается и в связи с удельной поверхностью макрофитов. Установлена высоко статистически значимая связь между индексом полной поверхности макрофитов, с одной стороны, численностью и биомассой перифитона¹ – с другой (Корляков, Нохрин, 2011). Аналогичная работа по изучению видового состава коловраток на поверхности макрофитов и в объеме воды 15-сантиметровой зоны от нее позволила выявить различия эпифитной и планктонной фауны. Также отмечается выраженная зависимость числа видов перифитона от среднесезонных значений площадей поверхности макрофитов (Воскабович, 2006). Помимо биотических, связанных с особенностями жизненных форм детерминантов перифитонных сообществ, на их структуру могут оказывать влияние и другие факторы, например показана связь распределения перифитонных полихет с пространственной структурой биотопа (Афанасьев, 1987).

Известны работы, в которых рассматривается влияние качества (в первую очередь, химического состава) субстрата на формирование сообщества обрастателей. В частности, это подтверждено результатами сравнительного исследования влияния поверхности экспериментальных пластин из высоколегированной стали, оргстекла и древесины, экспонировавшихся в течение различного времени (Бегун и др., 2010). Установлено, что значения численности и биомассы на этих субстратах отличаются, но комплексы видов диатомовых водорослей по показателям сапробности в одном водоеме совпадают. Отмечается также, что отличные по таксономической структуре альгоценозы диатомовых водорослей разнотипных субстратов имеют сходный экологический спектр (Станиславская, 2005; Ким, 2011). Для зооперифитона аналогичные ис-

¹ Авторы в своей работе используют термин «зоофитос».

следования выполнены в Волгоградском водохранилище. Показано, что мертвые субстраты (сучья, коряги) заселяются несколько интенсивнее, чем вегетирующие макрофиты, хотя в видовом отношении фауна сравниваемых субстратов сходна (Константинов, Спиридонов, 1977). Изучение хирономид, населяющих поверхность и минирующих водные макрофиты, не выявило приуроченности личинок разных видов к определенному растению, но позволило установить связь видового состава со степенью деструкции субстрата (Дурнова и др., 2011).

В то же время следует отметить о наличии экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что качественно разнородные субстраты в одних условиях среды заселялись единым комплексом форм. Так, Г.Д. Левадная (1964) указывает, что видовой состав диатомовых водорослей перифитона на естественных и искусственных субстратах в одном водохранилище сходен, а незначительные различия могут быть вызваны действием локальных факторов. Проблемы, связанные с установлением закономерностей влияния субстрата на сообщества перифитона вызваны, с одной стороны, степенью экологической пластичности разных групп. С другой стороны, получению сопоставимых результатов препятствуют различия в методических подходах, связанных с различной степенью количественной и качественной неоднородности рассматриваемых субстратов.

Влияние абиотических факторов на формирование сообществ обрастателей достаточно детально исследовано (Золотарев, Косолапова, 2005; Shararova, 2010; Vanjare и др., 2010; Шарапова, 2007, 2012; Харитонов, 2005; Довгаль, 1990, 1998 и др.). Так, на реофильном фитоперифитоне показано изменение популяционных показателей в связи с содержанием в воде взвешенных частиц, в том числе глинистых. Отмечается, что скорость колонизации субстрата зависит не только от количества потенциальных колонистов в воде, но и от их способности агрегироваться. Агрегированию способствует формирование органического матрикса и слизи, слой которого нарушается присутствием в воде мелкодисперсных частиц в состоянии, близком к коллоидному раствору (Харитонов, 2005). Шероховатость поверхности субстрата и даже его цвет могут оказывать влияние на прикрепление тех или иных видов (Шарапова, 2007).

Для эпифитных диатомовых озера Большое Миассово (Южный Урал) установлено, что основные факторы, определяющие организацию сообщества, – характер береговой линии и изменения физико-химических параметров озерной воды, вызванные процессами естественного эвтрофирования и дистрофирования (Исакова, Вейсберг, 2019).

Для структуры перифитона имеет значение также комплекс гидродинамических характеристик водотока, в котором формируется сообщество. Течение воды, которое приносит на субстрат колонистов питательные вещества, может играть и отрицательную роль, препятствуя закреплению организмов

или смывая их с погруженных поверхностей. Так, на материалах, полученных при изучении обрастания решеток и внутренних поверхностей водовода, показано, что высокая скорость тока воды в трубопроводах способствует лучшему росту и развитию одних видов обрастателей (баланусов, гидроидов, мидий) и препятствует существованию других. Отмечено, что в водоводах часто встречаются колониальные организмы (такие, как мшанки, гидроиды и асцидии), для которых достаточно прикрепления одной личинки, из которой развивается впоследствии колония. В результате они получают преимущество перед одиночными видами, хотя и имеют одинаково низкую вероятность прикрепления (Кашин и др., 2009). Исследования в природных условиях также подтвердили, что состав и структура донных сообществ зависят от степени гидродинамической нагрузки на сообщества и рельефа местности, в которой протекает река (Ковешников, 2010). На каменистых субстратах увеличение ветроволнового воздействия по направлению к берегу водохранилища сопровождается уменьшением количественных показателей развития перифитонных диатомовых. Обратная картина наблюдается в зарослях макрофитов, которые гасят волновую нагрузку (Ким, 2011). С течением (или его отсутствием) связывается различие видового состава зооперифитона рек и озер (Шарапова, 2011).

Ориентированность поверхности субстрата в пространстве даже в отсутствии течения может оказывать влияние на процессы колонизации. Так, показана неодинаковость сообществ различно ориентированных, но качественно одинаковых поверхностей. Примечательным является тот факт, что в условиях озера видовое богатство сообществ различно ориентированных поверхностей одинаково, но видовое сходство вертикальных и горизонтальных поверхностей мало и составляет около 0.5 по Сьерсену (Шарапова, 2005). Кроме того, выявлено, что показатели сходства сообществ верхней и нижней горизонтальных поверхностей выше, по сравнению с боковыми – вертикальными. Связь пространственной структуры зооперифитона и особенностей формирующихся трофических связей показана в работе С.Ф. Комулайнена (2006).

Микроперифитонное сообщество формируется в специфических условиях пограничного слоя или слоя жидкости, формирующегося у поверхности твердого тела в силу природной вязкости воды. И.В. Довгаль (2005) особое значение придает его структуре и линейному размеру. В случае, когда субстрат обтекается водой или сам находится в движении, параметры этого слоя сильно зависят от динамических характеристик потока. Выделение групп перифитона по их высоте (Bereczky, 1990) также может быть связано с размерами пограничного слоя. В результате многочисленных экспериментальных и натурных исследований сформулирована концепция пограничного слоя как адаптивной зоны сидячих протистов. Одно из положений этой концепции состоит в том, что действие традиционно рассматриваемых абиотических факторов в различных участках адаптивного пространства связано с его структурой (Довгаль, 2005).

Значительное внимание исследователи уделяют изучению сукцессионных процессов и процессов колонизации погруженных поверхностей представителями различных таксономических групп обрастателей. Известно, что обрастание любого погруженного предмета протекает в ряд стадий, являющихся обязательными (Серавин и др., 1985). Так, появлению макрообрастателей предшествует заселение субстрата бактериями, а затем жгутиконосцами и инфузориями. В работах Д.Ф. Афанасьева с соавторами (2009б) детально рассматривается сукцессионный процесс формирования перифитонных сообществ искусственных субстратов в Черном море. Показано, что сообщества мезо- и макроперифитона усложняются по мере развития, при этом появление отдельных видов служит аттрактором для поселения обрастателей второго порядка, формирования консорциев и увеличения биологического разнообразия. Поэтому внесение искусственных поверхностей для обрастания в водоем не только способствует увеличению самоочистительной активности водоема за счет функциональной активности перифитона, но и локально увеличивает биологическое разнообразие. Формирование сложноорганизованных устойчивых перифитонных сообществ в условиях побережья Черного моря происходит в течение года. В условиях пресноводного, сильнозагрязненного водоема трехлетние наблюдения формирования перифитонного сообщества позволили выявить несколько стадий его развития, которые сопровождаются сменой видового состава доминантов (Szlauer-Łukaszewska, 2007).

Изменение сезонной динамики сукторий (по сравнению с планктонными формами) И.В. Довгаль (1989) объясняет действием дополнительных факторов, связанных с прикрепленным образом жизни. Другие исследования также подтверждают, что смещение пиков численности прикрепленных инфузорий, по сравнению с планктонными, вызвано топической конкуренцией с диатомовыми водорослями за субстрат (Дуплаков, 1925 и др.). Сезонная динамика эпибионтных инфузорий также связана с особенностями протекания жизненного цикла и активностью их хозяев (Банина и др., 1977 и др.). В частности, сезонная динамика трех видов цилиат, проявляющих определенную специфичность к носителям, была прослежена в пойменном озере. Для каждого из них получена картина сезонных изменений интенсивности поселения на хозяевах-носителях, специфичность которой определялась сменой хозяев-носителей, что приводило к равномерным, но значительным колебаниям численности в течение сезона. Виды же, хозяева которых представлены в водоеме постоянно, имели два пика численности, по времени практически совпадающие с таковыми у перифитонных сукторий костных субстратов (Довгаль, 1994).

Аналогичная работа выполнена для инфузорий-эпибионтов дафний, из небольшого водоема в штате Колорадо, США (Threlkeld, Willey, 1993). Авторы отмечают, что распространенность и встречаемость комменсальных инфузорий была пропорциональна длине тела дафний вне зависимости от вида, но различалась у особей женского пола в зависимости от стадии развития яиц.

Сезонная динамика эпифитных организмов также связана с особенностями биологии их хозяев (Nanamura, 2000; Report of epibiont..., 2009).

Интересно изучение связи продуктивности микроперифитона и биомассы водорослей. Так, в полевых экспериментах на небольших участках показано, что рост цианопрокариот эффективно снижался путем культивирования перифитона. Основные механизмы контроля цветения сине-зеленых были связаны не только с конкуренцией за питательные вещества, но также с аллелохимической активностью перифитонных микробных и эукариотных сообществ. Хотя характер этих сложных взаимодействий еще не описан, следует ожидать, что развитие обрастаний и доминирование различных видов водорослей и бактерий в перифитоне будет влиять на рост и метаболизм планктонных цианобактерий и бактерий в целом. Понимание этих микробных взаимодействий может дать новое понимание и подсказки для разработки новых стратегий контроля, направленных на управление сообществом цианобактерий через манипулирование бактериальным сообществом безвредным для окружающей среды образом. Система культивирования прикрепленных организмов на искусственных субстратах рассматривается также как многообещающая альтернатива традиционному разведению в суспензированной культуре при производстве биотоплива и очистке сточных вод (Periphyton effects..., 2017).

Таким образом, факторы формирования пространственной структуры достаточно хорошо изучены на различных систематических группах обрастателей. Большинство исследований посвящено отдельным размерным или таксономическим группам, тем не менее, выводимые закономерности находят свое подтверждение для разнообразных организмов – как растительных, так и животных.

Ключевые закономерности процессов формирования перифитонных сообществ обобщены в обзорах. А.И. Раилкин (2008) рассмотрел процессы колонизации и влияющие на него факторы, в особенности гидродинамические и химические, а также свойства поверхности субстрата. Рассматриваются преимущественно организмы мезоперифитона, которые имеют большее хозяйственное значение. А.А. Протасовым обобщены представления о перифитоне как топической группировке и ее роли в функционировании глобальной экосистемы (Протасов, 2005б, 2008, 2013). В последней монографии авторы рассмотрели проблемы выделения перифитонных и бентосных сообществ в техноэкосистемах (Протасов, Силаева, 2012). Монографии И.А. Скальской (2002) и Т.А. Шараповой (2007) посвящены региональным фаунам зооперифитона Волжского бассейна и водоемов Западной Сибири соответственно.

К основным известным закономерностям относится возрастание видового богатства перифитонного сообщества с увеличением сложности пространственной структуры субстрата, сопровождающейся увеличением числа микробиотопов. Эта закономерность носит универсальный характер и прослеживается как на искусственных или естественных субстратах, так и на поверхностях растений и животных.

1.3. Экологические факторы, действующие на сообщества перифитона

Организмы сообществ перифитона, равно как и любые другие, подвергаются действию различных по генезису экологических факторов. Независимо от прикрепленной или независимой от субстрата жизни любой организм должен получать из окружающей среды вещество, энергию и информацию, а в ответ, в свою очередь, так или иначе обеспечивать поддержание в природе собственной генетической информации, размножаясь или иным путем осваивая среду. Однако в каждом конкретном биотопе факторы среды могут отличаться по механизмам действия, выраженности и значимости для организмов. Поскольку биотоп, в котором формируются сообщества перифитона, обладает выраженными и характерными особенностями, целесообразно рассмотреть некоторые факторы, которые имеют наибольшее значение в этих условиях. Схематично взаимодействие ключевых факторов формирования перифитона представлено на рисунке 1.1.



Рис. 1.1. Схема взаимодействия ключевых факторов формирования сообществ микроперифитона

1.3.1. Характер омывания субстрата

Первым важнейшим фактором, определяющим формирование сообществ обрастателей, является обтекание субстрата водой. Подвижность воды не только обеспечивает насыщение ее кислородом при контакте с атмосферой и его равномерное распределение в толще. Именно течение приносит колонистов – подвижные (расселительные) стадии прикрепленных видов, а также питательные вещества для них, обуславливает накопление детрита и неорганических осадков. Очевидно, что сообщества перифитона должны развиваться в условиях проточной воды. Однако течение вместе с положительной ролью

имеет и негативный эффект, механически разрушая перифитон, отрывая обрастателей от субстрата.

Течение воды вдоль субстрата может выступать и как источник питания и кислорода, и как стрессовый фактор. При этом с ростом скорости течения позитивный эффект снижается, а негативный – напротив, увеличивается (Horner, Welch, 1981). Максимальная плотность перифитона тогда соответствует некой компромиссной скорости, которая достаточно велика для обеспечения иммиграции, с одной стороны, но не разрушает биологическую пленку – с другой (рис. 1.2).



Рис. 1.2. Схема зависимости плотности перифитона от скорости течения воды

Стивенсон (Stevenson, 1996, по: Комулайнен, 2013) определил такую скорость как «обогащающая», при ее превышении ускоряется эмиграция из сообщества, иммиграция сдерживается и происходит механическое разрушение. Величина этой «обогащающей» скорости зависит от степени прикрепления организмов к субстрату и сложности образуемых ими структур. Например, в наблюдениях за формированием фитоперифитона на искусственных экспериментальных субстратах максимальная плотность чаще всего была при скорости течения от 0,1 до 0,2 м/с (Комулайнен, 2013). С другой стороны, эффективность приноса биогенов зависит также от их содержания в воде. Следовательно, величина «обогащающей» скорости связана с трофическим статусом водоема. На это указывают исследования фитоперифитона, выполненные на р. Москве в 2002 г. (Русанов, Хромов, 2016). Авторы показали, что биомасса фитоперифитона снижалась при повышении скорости течения и увеличивалась с повышением концентрации PO_4^{3-} . Таким образом, в условиях евтрофи-

рования повышением скорости течения на перекатах закономерно приводит к снижению биомассы перифитона.

Аналогичные закономерности известны и для зооперифитона. Так, в целом ряде работ показана зависимость плотности перифитонных раковинных амёб от скорости течения. Обогащающая скорость для этих микроорганизмов составляет 0,20–0,32 м/с (Мазей, Цыганов, 2006). Исследование влияния поступательного движения воды в прибрежной части крупного стоячего водного объекта проводилось с участием автора в 2017 году в литорали Ладожского озера (Дудакова и др., 2018). С помощью оригинального прибора осуществляли измерения интенсивности тока воды в зоне контакта с твердой поверхностью для 3 элементов, составляющих береговую линию: галька, валун и скала (вертикальная и горизонтальная). Рассматривались участки наружные (поверхность, открытая в сторону воды) и внутренние (нижние поверхности, поверхности между камнями или камнем/скалой, для скал – расщелины). Одновременно на этих же поверхностях отбирали пробы перифитона. Показано, что суммарная плотность микроперифитона на одном и том же крупном валуне различается в зависимости от экспозиции, что согласуется с интенсивностью волнового перемешивания (рис. 1.3).

Однако скорость течения воды оказывает влияние не только на количественные показатели перифитонных сообществ. Для фитоперифитона показано, что в условиях высокой скорости течения в реке развиваются лишь виды диатомовых, имеющие специальный аппарат, обеспечивающий им хороший контакт с субстратом (Комулайнен, 2013). Видимо, усиление механического воздействия приводит к элиминации в первую очередь неприкрепленных или слабо прикрепленных форм. Напротив, ослабление притока биогенов или пищи ухудшает условия жизни прикрепленных форм, которые не могут мигрировать в поисках другого источника пищи.

В наших исследованиях выявлено, что в условиях стоячей воды в микроперифитоне преобладали подвижные и временно прикрепляющиеся формы (Синельщиков, 2019). Наблюдения проводились в лабораторных условиях, в небольшом (20 л) аквариуме, в который помещали различные горные породы. Наблюдения проводили в течение 63 дней, еженедельно определяя плотность и состав микроперифитона. В начальные стадии формирования сообщества доминируют одноклеточные формы, облигатно прикрепленные к субстрату, однако в дальнейшем их сменяют многоклеточные, факультативно прикрепляющиеся виды – преимущественно коловратки (рис. 1.4).

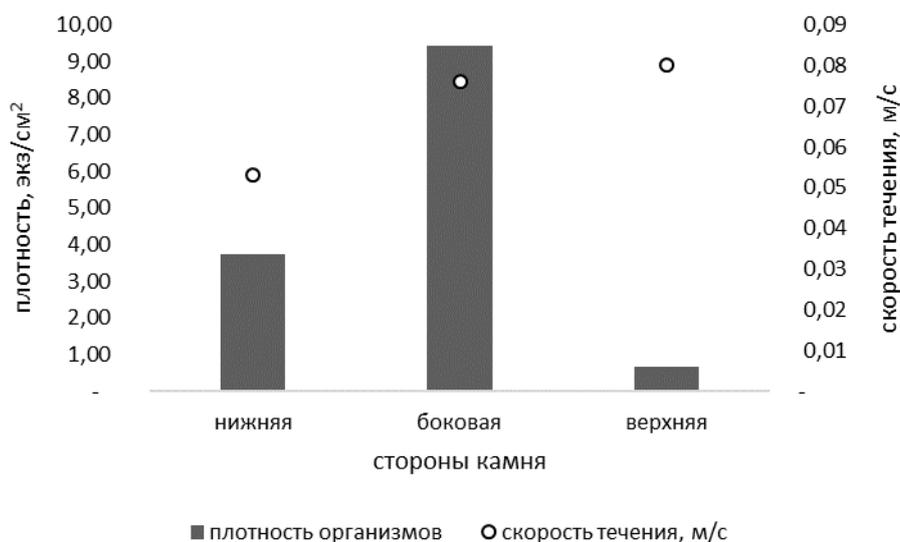


Рис. 1.3. Плотность микроперифитона и скорость водного потока на различных сторонах валуна в литорали Ладожского озера

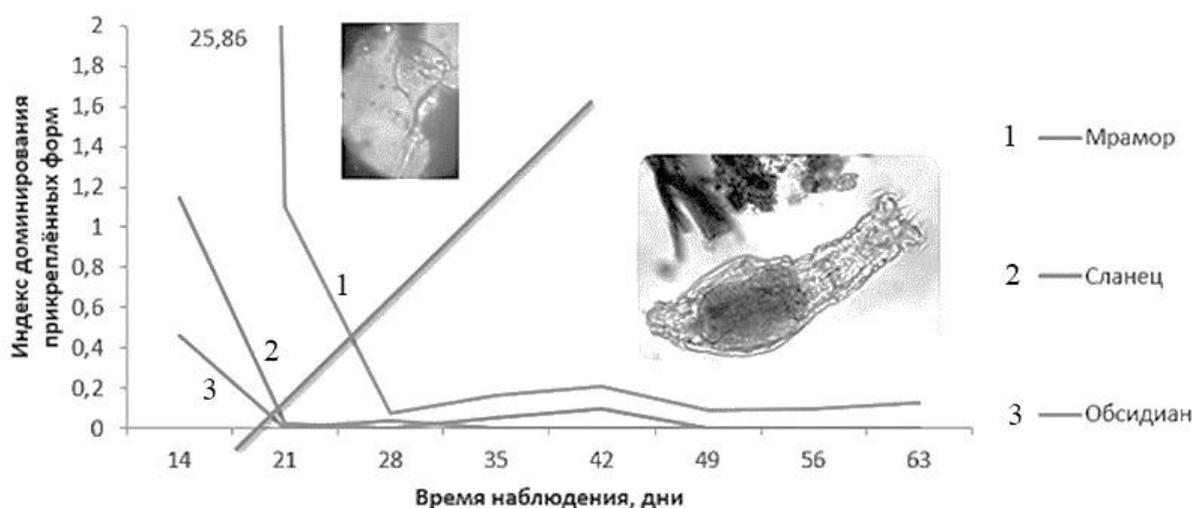


Рис. 1.4. Преобладание прикреплённых и свободных форм в процессе развития сообщества в условиях отсутствия течения на образцах различных горных пород. Черта разделяет условную «инфузорную» и «коловраточную» стадии

Подтверждают эту закономерность и наблюдения в природных условиях. В упоминаемых выше исследованиях влияния на микроперифитонные сообщества гидродинамической активности в литорали Ладожского озера полученные данные позволили проанализировать вклад прикреплённых инфузорий в общую плотность микроперифитона (рис. 1.5). Доля прикреплённых инфузорий выше в местообитаниях, характеризующихся более выраженной динамикой воды над поверхностью субстрата.

Волновая активность оказывает влияние и на макрофитоперифитон литорали. Для фитоценоза прибрежной акватории описана общая тенденция изменения видового разнообразия, которая свидетельствует о том, что активное ветровое волнение может оказывать заметное влияние на структуру сообщества. И.К. Евстигнеева с соавторами заключают, что влияние ветрового волнения на открытых участках побережья проявляется в формировании дополнительных тенденций изменения видового разнообразия макрофлоры (Евстигнеева и др., 2019).

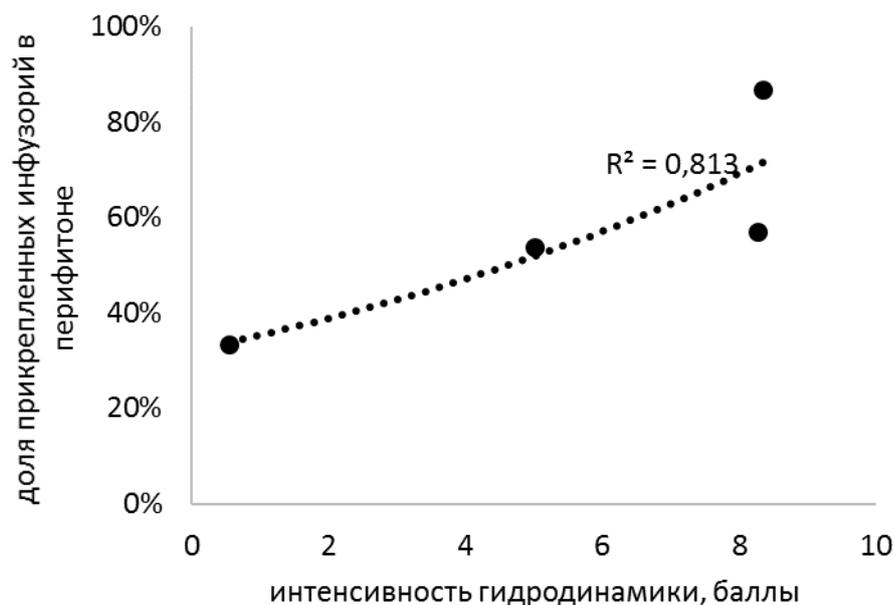


Рис. 1.5. Доля прикрепленных инфузорий в микроперифитоне (по плотности) в условиях различной интенсивности гидродинамики (оценка гидродинамики по: Дудакова и др., 2018)

Снижение роли прикрепленных инфузорий отражает меньшую эффективность освоения ими субстрата по сравнению с организмами, которые способны мобилизовываться с его поверхности при неблагоприятных условиях. С другой стороны, поскольку емкость среды для сидячих организмов ограничивается скоростью притока пищевых частиц, прикрепленные формы получают преимущество на более обтекаемых поверхностях.

1.3.2. Характер архитектоники субстрата

Зависимость прикрепленных форм от субстрата, являющегося основным элементом биотопа для перифитона, обуславливает необходимость изучения его особенностей. Для количественной характеристики структуры поверхности и ее сложности предлагается использовать термин **архитектоника**. В понятие сложности архитектоники субстрата включена характеристика элемен-

тов, составляющих поверхность, их соотношение и взаиморасположение, образующее *топологию*, а также расположение в пространстве и взаимодействие близлежащих поверхностей. Для количественной оценки сложности архитектуры субстрата применяли модифицированную для окрестности точки меру SVR (*Surface – to – Volume Ratio*), рассчитываемую как соотношение площади и объема тела (Локальное численное исследование.., 2012). Величину SVR рассчитывали как отношение объема сечения субстрата кубом с ребром стандартной длины (в наших измерениях – 1 мм) и площади этого сечения:

$$SVR = S/V, (\text{мм}^{-1}),$$

где S – площадь сечения, мм²; V – объем сечения, мм³.

Для целей настоящего исследования окрестность ограничивалась сечением субстрата кубом со стороной 1 мм и центром, расположенным на его поверхности. SVR определялась для каждого из структурных элементов исследуемого биотопа (камней разного размера, скальных поверхностей, поверхностей растений, а также для искусственных субстратов).

Серия исследований микроперифитона, формирующихся на субстратах различной архитектуры, выполнена с участием автора в 2015–2016 гг. (Дудакова и др., 2016). Результаты исследования показали, что на микрозоопилитон в наибольшей мере влияют мелкомасштабные изменения сложности субстрата. Отмечена тенденция к снижению численности простейших и коловраток по мере увеличения сложности пространства, оцененного по SVR (1.6 А). Характер сообществ изменяется с переходом через значение SVR = 0.2, которое соответствует плоской поверхности. Для полигонов с более простой поверхностью отмечается значительный разброс результатов и слабо выраженная тенденция к уменьшению, тогда как на сложных полигонах разброс значений меньше, а тенденция выражена лучше.

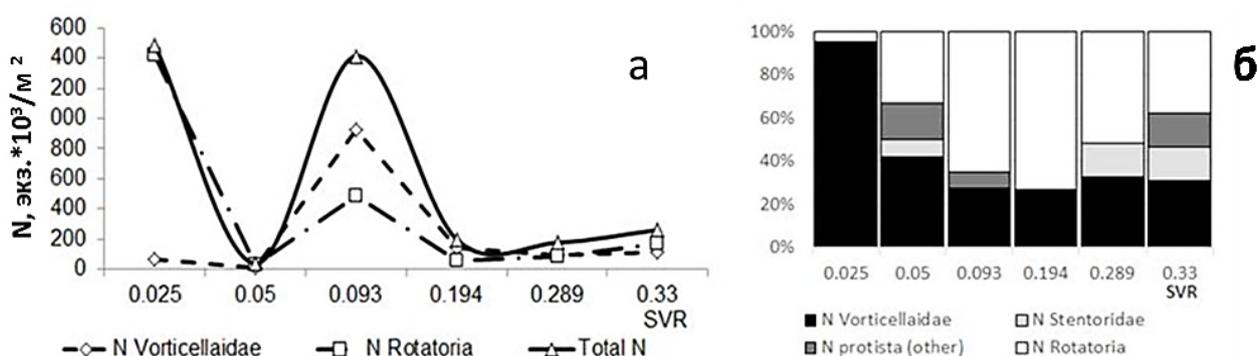


Рис. 1.6. Численность (а) и доля в плотности (б) отдельных групп микроперифитона на субстратах с различной архитектурой (из: Дудакова и др., 2016)

Структура сообщества микрозооперифитона также изменяется с ростом пространственной сложности биотопа (рис. 1.6 б). Отмеченное выше снижение доли вортицелл в численности сопровождается ростом доли других простей-

ших, ведущих не прикрепленный или частично прикрепленный образ жизни. Доля коловраток в сообществе, как и их численность, изменяется в соответствии с более сложным графиком с максимумом при значениях $SVR = 0.093 - 0.194$.

Понятие архитектоники включает в себя и расположение субстрата относительно направления действия силы тяжести, направления течения и поверхностей воды и дна водоема. К сожалению, лишь небольшое число исследователей занимались изучением этого фактора, хотя отмечается, что это перспективный способ биоманипуляции (Празукин и др., 2017).

В целях поиска инженерных решений задач экологической оптимизации гидротехнических сооружений через определение необходимых параметров конструкций группой авторов создана и апробирована в 2008 г. установка «Фитокарусель». Выявлены закономерности, связывающие структурно-функциональные параметры сообществ фитообрастания с различной ориентацией подводных поверхностей (угол наклона и азимут). Авторам удалось определить даже оптимальные ориентации для развития макрофитов и микроэпифитона (Миничева и др., 2011).

Интересны выводы Е.А. Сысовой (Сысова, 2005) о том, что ориентация субстрата в пространстве оказывает влияние на формирование видового богатства и на динамику численности водорослей. При этом она же заключает, что характер расположения субстрата не играет значимой роли в формировании структуры фитоперифитона. Натурный эксперимент выполнялся на озере Волово, Республика Беларусь, в качестве субстрата выступали тефлоновые ленты. Разрезанная на куски по 13 см, она укреплялась в горизонтальном или вертикальном положении, либо только одним концом на деревянных каркасах.

Зависят перифитонные сообщества и от расположения относительно края самого субстрата. В этом отношении показательно исследование К.А. Корлякова, выполненное на царапанных стеклах обрастания. Отмечено, что численность и биомасса всех гидробионтов, начиная от бактерий и заканчивая колониями мшанок и зарослями нитчатых водорослей, характеризовались более высокими показателями на неровной поверхности стекла по сравнению с контролем. Размеры живых организмов на краях стекла были больше, чем на открытой поверхности стекла в отдалении краев. В частности, площадь талломов водоросли *Compsopogon coeruleus* перед краями стекла была в два раза больше, чем на открытой поверхности в отдалении краев стекла, а высота талломов превышала высоту таких же талломов на 1–2 мм (30–40%). Повышалась и плотность поселения этой водоросли на поверхности стекла в краевой зоне. Аналогичная закономерность показана для гидр и мшанок (Корляков, 2017).

Таким образом, имеется широкий, но слабо систематизированный набор данных о роли специфических для перифитонных сообществ экологических факторов. Его осмысление может иметь большое теоретическое и практическое значение. Целесообразно рассмотреть все аспекты влияния архитектоники на одной модельной группе организмов перифитона, в качестве которой выбраны инфузории.

Глава 2. ИНFUZОРИИ КАК КОМПОНЕНТ МИКРОПЕРИФИТОННЫХ СООБЩЕСТВ

Важной частью микроперифитонного сообщества являются инфузории. Это представители обширной группы простейших, характеризующиеся сложной организацией. В связи с некоторым недостатком русскоязычной литературы по экологии инфузорий в главе приведены некоторые известные особенности группы и пути их адаптации к прикрепленному образу жизни.

Настоящее издание должно стать первым, после большого перерыва, трудом, посвященным одноклеточным на территории Вологодской области. В этой связи мы нашли необходимым привести также краткий обзор ранних исследований протистофауны региона. Простейшие перифитали в Вологодской области никогда до сих пор специально не изучались.

2.1. Морфо-экологические особенности инфузорий перифитона

Значительная часть видов инфузорий характеризуется всеветным распространением, и лишь небольшая часть является эндемиками.

Большинство инфузорий являются свободноживущими формами. Относительно немного паразитирует, и известен только один вид, *Balantidium coli*, вызывающий болезнь человека. Некоторые другие инфузории вызывают заболевания у рыб и могут представлять проблему для аквакультуры. Многие виды – паразиты или комменсалы на различных беспозвоночных. Большое значение имеют инфузории, которые живут в большом количестве в пищеварительных трактах многих копытных млекопитающих, где они служат для стабилизации больших популяций симбиотических бактерий, разрушающих целлюлозу в пище животных.

Для инфузорий характерен ядерный дуализм – уникальное явление среди эукариот. Их клетка содержит два функциональных ядра – большое и малое, называемые соответственно макронуклеус и микронуклеус. Генетический материал для передачи в ряду поколений сохраняется в микронуклеусе, которое не принимает участие в других клеточных процессах. Реализация генетической информации проходит с хромосом макронуклеуса, которое, кроме того, содержит множество копий отдельных хромосом. Иногда можно увидеть указания на полиплоидность макронуклеуса инфузорий, однако это не совсем верно, так как полиплоидия характеризуется кратным увеличением числа всех хромосом набора, тогда как у инфузорий разные хромосомы имеют разное число копий. Форма макронуклеуса различна и имеет диагностическое значение для определения вида (рис. 2.1).

Инфузории реализуют вегетативное размножение путем клеточного деления: микронуклеус делится митозом, тогда как в большинстве случаев макронуклеус просто делится на две части. Кроме того, для инфузорий также ха-

рактен половой процесс – конъюгация. Конъюгация в большинстве случаев вызвана нехваткой пищи, однако даже в благоприятных условиях инфузории регулярно переходят к обмену генетическим материалом.

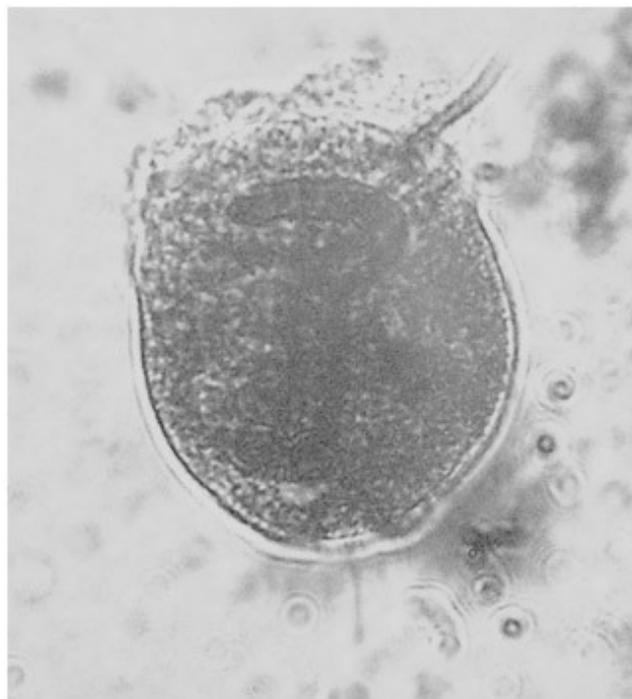


Рис. 2.1. Макронуклеус в клетке Vorticella sp., окраска карминовым красным, световая микроскопия, увеличение 10x20

Прикрепленные формы имеют некоторую специфику в процессах размножения. Для представителей рода *Vorticella* и некоторых других видов, прикрепляющихся с помощью стебелька, характерно поперечное, а не продольное (относительно цилиатуры) деление (рис. 2.2, 1). Особой формой деления можно назвать отделение бродяжки: при этом одна особь остается на месте, прикрепленная стебельком, а вторая – бродяжка – формирует особый тип цилиатуры. В нижней части колокольчика, который напоминает клетка по форме перед стебельком, возникает кольцо ресничек; ресничные кольца на переднем конце тела втягиваются внутрь, и новая инфузория отделяется от стебелька (рис. 2.2, 2). Такая бродяжка может плавать несколько часов, а затем прикрепляется к субстрату (рис. 2.2, 3). У нее вырастает стебелек, расправляются ряды ресничек на переднем конце и начинается процесс питания.

Конъюгация прикрепленных форм происходит между морфологически различными особями: сливаются большие, неподвижные формы, или макрогонидии, с маленькими, свободноплавающими, или микрогонидиями (рис. 2.2, 4). Инфузории попарно соединяются и образуют цитоплазматический мост между двумя клетками. Микроядра делятся благодаря процессу мейозу, макронуклеус распадается, а конъюгирующие клетки обмениваются гаплоидными микроядрами по цитоплазматическому мостику. Затем они отделяются, обра-

зую новые макроядра. Суть полового размножения заключается в формировании нового организма из комбинированного генетического материала родителей. После конъюгации каждая особь приобретает новый генетический материал и делится, чтобы дать потомству новую комбинацию генов. Это важно для выживания. Большинство инфузорий не могут неограниченно размножаться путем бесполого деления и в конечном счете погибают, если не происходит процесса конъюгации.

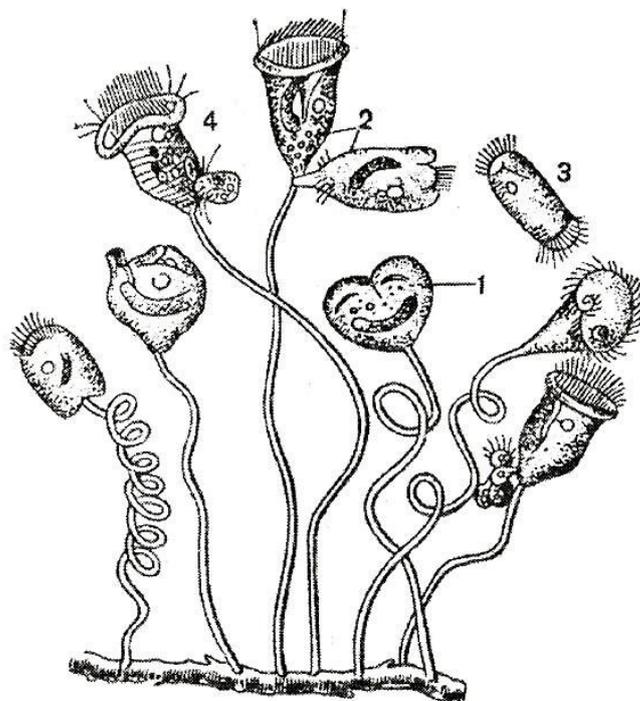


Рис. 2.2. Прикрепленные инфузории (*Vorticella* sp.) по (Натали, 1975).
Обозначения в тексте

Инфузории характеризуются наличием ресничек, покрывающих сплошь все тело или сгруппированных на определенных участках тела. Реснички, составляющие характерную особенность инфузорий, образовались путем полимеризации кинетид и представляют наиболее совершенный аппарат движения, известный для простейших. Ряды ресничек (ундуляподий), расположенные в определенном порядке (его картина используется в таксономических целях) формируют единую систему, каждый компонент которой связан с соседними. Наличие продольных и поперечных тяжей, формирующих кортекс, позволяет инфузориям добиться беспрецедентной согласованности в работе ресничек. Эта адаптация, позволяющая планктонным формам развивать большую скорость и эффектно маневрировать, одновременно открывает путь к появлению прикрепленных форм, эффективно создающих ток воды вокруг клетки (рис. 2.3, В). Прикрепленные формы для создания токов воды и их процеживания используют близкорасположенные идвигающиеся синхронно ряды ресничек – так называемые мембранеллы, которые позволяют им эффективно

облавливать значительные по сравнению с размерами самих животных объемы воды (рис. 2.3, А).

Расселяются перифитонные инфузории с помощью бродяжек – стадии жизненного цикла, не имеющей стебелька, мембранеллы у которых расположены на экваторе клетки, а не на полюсе, как у прикрепленных форм. Для подвижных инфузурий, населяющих поверхность субстрата, характерно образование цирр – пучков ресничек, позволяющих животному совершать резкие, скачкообразные движения. Для прикрепленных инфузурий также характерно образование колоний.

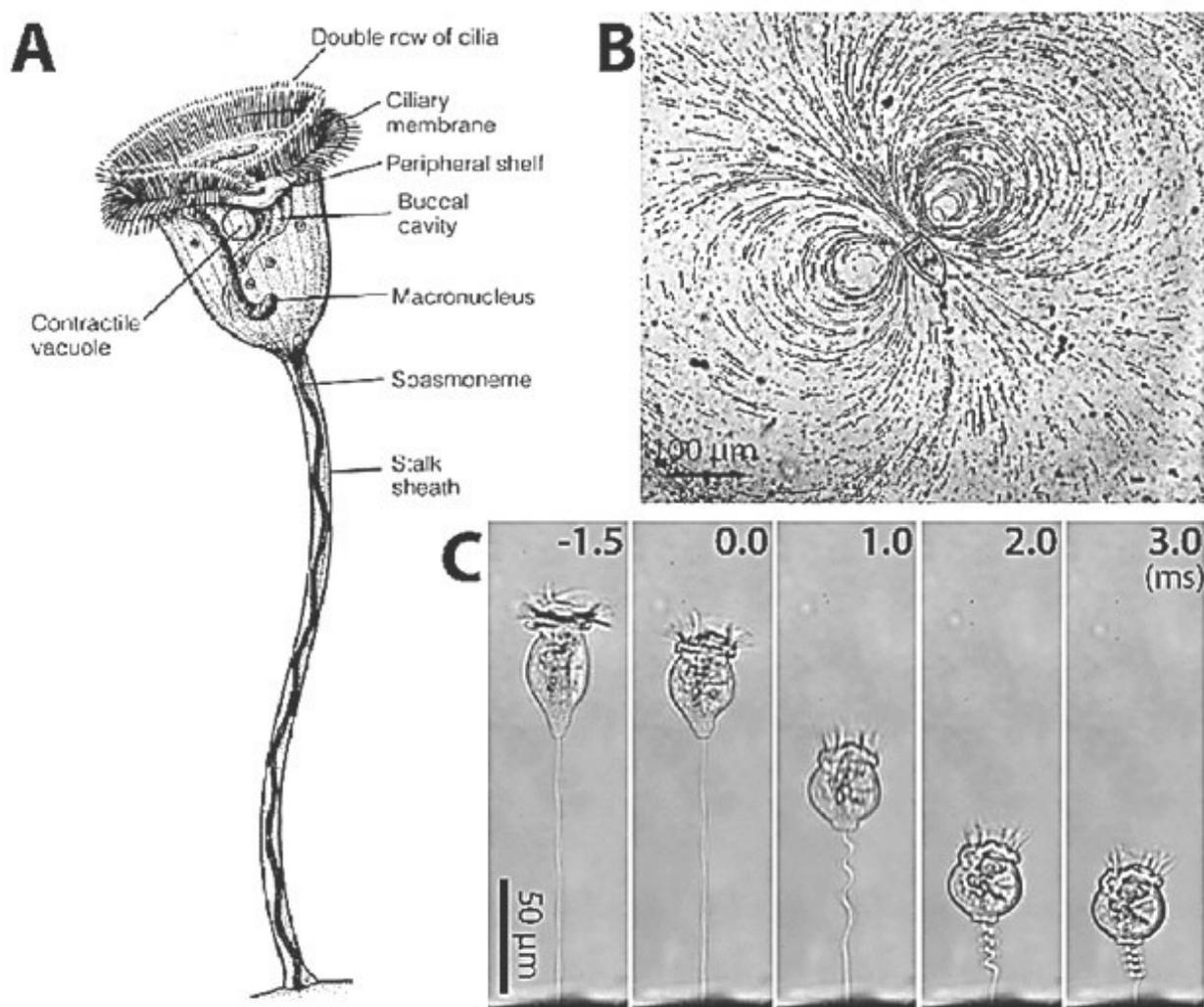


Рис. 2.3. *Vorticella* sp: А – общее строение клетки; В – токи воды, создаваемые цилиатурой; С – стадии сокращения стебелька (по Ryu et al., 2016)

Для прикрепленных инфузурий доступна еще одна, нетипичная для свободных форм, форма движения. Они могут изменять положение тела в пространстве за счет сокращения стебелька (рис. 2.3, С). Это позволяет животному необычайно быстро перемещаться: стебелек укорачивается до 20–40% от максимальной длины менее чем за 10 мс, что соответствует средней скорости

10–20 мм/с. С точки зрения удельной скорости (длина тела/с), максимальная скорость соответствует ~ 1200 длины тела/с, что делает представителей *Vorticella* sp. одним из самых быстрых живых существ, для которых рассчитана эта метрика (Ryu et al., 2016).

Механизмы сокращения тела и чрезвычайно быстрых движений простейших представляют большой интерес для исследователей не только как любопытное явление природы. Поняв механизмы клеточных движений простейших, мы сможем применить эти методы в нанотехнологическом инжиниринге.

Наиболее известным объектом изучения, в том числе и в отношении клеточных движений, является инфузория рода *Stentor* (*Stentoridae*, *Heterotrichida*). Он очаровал биологов своей экологической и морфологической пластичностью. В 1906 г. Х.С. Дженнингс (H.S. Jennings) опубликовал отчет о реакции *Stentor Roeseli* на частицы кармина, помещенные в воду в непосредственной близости от ресничных полей инфузории (рис. 2.4). Это иерархическая последовательность «принятия решений» – самая сложная из описанных для одноклеточных. Он писал, что инфузории первоначально реагировали на этот раздражитель, наклоняя в одну сторону свое вытянутое тело. Если раздражитель действовал некоторое время, животные изменяли направление биения своих ресничек так, чтобы создать ток течения от клетки, отгоняя жидкость, содержащую частицы кармина. Если это также не помогало, стентор сжимался в шар, проходя несколько циклов сжатия и растяжения. Наконец, они оторвались от субстрата, приняв грушевидную форму и уплыли (по Wood, 1989).

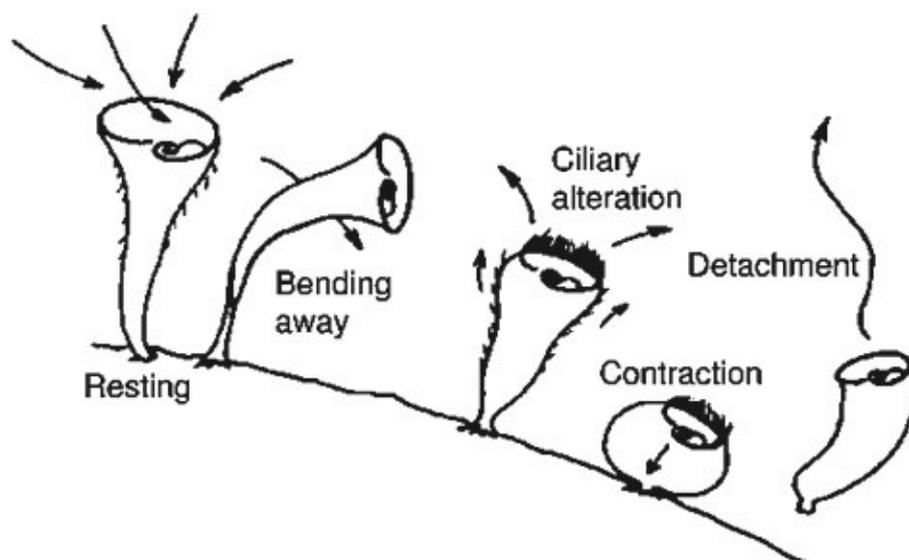


Рис. 2.4. Движения *Stentor Roeseli* в ответ на раздражение кармином, H.S. Jennings, 1906 (no: Dexter et al., 2019)

Исследование вызвало большой интерес, однако до 2019 года считалось не воспроизводимым, а потому не заслуживающим внимания. Лишь в декабре

2019 года вышла работа, авторы которой, по их мнению, смогли наблюдать иерархию и выбор стентором реакций, что вновь позволило говорить о «поведении» у простейших (Dexter *et al.*, 2019).

В отношении молекулярных механизмов клеточных сокращений у стенторов накоплено большое число данных. За изменения длины клеток отвечают две различные кортикальные системы – km фибриллы (km fiber) и мионемы (myoneme). Km фибриллы реализуют движение с помощью относительного скольжения параллельных перекрывающихся лент микротрубочек, тогда как сократительные нити, составляющие мионемы, изменяют свою структуру (Huang, Pitelka, 1973). Эти две системы функционально различаются как антагонистические элементы. Развитие движущей силы для растяжения клеток осуществляется путем активного скольжения микротрубочек, создаваемого специфическими мостиками. Представлены данные, свидетельствующие о том, что активное укорочение сократительных нитей, отражающееся в обратимом структурном превращении плотных нитей длиной 4 нм в трубчатые нити длиной 10–12 нм, обеспечивает основу для быстрого сокращения клеток (Huang, Pitelka, 1973).

Подвижные и некоторые прикрепленные виды инфузорий обладают отрицательным тигмотаксисом и ярко выраженным хемотаксисом. Многие инфузории (например, *Ophryoglena flava*, *Stentor coeruleus*, *Chlamydomonadopsis*) также способны демонстрировать фототаксис (Jékely, 2009).

Исходя из концепции жизненной формы (Алеев, 1986), ценоэкоморфы (Протасов, 1994), выделены морфоэкологические группы прикрепленных инфузорий по критериям, связанным с характером освоения поверхности. Целью этого методологического подхода было сравнение структуры цилиосообществ субстратов различной архитектоники и расположенных в разных водных объектах. Выделение морфоэкологических групп прикрепленных инфузорий позволило сравнить экологическую структуру сообществ с различным видовым составом и выделить общие адаптации и стратегии освоения субстрата прикрепленными инфузориями.

Длинно-стебельковые формы – организмы, прикрепляющиеся к субстрату с помощью длинного (значительно превышающего длину тела) стебелька. Эти организмы лишены внеклеточных образований – раковин или домиков – и имеют средние и крупные размеры.

Стебелек представляет собой тонкий не разветвленный вырост клетки, покрытый пелликулой (или являющийся ее частью). В середине стебелька проходит пучок мионем, которые продолжают внутри клетки, расходясь в ее нижнем конце (рис. 2.5, С). Осевая структура стебелька – спазмонема (*Spasmoneme*) – имеет вид левозакрученной спирали. Другие опорные элементы представлены матриксом из крошечных волокон (*Fibrillar matrix*) и стержнеобразных пучков нитей (*Batonnet*), укрепляющих оболочку (рис. 2.5, А, В). Батоннеты располагаются вдоль стебелька в форме правозакрученной спирали на противоположной стороне от спазмонемы.

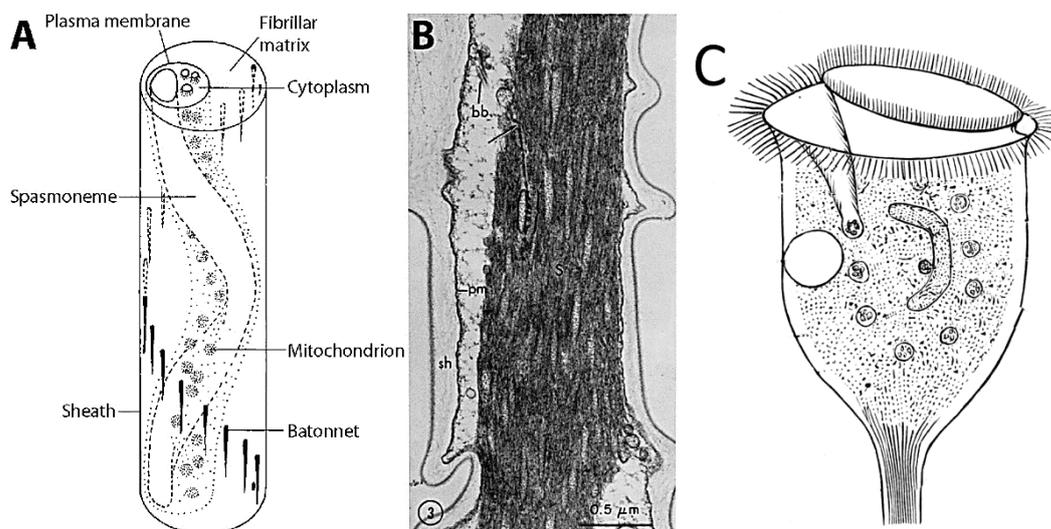


Рис. 2.5. Морфология стебелька *Vorticella*: А – схема строения, В – микрофотография в поперечном сечении, видны фибриллы диаметром 3–4 нм (по Amos, 1972), С – схема клетки и корешок стебелька (по Ryu et al., 2016)

Когда стебелек сокращается, спиральная спазмонема укладывается плотной спиралью. Вортицеллы чрезвычайно чувствительны к любому механическому воздействию, даже незначительное сотрясение субстрата вызывает мгновенное скручивание стебелька, тело инфузории округляется, перистом закрывается, скрывая ресничное поле.

Таблица 2.1

Морфоэкологические группы прикрепленных инфузорий

Название морфоэкологической группы	Признаки			Типичный род
	стебелек	домик	размер	
Длинно-стебельковые	Длинный, сократимый	Отсутствует	Средний, до крупного	<i>Vorticella</i>
Сидячие безраковинные	Отсутствует	Как правило, отсутствует или покрывает менее чем 1/3 тела	Крупный, очень большой	<i>Stentor</i>
Коротко-стебельковые	Не более чем в два раза превышает длину тела или меньше, как правило, несократимый	Отсутствует	Мелкий	<i>Epistylis</i>
Сидячие раковинные	Отсутствует	Присутствует, покрывает половину или более тела	Мелкий, редко средний	<i>Vaginicola</i>

2.2. Направления изучения инфузорий

Благодаря своей сложной организации и одновременно небольшим размерам, а также высокой скорости размножения инфузории часто служат объектом для различных исследований. Целый ряд биологических и экологических экспериментов поставлен с использованием инфузорий в качестве модельных организмов. В частности, особенности организации генетического аппарата инфузорий делают их удобным объектом для генетических и эпигенетических исследований (Yudin, Uspenskaya, 2007).

Инфузии являются хорошими индикаторами качества воды и состояния экосистемы, что отмечается многими авторами (Мамаева, 1990; Foissner, 1988; Foissner et al., 1995; Жариков, 1996 и др.). Известно, что система экологического контроля, основанная на анализе сукцессий цилиосообществ, может обеспечить раннюю диагностику и эффективный контроль состояния гидробиоценозов, а также его прогноз (Кренева, 2001, 2003).

В трофическом отношении инфузии довольно разнообразны: бактерио-, альго- и фунгиофаги, растительноядные, хищники, гистофаги и каннибалы. Некоторые представители могут постоянно поддерживать симбионтов из числа зеленых водорослей и получать питание за счет деятельности последних (Corliss, 1979; Протисты..., 2007 и др.). Они играют большую роль в трофических отношениях в водных биоценозах. Значительная роль принадлежит планктонным инфузиям (Мамаева, 1990). Указывается, что инфузии-альгофаги потребляют до 50% первичной продукции фитопланктона, на них приходится значительная часть биомассы планктона, высока и их роль в деструкции органического вещества (Мыльникова, 1993; Ковальчук, 1994; Кузьмина, 1999 и др.). В связи с разработкой концепции микробальной петли значительно возросло внимание к простейшим как регуляторам трофических процессов в водоемах (Arndt et al., 1990; Weisse, 2002; Sherr & Sherr, 2007).

Особое внимание обращается на инфузии как на промежуточное звено между автотрофами и консументами второго и третьего порядка: коловратками, ракообразными, личинками рыб (Бурковский, 1984). Участие инфузорий в симбиозе с фотосинтезирующими организмами (водорослями) позволяет говорить об их роли в продукции органических веществ и о регуляторно-поддерживающей функции в водных экосистемах. В свою очередь инфузии служат пищей для многих водных беспозвоночных и позвоночных. Современные исследования показывают, что им принадлежит важная роль в круговороте биогенных элементов в водных экосистемах.

Перифитонные инфузии составляют основную часть населения различных очистных сооружений и играют важную роль в биоочистке сточных вод (Трифонов и др., 2012; Никитина и др., 2011). Благодаря высокой скорости роста и содержанию водорослей перифитон вторичных отстойников можно рассматривать как перспективный объект в системе доочистки сточных вод

от остаточного загрязнения (Трифонов, Макаревич, 2013). Различные аспекты экологии инфузорий очистных сооружений и искусственных водоемов широко отражены в литературе (Банина, 1983 и мн. др.). Инфузории выступают в качестве индикатора качества очистки сточных вод, известна их роль в формировании хлопьев активного ила (Банина, 1990). На перифитонных инфузориях описано значение параметров слоя спокойной жидкости вдоль поверхности погруженного тела и адаптивная изменчивость животных, позволяющая им населять различные биотопы (Довгаль, 2005).

Перифитонные инфузории природных водоемов на территории России и сопредельных стран изучены неравномерно. Большое внимание уделялось водным объектам Молдавии, в частности описана фауна круглоресничных инфузорий обрастания (Чорик, 1968; Чорик, Шубернецкий, 1980; Шубернецкий, 1983, 1984, 1990; Ярошенко 1984). Известны упоминания о бентосных микроорганизмах (Антонович, 1960). Большое внимание уделялось также изучению инфузорий региональных фаун Азейбарджана (Амбарцумян, 1962; Алекперов, 1987, 1990) и Армении (Жариков, 1987).

Хорошо изучена фауна перифитонных инфузорий, особенно сукторий материковых вод Украины (Довгаль, 1994, 2001; Костенко, Монченко, 1982; Gelmboldt, Dovgal, 2005). Традиционным объектом исследований является обрастание в технических водоемах-охладителях (Мовчан, Протасов, 1986; Нестеренко, 1989а; Протасов, Бабариги, 2009). Для водоемов центральной и северо-западной России известны работы преимущественно по планктонным инфузориям (Белова, 1998; Дружинина, 2000). Имеются данные по фауне инфузорий рек и озер Латвии (Лиэпа, 1984, 1990). В европейской России большое внимание уделялось изучению фауны инфузорий водохранилищ средней и нижней Волги (Жариков, 2001; Мыльникова, 1993; и др.).

Протистофауна водоемов, а в особенности водотоков, Вологодской области изучена очень слабо. Первые исследования протистофауны на территории области известны из работы Мережковского (1877), который упоминает в своих заметках о нескольких видах прикрепленных инфузорий. В 1936 году Г.Н. Гасовским на Онежском озере также проведены эпизодические исследования, в результате чего было обнаружено четыре вида корненожек и один вид инфузорий. На основе этих данных С.В. Герд публикует обзорную работу по фауне озера, включая в нее и простейших (Герд, 1946, 1956). В 1966–1967 годах на Онежском озере проведена комплексная экспедиция по изучению водных экосистем. В монографиях, посвященных северным озерам, приводятся более детальные фаунистические списки инфузорий (Мажекайте, 1972; Мамева, Мажейкайте, 1974). В 1973 году комплексная экспедиция ИБВВ АН СССР, Института озераведения АН СССР и Института зоологии и паразитологии АН Литовской ССР работала на водоемах Волго-Балтийского водного пути, в том числе на ряде крупных озер Вологодской области. Результатом стали детальные фаунистические списки простейших рек и озер Волжского

бассейна. В частности, для Кубенского озера выявлен 51 вид инфузорий (Николаев, 1977). Институтом биологии внутренних вод РАН активно изучается Рыбинское водохранилище, часть побережья и плесов которого располагается в границах Вологодской области, в том числе исследуется фауна перифитонных инфузорий (Мордухай-Болтовская, 1965; Мыльникова, 1982, 1987, 1993 и др.). Исследования на территории Вологодской области носили фаунистический характер и проводились преимущественно на водоемах и водотоках Каспийского и Балтийского бассейнов, практически не затрагивая рек бассейна Белого моря, хотя именно их водосборы занимают большую часть территории области. Обобщение имеющихся литературных данных, наряду с результатами собственных исследований, позволило уточнить список видов прикрепленных инфузорий для Вологодской области. В общей сложности для фауны региона выявлен 91 вид перифитонных инфузорий (см. приложение).

Таким образом, можно выделить несколько основных направлений изучения перифитонных инфузорий. В первую очередь, это собственно фаунистические исследования, выполненные для многих водоемов европейской части России, в особенности – бассейна Волги. Во-вторых, исследовались экологические особенности распределения цилиоперифитона, изучение которого проводилось преимущественно на естественных водоемах Украины и Молдавии. Значительная часть работ по экологии инфузорий-обрастателей выполнена на фауне водоемов-охладителей. Меньшее внимание уделяется изучению эпибионтных и эпифитных инфузорий, а также биоиндикационным возможностям цилиоперифитона в естественных водоемах. Практически за рамками внимания исследователей остались зависимости формирования сообществ прикрепленных форм инфузорий от пространственной структуры субстрата.

Современные представления о сообществах перифитона отличаются противоречивостью и разнообразием взглядов на это явление, нет единых методических подходов к изучению различных систематических групп обрастателей. Несмотря на пристальное внимание к различным аспектам биологического обрастания, в настоящее время не сформировано представление о роли архитектоники субстрата в формировании перифитонных сообществ.

Глава 3. МЕТОДОЛОГИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЦИЛИОПЕРИФИТОНА

Одной из причин низкой представленности исследований роли микрозооперифитона в отечественной и зарубежной научной литературе является, по-видимому, сложность и неразработанность методических подходов к сбору материала в естественных условиях.

Исследования населения модельных субстратов позволяют лишь качественно оценить разнообразие перифитона в естественных местообитаниях либо вовсе не дают представления о них. Кроме того, было показано, что состав и структура сообществ биопленки зависит от характера обрастаемой поверхности. Следовательно, сообщества модельных субстратов не могут в полной мере характеризовать экосистему водного объекта, для которого они не являются пространственными или типовыми.

В значительной степени недостатком методологии можно объяснить отсутствие в литературе данных по микрозооперифитону скальных местообитаний. Используемые в настоящее время в зоологических исследованиях техники не предназначены для сбора животных в таких биотопах. В частности, соскоб скальпелем или бритвой не может быть применен в условиях, когда соскабливаемая поверхность постоянно находится в подвижной воде из-за риска потери значительной части материала.

Формирование перифитонных цилиосообществ обсуждается на материалах, собранных в течение 2006–2017 годов как в естественных, так и в экспериментальных условиях.

Сочетание сбора материала в разнообразных естественных местообитаниях с наблюдениями в модельных условиях позволяет ранжировать значение факторов для формирования сообществ прикрепленных инфузорий. На этом основании выделен комплекс воздействий, связанный с характером водного объекта и непосредственно архитектоники субстрата.

3.1. Выбор водных объектов для исследования

Для сбора полевого материала выбраны семь разнотипных водных объектов естественного и искусственного происхождения. Среди них представлены: два небольших водотока, средняя и крупная река, крупное озеро, водохранилище, а также пруд. К водотокам небольшой протяженности, в которых проводились исследования, относятся мелиоративная канава в окрестностях города Вологды и речка Большой Пучкас. Средняя и крупная реки представлены Вологодой и Сухоной соответственно. Все исследованные водотоки являются взаимосвязанной системой, так как мелиоративная канава соединяется с рекой Вологодой, которая, в свою очередь, как и река Большой Пучкас, является притоком Сухоны (рис. 3.1). К водоемам относится Ладожское озеро, Рыбинское водохранилище (сборы проводились в Моложском плесе), Горьковское водохранилище (Костромской разлив) и Барский пруд в поселке Борок Ярославской области.



Рис. 3.1. Схема расположения водоемов и мест отбора проб

Обозначения: 1 – река Вологда; 2 – мелиоративная канава; 3 – речка Б. Пучкас; 4 – река Сухона; 5 – Рыбинское водохранилище; 6 – пруд в пос. Борок Ярославской обл.

Разнообразие исследованных объектов позволяет провести сравнительный анализ формирующихся в них перифитонных цилиосообществ, учитывая специфичность условий обитания не только на уровне микробиотопов, но и воздействие других факторов. К ним относится влияние особенностей цилиофауны и разнообразия субстратов в водных объектах на процесс колонизации погруженных поверхностей. В свою очередь, количество и качество субстратов определяются рядом таких характеристик, как степень зарастания, состав флоры высших растений, течение, количество взвешенных веществ и других. Исходя из этого выбор исследуемых водных объектов учитывал возможность опосредованного влияния параметров, связанных с их масштабом и типом (включая проточность), на формирование цилиосообществ через структуру субстратов.

Кроме того, рассматриваемые водные объекты подвержены разной хозяйственной нагрузке, что позволяет сравнить особенности перифитонных цилиосообществ при антропогенной трансформации среды. Исследуемые водные экосистемы отличаются по темпам процессов эвтрофирования, изменяющих трофические условия, количество и качество растительных субстратов, на которых формируются сообщества прикрепленных форм инфузорий. В отношении степени зарастания, заиления и органического загрязнения их можно ранжировать в следующем порядке: Ладожское озеро (исследовались каменистые пляжи северной части озера) > пруд > мелиоративная канава > река Сухона > Рыбинское водохранилище > река Вологда > речка Б. Пучкас.

Представленность в исследованных водных объектах разнотипных по своей структуре и природе субстратов дала возможность выявить отличия перифитонных цилиосообществ как на природных (различная водная растительность, скальные породы), так и на антропогенных (кирпичи, сваи) субстратах.

С целью выявления роли архитектоники при незначительном различии других факторов исследовались сообщества прикрепленных форм инфузорий, формирующихся на однородном участке одного водотока. Перифитонные цилиосообщества с наибольшего числа (шести) различных субстратов исследованы в реке Вологде. Это один из крупных, длиной 155 км, притоков р. Сухоны, относящейся к бассейну Северной Двины (Природа Вологодской области, 2007). Пробы отбирались в черте города, то есть на участке, характеризующемся значительной антропогенной нагрузкой, на небольшом участке берега (длиной менее десяти метров) присутствуют как естественные, так и антропогенно-привнесенные субстраты.

Разнообразные погруженные предметы и растения обрастают нитчатыми водорослями, представителями рода *Cladophora*, которые являются типичным субстратом для прикрепленных форм инфузорий. Микробиотопы, образованные нитчатыми водорослями на разных первичных субстратах, имеют различную по сложности архитектуру. Среди субстратов, с которых собиралось водорослевое обрастание, представлены: илисто-песчаное дно реки, листья макрофитов – частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica*) и жерушника земноводного (*Rorippa amphibia*), поверхности осколков кирпичей и старых деревянных свай.

Для изучения структуры сообществ прикрепленных форм инфузорий, формирующихся в условиях зарослевого биотопа при слабо выраженном течении, выбран искусственный водоток. Это мелиоративная канава – часть осушительной системы дачных участков в пригороде города Вологды, которая через сеть водотоков сообщается с рекой Вологдой. Небольшая, около двух метров шириной и 1.5–0.5 метров глубиной, местами в межень пересыхающая. Искусственный водоток подвержен значительной антропогенной нагрузке (активное водопользование, стоки с дачных участков и др.). Разнообразная гигрофитная растительность, обильно развивающаяся вследствие эвтрофиро-

вания и сильного колебания уровня воды в течение сезона, обуславливает сложную пространственную структуру погруженных поверхностей.

В качестве фонового естественного небольшого водотока была выбрана речка Большой Пучкас, имеющая сходные с искусственным водотоком природные условия, но не испытывающая заметной хозяйственной нагрузки. Это небольшая протока, которой Сухона вытекает из озера Кубенского, мелкая и заросшая. Водоток образует петлю длиной 21 км и соединяется с основным руслом на 8-м километре от его истока (Природа Вологодской области, 2007). Полноводна речка лишь в период половодья, глубина в среднем составляет полтора – два метра, в сухое время года протока сильно мелеет вплоть до полного пересыхания. В зарастающем русле, как и в мелиоративной канаве, распространены ряска и роголистник, что дает возможность сравнить обрастания с одинаковых субстратов в естественном и искусственном водотоке, но при разном качестве водной среды.

Сбор материала в Рыбинском водохранилище, которое является одним из крупнейших в каскаде волжских водохранилищ, был выполнен с целью изучения другого распространенного здесь растительного субстрата – элодеи канадской (*Elodea canadensis*). Это растение представляет собой своеобразный естественный микробиотоп со сложной пространственной структурой. Поэтому исследование обрастания его разных частей (листья, стебель, пазухи) позволяет выявить отличия структуры сообществ этих микроместообитаний. На этом основании можно судить о значимости архитектоники в иерархии экологических факторов, влияющих на формирование перифитонных цилиосообществ.

Водоохранилища Волжского бассейна, покрывающие обширные территории, включают уникальные местообитания, возникшие в результате затопления наземной растительности. Так, на затопленной территории Костромского разлива ранее произрастали дубы, которые перед затоплением спилили, оставив высокие пни, поднимающиеся теперь над водой. Мореная древесина после шестидесяти лет пребывания в воде представляет собой уникальный микробиотоп для обрастателей, сформированный в основном обильными зарослями нитчатых водорослей.

Костромской разлив (в некоторых источниках – Костромское водохранилище) Горьковского водохранилища на реке Волге представляет собой обособленный широкий мелководный водоем озерного типа со сложной формой берега, располагающийся в нижнем течении реки Костромы на границе Ярославской и Костромской областей, к северу от г. Костромы. Оно образовалось в результате затопления обширной низины после перекрытия плотиной русла реки Костромы у поселка Куниково одновременно с началом работы Горьковской ГЭС. Для ограничения затопления сельскохозяйственных угодий берега в низовье были обвалованы, таким образом сложились границы Костромского разлива, объединившего русла ряда рек и несколько озер (Лопичева, 2016).

Площадь разлива 260 км², максимальная глубина 8–9 м. С Горьковским водохранилищем водоем соединяется через бывшую реку Сезема и Саметскую промоину.

Исследования проводили в восточной части разлива, в прибрежных водах у берега в районе деревни Спас, а также островов Вежи и Скорбатый (рис. 3.2). Выбранные биотопы были схожи по комплексу факторов макроуровня: течение, гидрохимические показатели, температурный режим. На этом общем фоне сравнение сообществ обрастателей нескольких локально расположенных субстратов позволяет выявить воздействие архитектуры поверхностей как значимого на микроуровне фактора. Перифитон собирался с поверхности различных частей макрофитов: побегов роголистника, листьев гречихи и рдеста нижней поверхности и корней многокоренника, погруженных частей стеблей тростника, а также изучались обрастания на поверхности фитопланктона.



Рис. 3.2. Схема расположения мест отбора материала на Костромском разливе

В Ладожском озере изучались обрастатели скальных поверхностей и роль ориентации субстрата относительно водной толщи в формировании сообществ перифитона. Ладожское озеро является крупнейшим пресноводным озером в Европе и одним из самых северных среди великих озер мира. Относится к бассейну Балтийского моря Атлантического океана. Северная часть Ладожского озера располагается на окраине Балтийского кристаллического щита, сложенного гранитами, гнейсами, слюдястыми сланцами, пегматитами, покрытыми не повсеместно чехлом четвертичных отложений небольшой мощности (Амозова, 1995). В связи с волно-прибойной деятельностью Ладожского озера значительная часть побережья и островов лишена покровов рыхлых отложений, береговая линия часто представлена скальными обрывами или каменистыми пляжами. Берега северной части Ладоги сложены кристаллическими породами, сами по себе высокие и сильно расчлененные, образуя обширный шхерный район. Пробы отбирали на островах и в заливах озера в августе 2015–2017 годов (рис. 3.3).

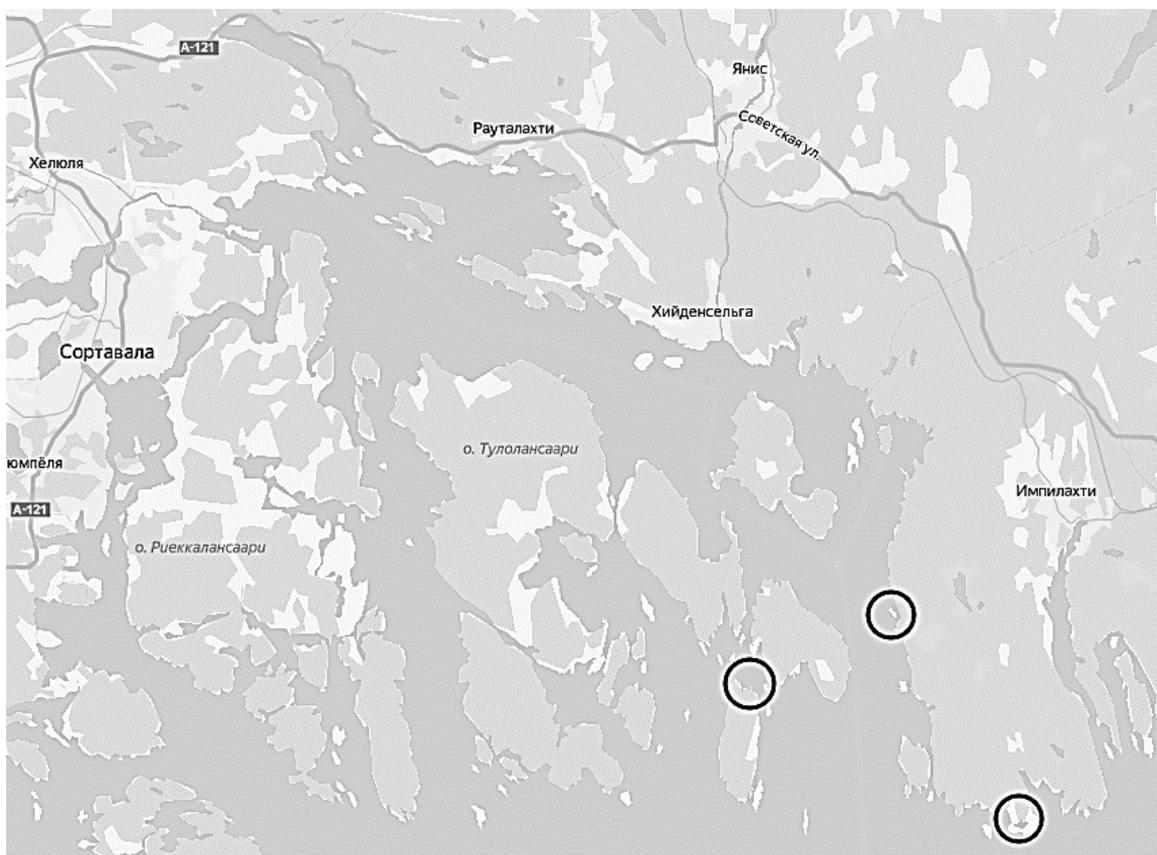


Рис. 3.3. Схема расположения мест исследования перифитона скальных обрастаний в шхерном районе Ладожского озера

Сравнительный анализ особенностей сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся в условиях высокой сапробности воды, но при разной выраженности гидродинамического фактора, проводили на материале, собранном с использованием типичных модельных субстратов (стекла обрастания). Они экспонировались в реке (Сухона), пруду (пос. Борок), а также в воде, отобранной из коллектора стоков пос. Борок.

3.2. Методы сбора полевого материала микроперифитона

3.2.1. Сбор обрастаний с поверхности макрофитов

Актуальность изучения процессов заселения перифитоном высшей водной растительности увеличивается в связи с усилением процесса эвтрофирования, что выражается в высокой скорости зарастания водных объектов. Также следует отметить, что макрофиты, находясь на любой стадии своего развития, создают вокруг себя специфичные условия для обитания других гидробионтов (Быкова и др., 2010). Многочисленные исследования подтверждают аллелопатическое влияние макрофитов. Например, было показано, что эфирное масло рдеста пронзенолистного, рдеста малого и роголистника темно-зеленого обладает выраженным бактерицидным действием, угнетая рост бактерий (Митрукова, 2015). Особого внимания заслуживает разнородность и сложность субстрата, такого как макрофиты, для заселения организмами перифитона.

При этом, как мы отмечали выше, нет единого общепринятого подхода к сбору микроперифитона с поверхностей макрофитов. Можно выделить несколько подходов, апробированных нами в ходе исследований в разнотипных водоемах и различных по своему строению макрофитов.

Некоторая сложность при работе с естественными обрастаниями состоит уже в самом определении субстрата. Дело в том, что перифитонные сообщества могут обладать сложной иерархической пространственной структурой, когда на поверхности одного субстрата (например, крупного растения (1)) поселяется множество других, например многоклеточных или колониальных водорослей (2) (рис. 3.4). Их поверхность в свою очередь служит субстратом для инфузорий (3) и диатомовых водорослей (4). На последних, в свою очередь, тоже могут садиться прикрепленные формы, в том числе инфузорий (5). В такой ситуации можно говорить о первичном и вторичном субстратах. Важно понимать, в каком именно масштабе существует тот или иной прикрепленный организм и архитектоника какого субстрата экологически значима для него. Влияние первичного субстрата в таком случае опосредованно, но все еще значительно, что подтверждают наши исследования. В практике часто влияние подстилающего (первичного) субстрата является опосредованным через характер обрастающих его нитчатых водорослей. На различных материалах и поверхностях произрастают разные виды водорослей, которые также формируют различные сообщества: на дне они образуют редкие заросли, ориентированные вертикально, на каменистом, но рыхлом субстрате (каковым является, например, кирпич) их поросль более скученна, а на дереве они образуют многослойный войлок.

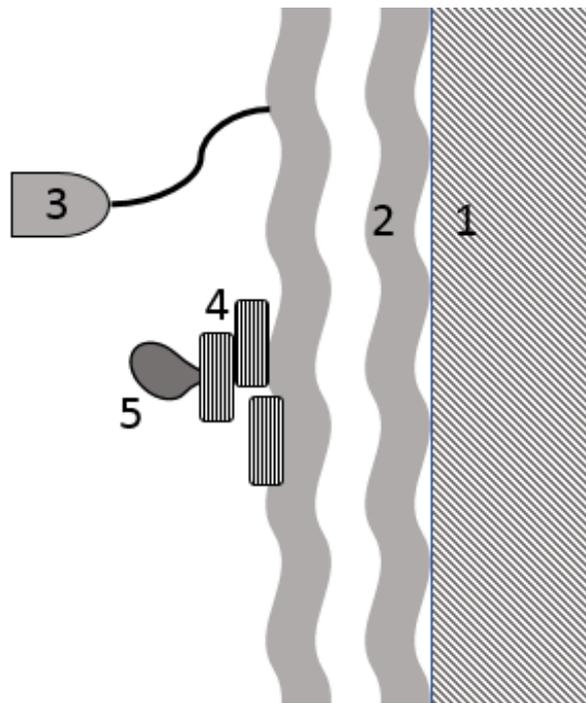


Рис. 3.4. Схема формирования иерархической структуры микроперифитона

Подсчет плотности прикрепленных организмов традиционно приводят на первичный субстрат, не учитывая ресурс фактически доступной для прикрепления площади на вторичных субстратах. В настоящей работе мы также придерживаемся этого правила, надеясь, что данные по сложности архитектоники пространства дают представление о насыщенности его поверхностями, а следовательно, и доступным для прикрепления субстратом. Фактически, оценивая эффективность освоения пространства тем или иным организмом, в знаменатель следует помещать не проективную площадь, которую представляет собой площадь первичного субстрата, но площадь всей (в масштабе данного организма) свободной площади микробиотопа.

Мы выделяем три типичных микробиотопа, которые могут занимать перифитонные инфузории в обрастании макрофитов: «открытая вода», «скрытая вода», «малое пространство».

Микробиотоп «открытой воды» характеризуется относительно простой топологией, выраженностью ровных поверхностей со значительной площадью. Благодаря небольшой толщине слоя вытеснения и, как следствие, доступности приносимым течением пищевых частиц, преимущество получают стебельковые формы. Кроме того, подобные ниши населены относительно крупными видами инфузорий, которые способны профильтровывать значительные объемы воды. Моделью данного микробиотопа могут служить стекла обрастания.

Микробиотоп «скрытой воды». Топология таких микроместообитаний может быть усложнена обрастаниями диатомовых. Архитектоника пространства определяется сближенностью различных поверхностей, например неплотных зарослей нитчатых водорослей. Расстояние между отдельными по-

верхностями достаточно для задержания и накопления пищевых частиц, но не препятствует развитию инфузорий средних размеров. Для таких микробиотопов не характерно выраженное доминирование одной из морфоэкологических групп, преимущество получают виды, способные осваивать субстраты со сложной топологией – стебельковые и мелкие формы. Сидячие и крупные колониальные инфузории практически не встречаются. Такой микробиотоп можно имитировать с помощью наложенных на стекло нитей.

Микробиотоп «малых пространств» характеризуется наиболее сложной архитектурой и высокой степенью фрагментированности пространства. Он представлен в таких микроместообитаниях, как пазухи листа элодеи или войлокообразные покрытия нитчатых водорослей. Такие ниши не могут населять крупные виды, поэтому преимущество получают мелкие формы инфузорий. Для имитации данного микробиотопа в качестве субстрата может использоваться вата.

В природных условиях наиболее сложная архитектура наблюдается при комбинации описанных выше типов микробиотопов и формировании мозаичности субстратов. К таким пространственно-сложным субстратам относятся элодея, листья жерушника и деревянные сваи, покрытые нитчатыми водорослями. Благодаря разнообразию экологических ниш на таких субстратах формируется более сложное сообщество по сравнению с простыми субстратами в одном и том же водоеме.

При работе с макрофитами удобно собирать субстрат целиком и, помещая в емкость с водой, просматривать отдельные фрагменты под микроскопом. Такой подход позволяет сократить потери материала, но достаточно трудоемок. Возможен также сбор частей растений. При этом следует помнить, что для микроорганизмов различные органы и даже части органов растений могут представлять различные местообитания. Так, отличаются верхняя и нижняя сторона листьев, на крупных листьях – край и центральная часть, участки стебля на различном расстоянии от листьев, молодые и старые листья и т.д. Если по каким-либо причинам часть растения собрать нельзя, следует, по возможности, отделить кору или наружный слой разлагающегося побега вместе с покрывающими его водорослями.

Сбор обрастаний в природных условиях проводился в вегетационный период в июне – августе, что связано с наиболее благоприятными условиями для развития цилиосообществ обрастаний на поверхности макрофитов и нитчатых водорослей. Интенсивный рост водной растительности в начале вегетационного периода отрицательно сказывается на перифитонных цилиосообществах, находящихся в стадии формирования. В конце же вегетационного сезона происходит отмирание и ослизнение нитчатых водорослей, что, наряду с развитием одноклеточного фитоперифитона, также оказывает негативное влияние на сообщества прикрепленных форм инфузорий.

Сбор субстратов проводился в прибрежной части водоемов, на глубине от 10 до 50 см. Изучаемые субстраты располагались непосредственно на дне или представляли собой верхние части свай, а также плавающую растительность.

В целях выявления влияния ориентированности субстрата на формирование перифитонных цилиосообществ, инфузории собирались с поверхности погруженных частей водных растений – нижней стороны листецов ряски и стеблей роголистника, а также с различных сторон крупных камней.

3.2.2. Сбор обрастаний в скальной и каменной литорали

Скальные биотопы составляют значительную часть литоральной зоны северного побережья Ладожского озера. Благодаря сложной структуре берега и обилию поверхностей обрастания роль микроперифитона в шхерных районах особенно высока. В значительной степени недостатком методологии можно объяснить отсутствие в литературе данных по микрозооперифитону скальных местообитаний. Используемые в настоящее время в зоологических исследованиях техники не позволяют собирать животных в таких типах местообитаний. Соскоб скальпелем или бритвой не может быть применен в условиях, когда соскабливаемая поверхность постоянно находится в подвижной воде из-за риска потери значительной части материала.

Изучение разных групп, населяющих погруженные в воду субстраты, связано с различными методологическими подходами. И если методология для сбора микрозооперифитона разработана недостаточно, то фитоперифитон и мейобентос со скальных поверхностей собирают успешно. Представляется актуальным рассмотреть методические подходы к сбору смежных с микроперифитоном экологических групп.

При сборе перифитона предполагается использовать метод, хорошо зарекомендовавший себя для мейобентоса, в основе которого лежит принцип всасывания. Количественные образцы перифитонных микроводорослей собирают из горных пород или других твердых, плоских поверхностей с устройством отбора проб перифитона NAWQA (SG-92). SG-92 представляет собой модифицированный пробоотборник-шприц, аналогичный тем, которые описаны Кушинг и др. (1983), Britton и Greeson (1988) и Aloï (1990). Это устройство сочетает в себе щетку для соскабливания (широко используемую и отечественными альгологами) и шприц (рис. 3.5). Такая конструкция позволяет соскабливать обрастания с поверхностей, которые не могут быть помещены в отдельную емкость. Перифитон отделяется от субстрата за счет давления воды, создаваемого поршнем шприца, и за счет движения щетинок щетки. Аналогичным образом, но без использования щетки, действует модифицированный нами для сбора мейобентосных организмов пробоотборник Зуева. В этом случае отрыв от субстрата производится за счет создаваемого в приборе разреженного давления.

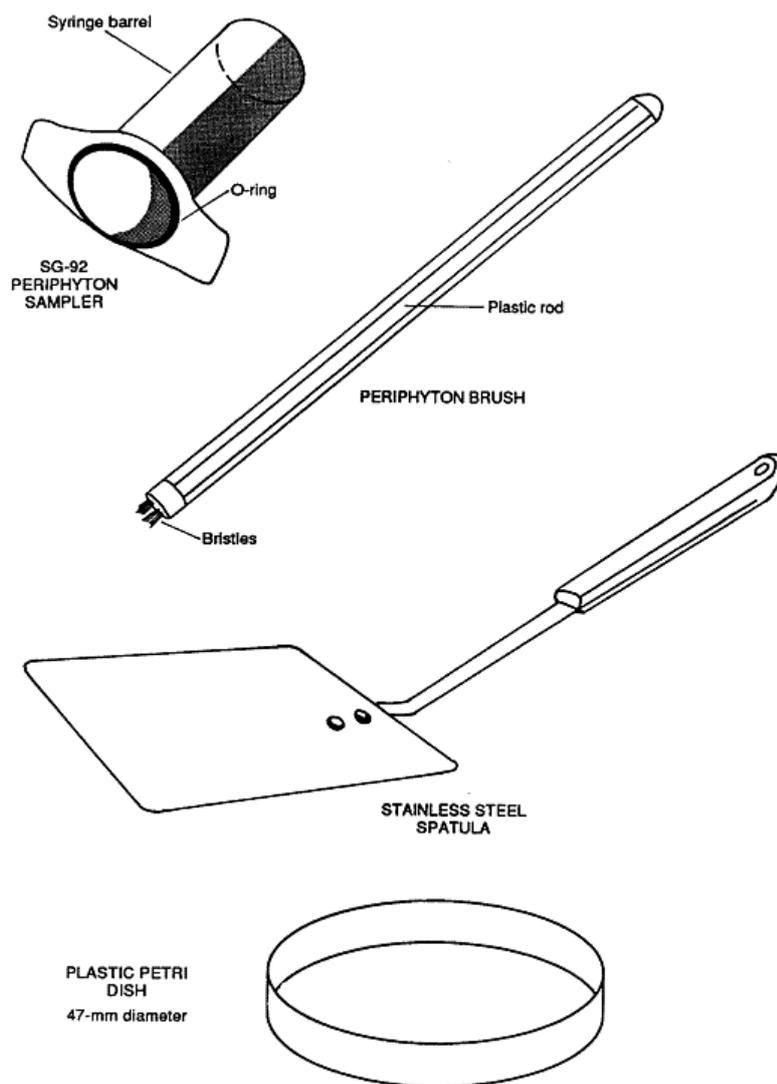


Рис. 3.5. Приспособления для сбора перифитона. Иллюстрация из Meador, 1993

Учитывая мелкие размеры организмов и высокую прочность прикрепления их к субстрату требуется изъятие, с одной стороны, небольшого слоя воды, непосредственно прилегающего к субстрату, а с другой – создание силы, которая срезала бы перифитон с твердого субстрата. Для решения этой задачи предлагается использовать шприц с насаженной иглой для инъекций диаметром 0.8 мм. Скошенная форма конца иглы и ее небольшой диаметр позволяют плотно прижать устье к поверхности скалы, после чего вода под напором создаваемой поршнем движущей силы проходит через узкую щель параллельно поверхности субстрата, действуя как скальпель, с одной стороны, и течением увлекает срезанные организмы – с другой.

Подсчет организмов проводится в отобранном определенном объеме воды. При этом, в зависимости от целей исследования и изучаемой группы можно применять обычные техники для концентрирования организмов в пробе – например, с помощью фильтра. Мы в своих исследованиях отбирали для микроскопирования несколько проб из получившегося объема пробы (он составляет 5-6 мл). Определенная в результате нескольких просмотров небольших объе-

мов воды численность организмов пересчитывается сначала на объем воды пробы, а затем – на площадь, с которой собирался образец по формуле (3.1).

$$p = \frac{\sum_{i=1}^k \left(\frac{n_i}{v_i}\right) V}{kS}, \quad (3.1)$$

где p – плотность данного организма; k – количество просмотров пробы; n_i – количество организмов при i -м просмотре; v_i – объем, просмотренный в i -й раз; V – общий объем отобранной с субстрата пробы; S – общая площадь отбора пробы (площадь скоса иглы шприца).

Метод может быть модернизирован для сбора интегральной пробы с нескольких участков (последовательным прижиманием иглы шприца к разным участкам каменистого субстрата) или при использовании широкой стороны иглы как скребка, однако при таком способе работы погрешность может закрадываться в определении площади, с которой собирался материал. Отметим, что даже небольшая погрешность в расчете площади соскабливания (вероятная в процессе работы в естественных условиях, особенно принимая во внимание, что речь идет о прибрежной зоне крупного озера) приведет к значительным искажениям результата благодаря множественному пересчету показателей на большие площади крупных камней или скал.

Описываемым способом микроорганизмы собирались в модельных и естественных условиях в 2015 и 2016 гг. с каменистых субстратов, экспонировавшихся в аквариумах, и с камней литорали северной части Ладожского озера. На тех же самых субстратах одновременно перифитон собирали соскабливанием скальпелем. Изучались преимущественно инфузории, представители других таксонов отмечались без определения. При расчете численности прикрепленных и подвижных организмов результаты, полученные обсуждаемым пробоотборником, имеют тенденцию повышаться, по сравнению с теми, что получены традиционным соскабливанием. Мы связываем это, с одной стороны, с меньшими потерями материала, которые неизбежны при соскабливании камней, а с другой – приносом подвижных форм с соседних участков течением, возникающим при заборе пробы. Последнее менее значимо при изучении прикрепленных форм, но тем не менее требует дополнительных изысканий, которые позволят математически скорректировать получаемые результаты.

Обсуждаемый метод сбора простейших и других микроорганизмов перифитона (коловраток, мелких нематод, ракообразных и др.) позволит получить представления не только о качественном составе сообщества, но и соотношении видов. Нам представляется чрезвычайно важным создание методического обеспечения комплексных гидробиологических исследований, так как только они могут обеспечить системный подход к изучению водных экосистем, утвердившийся в современной экологии. Аналогия механизма сбора данных с альгологическими и зоологическими методиками открывает возможности для сопоставления результатов исследований зоологов и ботаников, специализирующихся на различных размерных группах обитателей субстрата, что чрезвы-

чайно важно для понимания происходящих в сообществах процессах. Однако недостатком такого метода (как и практически любого другого) является возможность появления в пробе планктонных организмов. В ходе наших исследований в литорали Ладожского озера в 2016 г. в составе проб, отобранных обсуждаемым методом, неоднократно и в значительных количествах, отмечались ракообразные, типичные для планктона. Этот факт, впрочем, требует дополнительного изучения, так как указание на определенный вид как «планктонный» не исключает его появление в слое обтекания субстрата.

3.2.3. Микрופерифитон, ассоциированный с планктонными цианопрокариотами

Цианопрокариоты – широко распространенная причина «цветения» водоемов европейской части России. Они чрезвычайно широко представлены в планктоне практически всех типов водных объектов в различные сезоны года. Многие цианобактерии образуют нитчатые структуры из рядов клеток, так называемые гормогонии (*hormogonia*), которые служат для вегетативного размножения и расселения. Для цианобактерий характерно наличие толстой клеточной стенки (гликокаликс, состоящий из пептидогликана). У них нет жгутиков, но гормогонии некоторых видов могут перемещаться, скользя по поверхности. Многие из многоклеточных нитевидных форм *Oscillatoria* способны к колебательному движению. В толще воды некоторые цианобактерии плавают, образуя пузырьки газа, как у архей. Для ряда видов характерно образование колоний.

Такие колонии обладают довольно крупными размерами и могут часто отмечаться в планктоне. Есть мнение, что колонии цианопрокариот являются, помимо прочего, одним из факторов гибели рыб во время цианопрокариотического цветения водоема вследствие механического нарушения жабр.

Массово развивающиеся сине-зеленые могут образовывать достаточно массивные колонии, на поверхность которых прикрепляются перифитонные инфузории. В литературе часто можно найти указания на ассоциацию инфузорий с различными видами цианопрокариот, хотя специально этот вопрос изучен мало. В особенности часто упоминаются колонии и клетки родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* и *Gloeoetrichia*. Филаменты и колонии этих и других видов представляют собой доступный субстрат для прикрепления бактерий, грибов, водорослей (особенно диатомовых) и простейших, в том числе инфузорий (рис. 3.6). Исходя из измеренной плавучести отдельных нитей *Anabaena lemmermannii* из южного бассейна Уиндермера в районе Английского озера и отделенных вортицелл было рассчитано, что средняя колония с объемом 3×10^6 мкм³ может поддерживать 103 инфузории. Отдельные клетки сувек соответственно могут поддерживаться филаментами всего с 19 клетками (Canter et al., 1992).

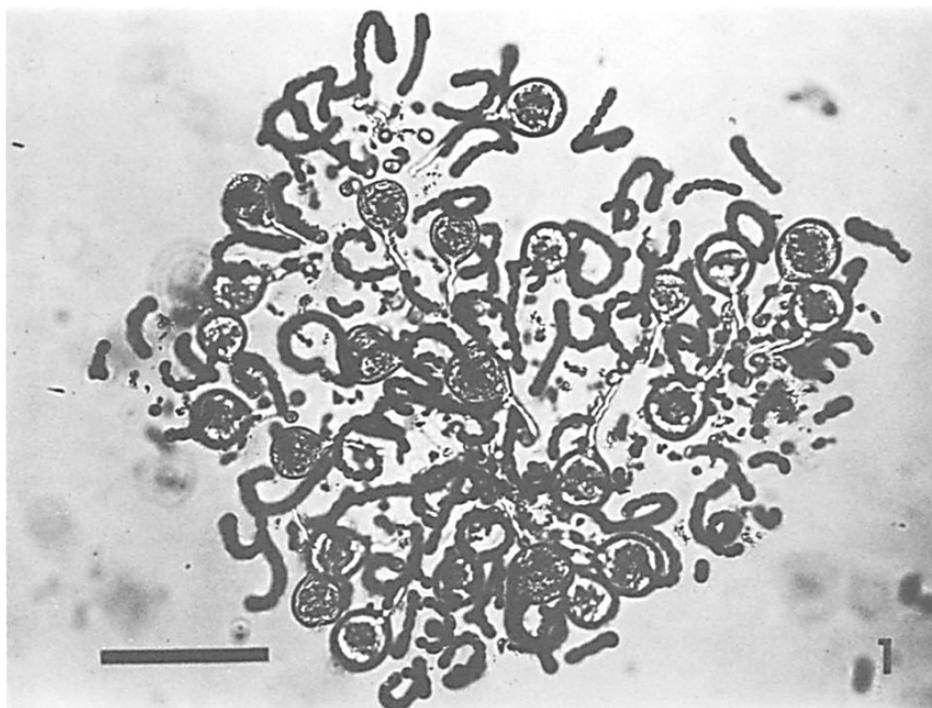


Рис. 3.6. *Vorticella monilata* Tatem, 1870, на *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) DeBrebisson, 1836 (рисунок из Pratt, Rosen, 1983)

Для изучения роли цианопрокариот как субстрата для прикрепленных инфузорий собирали пробы фитопланктона синхронно с пробами с поверхностей других субстратов в период цветения воды в Костромском разливе (Мухин, 2016). Это позволило выявить сообщества инфузорий, населяющие поверхность плавающих в толще воды колоний цианопрокариот.

С целью изучения видового состава перифитонных инфузорий на растительных субстратах, рассеянных в толще воды, отбирали батометром пробу с поверхностного слоя, фильтровали через бумажный фильтр («синяя лента»). Отфильтрованные сейстонные частицы смотрели под микроскопом. Определение инфузорий проводилось прижизненно, с помощью бинокулярного микроскопа с увеличением 15×10 , 15×20 и 15×40 .

Ввиду изучаемых крайне разнотипных по структуре субстратов для сравнения плотности населения использовали частоту встречаемости клеток инфузорий на препарате. Препараты представляли собой побеги, телломы или колонии растений, их части, либо фильтраты и соскобленный материал. Там, где это было возможно, рассчитывали количество клеток на единицу площади поверхности субстрата. Поскольку в силу технических причин и строения субстратов площади препаратов могли отличаться, производился пересчет на препарат «стандартной» площади 64 мм^2 .

3.2.4. Закладка модельных субстратов

Использование модельных субстратов — это наиболее широко распространенный сегодня метод получения количественных данных о сообществах биопленки (Жариков, Ротарь, 1992). К преимуществам такого подхода относятся возможность получения сопоставимых результатов и учета фактора времени формирования обрастания, независимость от наличия или расположения естественных субстратов в водном объекте. Поскольку процессы колонизации в воде зависят от целого ряда факторов, таких как интенсивность света, глубина, скорость и характер течения, текстура субстрата и других, распределение перифитона в водных объектах, как правило, неоднородно. Использование же искусственных субстратов может привести к снижению уровня этой изменчивости.

Наиболее распространенный сегодня искусственный субстрат — стекла обрастания. Использование стекол обрастания не позволяет выявить зависимость и особенности функционирования сообществ от типа архитектоники местообитания, поскольку организмы наблюдаются в типовых, абсолютно одинаковых условиях. Более полную информацию о структуре сообществ биопленки и особенностях трофических отношений позволяет получить тщательный отбор проб с природных субстратов.

Принимая во внимание, что химическая природа субстрата оказывает влияние на формирование сообществ прикрепленных форм (Быкова, 2007; Ким, 2011 и др.), использовался набор модельных субстратов, выполненных из химически-нейтральных веществ. Отметим, что данный подход широко применяется при изучении перифитонных цилиосообществ (Artificialsubstrates, 1982; Utz, 2008 и др.).

В рамках поставленной задачи использовались различные по архитектонике модельные субстраты: стекла обрастания, нити и ватные комки. Модельные субстраты с различной архитектоникой закладывались в тех зарастающих водотоках, где изучались обрастания поверхности различных растений, то есть в идентичных условиях.

Модельные субстраты располагали на установках на дне либо укрепляли в толще воды с помощью нитей. В том и другом случае расстояние от нижнего стекла до дна или верхнего до поверхности составляло 10 см. В отдельных случаях стекла укрепляли без использования установки, подвешивая на льняной нити в ряд на одинаковой глубине, равной 10 см в водотоках, которые характеризуются отсутствием волнения.

В зимний период модельные субстраты закладывались либо на участках, свободных ото льда — в полыньях, либо подо льдом с помощью специальной установки (Довгаль, 1989; Жариков, 1996; Золотарев, Косолапова, 2005).

Для сравнения использовались субстраты с простой (стекло) и усложненной (нить) двухмерной архитектоникой, которые размещались в средней части водотока на той же глубине, где собирались обрастания с естественных субстратов.

Для выявления возможного влияния экстремальных условий обитания на структуру цилиосообществ модельные субстраты закладывались в зимний период в реке Сухоне в незамерзающей полынье, образующейся в месте сброса сточных вод. Место отбора проб выбиралось с учетом условий водотока, в котором сочетание маловодности и дефицита кислорода в подледный период способствует аккумуляции большого числа органических веществ. Инфузории изучались на стеклах обрастания после недельной экспозиции.

Подсчет инфузорий на стеклах обрастания и других плоских субстратах проводился методом средней численности в поле зрения. При этом удобно двигаться по препарату «змейкой», отмечая количество клеток в каждом из полей зрения. Это позволяет картировать плотность населения инфузорий и вычислить индексы агрегации, так как площадь поля зрения остается постоянной на протяжении всего исследования (разумеется, если не менять микроскоп и объективы).

Для анализа структуры популяции был использован индекс агрегированности, который вычисляли по формуле:

$$I = \frac{G^2}{s}, \quad (3.2)$$

где G^2 – квадрат среднего квадратичного отклонения, а s – среднее арифметическое вариационного вида.

3.3. Лабораторные эксперименты

Учитывая многофакторность природных условий формирования перифитонных цилиосообществ, для определения влияния собственно архитектоники субстрата были проведены лабораторные эксперименты.

Для их постановки использовали модельные аквариумы, что исключило воздействие в первую очередь гидродинамического фактора, который является одним из приоритетных для прикрепленных форм инфузорий (Довгаль 2005; Раилкин, 2008). В природных условиях его воздействие минимизировалось выбором места сбора обрастания, в котором течение наименее выражено.

Другим важным фактором, который мог оказать влияние на выявленные в ходе исследований закономерности, является сезонная смена сообществ водных объектов. Для верификации результатов проводились наблюдения формирования цилиосообществ в модельных аквариумах, длительное время находившихся в одинаковых условиях.

Наблюдения в лабораторных условиях выполняли в аквариумах с водой естественного происхождения, в ряде случаев – в присутствии субстратов из природных водоемов. В ходе наблюдений выдерживалась постоянная температура. В целях исключения конвекционных токов и развития автотрофной микрофлоры отдельные эксперименты выполнялись с использованием термостата в условиях отсутствия освещения.

Наблюдения в лабораторных условиях проводились, как и в естественных водных объектах, с использованием обычных (стекло обрастания) и нетрадиционных (нить и ватные комки) искусственных субстратов. Использование различных материалов в качестве субстратов обрастания протестировано в серии экспериментов, которые позволили обосновать их применение при выполнении биотестирования на прикрепленных формах инфузорий.

В качестве стеклов обрастания использовались предметные стекла, располагавшиеся перпендикулярно дну, ориентированные вертикально или горизонтально. Это имитировало различную ориентированность природных субстратов в естественных водоемах. Стекла устанавливались непосредственно на дно емкости (в соответствии с целями наблюдений или при использовании неглубоких емкостей), подвешивались или фиксировались в специальных установках. В модельных наблюдениях анализировались также цилиосообщества обрастания субстратов естественного происхождения – растений элодеи, которые исследовались также и в Рыбинском водохранилище.

В ходе наблюдений моделировалась первичная сукцессия, поэтому изначально субстраты стерилизовали и помещали в чистую емкость (при лабораторных наблюдениях). Для обеспечения колонистов в подготовленную емкость заливалась вода из аквариума, которая содержала подвижные формы инфузорий. Для ускорения колонизации в сосуд также поместили фрагмент элодеи из того же аквариума. Таким образом, в качестве доноров колонистов выступали сообщества, сформировавшиеся в течение длительного (несколько лет) времени, в аквариуме большой емкостью при стабильных внешних условиях. Вода аквариума хорошо аэрировалась и постоянно перемешивалась за счет использования внутреннего фильтра.

Все наблюдения в модельных условиях проводили при постоянной температуре и комнатном искусственном рассеянном освещении. Для предотвращения испарения вод сосуд неплотно закрывался крышкой. Для поддержания постоянного уровня воды в незначительных количествах доливалась вода из аквариума. Поддерживалась наиболее подходящая для культивирования простейших температура 20-22°C (комнатная температура).

Продолжительность наблюдений обусловлена известной из литературных источников длительностью сукцессионных процессов в сообществах микрообрастания. В ходе семидневных наблюдений не была обнаружена устойчивая климаксная стадия, лишь отмечен процесс стабилизации сообщества. В этой связи более длительные наблюдения проводились с целью обнаружить формирование устойчивого цилиоперифитонного сообщества.

Выполнялось несколько (от четырех до десяти) повторностей наблюдения, исследуемые показатели усреднялись. Отдельные серии наблюдений проводились в отличающихся условиях. Так, пространственная структура сообществ инфузорий изучалась на субстратах, размещенных в небольших (3 л) аквариумах. В емкостях аналогичного рода проводилось моделирование сук-

цессий цилиоперифитона. Для приближения модели к естественным условиям аквариум располагался в условиях рассеянного естественного освещения, без прямого попадания солнечных лучей и в условиях, исключающих резкие перепады температур. В аквариуме была представлена водная растительность, сообщества обрастателей которой служили донором колонистов. Во всех случаях использовалась вода из природных источников.

С целью получения сопоставимых результатов в экспериментальных и естественных условиях модельные субстраты подбирались в соответствии с типологией выявленных в природных условиях микроместообитаний (Мухин, 2007, 2013а, б). Каждый из них имитировал структуру поверхности одного из выявленных типов (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Показатели сложности поверхности исследованных субстратов

Тип архитектуры субстрата	Естественные субстраты			Модельные субстраты		
	Субстрат	1*	2*	Субстрат	1*	2*
Двухмерная	Листья макрофитов	0.0023	30	Стекла обрастания	0.0020	233
	Стебли макрофитов	0.0022	30			
	Листецы ряски	0.0026	31			
Усложненная двухмерная	Пазухи листьев	0.0029	6	Стекло, перевязанное нитью	0.0028	24
	Листья макрофитов	0.0640	30	Нить крученая льняная	0.0034	60
Трехмерная	Нитчатые водоросли	0.0526	40	Вата хлопчатобумажная	0.340	40
	Войлокообразное покрытие из нитчатых водорослей	0.0452	20			

* Примечание: 1 – среднее значение показателя SVR для субстрата, 2 – количество исследованных микросообществ.

Поверхность субстрата изучалась с использованием сканирующего электронного микроскопа, вычисление меры сложности проводилось с учетом элементов поверхности с линейными размерами до 1 мкм.

Для изучения влияния архитектуры на пространственную структуру сообществ инфузорий, формирующихся на разнотипных субстратах, использовались различные материалы. Структуру поверхности со сложным микро-рельефом моделировали с помощью льняной нити, отдельные волокна которой, плотно закрученные, создают неровную, испещренную бороздками поверхность (рис. 3.7).

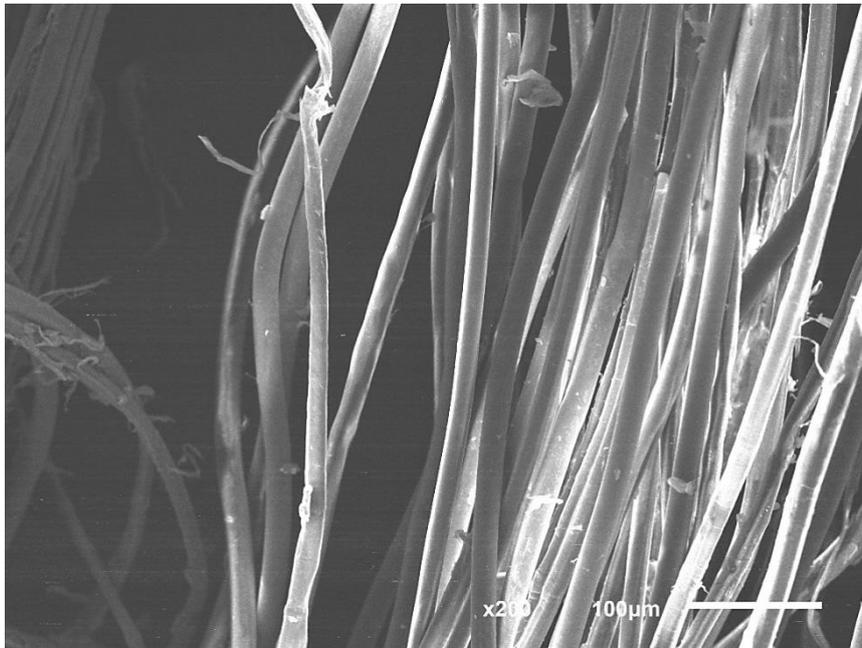


Рис. 3.7. Микропространственная структура нити
(сканирующий электронный микроскоп, увеличение $\times 200$)

Нити фиксировались в воде строго вертикально с помощью груза на конце. Инфузории подсчитывались на участке нити, соответствующем определенному интервалу глубин. Для создания моделей микробиотопов с усложненной двухмерной архитектоникой нить наматывали на стекло обрастания крестообразно, в несколько слоев. Таким образом, получали микроместообитание, представленное плотно примыкающими к плоскому субстрату волокнистыми структурами.

Для имитации пространственно-сложного субстрата, характеризующегося трехмерной архитектоникой, такого, как войлокообразное покрытие из нитчатых водорослей, использовалась натуральная хлопчатобумажная вата, которая в виде небольших (сантиметр на сантиметр) фрагментов фиксировалась в толще воды с помощью нити с грузом (рис. 3.8).

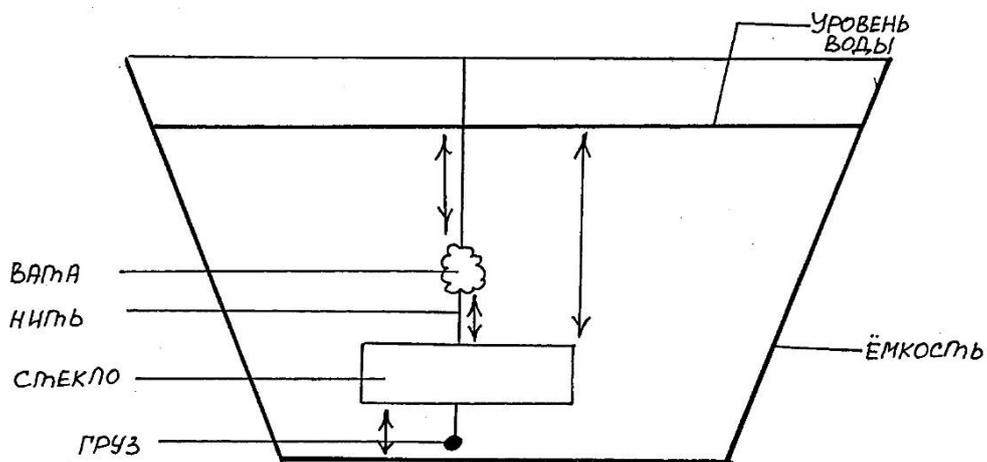


Рис. 3.8. Схема установки искусственных субстратов в модельном аквариуме

Для описания стадий сукцессионного процесса анализировались основные показатели модельного сообщества: видовое богатство и разнообразие, а также плотность заселения субстрата (количество экземпляров в пересчете на метр квадратный или на литр). Расчет плотности субстратов на метр квадратный проводился для субстратов, которые можно измерить, – стекла и нити. Площадь нити определяли как площадь поверхности цилиндра с заданным диаметром. Для ватного субстрата определить площадь поверхности не представляется возможным, поэтому для оценки численности инфузорий, населяющих вату, использовали показатель числа особей в объеме. Для этого определяли объем, занимаемый комком ваты, и относили к нему общую численность обнаруженных на нем инфузорий. Для сопоставления аналогичная величина и для плоских субстратов. В последнем случае за объем, занимаемый инфузориями, принимался слой воды над субстратом толщиной один миллиметр.

Каждый из субстратов закладывался в нескольких экземплярах для обеспечения повторности наблюдений на каждой из стадий сукцессии.

Для сравнения сообществ, формирующихся на различных субстратах, использовали традиционно применяемый в таких исследованиях индекс Жаккара, определяемый по формуле:

$$L = \frac{C}{A+B-C} * 100 , \quad (3.3)$$

где С – число видов, отмеченных в каждом из сообществ; А, В – число видов, отмеченных только в первом и втором сообществах.

Для оценки биологического разнообразия использовался индекс доминирования И. Балого, определяемый как отношение численности доминирующего вида к общей численности.

Таким образом, в спектр исследований были включены разнообразные по структуре и происхождению субстраты и основные микробиотопы, населяемые прикрепленными формами инфузорий.

Глава 4. СТРУКТУРА ПЕРИФИТОННЫХ ЦИЛИОСООБЩЕСТВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ НА СУБСТРАТАХ РАЗНОЙ АРХИТЕКТониКИ

Особенностью микросообществ, которую необходимо принимать во внимание в исследованиях, является существование их в масштабе природного объекта, несопоставимом с масштабом микробиотопа. Типология водных объектов строится на основании признаков, которые проявляются в биотопах лишь опосредованно. В свою очередь, внутри однородных в одном масштабе местобитаниях, может быть представлено значительное количество различных микробиотопов для микроскопических организмов. Сложная иерархия биотопических условий определяет необходимость соответствующей оценки роли факторов среды. С этой целью рассматривались цилиосообщества из различных по гидрологическому режиму, размеру и происхождению водных объектов.

В выбранных для исследования водных объектах исследовались сообщества обрастаний разнотипных по пространственной структуре субстратов. Кроме того, сравнение цилиосообществ обрастания нескольких субстратов, расположенных на участке небольшой протяженности в одном водотоке, позволяет выявить воздействие архитектоники при незначительном различии других факторов, связанных с биотопом (течения, гидрохимического режима, температуры и других).

Наблюдения проводились таким образом, чтобы последовательно исключить факторы разной природы. С этой целью изучалось обрастание однотипных субстратов в различных водотоках. С другой стороны, рассмотрен также ряд микробиотопов, сменяющих друг друга на непротяженном участке реки. Наконец, значение архитектоники пространства в пределах одного микробиотопа исследовалось на цилиосообществах, формирующихся на различных частях растения элодеи канадской, которые представляют собой микроместообитания разной архитектоники.

4.1. Цилиосообщества, формирующиеся на поверхности макрофитов в разных водотоках

4.1.1. Сравнительный анализ цилиосообществ макрофитов

Для оценки влияния особенностей водного объекта на структуру цилиосообществ рассмотрены сообщества обрастания, формирующиеся в разных водотоках. В качестве стандартного модельного субстрата для сравнения с результатами наблюдений в лабораторных условиях использованы стекла обрастания. Для изучения особенностей структуры сообществ перифитонных инфузорий на различно ориентированных поверхностях макрофитов выбраны два различных водотока: искусственный и естественный. Первый из них явля-

ется мелиоративной канавой. Для сравнения был выбран естественный водоток, характеризующийся сходными условиями и не испытывающий значительной антропогенной нагрузки – речка Большой Пучкас.

Сравнительный анализ показал, что более богатый видовой состав сообществ обрастателей естественных субстратов характерен для речки Б. Пучкас. В этом водотоке обнаружено восемь видов прикрепленных инфузорий, тогда как в обрастании с растений из искусственного водотока – шесть. Однако в целом, с учетом цилиосообществ, формирующихся на модельных субстратах, общий список видов искусственного водотока включает двенадцать видов прикрепленных инфузорий (табл. 4.1).

Таблица 4.1

Биомасса (мг/м²) и численность (тыс. экз/м²) прикрепленных инфузорий на исследованных субстратах

Водоток и субстрат	Искусственный (мелиоративная канава)				Естественный (речка Б. Пучкас)	
	Ряска	Роголист- ник	Стекло	Нить	Ряска	Роголист- ник
Вид	Биомасса / числен- ность	Биомасса / числен- ность	Биомасса / числен- ность	Биомасса / числен- ность	Биомасса / числен- ность	Биомасса / числен- ность
<i>Cothurnia annulata</i>	0.02/1.5	-	0.01/1.4	-	0.06/4	-
<i>Cothurnia imbersis</i>	-	-	-	1.14/14.3	-	-
<i>Cothurnia</i> sp.	-	0.09/8.8	0.004/0.3	-	-	0.07/6.4
<i>Epistylis anastatica</i>	-	-	-	-	0.08/2.7	-
<i>Epistylis coronata</i>	0.09/3	-	0.19/6.6	-	0.13/4.3	0.10/3.6
<i>Stentor Roeseli</i>	3.60/1.5	-	1.53/0.6	-	1.6/0.6	1.73/0.7
<i>Vorticella Platysoma</i>	0.50/5	1.14/11.4	1.24/12.4	-	1.20/12	0.73/7.9
<i>Vaganicola crystallina</i>	-	-	-	-	0.18/5.3	-
<i>Vaginicola gigantea</i>	-	-	-	4.22/28.6	-	-
<i>Vaginicola</i> sp.	0.12/3	0.88/0.8	0.44/4.4	1.91/12.7	0.27/6.6	0.60/6
<i>Vorticella campanula</i>	-	13.95/55.8	8.49/33.9	8.36/33.4	-	2.40/9.6
<i>Vorticella conochili</i>	-	1.58/15.8	-	-	-	0.72/7.2
<i>Vorticella</i> sp.	-	-	-	1.90/12.7	2.13/21	0.60/6
<i>Vorticella Vestita</i>	0.55/5.5	1.18/11.8	-	-	-	-
Всего видов	6	6	7	5	8	8

Анализ сходства видового состава показывает, что изученные сообщества прикрепленных инфузорий распределяются в группы на дендрограмме в зависимости от архитектоники субстрата (рис. 4.1).

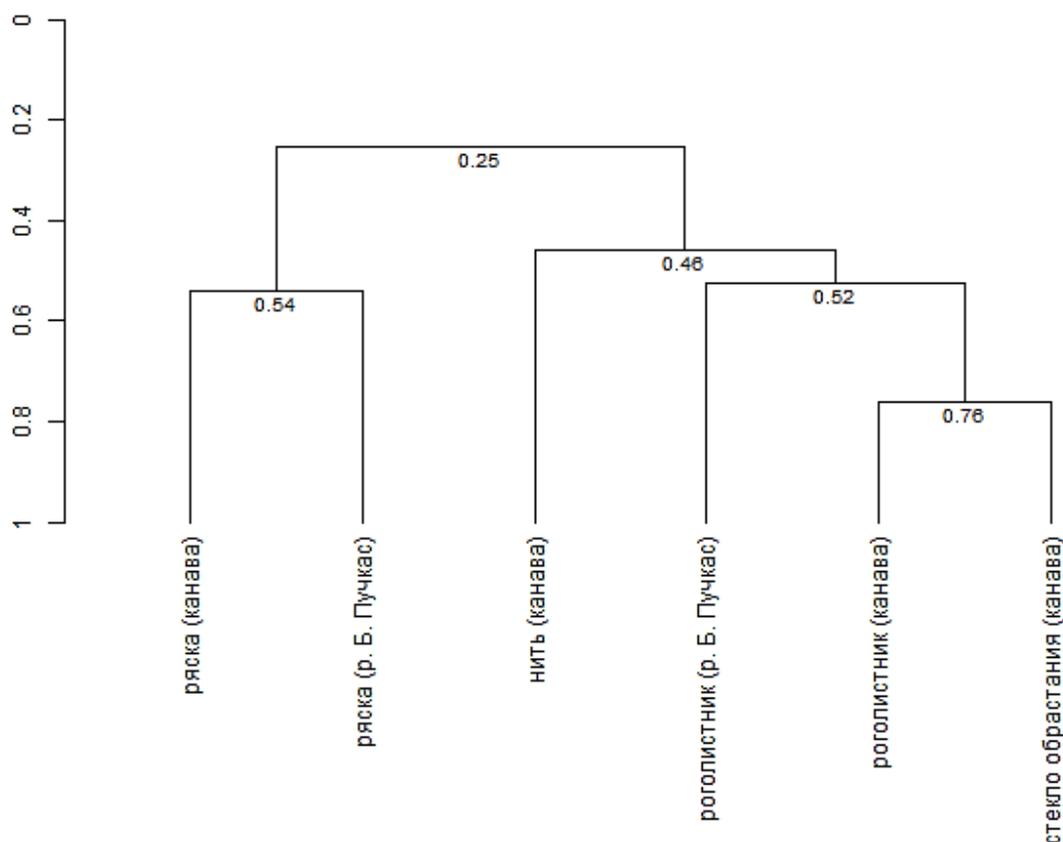


Рис. 4.1. Сходство² видовой структуры цилиосообществ, формирующихся на различных субстратах в мелиоративной канаве и речке Б. Пучкас

По видовому составу выделяются три группы сообществ прикрепленных форм инфузорий. В первую группу входят цилиосообщества, формирующиеся в обрастании листцов ряски в естественном и искусственном водотоках и на поверхности стекол обрастания. Закономерным является большее сродство цилиосообществ стекол обрастания и листцов ряски, взятых из одного водоема. Вторая группа включает сообщества обрастания со стеблей роголистника и модельного субстрата усложненной двухмерной архитектоники из искусственного водотока. Отдельно на дендрограмме располагаются сообщества со стеблей роголистника из речки Б. Пучкас.

Помимо выявленных различий таксономического состава отмечено отличие экологической структуры перифитонных цилиосообществ на разнотипных субстратах, выражающееся в представленности морфоэкологических групп в сообществах прикрепленных инфузорий (рис. 4.2).

² Здесь и далее – сходство сообществ рассчитывали в программной среде Excel, с помощью надстройки «ExStatR» с использованием коэффициента Сьерсена-Чекановского, методом средних расстояний. Надстройка «ExStatR» предназначена для расширения возможностей Microsoft Excel по анализу и визуализации данных за счет использования статистической программы «R». Совместное использование Excel и программы R позволяет легко готовить данные для обработки и применять любые способы анализа, реализованные в R (Новаковский, 2016).

В большинстве изученных микробиотопов доминируют длинно-стебельковые формы инфузорий как наиболее распространенные и, кроме того, имеющие крупные размеры. В сообществах с листецов ряски их представленность³ составляет в среднем 38 %, тогда как средний показатель сидячих инфузорий достигает значения 40 %.

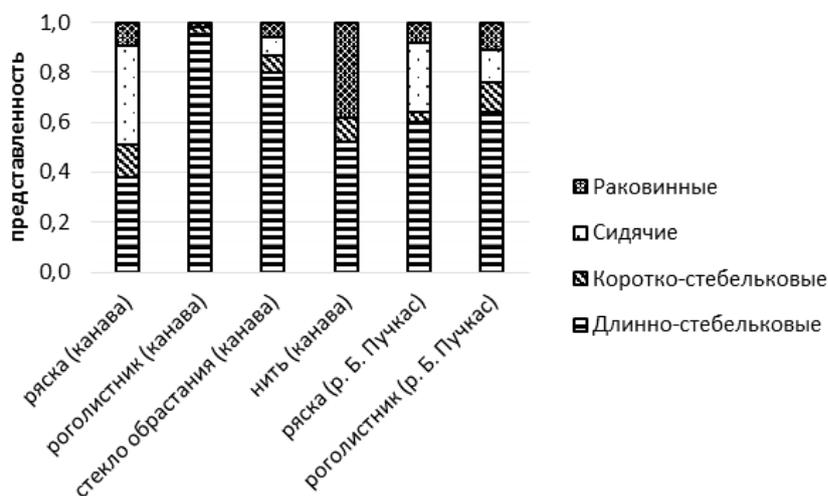


Рис. 4.2. Представленность экоморфологических групп в сообществах инфузорий обрастания различных субстратов в мелиоративной канаве и речке Б. Пучкас

Следует отметить, что меньшая представленность длинно-стебельковых форм на горизонтальных поверхностях – листецах ряски – наблюдается в обоих рассматриваемых водотоках. Это связано, по-видимому, с худшей трофической ситуацией, складывающейся под поверхностью растения. Стебелек позволяет инфузории поднять цитостом над поверхностью субстрата, охватывая фильтрацией большие объемы воды. Однако условия для аккумуляции пищевых частиц не могут реализовываться на обращенных ко дну поверхностях листецов ряски, поэтому уменьшается доля и общее количество длинно-стебельковых инфузорий. Преимущество получают сидячие формы, которые фильтруют пространство, расположенное в непосредственной близости к субстрату.

Появление в видовом составе крупных хищных инфузорий позволяет предположить наличие их пищи – планктонных микроорганизмов. Представленность сидячих инфузорий в сообществах обрастания листецов ряски из искусственного водотока позволяет сделать вывод о большей степени его органического загрязнения, по сравнению с речкой Б. Пучкас. Однако высокая численность крупных инфузорий (в особенности представителей рода *Stentor*) создает конкуренцию за субстрат и приводит к значительному уменьшению численности остальных прикрепленных видов. Это является причиной низкой,

³ Представленность – среднее между долей вида в численности и долей в биомассе сообщества.

по сравнению с аналогичными показателями, средней плотности прикрепленных инфузорий в сообществах обрастания ряски из мелиоративной канавы. Но, поскольку представители *Stentor Roeseli* обладают высокой биомассой, суммарная биомасса цилиосообществ из разных водотоков различается незначительно.

Другим фактором, определяющим сходство структуры перифитонных цилиосообществ, является топическая конкуренция за субстрат с диатомовыми водорослями, которые активно развиваются на поверхности ряски (рис. 4.3). Их высокая численность обусловлена, с одной стороны, условиями эвтрофирующегося водотока, принимающего с дачных участков стоки, содержащие биогенные элементы, а с другой – спецификой микробиотопа, который достаточно хорошо освещен и находится в поверхностном слое воды.

Формирование сообществ прикрепленных форм инфузорий в различных водотоках, но в идентичных условиях приводит к сходству их таксономической структуры. Индекс сходства Жаккара для цилиосообществ, формирующихся на поверхности листецов ряски в искусственном и естественном водотоках, составляет 0.63. Цилиосообщества на растениях из разных водотоков имеют также и сходную структуру доминирования (рис. 4.4).

Различия между ходом кривых доминирования по численности и биомассе в цилиосообществах мелиоративной канавы могут свидетельствовать о наличии органического загрязнения, поскольку для инфузорий характерно увеличение массы особей и преобладание крупных видов в условиях обильного и избыточного питания (Шубернецкий, 1980).

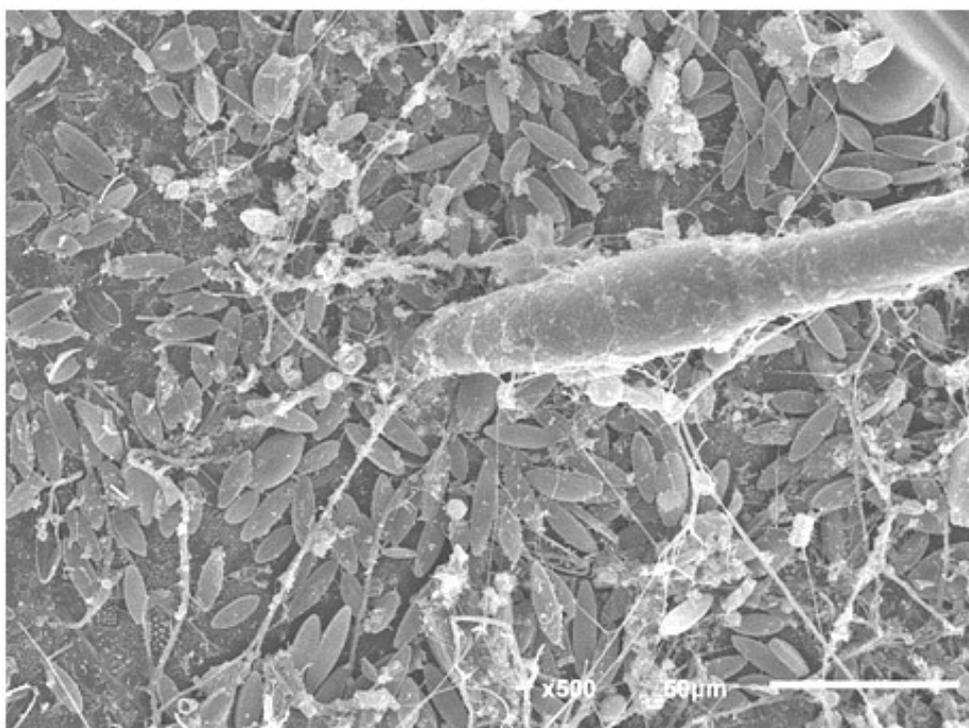


Рис. 4.3. Поверхность листеца ряски, покрытая диатомовыми водорослями, сканир. электр. микроскопия, увеличение $\times 500$

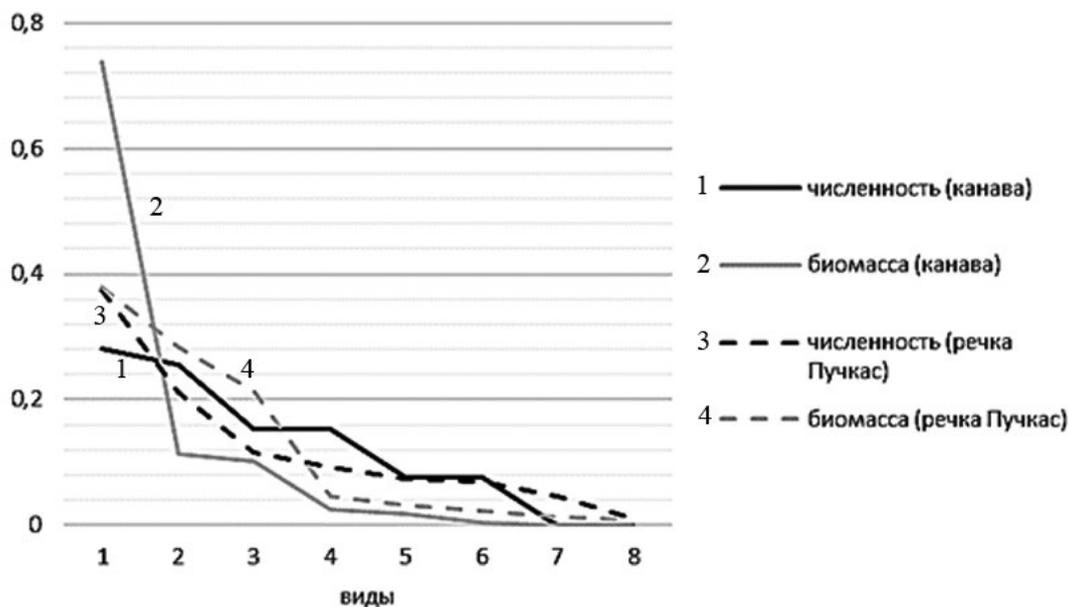


Рис. 4.4. Структура доминирования перифитонных цилиосообществ на растениях ряски по численности и по биомассе в искусственном водотоке (канавы) и речке Большой Пучкас (Пучкас)

На листьях ряски в обоих водоемах комплекс доминантов образует *Vorticella platysoma* при участии других видов этого рода, а также представителей *Stentor Roeseli*.

Таким образом, специфичность условий, формирующихся на поверхности листьев ряски, практически нивелирует на уровне показателей численности и биомассы перифитонного цилиосообщества влияние разницы условий, связанных с трофическим статусом двух водотоков. В то же время повышенный уровень трофии в искусственном водотоке влияет на структуру доминирования в сообществах прикрепленных форм инфузорий.

На вертикально-ориентированных поверхностях побегов роголистника создаются условия для аккумуляции пищевых частиц, следовательно, содержание органических веществ и другие особенности водоема (такие, как скорость течения) в большей степени сказываются на особенностях фауны этого микробиотопа. В силу данных причин сообщества с поверхности роголистника исследованных водотоков менее сходны по сравнению с сообществами обрастания ряски (индекс Жаккара составляет 0.55). В то же время плотность прикрепленных инфузорий на растениях роголистника значительно выше, чем на ряске, составляя в среднем 112.4 и 47.5 тыс. экз/м² в искусственном и естественном водотоках соответственно (табл. 4.1). Однако, в отличие от цилиосообществ обрастания ряски, различие в плотности прикрепления инфузорий на роголистнике пропорционально различиям в биомассе: 27.0 и 7.0 мг/м². Это связано с тем, что увеличение численности происходит за счет стебельковых

инфузорий (рис. 4.2), которые получают преимущество в условиях однородного, ровного субстрата. Именно стебельковые формы, в силу особенностей морфологии, способны более эффективно осваивать пространство субстрата двухмерной архитектоники. Этому способствует как вынос зоида на некоторое удаление от субстрата, что снижает конкуренцию за место прикрепления, так и его подвижность. Плотность же представителей морфоэкологических других групп остается на одном уровне. Мелкие формы, лишённые стебелька, занимают значительную площадь на поверхности субстрата, а потому их общая численность в большей мере зависит от доступной для прикрепления площади. Все это предопределяет рост численности сообщества за счет увеличения преимущественно стебельковых форм. Их представленность в общей численности возрастает вместе с плотностью и биомассой всего сообщества, достигая 90% (рис. 4.2).

Несмотря на схожесть в составе морфоэкологических групп, структура доминирования в сообществах обрастания стеблей роголистника из разных водотоков отличается (рис. 4.5).

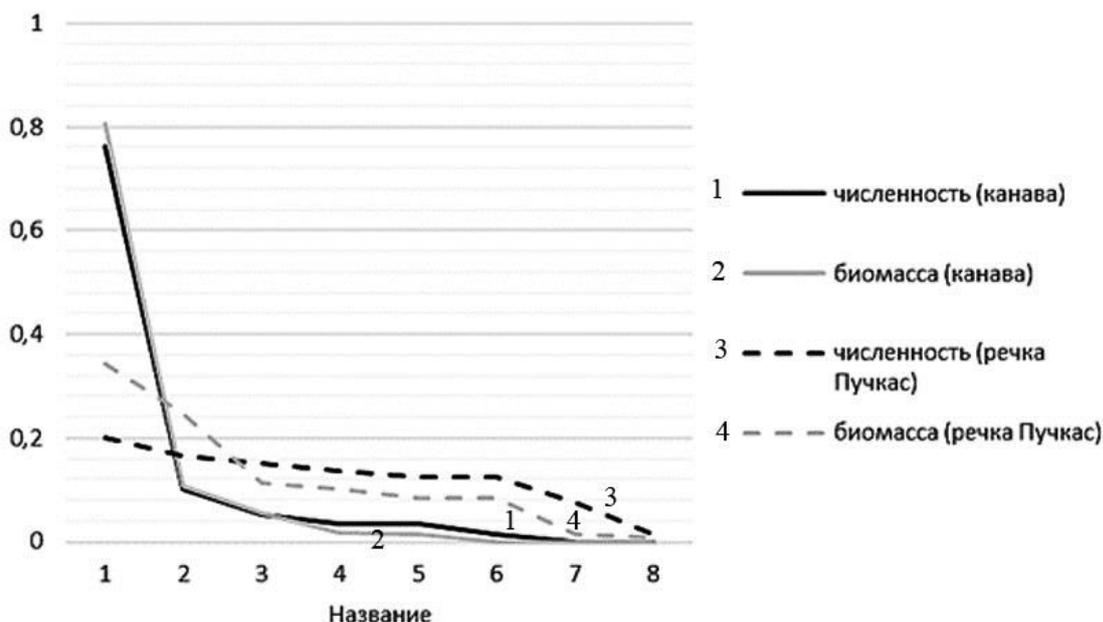


Рис. 4.5. Структура доминирования цилиоперифитонных сообществ на стеблях роголистника в разных водотоках по численности и по биомассе в искусственном водотоке (канавы) и речке Большой Пучкас (Пучкас)

В обрастании побегов роголистника из обоих водотоков доминирует *Vorticella campanula*. В цилиосообществах, формирующихся на растениях роголистника из речки Б. Пучкас, она является единственным доминантом, составляя более 70 % биомассы и численности. В то же время в цилиосообществах обрастания из мелиоративной канавы *Vorticella campanula* образует комплекс доминирования вместе с другими видами стебельковой морфоэкологической группы (*Vorticella conochili*, *Vorticella platysoma*).

В искусственном водотоке закладывались модельные субстраты усложненной архитектоники (льняные нити), ориентированные вертикально, аналогично побегам роголистника. Установлено, что в условиях искусственного субстрата, имеющего сложную волокнистую структуру, площадь прикрепления возрастает. Это обуславливает преимущество мелких, в том числе и раковинных форм. Их численность сравнима или даже превосходит численность стебельковых видов. Именно сложноорганизованные субстраты характеризуются наибольшими значениями видового разнообразия.

Таксономический состав цилиосообществ листецов ряски, ориентированных горизонтально и расположенных в толще воды стекол обрастания, более сходен. Также похожи по таксономической структуре цилиосообщества модельных и естественных субстратов одного водоема, по сравнению с таковыми на одинаковых субстратах, но расположенных в двух водотоках. Это связано с разной представленностью в каждом из них типичных видов инфузорий.

Таким образом, реакция на изменение трофических условий, в силу особенностей экологии инфузорий, в том числе и способа прикрепления к субстрату, в различных микробиотопах проявляется по-разному. Она всегда выражена на уровне экологической структуры сообщества, но может быть не столь очевидна при изучении количественных показателей.

4.1.2. Цилиоперифитон разнотипных субстратов растительного происхождения

На материалах из Костромского разлива выполнен сравнительный анализ разных макрофитных субстратов. Пробы отбирали с поверхности различных частей макрофитов: побегов роголистника, листьев гречихи и рдеста, нижней поверхности и корней многокоренника, погруженных частей стеблей тростника. Также изучались обрастания на поверхности фитопланктона. Сбор обрастаний производили с незначительной (0–40 см) глубины. Наибольшей заселенностью прикрепленными инфузориями характеризовались растения многокоренника. Встречаемость инфузорий достигала 2,94 млн клеток/м² на корне и 0,08 млн клеток/м² на листеце данного растения. Большая часть в численности цилиоперифитона приходилась на вид *Vorticella Convallaria* (96 %), всего же на растении отмечено 6 видов прикрепленных инфузорий: *V. canvalaria*, *V. campanula*, *V. microstoma*, *V. sp.*, *stentor sp.*, *vaginicola sp.* (рис. 4.6). На листеце значительная доля приходится на бесстебельковые инфузории, которые характерны для местообитаний сложной архитектоники. Усложнение поверхности листеца происходит из-за обильного прикрепления диатомовых водорослей, которые создают на поверхности сложные структуры, мешающие прикреплению крупных инфузорий. Более простая структура поверхности корня соответствует более характерной для простых субстратов структуре сообщества с абсолютным доминированием *V. convallaria*.

На других макрофитах плотность заселения инфузориями поверхностей была значительно меньше – встречаемость колебалась от 4.6 тыс. клеток/м² (стебель кубышки) до 40.6 тыс. клеток/м² (мертвый лист гречихи) (рис. 4.7). Общее число видов на изученных субстратах составляло от 0 (инфузории не были обнаружены на побегах роголистника) до 5 на стебле камыша.

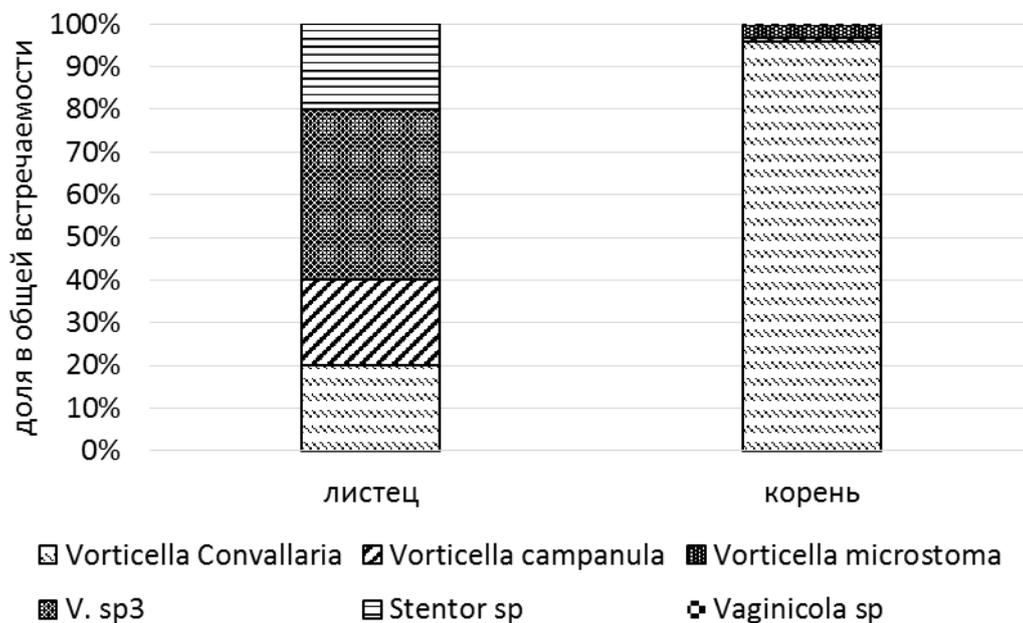


Рис. 4.6. Структура сообществ цилиоперифитона (доля в общей встречаемости) различных частей растений многокоренника

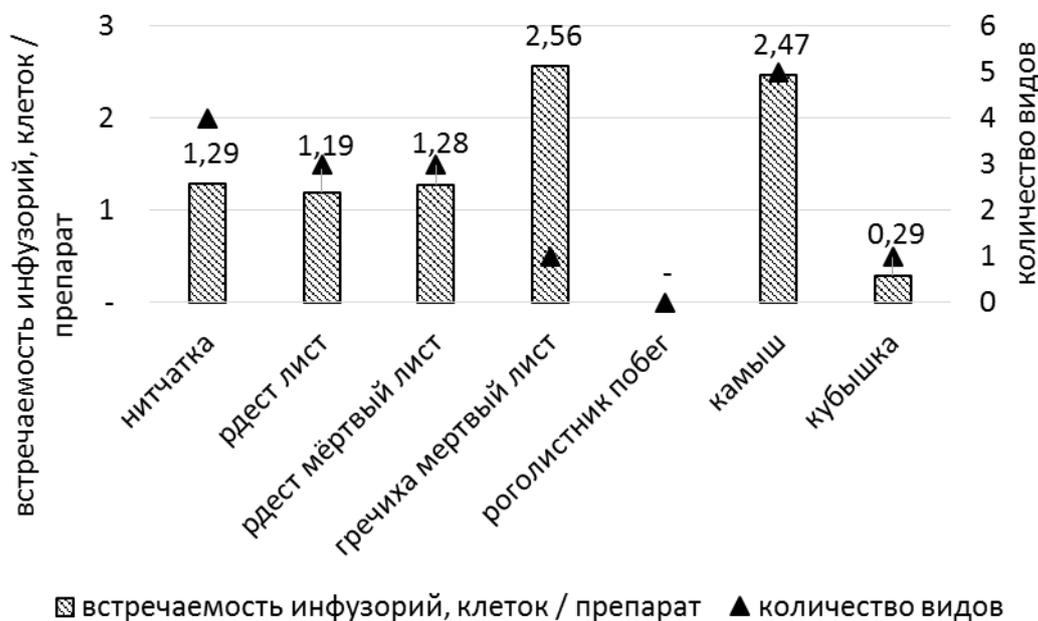


Рис. 4.7. Встречаемость перифитонных инфузорий на различных растительных субстратах, клеток на препарат⁴

⁴ Для удобства показана встречаемость организмов на препарат стандартной площади – 64 мм².

В фитопланктоне инфузории отмечались на колониях цианопрокариот, поскольку их размеры и плотная агрегация клеток предоставляет достаточно места для прикрепления. Отметим, что более крупные конкуренты инфузорий – коловратки – на планктонных субстратах не отмечались. Доля населенных инфузориями колоний составляла в среднем 8.4 (± 4.9) %, достигая в отдельные дни наблюдений 11.6 % от их общего числа. На фитопланктоне отмечались преимущественно представители рода *Vorticella*. Большая часть инфузорий отмечена на колониях представителей рода *Anabaena*. Также отмечались единичные населенные инфузориями нити цианобактерий *Aphanisomenon* sp. Численность инфузорий в фитопланктоне, с учетом количества подходящих для заселения колоний и частоты их заселения, а также среднего числа инфузорий на одной колонии, составляет 850 тыс. экл/л.

Сообщества инфузорий на изученных субстратах отличались по своей структуре и видовому составу. Из пятнадцати отмеченных в эпифитоне видов инфузорий наиболее часто отмечалась представители *V. Convallaria* – на шести из девяти рассматриваемых в статье субстратах. Близкий по экологии вид *V. Campanula* отмечен на четырех субстратах. Остальные виды отмечались на 1-2 видах субстрата и *T. Mollis* – на трех.

Представители рода *Vorticella* доминировали по численности на всех субстратах, на которых они были отмечены, за исключением стебля камыша, где большую часть населения составляли представители сосущих инфузорий – рода *Toxophria*, на которые приходилось 66% численности (табл. 4.2). Также суктории (щупальцевые инфузории) доминируют на черенке листа кубышки и составляют (в совокупности) 33 % от численности цилиоперифитона на нитчатых водорослях. Представители сидящих и коротко стебельковых форм не выходят в число доминантов.

Отмечаемые довольно часто в фитоперифитоне виды рода *Stentor* могут быть отнесены к планктонным, поскольку не удалось установить степень агрегации их с сейстонными частицами в силу возможных механических воздействий на пробу в процессе фильтрации.

Таблица 4.2

Структура сообществ цилиоперифитона на различных субстратах растительного происхождения Костромского разлива

	Нитчатки	Рдест (живой лист)	Рдест (мертвый лист)	Гречиха (мертвый лист)	Многокоренник (листец)	Многокоренник (корень)	Камыш	Кубышка	Фитопланктон
<i>Vorticella convallaria</i>		44%	25%		20%	96%	11%		1%
<i>V. campanula</i>		47%			20%	1%	11%		
<i>V. microstoma</i>			25%			3%			

	Нитчатки	Рдест (живой лист)	Рдест (мертвый лист)	Гречиха (мертвый лист)	Многокоренник (листец)	Многокоренник (корень)	Камыш	Кубышка	Фитопланктон
<i>V. sp1</i>		8%							
<i>V. sp2</i>			50%				11%		57%
<i>V. sp3</i>					40%				
<i>V. anabaena</i>				100%					
<i>V. cratera</i>	44%								
<i>V. natans</i>									22%
<i>Epistylis sp.</i>									
<i>Tokophria molli</i>	22%						22%	100%	
<i>T. quadripartita</i>	11%						44%		
<i>Rhabdostyla sp.</i>	22%								
<i>Stentor sp.</i>					20%				20%
<i>Vaginicola sp.</i>						+ ⁵			

По структуре и видовому составу на субстратах выделяются четыре обособленных комплекса (рис. 4.8). На мертвом листе гречихи встретился лишь один вид прикрепленных инфузорий – *V. anabaena*. При этом ее встречаемость очень высока. Отсутствие сходства с другими растительными субстратами и высокая плотность инфузорий при низком видовом разнообразии напоминают первую стадию первичной сукцессии перифитонных инфузорий (Мухин, Болотова, 2013). Вероятно, исследовался недавно отмерший лист, который после прекращения жизнедеятельности растения стал активно заселяться инфузориями (все препараты были сделаны с двух больших отмерших листьев одного растения). Таким образом, следует заключить о случайном характере наблюдаемого сообщества, количество наблюдений которого недостаточно для дальнейшего анализа.

Иначе дело обстоит с другими субстратами, по которым получен больший массив данных. Население листовых пластинок рдеста и многокоренника формирует группу с относительно высоким индексом сходства. Ранее отмечалось, что представители морфоэкологических групп с сократимым стебельком формируют комплексы доминирования на субстратах двухмерной архитектоники, к которым относятся и листовые пластинки. При этом сообщества поверхности растений многокоренника более разнообразны, так как представляют собой более сложный в пространственном отношении субстрат: наличествуют корешки, располагающиеся непосредственно под листовой пластинкой и большое количество диатомовых на ее поверхности.

⁵ Отмечены единично.

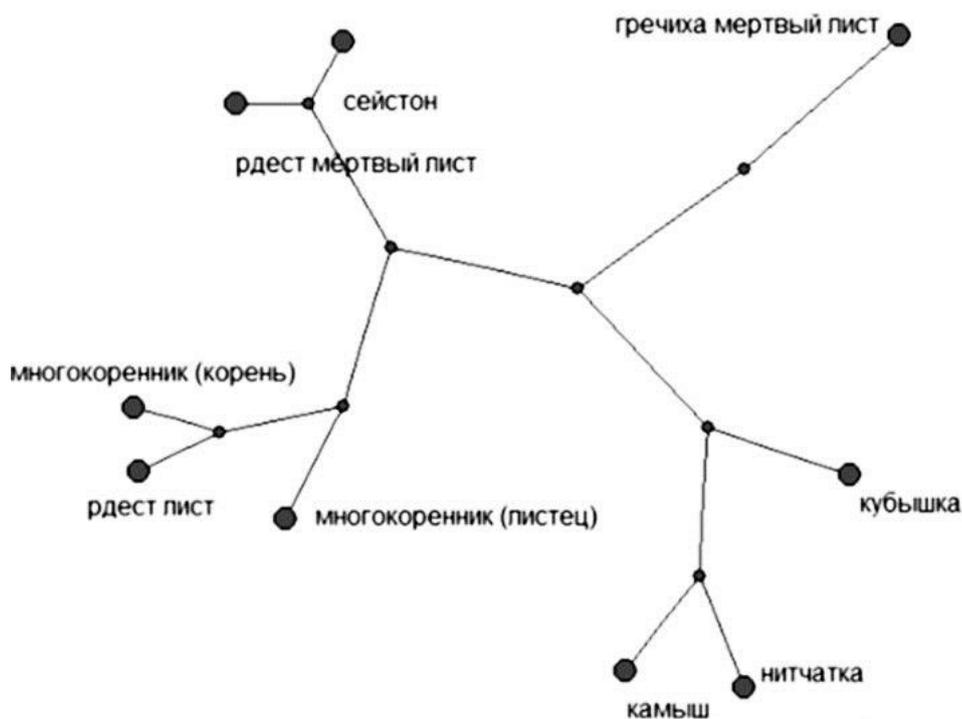


Рис. 4.8. Сходство сообществ различных субстратов растительного происхождения Костромского разлива

Необычная группировка сообществ различных по своей структуре субстратов – больших плоских, пространственно простых поверхностей черенка кубышки и стебля камыша и нитчатых водорослей – объясняется присутствием в них хищных инфузорий – сукторий. По-видимому, представители этой группы играют большую роль в биотопах, характеризующихся достаточными пространствами для маневрирования их пищи – планктонных инфузорий. Условия середины лета на мелководном эвтрофирующемся Костромском разливе, благоприятны для развития последних, что и расширяет экологическую нишу хищных инфузорий. Наблюдающиеся процессы эвтрофирования, особенно выраженные в мелководных водоемах, сопровождаются интенсивным зарастанием (Болотова, 2014), что создает для перифитонных организмов обширные и разнообразные субстраты.

Наблюдения показывают, что сообщества эпифитона в одном водоеме отличаются в разных микроместообитаниях и это отличие связано с факторами различной природы. Структура сообщества в большей степени зависит от типа архитектоники в микробиотопе, по этому признаку происходит разделение ветвей верхнего уровня на дендрограмме. Характер субстрата в большей степени определяет видовой состав и соотношение видов одной морфоэкологической группы в сообществе. При этом отметим, что разные по своей природе субстраты, имеющие сходную архитектуру, оказываются в одной группе по сходству цилиоперифитона. Вместе с тем, реализация описываемых факторов тесно связана с количеством объектов питания в биотопе, и избыток пищевых объектов изменяет преимущество субстратов сложной архитектури-

ки, позволяя населять их крупным, нетипичным для таких местообитаний хищным инфузориям.

Использование модельных субстратов различной сложности позволило ранжировать влияние топологии и архитектоники на формирование цилиосообщества. Ориентированность и положение субстрата определяют количественные показатели и представленность морфоэкологических групп инфузорий, тогда как таксономический состав в большей мере зависит от особенностей водотока.

4.2. Цилиосообщества нитчатых водорослей, формирующих микробиотопы с различной архитектурой

Формирование сообществ в природных условиях происходит под действием множества факторов, учесть действие каждого из которых не представляется возможным. Однако сравнение цилиосообществ разнотипных субстратов, расположенных на небольшом участке р. Вологды с однородными абиотическими условиями, позволяет выявить роль архитектоники при незначительном различии значений других факторов.

Учитывая, что нитчатые водоросли являются обычным субстратом для прикрепленных инфузорий, рассматривались представители рода *Cladofora*, покрывающие как естественные, так и искусственные субстраты: поверхности макрофитов (жерушник земноводный, частуха подорожниковая), поверхности кирпичей (строительный мусор) и старых деревянных свай, длительное время находящиеся в водоеме. Для сравнения использованы модельные субстраты – стекла обрастания. Следует подчеркнуть, что на погруженных поверхностях инородных для водотока субстратов образуются различные по своей пространственной структуре заросли нитчатых водорослей. Так, деревянные сваи представляют собой нетипичный для данного участка реки Вологды субстрат, появившийся в результате хозяйственной деятельности.

Наибольшей пространственной сложностью характеризуется микростообитание поверхности листьев жерушника. Подводные листья этого растения сильно рассечены и обильно переплетены пучками нитчатых водорослей, образуя сложноорганизованное трехмерное пространство. Покрывающие деревянные сваи водоросли также характеризуются сложностью архитектоники, образуя плотное войлокообразное покрытие. Далее в ряду уменьшения плотности расположения талломов стоят водоросли, формирующие заросли на кирпиче и затем уже – непосредственно на дне. Листья частухи также местами покрыты обрастанием нитчатых водорослей. Стекла обрастания характеризуются простой двумерной структурой поверхности.

Всего в ходе наблюдений в реке Вологде обнаружено 18 видов прикрепленных инфузорий, относящихся к 5 семействам трех классов типа инфузории: Кл. *Heterotrichea*, сем. *Stenterodiae*: *Stentor polymorphus* (Muller, 1773); Кл. *Oligohymenophorea*, сем. *Vaginicolidae*: *Cothurnia angusta* Kahl, 1933,

C. annulate Stokes, 1885, *C. imbersis* Ehr., 1831, *Vaginicola crystallina* Ehrenberg 1830, *V. ingenita* (O.F. Muller, 1786), *V. Gigantea* D'Udekem, 1862, *V. vestita* Fromentel, 1876, сем. Vorticellidae: *Vorticella lutea* Stiller, 1932, *V. natans* Faure-Fremiet, 1905, сем. Epistylididae: *Epistylis coronata* Nusch, 1970, *Opercularia coarstata* (Claparede & Lachmann, 1858), *Rhabdostyla* sp., *Rhabdostyla* spp., *Scyphidia rugosa* (Kahl, 1935); кл. Phyllopharyngea, сем. Acinetidae: *Tokophrya quadripartita* Bütschli, 1889. На каждом из исследованных субстратов было отмечено не более 12 видов прикрепленных форм инфузорий (табл. 4.3).

Средняя численность перифитонных инфузорий на разных типах субстратов составляла от 8 до 20 тыс. экз./м², биомасса – от 1.0 до 46.5 мг/м². Однако цилиосообщество с высокой численностью не всегда характеризовалось высокими значениями суммарной биомассы.

По видовому составу наиболее сходны цилиосообщества, формирующиеся в типичном для водотока обрастании строительного мусора и водорослей, покрывающих дно. Цилиосообщества же субстратов трехмерной архитектуры войлокообразного покрытия нитчатых водорослей со свай, листьев жерушника и частухи отличаются от любого из них. Расположение субстратов на дендрограмме сходства обусловлено их пространственной структурой. Цилиосообщества субстратов с одним типом архитектуры сходны и по таксономической структуре, что отражает их расположение на дендрограмме в одной группе ветвей (рис. 4.9).

Сравнение показателей видового разнообразия цилиосообществ разнотипных субстратов не выявляет значимых отличий, что позволяет сделать вывод о формировании равноценных с точки зрения видового разнообразия сообществ инфузорий на естественных субстратах и антропогенных, не являющихся типичными для данного водоема (рис. 4.10).

Среди комплекса видов, характерных для микроместообитаний простой и усложненной двухмерной архитектуры, преобладают виды рода *Vorticella*, формирующие доминирующий комплекс, включающий два – три вида. Представители этого рода обычно преобладают в сообществах такого типа (Мыльникова, 1993). Эти виды, за счет относительно крупных размеров (до 200 мкм без учета длинны стебелька) и сократимого стебелька, выходят во второй ярус обрастания. Длинный и подвижный стебелек не только способствует уменьшению гидродинамической нагрузки (Довгаль, 1998а, 2000), но и позволяет эффективно осваивать значительный объем воды, приближаясь к границам или даже выходя из слоя спокойной воды, прилегающего к субстрату. Вид *Stentor polymorphus*, также обнаруженный на строительном мусоре – очень крупный (до 1–2 мм), может существовать лишь в условиях достаточного пространства (рис. 4.11). Функцию стебелька у него выполняет длинное и пластичное тело. Таким образом, для рассмотренного типа микробиотопа характерны виды второго яруса – стебельковые и сидячие формы, при выраженном доминировании первых.

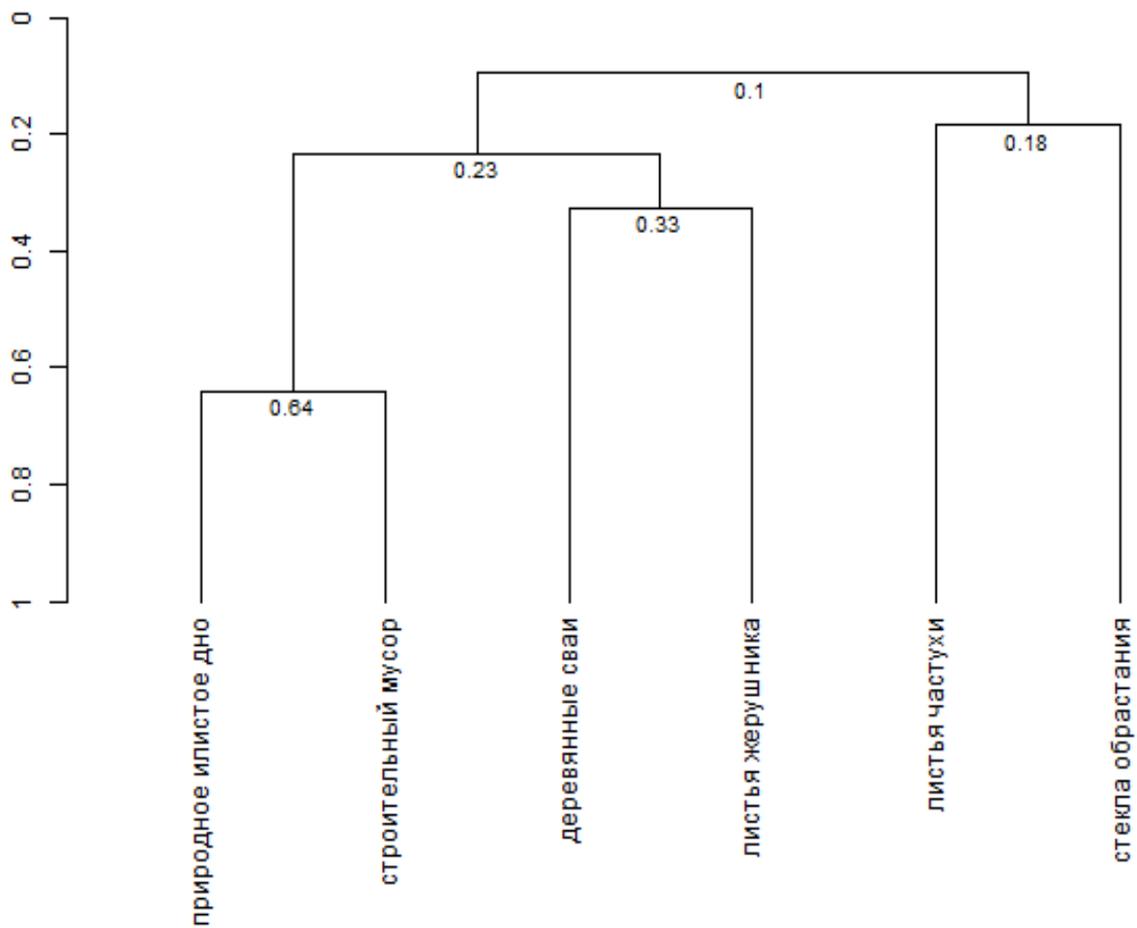


Рис. 4.9. Сходство видовой структуры сообществ прикрепленных инфузорий различных первичных субстратов в р. Вологде

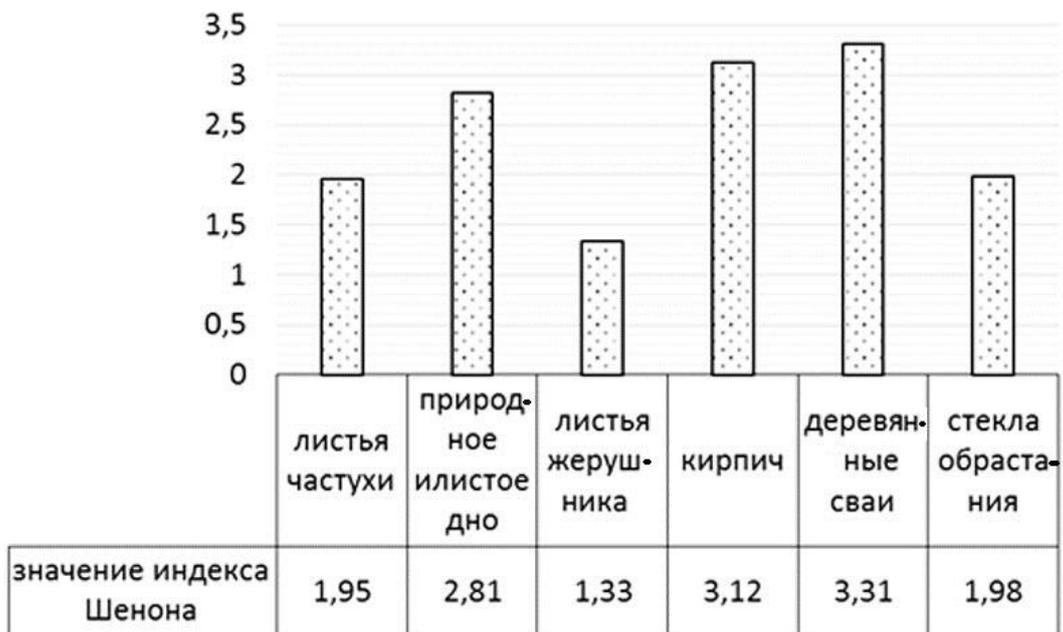


Рис. 4.10. Значение индекса Шенона, рассчитанного для сообществ прикрепленных форм инфузорий на различных первичных субстратах в реке Вологде

Таблица 4.3

Видовой состав, численность и биомасса прикрепленных инфузорий

Субстрат	Строительный мусор		Деревянные сваи		Стекла обрастания		Илистое дно		Листья жерушника		Листья частухи	
	численность (экз./м ²)	биомасса (мг на л)	численность (экз./м ²)	биомасса (мг на л)	численность (экз./м ²)	биомасса (мг на л)	численность (экз./м ²)	биомасса (мг на л)	численность (экз./м ²)	биомасса (мг на л)	численность (экз./м ²)	биомасса (мг на л)
<i>Cothurnia angusta</i>	600	0.048	1450	0.116	-	-	1100	0.088	4000	0,320	-	-
<i>Cothurnia annulata</i>	500	0.007	800	0.011	-	-	420	0.006	-	-	-	-
<i>Cothurnia imberis</i>	3733	0.030	3466	0.028	-	-	3200	0.026	-	-	-	-
<i>Cothurnia</i> sp.	1200	0.108	1600	0.144	-	-	1400	0.126	-	-	9000	0,810
<i>Epistylis coronata</i>	1553	0.109	3800	0.266	-	-	2400	0.168	3000	0,210	-	-
<i>Opercularia coarctata</i>	-	-	800	0.136	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhabdostylis</i> sp.	-	-	120	0.078	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhabdostylis</i> spp.	-	-	666	0.526	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Scyphidiarugosa</i>	-	-	120	0.048	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Stentor polymorphus</i>	400	2.200	-	-	-	-	-	-	-	-	7500	41,250
<i>Stentor</i> sp.	500	1.400	-	-	1600	4.480	640	1.792	-	-	-	-
<i>Tokophrya quadripartita</i>	-	-	2200	0.066	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Vaginicola crystallina</i>	2000	0.066	2000	0.066	3200	0.106	420	0.014	1000	0,033	-	-
<i>Vaginicola ingenta</i>	-	-	3200	0.019	2133	0.013	-	-	-	-	-	-
<i>Vaginicola gigantea</i>	1600	0.240	-	-	-	-	110	0.017	-	-	-	-
<i>Vaginicola vestita</i>	1600	0.072	-	-	-	-	1600	0.072	-	-	-	-
<i>Vorticella campanula</i>	-	-	-	-	8000	0.800	-	-	-	-	15000	1,500
<i>Vorticella lutea</i>	4200	0.399	-	-	-	-	4200	0.399	-	-	-	-
<i>Vorticellana tans</i>	220	0.022	-	-	-	-	1000	0.100	-	-	9000	0,900
<i>Vorticella</i> sp.	-	-	-	-	2666	0.240	-	-	-	-	3000	0,270
<i>Zoothamnium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3000	0,300
Итого	18106	4.701	20222	1.504	17600	5.638	16 490	2.807	8000	1	46 500	45.030
Всего видов	12		12		5		11		3		11	



Рис. 4.11. Особи *Stentor Roeseli*, *S. Polimorphus* в обрастании, увеличение 10×15

Комплекс видов войлокообразного покрытия нитчатых водорослей на старых сваях наиболее существенно отличается от других. Это связано с уникальностью создающихся там условий. Можно выделить, по крайней мере, два фактора, влияющих на видовой состав этих сообществ:

1. Сплетение водорослей в войлок различной плотности, горизонтально стелющийся по субстрату, сложная организация внутреннего пространства которого ограничивает размер прикрепленных инфузорий. Наиболее адаптированы к таким условиям небольшие виды, такие как *Vaganicola crystallina*, *Epistylis coronata*, *Scyphidia rugosa*, *Opecularia coarstata*, характеризующиеся относительно небольшими размерами (от 20 до 50 мкм). Это стелющиеся по субстрату формы, относящиеся к нулевому и первому ярусу.

2. Наличие участков, слабо покрытых водорослями и контактного слоя «войлок – открытая вода», способствует появлению крупных инфузорий, прикрепляющихся непосредственно к древесине, таких как *Rhabdostyla* sp и *Tokophrya quadripartite* – видов первого и второго яруса.

Минимальное и максимальное значения биомассы исследованных цилиосообществ различаются в 3 раза, тогда как показатели плотности только в 1.25 раз. Более того, цилиосообщество, характеризующееся наибольшей численностью особей, имеет наименьшую суммарную биомассу. Эти особенности обусловлены различием размеров инфузорий, входящих в состав доминирующих

комплексов: биомасса особей доминирующих видов колеблется от 0.006 мкг до 5 мкг, то есть различается на три порядка.

Присутствие в сообществе крупных видов приводит к тому, что на долю одного из них может приходиться более 90% общей биомассы (рис. 4.12). Такие сообщества характеризуются крайней неоднородностью. В частности, в сообществах водорослей на дне и строительном мусоре встречаются особи инфузорий *Stentor polymorphus*, для которых характерны значительные размеры и соответственно биомасса.

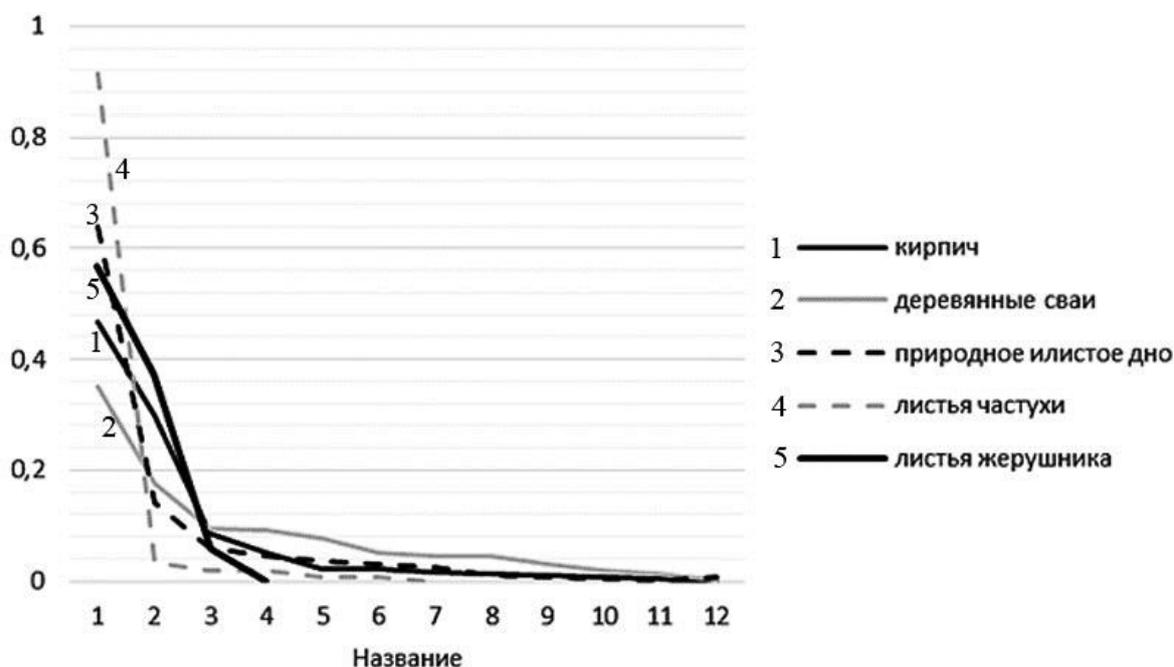


Рис. 4.12. Структура доминирования цилиоперифитонных сообществ нитчатых водорослей различных первичных субстратов (по биомассе)

Перифитонное цилиосообщество водорослей, покрывающих сваи, более выровнено по биомассе, что объясняется «размерным цензом», существующим для населения этого сообщества. Ограничение связано с небольшим размером промежутков между теллами водорослей в войлокообразном покрытии. Особи с размерами больше средних не могут эффективно питаться или располагаться в таких условиях. Это определяет размерную однородность инфузорий, населяющих микробиотоп, и, как следствие, выравненность биомассы в цилиосообществе. В то же время высокая плотность водорослей определяет высокую (по сравнению с другими обрастаниями) численность инфузорий в единице объема.

Микроместообитание, формирующееся на листьях частухи, имеет сложную пространственную организацию. Открытые участки листьев, имеющие значительные (по сравнению с инфузориями) размеры и ровную поверхность, покрывают местами довольно плотные наслоения нитчатых водорослей.

Таким образом, происходит чередование двух микроместообитаний, характеризующихся различной архитектурой. Это находит отражение в видовом составе, отличающемся от цилиосообществ других рассмотренных микробиотопов.

Сильно рассеченные листовые пластинки жерушника, переплетаясь, создают пространственно-сложное микроместообитание трехмерной архитектуры, напоминающее биотоп войлокообразного покрытия свай, но с промежутками больших размеров между отдельными поверхностями. Видовой состав характеризуется крайней бедностью – обнаружено лишь три вида перифитонных инфузорий, численность которых также очень незначительна: средняя плотность составляет 8 тыс. экз./м². В то же время показатели численности отдельных видов более выравнены. На долю доминирующего вида приходится 25-25% от общей численности (рис. 4.13).

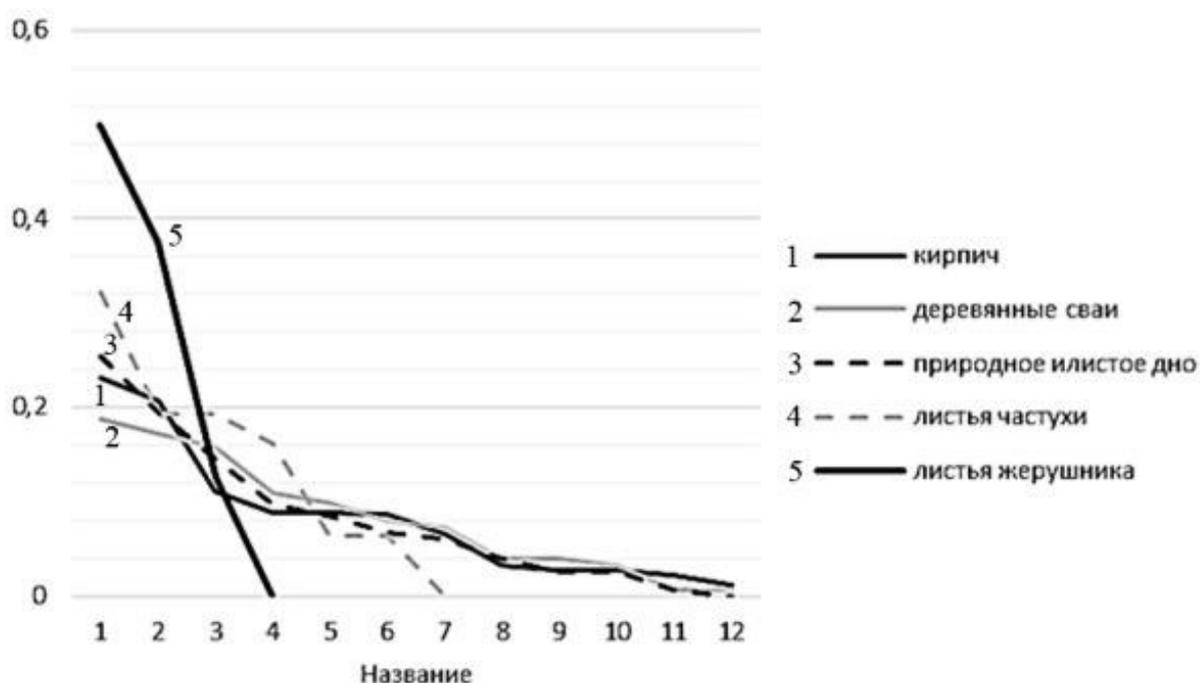


Рис. 4.13. Структура доминирования цилиоперифитонных сообществ нитчатых водорослей различных первичных субстратов (по численности)

В целом, характер выравненности по показателям численности совпадает с аналогичными показателями по биомассе в перифитонных цилиосообществах нитчатых водорослей.

Следует подчеркнуть, что различные микробиотопы несколько отличались по представленности и экологическому разнообразию инфузорий (рис. 4.14).

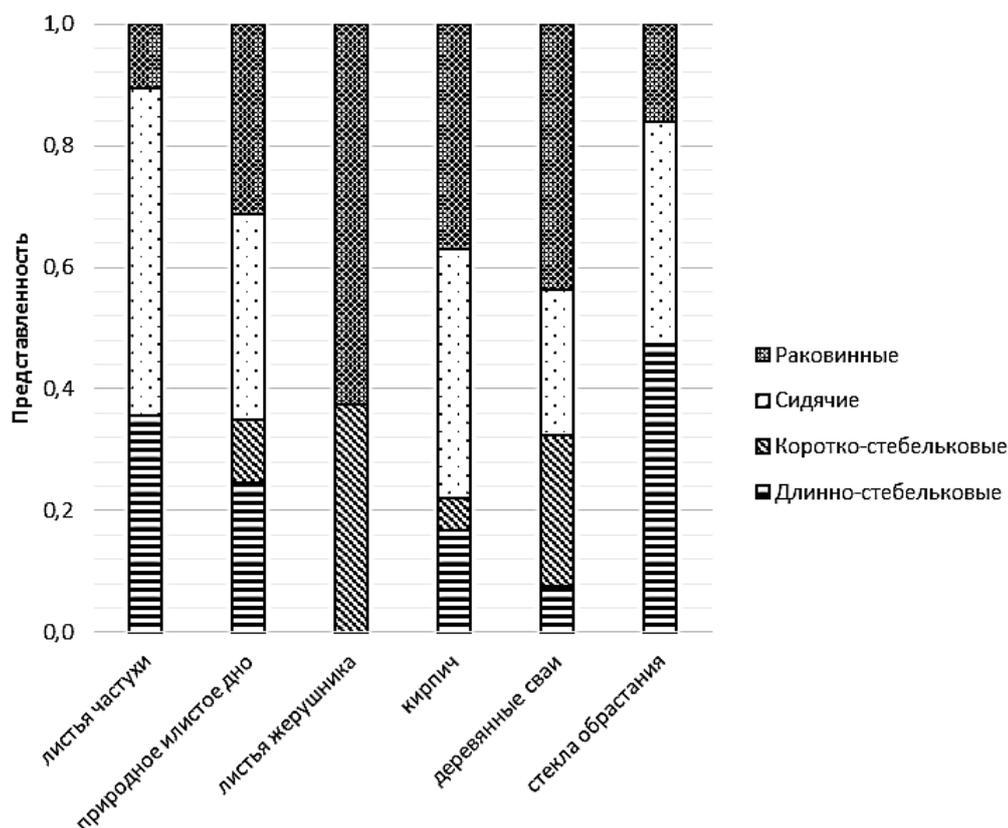


Рис. 4.14. Представленность морфоэкологических групп перифитонных инфузорий в обрастании различных первичных субстратов в р. Вологде

В микробиотопах, для которых характерна сложная архитектура субстрата, высока представленность раковинных форм – от 30 до 60 %. Тогда как на поверхности листьев частухи, которые являются простым по пространственной организации микроместообитанием с двухмерной архитектурой, их доля составляет немногим больше 10 %.

Показано, что на разнотипных по архитектуре субстратах, расположенных в одних условиях, формируются различные по качественным и количественным показателям цилиосообщества. Наибольшей биомассой характеризуются цилиосообщества простых субстратов, однако они имеют наименьшее разнообразие экологических форм. Наименьшие значения биомассы характерны для цилиосообществ субстратов трехмерной архитектуры, что связано с преобладанием мелких раковинных форм. Таким образом, можно заключить, что архитектура субстрата является одним из значимых факторов, который определяет экологическую структуру и количественные показатели перифитонного цилиосообщества.

4.3. Цилиосообщества, формирующиеся в микроместообитаниях на одном растении

Водная растительность включает в себя обширную группу плавающих растений, представленную в водоемах таким видом, как элодея канадская. Поверхности этого макрофита, являющегося индикатором эвтрофирования водоема, образуют сложную пространственную структуру. Изучались перифитонные цилиосообщества, формирующиеся на поверхности растений элодеи из Рыбинского водохранилища и из аквариума.

На элодее из Рыбинского водохранилища было выявлено 7 видов сидячих инфузорий, относящихся к четырем семействам двух классов типа инфузории: Кл. Heterotrichea, сем. Stenterodiae: *Stentor polymorphus*, кл. Oligohymenophorea, сем. Vaginicolidae: *Vaginicola* sp., *Cothurnia* sp., сем. Vorticellidae: *Vorticella campanula* Ehr., 1831, *V.* sp., сем. Epistylididae: *Epistylis anastatica* Linnaeus, 1767, *E. Plicatilis* Ehr. 1831. Средняя плотность инфузорий составляла 120 тысяч экз./м², половина из них приходилась на два доминирующих вида. Суммарная биомасса цилиосообществ в среднем превышала 125 мг/м².

В сообществах прикрепленных форм инфузорий доминировали представители *Vorticella campanula*, плотность ее популяции достигала 40 тыс. экз./м². Вторым доминирующим видом был *Stentor polymorphus*, плотность популяции которого составляла в среднем 20 тыс. экз./м². На долю этих двух видов приходилось 96 % от общей биомассы сообщества, *Vorticella campanula* и *Stentor polymorphus* отмечаются как массовые для планктона Рыбинского водохранилища и других водоемов Волжского и Сухонского бассейнов (Мыльникова, 1993; Мамаева, 1979). Выраженное доминирование крупных видов объясняется трофической ситуацией, складывающейся в зарослях макрофитов. Промежутки между отдельными растениями относительно размеров инфузорий очень велики и не способствуют аккумуляции пищевых частиц. В таких условиях крупные виды получают преимущество, так как создают более сильные токи и способны эффективно фильтровать пищу из большего объема воды.

Перифитонные цилиосообщества на элодее канадской в условиях аквариума характеризуются сходной с формирующимися в естественных условиях структурой, но меньшими значениями плотности и биомассы, которая составляла 68.25 мг/м².

Рассматриваемое растение, *Elodea canadensis*, имеет сложную листовую структуру, что позволяет выделить на его поверхности несколько микроместообитаний с различной архитектоникой. Всего были выделены три различных микроместообитания, видовой состав и численность сообществ инфузорий которых отличались (табл. 4.4).

**Биомасса (мг/м²) и численность (тыс. экз./м²) прикрепленных инфузорий
в различных микроместообитаниях на растении элодеи⁶**

Микро- местообитание	Стебель		Лист		Пазухи листьев	
	Био- масса	Числен- ность	Биомасса	Числен- ность	Био- масса	Числен- ность
<i>Stentor polymorphus</i>	110.000	20.0	1.100	0.2	5.500	1.0
<i>Vorticella campanula</i>	8.000	32.0	0.500	2.0	-	-
<i>Vorticella</i> sp.	2.500	10.0	-	-	12.500	50.0
<i>Epistylis plicatilis</i>	-	-	0.237	3.0	2.370	30.0
<i>Epistylis anastatica</i>	-	-	0.009	0.3	3.300	110.0
<i>Cothurnia</i> sp.	0.058	6.4	0.014	1.65	-	-
<i>Vaginicola</i> sp.	-	-	0.001	0.25	0.180	40.0
Всего	120.558	68.4	1.861	7.4	23.850	231.0

Разные микроместообитания имеют различную представленность на элодее. Более 90 % от суммарной биомассы (и 56% от численности) инфузорий приходится на цилиосообщества, формирующиеся на стебле растения. Однако в этом микроместообитании отмечены лишь четыре из восьми обнаруженных на элодее видов прикрепленных инфузорий. Наиболее разнообразны по представленности морфоэкологических групп цилиосообщества перифитона, формирующиеся на поверхности листьев (рис. 4.15).

Для цилиосообществ поверхности стебля характерно преобладание длинно-стебельковых форм. Особенностью данного микроместообитания является обширная поверхность, напрямую контактирующая с открытой водой водоема. Такое микроместообитание характеризуется наличием турбулентных потоков и небольшим количеством взвешенных питательных веществ. Количество инфузорий здесь наиболее достоверно отражает трофические условия водоема, так как архитектура микроместообитания не способствует накоплению питательных веществ. Совокупность этих факторов дает преимущество крупным видам инфузорий. Например, представители рода *Vorticella* отмечены преимущественно на осевом побеге растения (табл. 4.4). Также в этом микроместообитании представлены виды рода *Cothurnia*, защищенные домиком.

⁶ Численность инфузорий для каждого микробиотопа рассчитана на квадратный метр. Сумма показателей не соответствует сумме, указанной для растения в целом, так как различные микробиотопы занимают разную долю в общей площади растения.

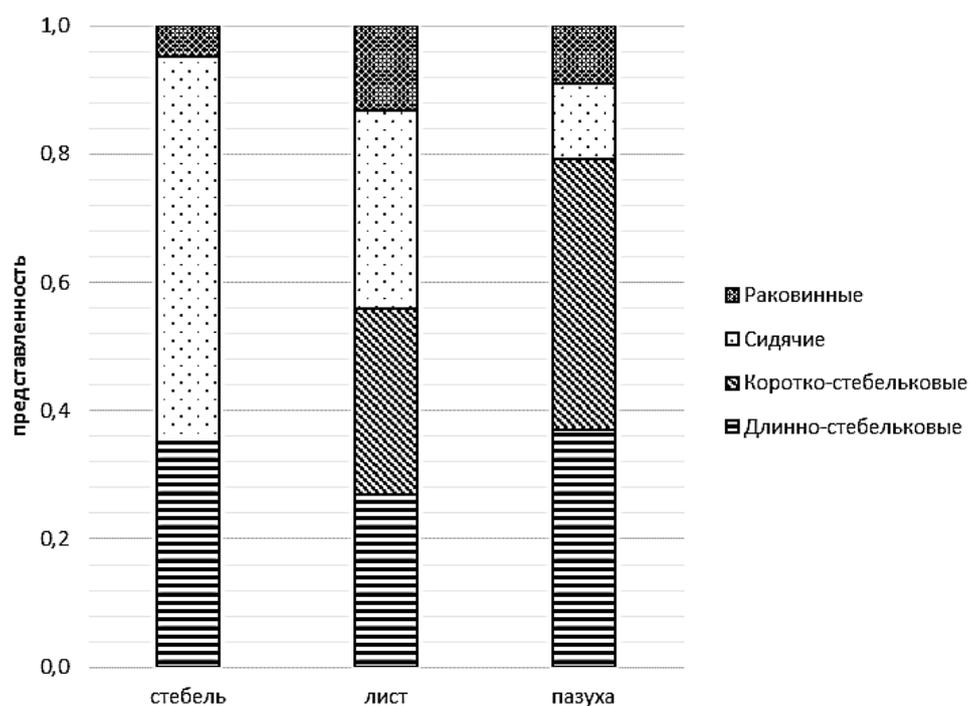


Рис. 4.15. Представленность морфоэкологических групп перифитонных инфузорий в различных микроместообитаниях на элодее канадской из Рыбинского водохранилища

Очевидно, небольшие по площади микроместообитания, такие как поверхность листа и особенно его пазуха, характеризуются специфичностью условий. Для каждого из этих микроместообитаний характерен свой набор доминирующих видов, которые отличаются сходной экологией. На поверхности стебля к доминирующим видам относятся *E. plicatilis* и *Cothurnia* sp. В свою очередь, представители этой же морфоэкологической группы сидячих инфузорий, *E. anastatica* и *Vaginicola* sp. образуют доминантный комплекс в сообществах пазух листа. Такое расхождение видов за счет освоения разных микроместообитаний способствует увеличению видового богатства цилиоперифитона на растении в целом.

Поверхности листьев элодеи, в особенности верхняя, по топологии напоминают стебель растения, характеризуются простой структурой поверхности.

Основными различиями являются: более выраженный неподвижный слой воды вдоль поверхности и большая численность диатомовых водорослей (рис. 4.16). Последние конкурируют с крупными особями за субстрат, тогда как мелкие формы могут прикрепляться к клеткам или колониям диатомовых. Сочетание этих факторов приводит к практически полному отсутствию на листьях представителей таких родов, как *Vorticella* или *Stentor*, размеры которых не позволяют им держаться в зоне спокойной воды. Численность этих видов в данном микроместообитании в 20-100 меньше, чем на поверхности стебля.



Рис. 4.16. Микрорельеф верхней поверхности листа элодеи с клетками диатомовых водорослей, сканирующий электронный микроскоп, $\times 300$

К доминирующим видам относятся представители родов *Epistylis*, *Vaginicola* и *Cothurnia*, отличающиеся небольшими размерами и находящиеся в благоприятных трофических условиях, так как слой свободной воды и микрорельеф поверхности листа способствуют накоплению пищевых частиц. Обилие диатомовых также способствует смещению спектра морфоэкологических групп в сторону мелких форм. Разнообразие условий на листовой пластинке и большая площадь данного микроместообитания определяют наибольшее видовое богатство формирующихся на нем цилиосообществ. В данном микроместообитании отмечены семь из восьми видов перифитонных инфузорий, обнаруженных на элодее. Однако плотность особей и суммарная биомасса значительно ниже, чем на других частях растения, что объясняется преобладанием мелких форм инфузорий.

В пазухах листьев и в верхушечной почке элодеи обнаружено пять видов прикрепленных инфузорий. Плотность особей в пазухах значительно (почти в десять раз) превосходит этот показатель для других частей растения, что достигается не только высокой численностью инфузорий, но и малой площадью данного микроместообитания. В условиях сложной трехмерной архитектоники инфузории максимально эффективно используют существующую поверхность для прикрепления. Сложная архитектура с малым объемом свободного пространства не позволяет располагаться в нем крупным видам. Мелкие формы получают преимущество, так как находятся под защитой листа, в от-

сутствие конкурентов не только из числа крупных инфузорий, но и коловраток. Отдельные крупные особи стентора встречены в верхушечных почках, где для них есть необходимое пространство (рис. 4.17). Длинно-стебельковые формы могут существовать в микроместообитаниях пазухи листа за счет наличия стебелька и вынесения тела инфузории за пределы ограниченного пространства. Таким образом, условия существования для них не отличаются от условий, формирующихся на стебле растения. Это подтверждается сопоставимыми значениями численности инфузорий данных морфоэкологических групп на поверхности стебля и в пазухах листьев элодеи.



Рис. 4.17. Прикрепление особи Stentor sp. в верхушечной почке элодеи

Выравненность видовой структуры перифитонных цилиосообществ в различных микроместообитаниях растения элодеи канадской отличается незначительно (рис. 4.18). Более выравненная структура характерна для цилиосообществ, формирующихся в пространственно-сложных микроместообитаниях пазухи листа и на его поверхности. Цилиосообщества стебля растения значительно отличаются по значениям индекса доминирования (табл. 4.5), что объясняется значительно меньшей плотностью прикрепления инфузорий. Как следствие, при сопоставимых показателях доминирования в относительных величинах наблюдается большая выравненность цилиосообщества, выраженная в абсолютных значениях.

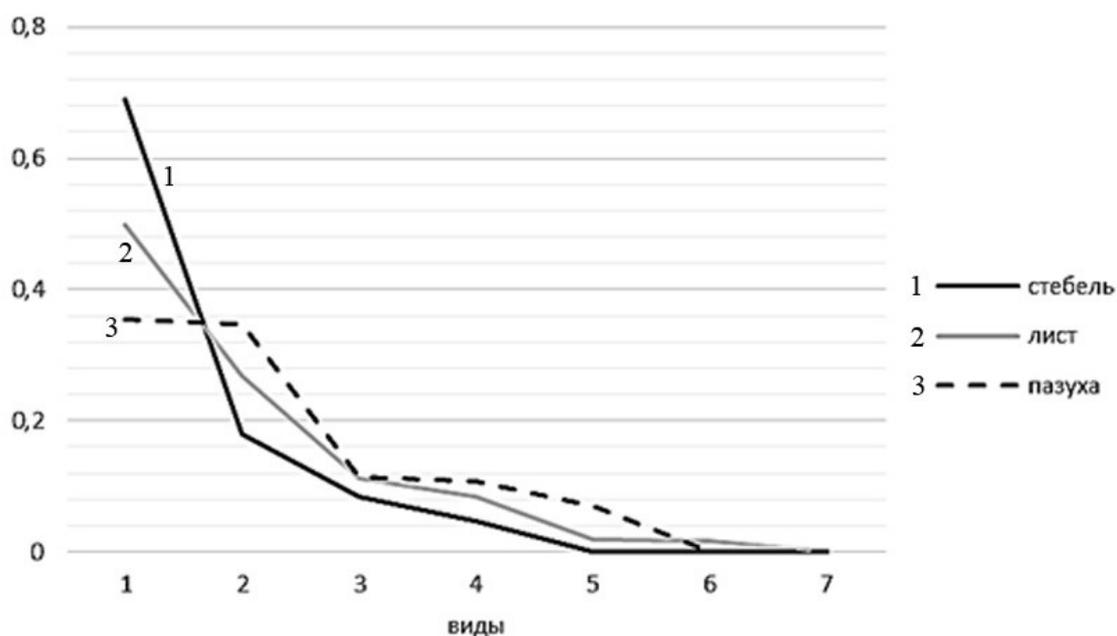


Рис. 4.18. Структура доминирования в сообществах цилиоперифитона микробиотопов на поверхности элодеи канадской

Таблица 4.5

Значения индекса доминирования для сообществ цилиоперифитона различных микроместообитаний на поверхности элодеи канадской

Микроместообитание	Лист	Стебель	Пазуха
Значение индекса доминирования	433.30	13.37	363.74

Сравнение цилиосообществ разнотипных субстратов, расположенных на однородных участках небольшой протяженности (2–10 м), а также на отличающихся по морфологии частях одного растения, позволило выявить значимую роль архитектоники субстрата как экологического фактора, влияющего на формирование структуры цилиосообществ.

Использование модельных субстратов различной сложности поверхности дало возможность ранжировать влияние топологии и ориентированности субстрата на формирование цилиосообществ. Показано, что архитектоника субстрата определяет количественные показатели и представленность морфоэкологических групп, тогда как таксономический состав в большей степени зависит от расположения субстрата в водотоке, что связано с представленностью в нем отдельных видов-колонизаторов.

Глава 5. СУКЦЕССИИ ПЕРИФИТОННЫХ ЦИЛИОСООБЩЕСТВ НА МОДЕЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ РАЗЛИЧНОЙ АРХИТЕКТониКИ

Процесс заселения субстрата является одним из основных процессов для перифитонных организмов. Освоение поверхности сопряжено как с решением экологических проблем – конкуренции за места прикрепления, так и морфологических – как правило, закрепление требует новых морфологических адаптаций и даже смены жизненной формы. Это делает формирование микроперифитонного сообщества особенно сложным процессом. Развитие перифитона обусловлено взаимодействиями между различными абиотическими (гидрологический режим, свет, питательные вещества) и биотическими факторами.

Сам субстрат, несомненно, тоже играет определенную роль в направлении процесса колонизации. Например, известен потенциал органических субстратов как дополнительного источника питательных веществ и то, как они влияют на сообщество перифитона (Zhang et al. 2013). В свою очередь, многие организмы способны выделять слизистые полимерные вещества и ферменты, превращая открытую поверхность в пригодную для обитания матрицу с органическими и неорганическими включениями из водной среды, на которой происходит рост бактерий и водорослей.

Колонизация биотой и сукцессионные направления определяются интегрированными аллогенными и аутогенными факторами, но сложность этих процессов в биопленке делает, по мнению некоторых исследователей, определение основных факторов неточным. Гидрологические нарушения, уровень питательных веществ и сезонность были выделены в качестве факторов, которые сильно влияют на таксономический и функциональный состав сообщества перифитона и паттерны сукцессии (Franca et al., 2011).

Архитектоника пространства над поверхностью погруженного субстрата является важным фактором формирования перифитонного цилиосообщества, поскольку вместе с гидродинамическими явлениями определяет процесс оседания бродяжек инфузорий. С целью выявления особенностей динамики перифитонных цилиосообществ в процессе колонизации моделировалась первичная сукцессия цилиосообществ в условиях различной архитектуры на трех видах субстратов.

В качестве основного модельного субстрата использованы стекла обростания, имеющие простую двумерную структуру. Для выявления роли архитектуры как экологического фактора наблюдения проводились также на пространственно-сложных двумерном (нить) и трехмерном (ватный комок) модельных субстратах. Наблюдалась также динамика сообщества на различных горных породах, слагающих берег Ладожского озера.

5.1. Стадии первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ

В ходе исследования сукцессии перифитонных цилиосообществ на трех разных модельных субстратах было отмечено в общей сложности 15 видов перифитонных инфузорий, относящихся к четырём семействам и трем отрядам класса Ciliata. Преобладало в систематическом составе семейство Vorticellidae, представленное двенадцатью видами: *V. citrina*, *V. campanula*, *V. Pikta* Ehrenberg, 1831, *V. mikrostoma*, *V. communis*, *V. mortenseni*, *V. convallaria*, *V. verrucosa*, *V. nebulifera*, *V. Cylindrical* Dons, 1918, *V. incise*, *V. sp.* Из других семейств обнаружено по одному виду: *Epistylis lacustris* (сем. Epistylidae), *Stentor Roeseli* (сем. Stentoridae, отр. Heterotricha) и *Tokophrya quadripartita* (сем. Acinetidae, подкл. Suktoria). Подобный видовой состав перифитонных цилиосообществ характерен в целом и для природных водоемов северо-западного региона (Мыльникова, 1987).

В ходе наблюдений за колонизацией инфузориями субстрата отмечено увеличение видового богатства модельных цилиосообществ. На простом двухмерном субстрате (стеклах обрастания) число видов изменялось от одного – четырех и до семи – восьми (рис 5.1). Такой характер динамики видового богатства цилиосообществ связан с особенностью первичной сукцессии, то есть колонизацией исходно незаселенного субстрата. Следует отметить неравномерность скорости колонизации стекол обрастания в течение наблюдений. В первые три дня происходило значительное увеличение числа видов инфузорий – до шести, после чего наступала фаза стабилизации, связанная с завершением процессов колонизации.

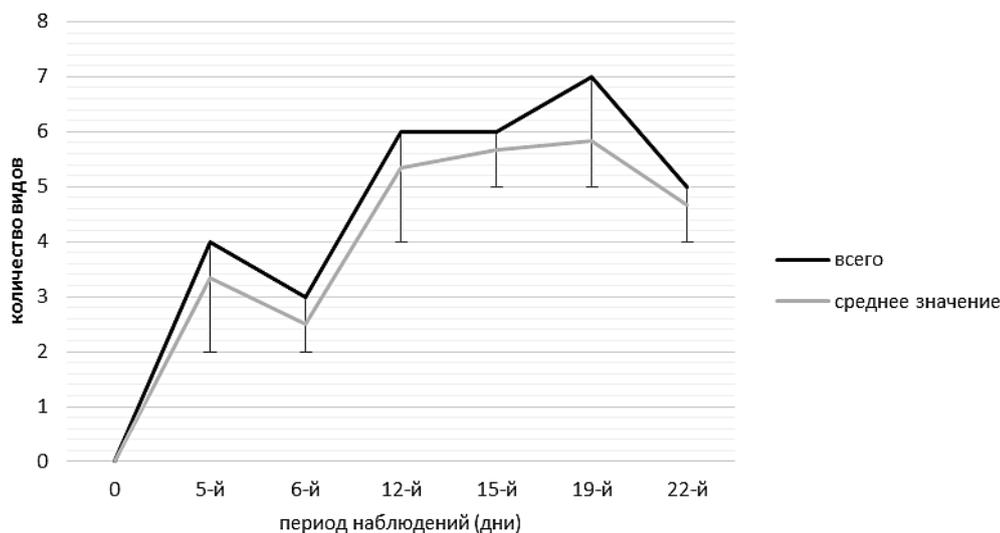


Рис. 5.1. Изменение общего числа прикрепленных видов инфузорий, населяющих стекла обрастания, в ходе наблюдений⁷

⁷ Нижняя планка показывает наименьшее число видов, отмеченное на одном из модельных субстратов.

В течение всего времени наблюдений совокупное видовое богатство модельных цилиосообществ было выше, чем богатство сообществ каждого из однотипных модельных субстратов.

Отмеченные различия в таксономической структуре перифитонных цилиосообществ свидетельствуют о различных промежуточных стадиях формирования климаксных сообществ, так как исследования проводились в идентичных условиях, обусловленных использованием одинаковых субстратов и одновременностью проведения наблюдений. В то же время различия видового состава цилиосообществ на завершающих стадиях сукцессии минимальны.

Различия видовой структуры цилиоперифитонных сообществ могут быть вызваны различными факторами. Известно, что на ранних этапах колонизация субстрата прикрепленными формами определяется преимущественно случайными процессами (Раилкин, 2008). В рассматриваемом случае это связано со случайностью попадания подвижной стадии инфузории на субстрат и успехом ее закрепления. По мере же развития сообщества возникает определенная система биотических взаимоотношений, участвующая в формировании структуры перифитонного сообщества, которое получает набор черт, типичных для данных условий и микроместообитания. Это обуславливает увеличение сходства одновозрастных сообществ, формирующихся на разных стеклах, в ходе сукцессии, что отражает увеличение индекса Жаккара от 0,5 до 0,9 (рис. 5.2).

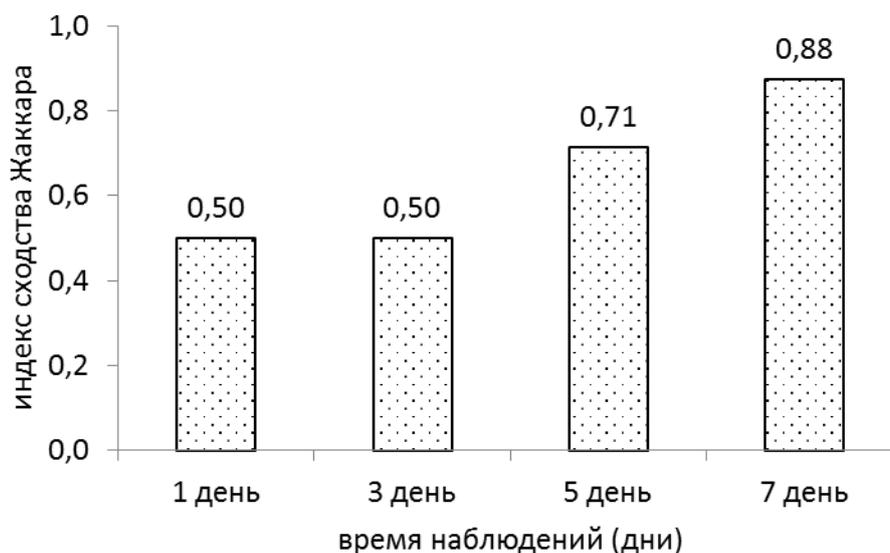


Рис. 5.2. Показатели сходства цилиосообществ модельных субстратов в первую неделю наблюдений

Анализ сходства цилиосообществ разнотипных субстратов позволил ранжировать значение факторов, связанных с архитектурой, изменяющихся в процессе формирования сообщества. Наиболее сходны по таксономической структуре перифитонные цилиосообщества начальных и конечных стадий сукцессии на каждом из субстратов. Это свидетельствует о наличии опреде-

ленного набора видов, относящихся к пионерным и составляющих основу устойчивого (климаксного) цилиосообщества (рис. 5.3). Нестабильность видовой структуры на промежуточных стадиях сукцессии позволяет сделать вывод о значимости случайных факторов в формировании цилиосообщества.

Ступенчатый характер протекания сукцессии связан с особенностями жизненного цикла прикрепленных инфузорий, для которого характерно регулярное чередование мобильной и прикрепленной стадий. Процесс закрепления бродяжки на погруженной поверхности зависит от множества факторов, в том числе и случайных, и определяется как характером субстрата, так и особенностями биологии вида. Особи, которым удалось прикрепиться к субстрату, переходят к размножению делением, что может обеспечить им преимущество перед другими видами. Начало вегетативного размножения является моментом перехода от первого этапа колонизации ко второму, характеризующемуся интенсивным освоением субстрата и увеличением индекса доминирования перифитонных цилиосообществ (рис. 5.4). На более поздних этапах формирования сообщества, по мере увеличения числа видов, включаются механизмы регуляции, в большей степени связанные с топической конкуренцией.

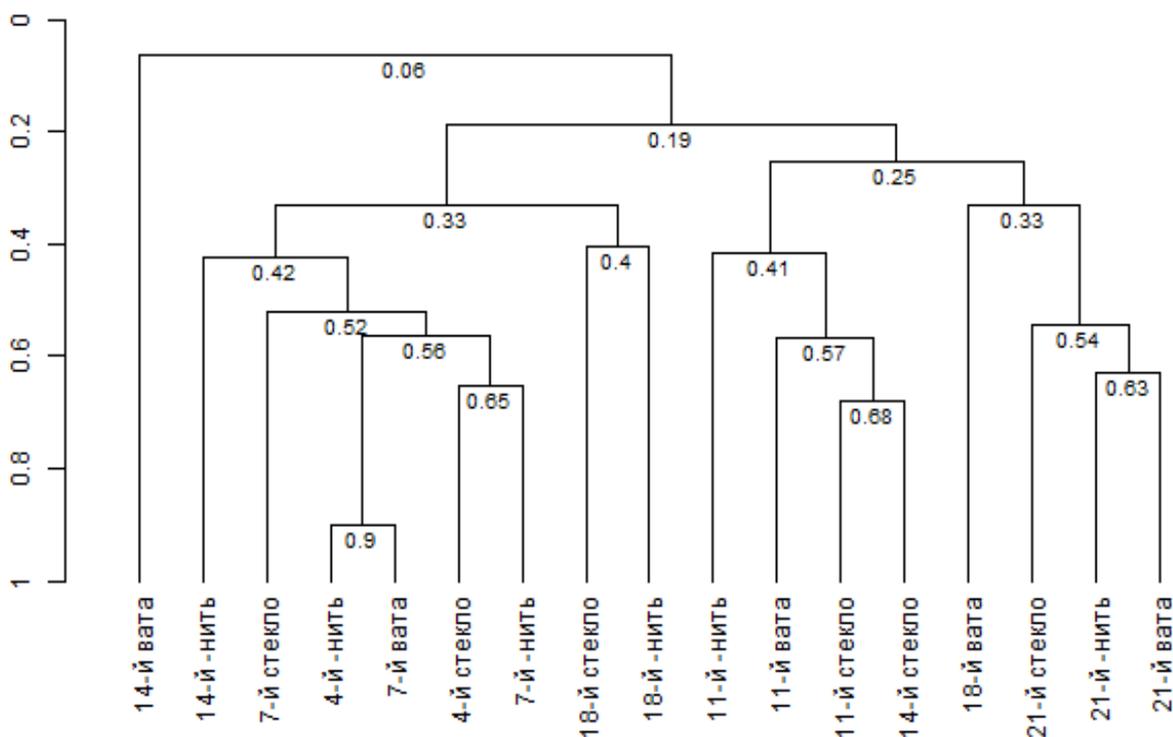


Рис. 5.3. Сходство сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся на различных модельных субстратах в ходе наблюдений⁸

⁸ Подпись обозначает день наблюдений и модельный субстрат, на котором формировалось цилиосообщество.

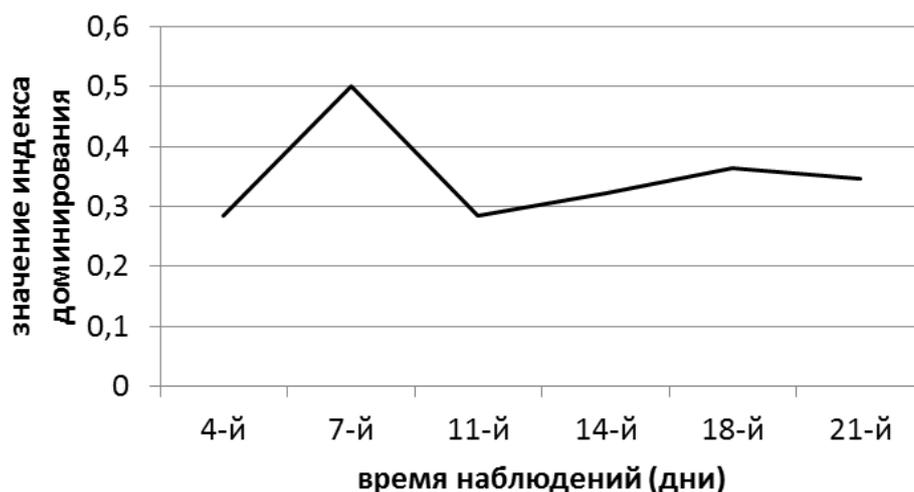


Рис. 5.4. Изменение значения индекса доминирования перифитонных цилиосообществ, формирующихся на стеклах обрастания в ходе наблюдений

Показатели, характеризующие индекс доминирования перифитонных цилиосообществ и плотность инфузорий, закономерно находятся в противофазе (рис. 5.5). Тренды этих показателей на протяжении первой недели, когда происходят процессы колонизации, также имеют разную направленность. Производная функции индекса доминирования от времени принимает отрицательные значения, тогда как плотность освоения субстрата постепенно растет и производная ее функции не пересекает ось ОХ. Такое поведение функции демонстрирует тенденцию к увеличению разнообразия на первых стадиях формирования цилиосообщества в ходе его первичной сукцессии (рис. 5.5). В дальнейшем, по мере освоения свободного пространства инфузориями, оба показателя стабилизируются.

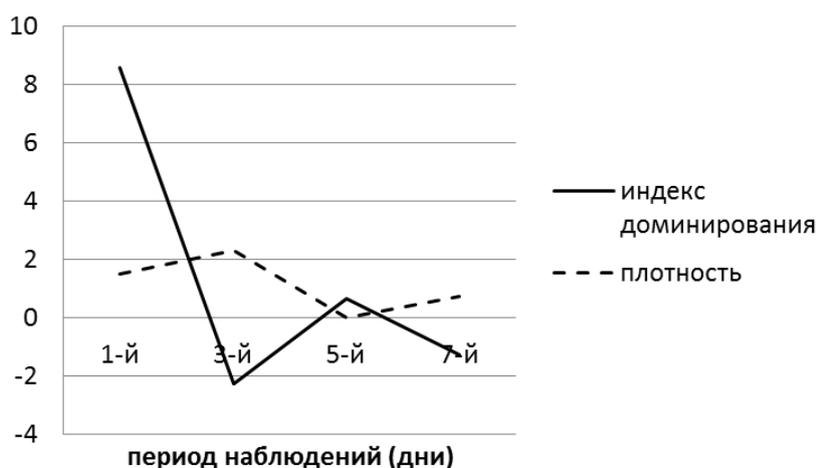


Рис. 5.5. Графики производных функций индекса доминирования перифитонных цилиосообществ и плотности инфузорий на модельном субстрате от времени в ходе первой недели наблюдений

Исходя из особенностей динамики видовой структуры перифитонных цилиосообществ, выделены три стадии первичной сукцессии, каждая из которых характеризуется скоростью и характером освоения инфузориями поверхности субстрата.

На начальной стадии сукцессионного процесса видовое разнообразие невелико, происходит интенсивное освоение субстрата пионерными видами инфузорий. Средняя плотность населения инфузорий на этой стадии значительно меньше отмеченной в конце первой недели наблюдений.

Вторая стадия сукцессии приходилась на третий – пятый день наблюдений и отличалась значительным ускорением процесса колонизации и переходом к преимущественно экстенсивному освоению субстрата. Число видов инфузорий и одновременно плотность заселения ими субстрата возрастали, что сопровождалось быстрым ростом видового разнообразия и снижением индекса доминирования. Таким образом, на второй стадии сукцессии шло пропорциональное увеличение как численности цилиосообщества, так и его видового разнообразия.

Третья стадия сукцессионного процесса характеризовалась стабилизацией видового состава и увеличением численности населения инфузорий на субстрате. Экстенсивный характер освоения пространства вновь сменяется интенсивным, что отражает увеличение индекса доминирования цилиосообществ.

Фаза стабилизации видового состава и численности прикрепленных форм инфузорий отмечалась на одиннадцатый день наблюдений и продолжалась до их окончания на двадцать второй день.

В целом, в результате наблюдений выяснено, что продолжительность стадий увеличивалась, отражая постепенную стабилизацию сообщества. Переход цилиосообщества в климаксное состояние подтверждается также повышением индекса сходства сообществ, находящихся на одной стадии сукцессии (от 0.5 в первые дни наблюдений до 0.8 – 0.95 в конце).

5.2. Особенности первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ на субстратах различной архитектоники

С целью выявления значимости архитектоники как экологического фактора наблюдалось формирование перифитонных цилиосообществ на разнотипных по пространственной структуре субстратах. В качестве стандартного модельного субстрата в наших экспериментах использованы стекла обрастания, характеризующиеся простой двухмерной архитектоникой.

В первую неделю наблюдений суммарная плотность инфузорий на стеклах обрастания закономерно увеличивалась от 1.7 до 12.0 тыс. экз./м², а в последующий период она стабилизировалась на уровне 11.3 тыс. экз./м².

Установлено, что видовая структура перифитонных цилиосообществ при заселении субстрата значительно изменялась. Пионерами освоения субстрата

являлись такие виды, как *Vorticella convallaria*, *V. Citrina* и другие представители этого рода. Первый из них относится к наиболее типичным видам, отмечаемым на стеклах обрастания (Мыльникова, 1987). Однако его вклад в численность сообщества падает с 86% до 10% по мере освоения субстрата другими видами (рис. 5.6).

По сравнению с цилиосообществами стекол обрастания, сообщества прикрепленных форм инфузорий, формирующиеся на поверхности двухмерного усложненного субстрата (нитчатого), характеризовались более значительным видовым богатством и своеобразием видового состава. За время наблюдений на этом субстрате было отмечено в общей сложности одиннадцать видов перифитонных инфузорий. При этом коэффициент сходства Жаккара между сообществами, формирующимися на нитчатом субстрате и стекле обрастания, за период наблюдений колеблется в пределах от 0.5 до 0.6 (табл. 5.1).

Таблица 5.1

Показатели сходства сообществ, формирующихся на простом и усложненном двухмерных субстратах

День	4-й	7-й	11-й	14-й	18-й	21-й
Индекс Жаккара	0.50	0.60	0.50	0.50	0.57	0.57

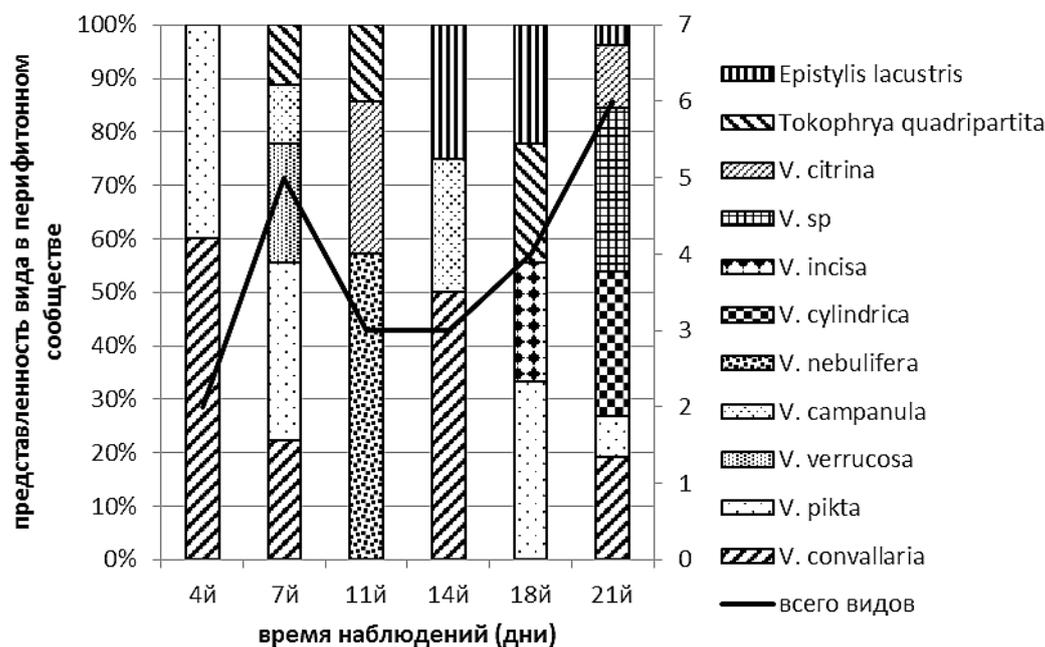


Рис. 5.6. Видовая структура сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся на простом двухмерном модельном субстрате (стеклах обрастания)

Перифитонные цилиосообщества, формирующиеся на усложненном двухмерном субстрате, включали виды, отмеченные и на субстрате простой

архитектоники. Исключение составляли *Vorticella convallaria*, *V. Pikta* и *V. cylindrica*, отмеченные только на нити (на 21-й день наблюдений).

Колонизация инфузорий и пространственно усложненного двухмерного (нитчатого) субстрата происходила более медленными темпами, чем однородного. Так, первый пик плотности инфузорий (114 тыс. экз./м²) был достигнут на восьмой (а не на пятый, как на однородном субстрате) день наблюдений, после чего на протяжении семи дней отмечались более низкие значения плотности особей (рис. 5.7).

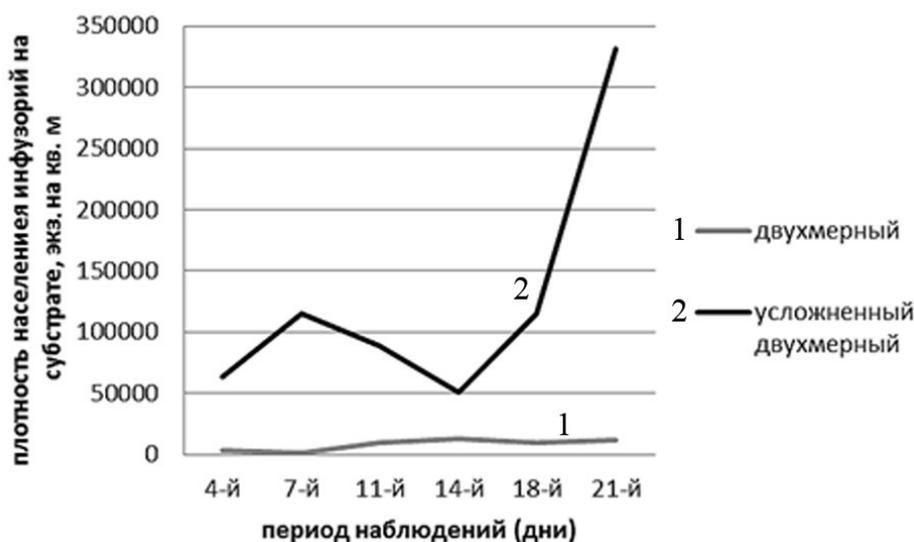


Рис. 5.7. Плотность населения инфузорий на двухмерных модельных субстратах (стекло и нить)

После пятнадцатого дня наблюдений отмечено резкое увеличение плотности населения инфузорий, которое на двадцать первый день достигало своего максимума и составляло более чем 300 тыс. экз./м². Огромная (по сравнению со стеклом) плотность инфузорий объясняется малой поверхностью нити, но высоким потенциалом прикрепления из-за ее цилиндрической формы. Льняная нить представляет собой пучок волокон, которые, плотно переплетаясь, формируют значительную поверхность. Она обладает сложной топологией, но, тем не менее, характеризуется простой организацией пространства. Таким образом, потенциально, в идентичных условиях численность особей инфузорий (следовательно, и биомасса), ассоциированная с нитчатым субстратом, может на один – два порядка превышать эти показатели для двухмерных субстратов.

Другим отличием цилиосообществ, формирующихся на субстратах усложненной двухмерной архитектуры, было меньшее число видов (рис. 5.8). В соответствии с динамикой численности инфузорий число видов также имеет два максимума: на восьмой и на двадцать второй день наблюдений, составляя пять и шесть видов соответственно. Изменение показателей видового богатства

ва и видового разнообразия на усложненном субстрате, по сравнению с простым двухмерным, происходило с задержкой на одну фазу (3–4 дня). В целом, индекс доминирования имел меньшее значение, что показывает большую выравненность видовой структуры цилиосообщества. В свою очередь, это объясняется особенностями пространственной структуры нити и ее меньшей площадью в объеме, по сравнению со стеклами обрастания. Такая конфигурация поверхности уменьшает вероятность прикрепления подвижной стадии инфузории к субстрату, снижая скорость колонизации и обуславливая меньшие значения индекса доминирования при практически идентичном видовом составе (рис. 5.9).

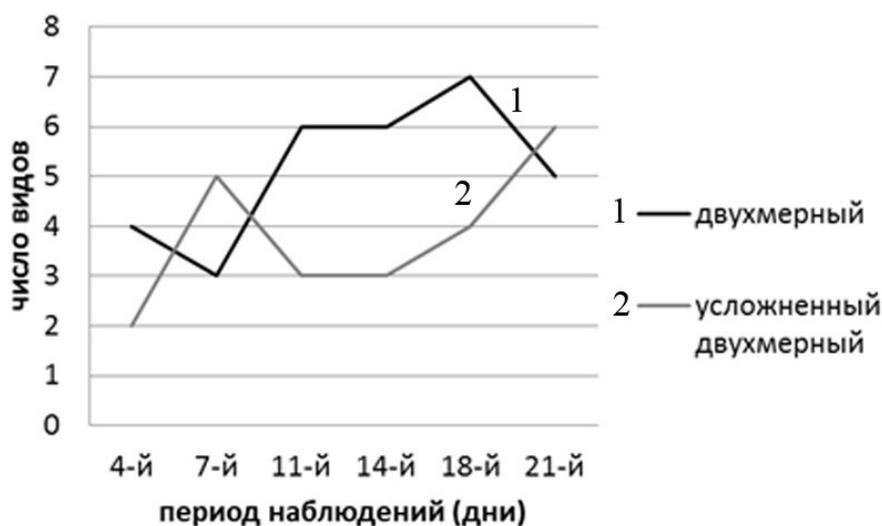


Рис. 5.8. Число видов в сообществах прикрепленных инфузорий, формирующихся на двухмерных модельных субстратах (стекло и нить)

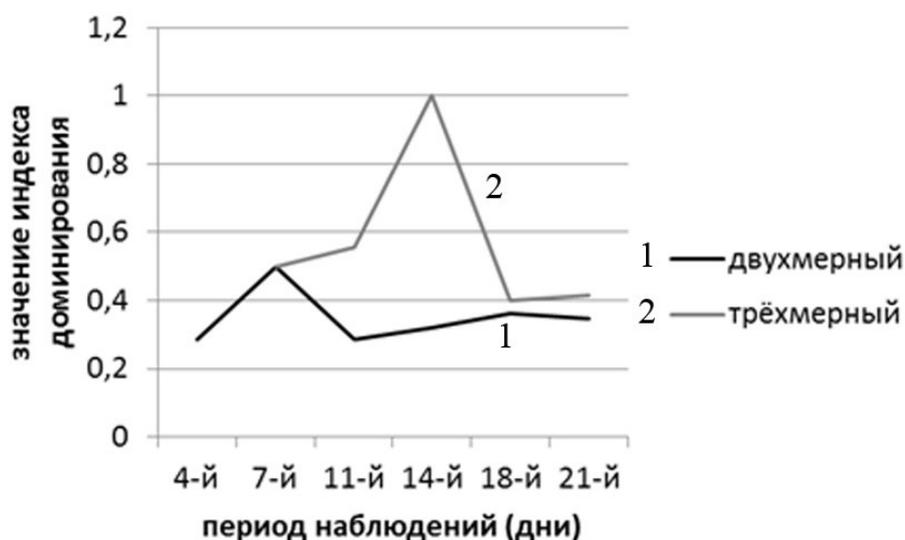


Рис. 5.9. Значения индекса доминирования для сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся на двухмерных модельных субстратах (стекло и нить)

Следует подчеркнуть, что видовая структура цилиосообщества на усложненном двухмерном субстрате в ходе наблюдений изменялась незначительно (рис. 5.10). Как и на остальных модельных субстратах, доминировали представители рода *Vorticella*. На различных стадиях сукцессии цилиосообществ доминируют различные виды этого рода, так как они имеют очень близкую экологию, а различия обусловлены действием стохастических факторов. Небольшая по размеру коротко-стебельковая инфузория *E. Lacustris*, представленная на усложненном, а также и на трехмерном субстрате, типична для микробиотопов со сложной пространственной структурой (Мухин, 2011а, 2011б). В незначительных количествах отмечались особи такого вида, как *Tokophrya quadripartita*, однако на их долю приходится чуть более 10% численности.

Наиболее отличны от других по своей структуре цилиосообщества, формирующиеся на субстратах трехмерного типа архитектоники, которые характеризуются меньшим видовым богатством и плотностью инфузорий. За период наблюдений в общей сложности отмечено восемь видов. На субстратах трехмерной архитектоники не обнаружены такие виды, как *Vorticella verrucosa*, *V. campanula*, *Tokophrya quadripartita*, которые фиксировались на других типах субстрата. В каждый из дней наблюдений видовое богатство цилиосообществ сложноорганизованных субстратов также было меньше, чем двухмерных (рис. 5.11).

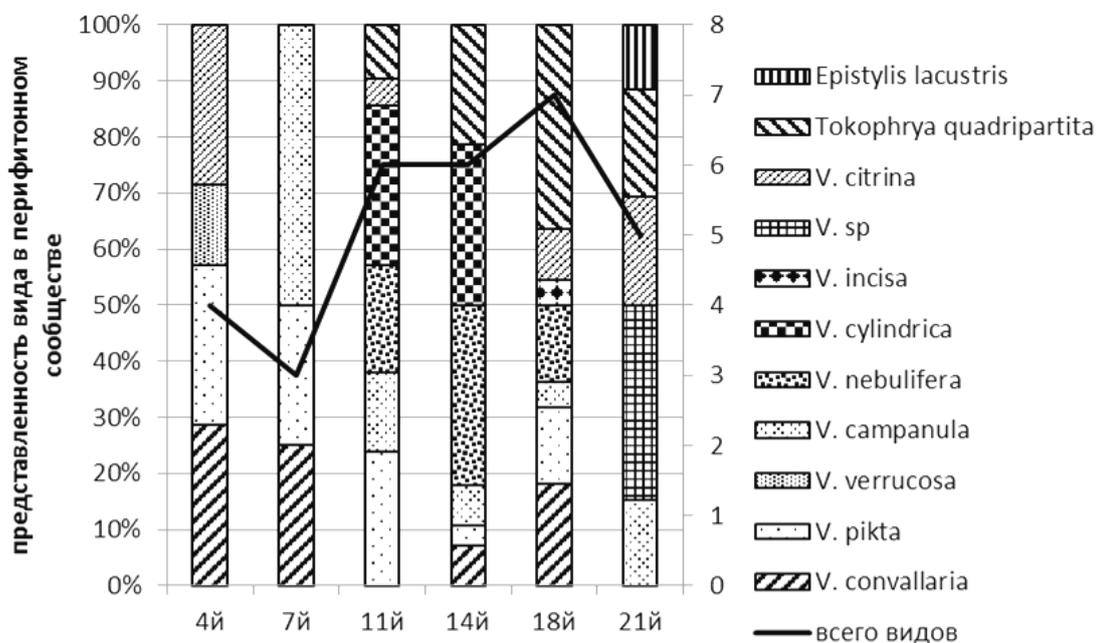


Рис. 5.10. Видовая структура сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся на усложненном двухмерном субстрате (нить)

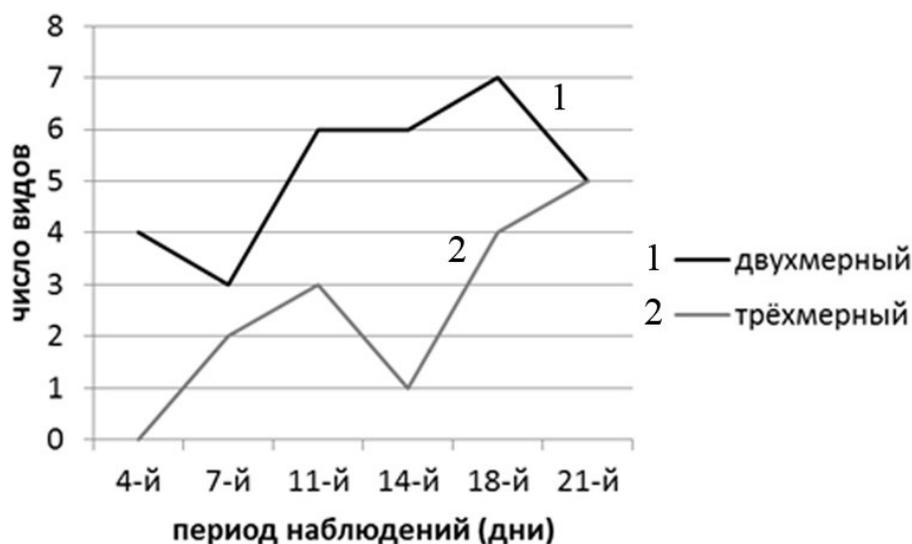


Рис. 5.11. Число видов в сообществах прикрепленных инфузорий, формирующихся на субстратах двухмерной (стекло обрастания) и трехмерной (ватный комок) архитектоники

Выявленные отличия объясняются тем, что субстрат, характеризующийся трехмерной архитектоникой (ватные комки), является наиболее своеобразным по формируемой структуре пространства. В отличие от субстратов, имеющих двухмерную архитектонику, он представляет собой плотный комок тесно сближенных волокон, формирующих сложноорганизованное пространство. Такой субстрат характеризуется очень небольшими площадями для прикрепления, поскольку ватные волокна имеют крайне незначительную толщину. Кроме того, в сложноорганизованном пространстве между волокнами создаются условия для задержания пищевых частиц, но это затрудняет фильтрационную активность крупных инфузорий. Последние могут существовать лишь в приграничном контактном слое вата – вода. Внутренний объем ваты практически недоступен для крупных особей.

Подчеркнем, что в начале наблюдений (на четвертый день) на субстрате трехмерной архитектоники не было отмечено прикрепленных инфузорий. Увеличение числа видов инфузорий до трех, характеризующее первую стадию сукцессии, наблюдалось только на седьмой-одиннадцатый дни наблюдений. Максимальное же количество отмеченных одновременно видов (пять) было зафиксировано на двадцать второй день наблюдений. Сама динамика видового богатства прикрепленных форм инфузорий имеет аналогичный с сообществами двухмерных субстратов характер. Основным отличием является более позднее начало колонизации и растянутость стадий сукцессии во времени. На четырнадцатый день, на второй стадии сукцессии, характеризующейся переходом к экстенсивному освоению пространства, на всех субстратах трехмерной архитектоники отмечен лишь один вид – *Epistylis lacustris*. Его небольшие размеры (порядка 50 мкм) позволяют успешно существовать в пространствах

между волокнами ваты. Малое число видов в сочетании с незначительной численностью определяют низкие значения индекса доминирования в перифитонных цилиосообществах усложненной двухмерной архитектуры (рис. 5.12).

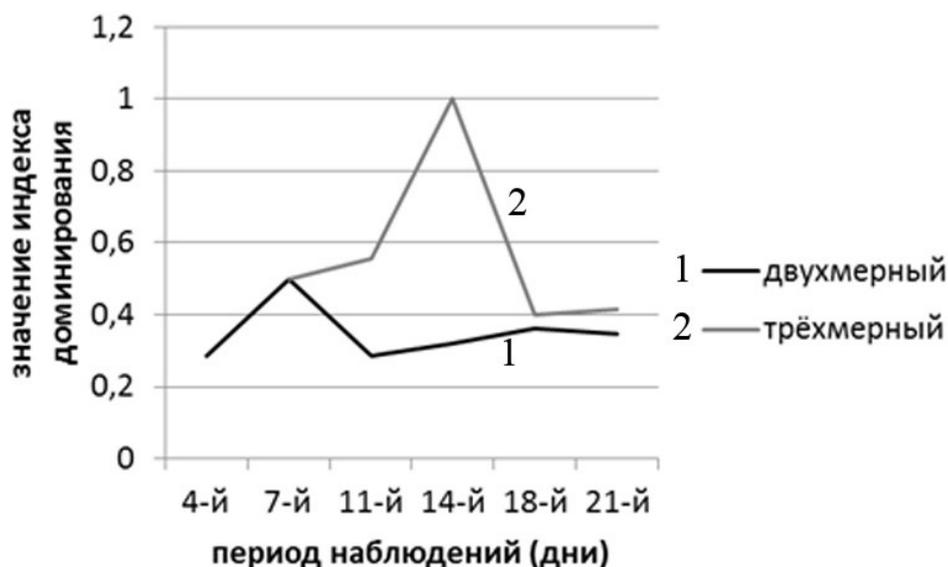


Рис. 5.12. Значения индекса доминирования для сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся на субстратах двухмерной (стекло обрастания) и трехмерной (ватный комок) архитектуры

На четырнадцатый день наблюдения индекс доминирования цилиосообществ принимает значение, равное единице, так как отмечен представитель только одного вида.

В целом динамика видовой структуры перифитонных цилиосообществ подчиняется закономерностям, описанным выше. На субстрате, характеризующемся трехмерной архитектурой (ватный комок), отмечена наименьшая представленность рода *Vorticella* в структуре цилиосообщества (рис. 5.13).

Таким образом, установлено, что процесс колонизации всех трех типов субстратов протекает в ряд стадий. Выделено четыре стадии, отличающиеся по показателям динамики видового богатства и разнообразия. Первая стадия сукцессии характеризовалась малой степенью освоения субстрата пионерными видами инфузорий, например, таким, как *Vorticella incisa*. На второй стадии сукцессии увеличение видового разнообразия перифитонных цилиосообществ происходило одновременно с увеличением плотности заселения субстрата. Третья стадия сукцессии, в свою очередь, характеризовалась стабилизацией видового состава при продолжающемся освоении пространства субстрата инфузориями и возрастании плотности их населения. После пятнадцати дней наблюдений отмечена стабилизация цилиосообщества и приближение его к климаксовому состоянию.

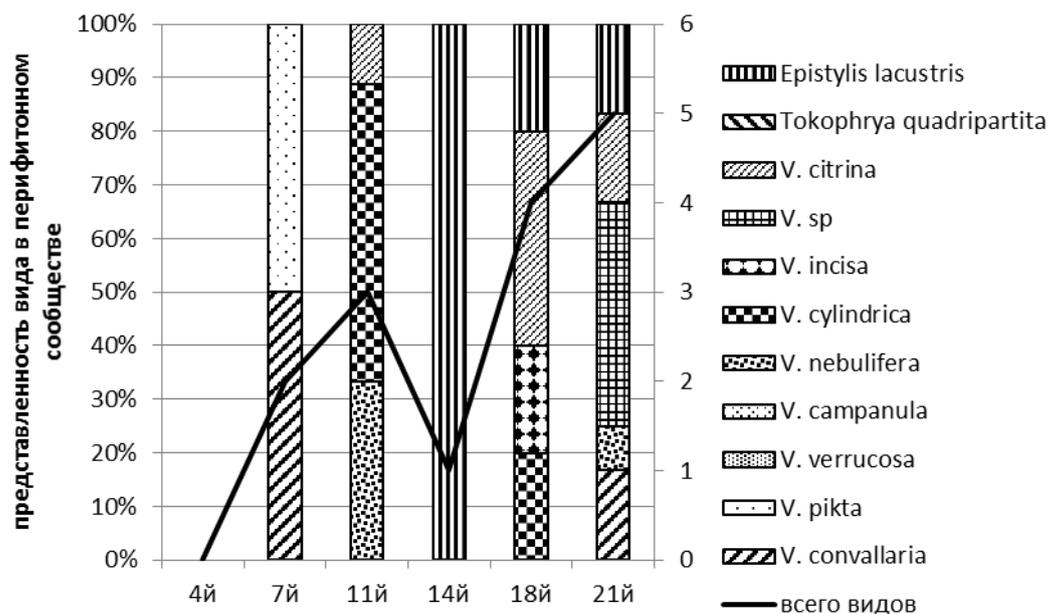


Рис. 5.13. Динамика видовой структуры сообществ прикрепленных инфузорий, формирующихся на трехмерном субстрате (ватный комок)

На субстратах, имеющих разнотипную пространственную структуру, процессы формирования сообществ различаются. Так, небольшая площадь субстрата уменьшает вероятность прикрепления к нему подвижных форм инфузорий. Это снижает скорость формирования цилиосообщества, но, при меньшей конкуренции, приводит к большей его выравненности. Организация поверхности субстрата в форме цилиндра с небольшим диаметром позволяет инфузориям более эффективно осваивать площадь за счет расхождения в пространстве. Высокий потенциал прикрепления нити является причиной того, что плотность инфузорий на этом субстрате на два порядка больше, чем на плоской однородной поверхности, то есть в условиях двухмерной архитектоники.

Субстрат трехмерной архитектоники (ватные комки) оказался труднодоступным для освоения инфузорий, которые населяли исключительно окраинные участки. Видовое богатство цилиосообществ, отмеченное на таких субстратах, было невелико. Однако плотность инфузорий на субстратах, характеризующихся трехмерным типом архитектоники, имеет значения, сопоставимые с показателями, зафиксированными на субстратах простой двухмерной архитектоники.

Продолжительность стадий сукцессии перифитонных цилиосообществ отличается на разнотипных по структуре субстратах. На более сложном по архитектонике субстрате каждая из стадий наблюдается позднее, чем на стеклах обрастания. Задержка первой стадии на усложненном субстрате составляет три дня, а на сложном – до семи. Таким образом, наблюдение первичной сукцессии позволило выявить роль архитектоники субстрата в динамике перифитонных цилиосообществ.

5.3. Динамика микроперифитонных сообществ на различных скальных породах

Особую роль поверхность, на которой формируются сообщества обрастания, может играть в условиях скального побережья, поскольку оно складывается различными по свойствам горными породами. Примером такого побережья является северный, шхерный район Ладожского озера, сложенный сланцами, гранитами и мраморами. Можно предположить, что поскольку горные породы имеют разную пространственную структуру поверхности, то на них будут формироваться разные по структуре сообщества микроперифитона.

В качестве модельных объектов для обрастания были выбраны четыре породы различного типа и происхождения – распространенные на берегах ладожского озера сланец и мрамор, а также две горные породы с уникальными свойствами – шунгит и обсидиан.

Для наблюдений использовались по три образца каждой из четырех пород. Они случайным образом располагались в аквариуме, заполненном биологизированной водой, который находился в климатостате, при постоянных условиях температуры и смене освещения (продолжительность светового дня составляла 12 часов, температура – 24 °С). Предварительно образцы термически обрабатывались при температуре 180 °С. Наблюдения начались через две недели после закладки субстратов, просматривались еженедельно. Для сбора обрастателей использовали скальпель.

В экологической структуре микроперифитона выделены следующие экологические группы: одноклеточные ползающие, одноклеточные «бегающие», одноклеточные плавающие, одноклеточные прикрепленные хищники, одноклеточные прикрепленные фильтраторы, многоклеточные ползающие, многоклеточные прикрепленные формы.

К *одноклеточным ползающим («бегающим») формам* относили простейшие микроорганизмы, адаптированные для перемещения вдоль субстрата. Их клетка имеет уплощенную в дорзо-вентральном направлении форму, иногда напоминающую панцирь. На брюшной стороне формируются органеллы движения – ресничные пучки или псевдоподии. В наших наблюдениях эта группа была представлена преимущественно родами инфузорий – *aspidiska sp.*, *stylonichia sp.*, а также *urozona sp.*

К *одноклеточным прикрепленным хищникам* относили простейшие микроорганизмы, адаптированные к поеданию других простейших, а также мельчайших червей и иных микроскопических многоклеточных животных. Добыча переваривается во внутреннем слое цитоплазмы. Эта группа была представлена преимущественно организмами, относимыми к несистематической группе *солнечников*, которые прикрепляются к субстрату и ведут неподвижный образ жизни. Питаются *солнечники* различными мелкими организмами, которые улавливаются с помощью аксоподий и охватывают, подобно ловчей сети, пространство вокруг клетки простейшего.

Одноклеточные прикрепленные фильтраторы. К такой форме относятся простейшие организмы, которые ведут неподвижный образ жизни, прикрепляясь к субстрату при помощи специализированных органов. Питание происходит за счет фильтрации воды. К одноклеточным прикрепленным фильтраторам относится род инфузорий *Vorticella sp.*

Одноклеточные плавающие формы. Адаптированные к планктонному образу жизни микроорганизмы, обитающие (как правило, свободно плавающие) в небольшом слое воды вдоль поверхности погруженных объектов. Они привлечены в сообщество обилием пищи, которая часто скапливается здесь, однако легко могут покинуть его, если условия станут неблагоприятными. Тем не менее, по численности это самый распространенный экотип протистов в микроперифитоне. Группа представлена такими родами инфузорий, как *Paramecium sp.*, *Loxodex sp.* и другие, а также жгутиковыми – преимущественно родом *Vodo sp.*

Многоклеточные ползающие формы. На поверхности модельных субстратов зафиксированы представители класса нематод.

Многоклеточные прикрепленные формы. Основным представителем данной формы являлся тип коловратки. Питаются обычно бактериями и органическим илом – детритом.

На образце **мрамора** с начала наблюдений и по пятую неделю включительно общая плотность организмов микроперифитона составляла от 350 до 500 особей на см^2 , при этом постепенно снижаясь от 450 особей на см^2 на двадцать первый день наблюдений до 350 особей на см^2 на тридцать пятый. Основную массу перифитона составляли в этот период многоклеточные прикрепленные формы – коловратки, на них приходилось от 60 до 80 % от общего числа микроорганизмов. При этом динамика плотности самих коловраток совпадала с динамикой численности сообщества в целом, также наблюдался небольшой рост на протяжении первых трех недель и такой же спад – в последующее время (рис. 5.14). Лишь в первую неделю наблюдений на стеклах обрастания в значительном количестве отмечены одноклеточные фильтраторы – в среднем, они характеризовались плотностью населения чуть более ста клеток на квадратный сантиметр, что составляло примерно 20 % от суммарной плотности населения микроперифитона. В дальнейшем эта группа отмечалась лишь на двадцать восьмой день и в незначительном количестве.

Плотность плавающих одноклеточных форм в первые три недели наблюдений была достаточно стабильна и колебалась в среднем от 40 до 60 клеток/ см^2 , составляя на отдельных образцах от 23 до 63 клеток/ см^2 . Таким образом, их вклад в суммарную плотность микроперифитона не превышал в среднем 50 %.

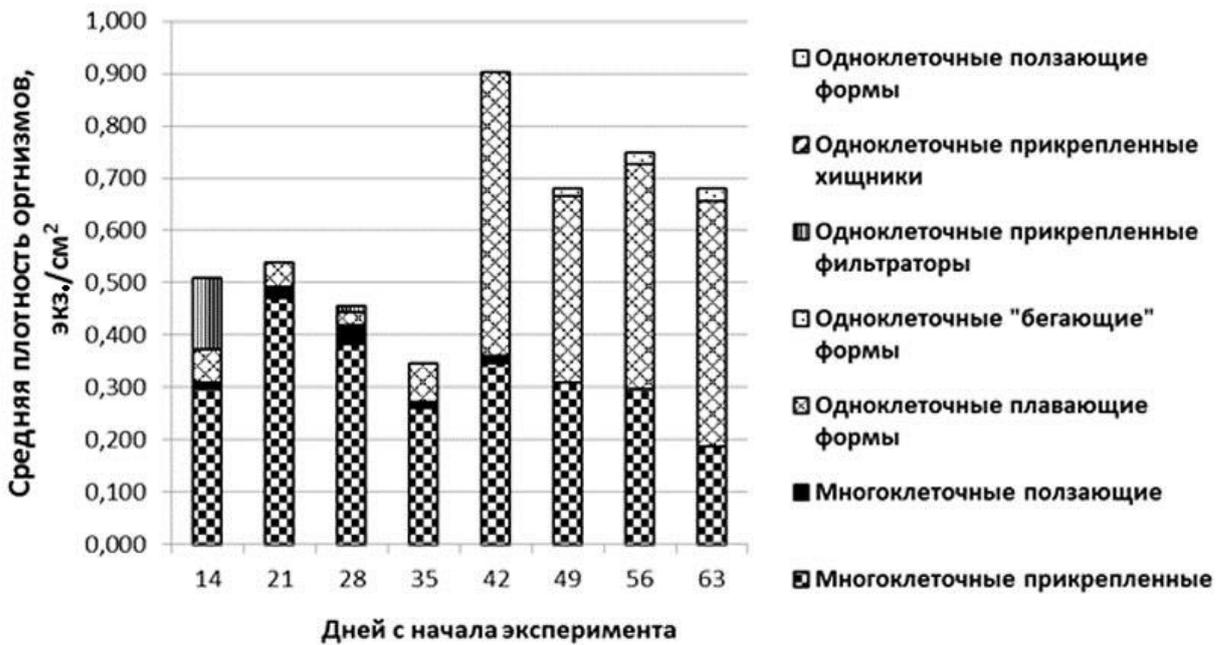


Рис. 5.14. Экологическая структура сообществ микроперифитона на поверхности образцов мрамора

Максимальная плотность микроорганизмов зафиксирована на сорок второй день наблюдений и составила в среднем 900 особей на квадратный сантиметр. Такой существенный прирост стал возможен лишь отчасти за счет увеличения ранее доминировавших по численности коловраток – их плотность выросла на 25 % за семь дней и в дальнейшем оставалась в пределах средних значений, отмечаемых для всего периода наблюдений. Положительная динамика обусловлена резким увеличением числа подвижных одноклеточных – в основном инфузорий. Их вклад в суммарную плотность вырос с 27 % до 60 %, средняя плотность выросла в 7 раз – с 73 до 543 клеток/см².

После достижения максимальных значений плотности населения микроперифитонные сообщества до конца наблюдений флуктуировали на этом уровне, тем не менее, не превышая в среднем показателя в 800 особей/см². Характерной чертой сообщества в этот период является наличие представителей одноклеточных так называемых «бегающих» форм, которые не отмечались в более ранние периоды наблюдений. Они представлены преимущественно такими родами инфузорий (*Spirotricha*, *Hypotricha*), как *aspidiska* sp. и *urozona* sp. Их плотность составляет в среднем от 13 до 23 особей на см², не превышая 3,5 % от суммарной плотности. При этом наибольшая зафиксированная плотность – 23 клетки/см², зафиксирована на одном из стекол обрастания на 56-й день наблюдений.

Следует отметить, что на поверхности мрамора появление адаптированных к перемещению вдоль субстрата форм простейших произошло после исчезновения многоклеточных ползающих форм, представленных преимущест-

венно нематодами и характеризующимися средней плотностью от 13 до 37 экземпляров/см².

На образце **сланца** среднее количество организмов варьировалось на протяжении наблюдений от 400 до 700 особей на см², при этом были отмечены небольшие спады (с 21-го по 35-й и с 42-го по 49-й день наблюдения) и повышения численности (с 14-го по 21-й, с 35-го по 42-й и с 49-го по 63-й день наблюдения) (рис. 5.15). На 14-й день наблюдения общая плотность микроорганизмов микроперифитона составляла около 430 особей/см². Основную массу составляли в этот период одноклеточные прикрепленные фильтраторы – сувойки, на них приходилось до 48 % от общего числа микроорганизмов. Однако в среднем на протяжении наблюдений одноклеточные прикрепленные фильтраторы характеризовались незначительной плотностью – от 13 до 23 клеток/см². Начиная с 49-го дня наблюдения они больше не отмечались, что, возможно, связано с доминированием в перифитоне коловраток.

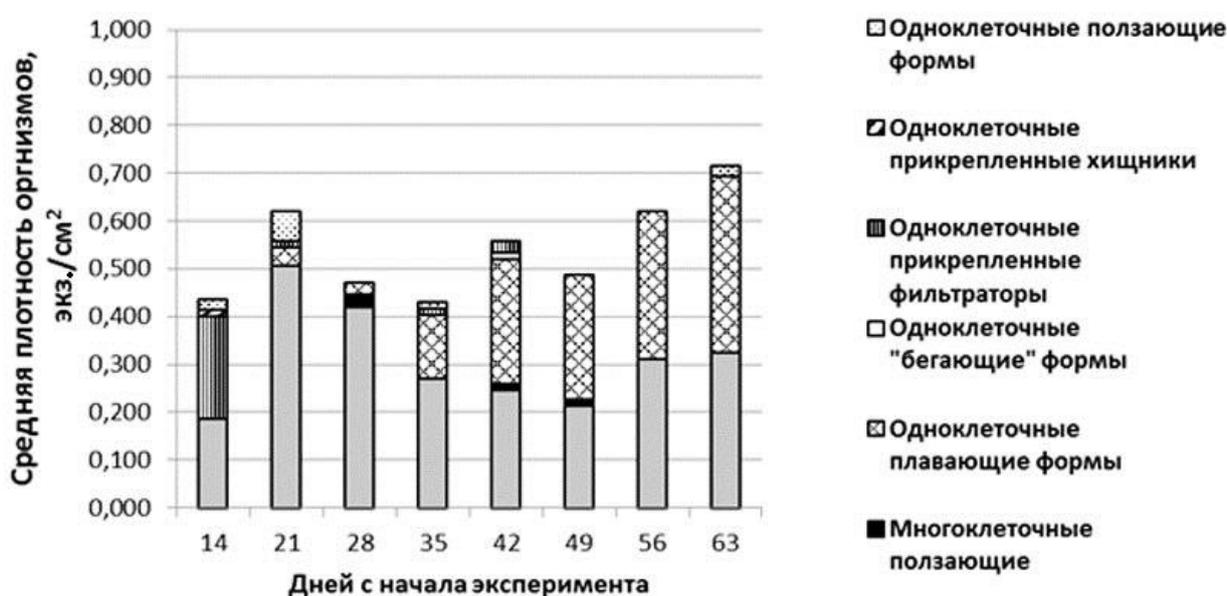


Рис. 5.15. Экологическая структура сообществ микроперифитона на поверхности образцов сланца

Динамика плотности коловраток была относительно стабильна и варьировалась в целом от 187 до 507 особей на см², на них приходилось от 45 до 90 % от общей плотности микроперифитонных организмов.

Максимальная плотность микроперифитонного сообщества была зафиксирована на 63-й день наблюдения и составила в среднем 710 особей на квадратный сантиметр. Такой прирост стал возможен из-за ранее доминирующей группы многоклеточных прикрепленных организмов, а также значительного роста такой группы, как одноклеточные плавающие формы – в основном инфузории. Их численность выросла более чем на порядок (с 23 до 370 особей на см²), что составило 50 % от общей плотности организмов.

Одноклеточные «бегающие» формы отмечались в небольшом количестве и только на 42-й день наблюдения. Их плотность составляла 13 клеток на см^2 , что составляло не более 2,5 % от общей численности в данный день наблюдения.

Также можно заметить, что с 28-го дня эксперимента численность одноклеточных плавающих форм начала расти. Это может быть связано с небольшим снижением численности многоклеточных прикрепленных форм, а также с постепенным исчезновением многоклеточных ползающих форм, представленных преимущественно нематодами, плотность которых варьировалась от 13 до 27 экземпляров на см^2 .

Обсидиан характеризовался большой плотностью организмов на четырнадцатый день наблюдения, которая составляла 690 особей на см^2 . При этом в основном преобладали одноклеточные формы, составляя до 87 %. Их плотность не превышала в среднем показателя в 600 клеток на см^2 .

Через неделю отмечен резкий спад плотности микроорганизмов микроперифитона до 420 особей на см^2 , что составляет 60 % от первоначальной плотности. Это происходит в том числе и из-за уменьшения числа прикрепленных инфузорий с 603 до 110 особей на см^2 . В дальнейшем данная группа отмечалась на каждый день наблюдения, но в небольшом количестве. Это может быть связано с ростом плотности коловраток с 23 до 310 особей на см^2 на 28-й день наблюдения. После достижения максимальных значений плотности населения многоклеточных прикрепленных форм до конца наблюдения флуктуировали приблизительно на этом уровне, не превышая в среднем показателя в 300 особей/ см^2 .

После резкого спада плотности населения микроперифитонных сообществ на 21-й день наблюдения численность сообществ до конца эксперимента в среднем не превышала 400 особей на см^2 (рис. 5.16).

На поверхности образца **шунгита** с начала наблюдения плотность сообществ микроперифитона достигала максимальных значений (833 особи/ см^2 на первый день наблюдения). Доминирующей по численности группой организмов на 14-й день наблюдения являлись многоклеточные прикрепленные формы – коловратки. Их вклад в плотность организмов составил 50 %, составляя 420 особей/ см^2 от общей плотности микроорганизмов. На 21-й день эксперимента размер популяции коловраток вырос до 530 особей на см^2 , после чего плотность начала падать вплоть до 35-го дня наблюдения, затем оставаясь почти неизменной, варьируясь в пределах 200 особей на см^2 (рис. 5.17).

Следует также отметить, что на 14-й день наблюдения в сообществе впервые отмечается группа одноклеточных прикрепленных хищников, таких как солнечники. Их вклад представил 27 особей на см^2 , что составляло примерно 3 % от общей плотности. Незначителен вклад подвижных форм.

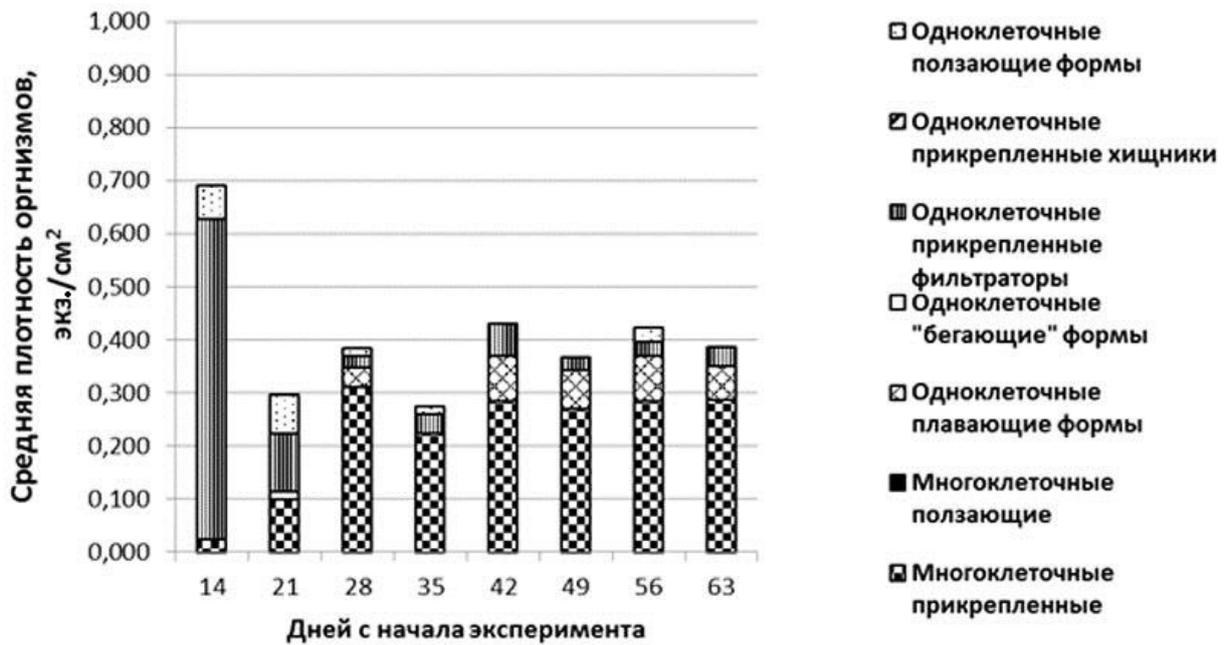


Рис. 5.16. Экологическая структура сообществ микроперифитона на поверхности образцов обсидиана

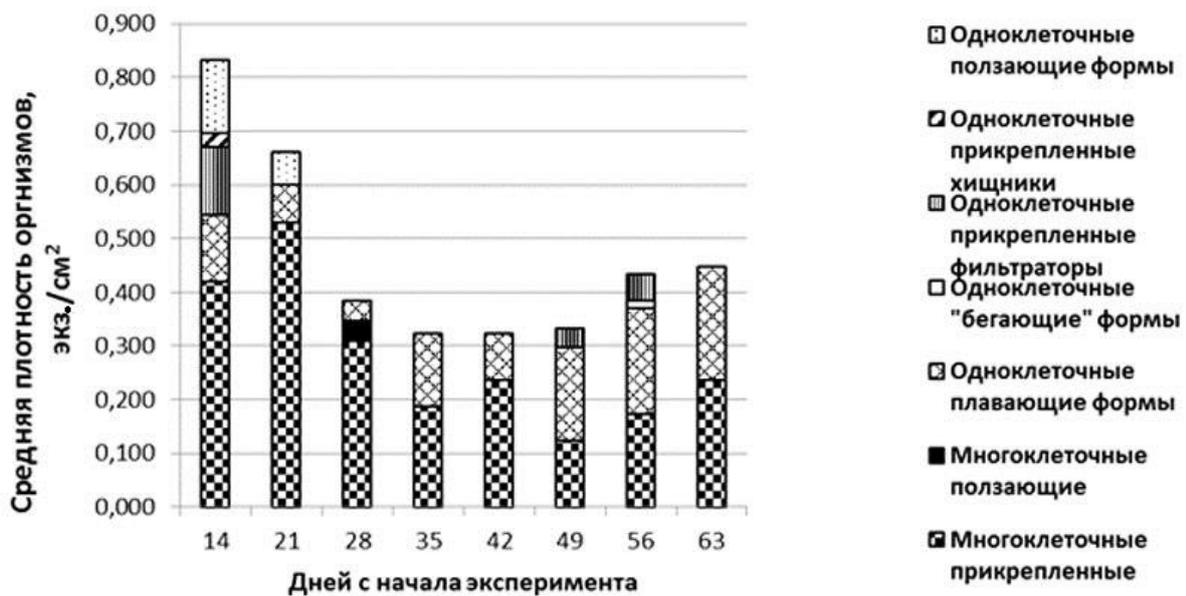


Рис. 5.17. Экологическая структура сообществ микроперифитона на поверхности образцов шунгита

На протяжении всего времени доминировали по численности коловратки, но с 49-го дня в число доминантов вошли также одноклеточные плавающие формы.

Динамика плотности микроперифитонного сообщества на образцах различных пород имеет сходные тенденции (рис. 5.18). Спад численности с 14-го дня эксперимента наблюдается в сообществах всех образцов горных пород, исключением являются только образцы сланца. На их поверхности плотность

населения микроорганизмов росла до двадцать первого дня включительно. Общий спад плотности населения продлился до 35-го дня эксперимента. С этого момента произошел резкий скачок плотности на поверхности мрамора, плотность населения которого выросла в среднем до 900 особей на см^2 , после чего произошел резкий спад плотности до 680 особей на см^2 .

Плотность сообщества на образцах сланца, обсидиана и шунгита тоже характеризовалась ростом, но не имела таких резких отличий. С 56-го дня наблюдения выделились две группы образцов, отличающихся динамикой плотности сообществ на их поверхности. Так, на поверхности образцов сланца и шунгита отмечалось увеличение средней плотности сообществ, а на образцах мрамора и обсидиана – снижение.

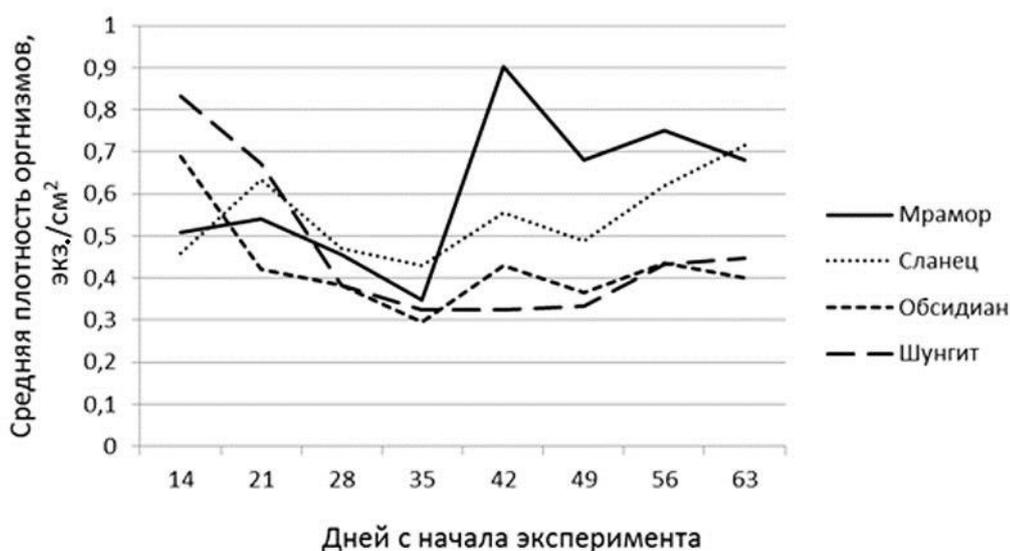


Рис. 5.18. Средняя плотность организмов микроперифитона на различных образцах

Средняя плотность микроорганизмов на разных породах достоверно не отличалась, за исключением мрамора, численность организмов на котором в отдельные периоды была достоверно выше, чем на вулканическом стекле и шунгите. Однако при большом разбросе значений средняя плотность была выше на сланце, а ниже на вулканическом стекле. Это соответствует данным полевых наблюдений, когда на мраморе отмечалась более низкая численность простейших, чем на сланце (Мухин, 2016).

Особый интерес представляет соотношение различных групп прикрепленных фильтрующих организмов. Поскольку прикрепление к субстрату является основной отличительной чертой перифитонных организмов, конкуренция за его поверхность и возможность прикрепления является уникальным и важнейшим фактором формирования структуры сообществ. Мы рассчитали отношение численности одноклеточных фильтраторов (инфузорий семейства Vorticellidae) и многоклеточных прикрепленных форм (коловраток) на различных субстратах (рис. 5.19).

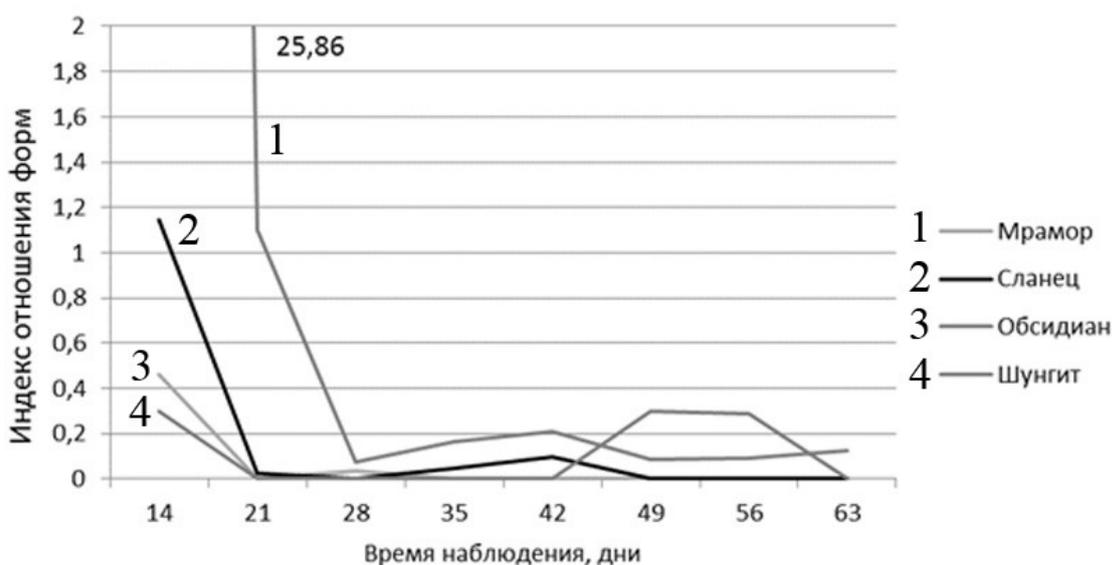


Рис. 5.19. Индекс отношения численности одноклеточных прикрепленных форм к многоклеточных на различных образцах

Представители Vorticellidae отмечались не всегда, они чаще отсутствовали на таких образцах, как мрамор и шунгит. На поверхности обсидиана зафиксирована наибольшая средняя плотность вортицелл – 603 клетки на см^2 , что в 26 раз превышало плотность коловраток в этот период наблюдений. Вортицеллы на обсидиане отмечались в каждый день наблюдения. В сообществах сланца наибольшая средняя плотность фиксировалась на 14-й день наблюдения, составляя 213 клеток/ см^2 , что почти в 3 раза меньше, чем на обсидиане. В конце эксперимента на сланце, а именно с 49-го дня, одноклеточные прикрепленные фильтраторы перестали отмечаться. Наибольшие величины индекса преобладания одноклеточных форм фиксировались в первую неделю наблюдений и лишь на обсидиане – в период с 14-го по 28-й день наблюдения.

Сообщества, формирующиеся на различных образцах и в различные дни, демонстрируют различное сходство (рис. 5.20). На кладограмме близкие группы объединяются, как правило, сообщества, сформировавшиеся на однотипных образцах, но в разные дни наблюдения. При этом в одной группе иногда оказываются сообщества мрамора и сланца и реже шунгита с обсидианом и сланцем.

Близко на кладограмме оказались сообщества на начальных стадиях, на 14-й и 21-й день наблюдения. Более поздние стадии выделяются в отдельную группу сообщества обсидиана и сообщества других пород. Внешняя группа включает в себя сообщества, сформировавшиеся на обсидиане на 14-й и 21-й день. Это объясняется определенным отличием в структуре сообщества: большое количество *Vorticella sp.* и бродяжек. В свою очередь, такая структура сообщества может объясняться специфической структурой поверхности обсидиана.

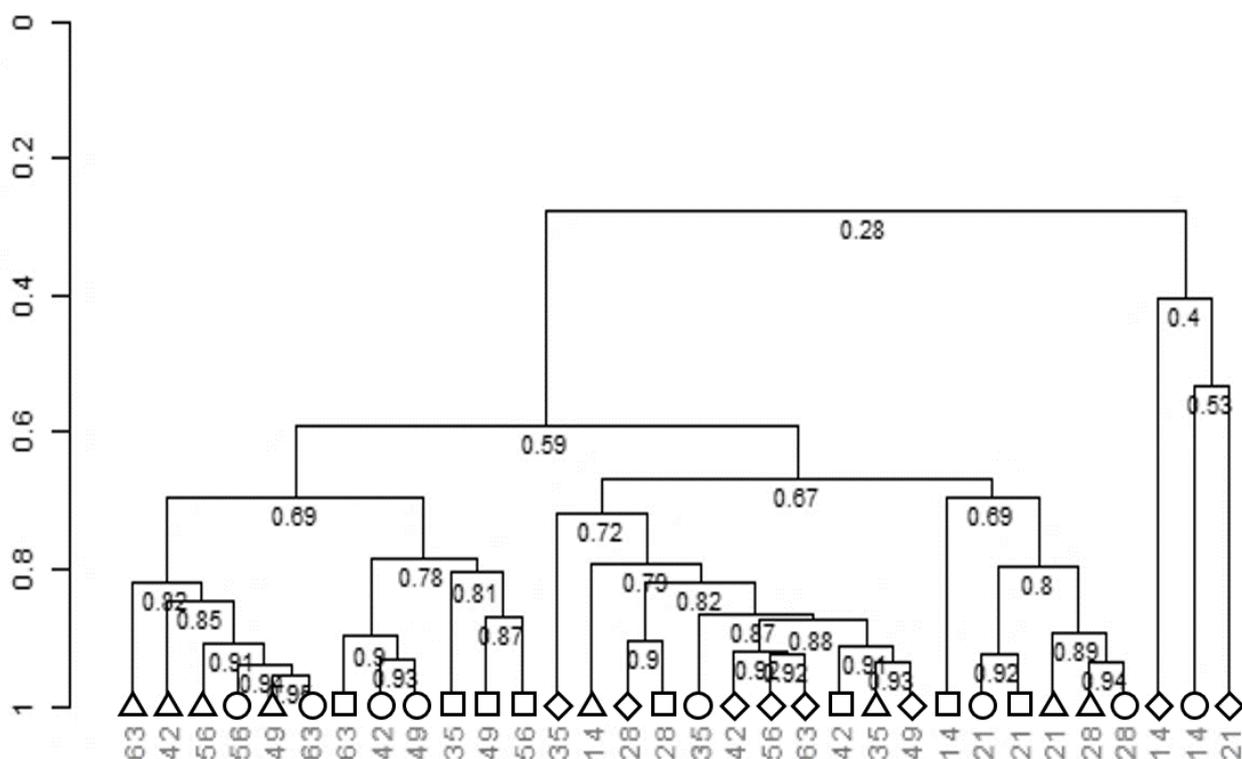


Рис. 5.20. Сходство сообществ, формирующихся в разные дни (номер) на различных образцах. Треугольником обозначены сообщества, формирующиеся на мраморе; кругом – на сланце; квадратом – на шунгите; ромбом – на обсидиане

Поскольку сообщества мрамора и сланца демонстрировали наибольшее сходство в структуре, мы повторили наблюдения с большим числом повторов на этих образцах. Полученные результаты позволили выявить случайные и закономерные, связанные с природой образца, факторы формирования сообщества.

Структура поверхности субстрата исследованных горных пород не влияет на таксономическую структуру формирующихся на них микроперифитонных сообществ. Были замечены такие группы, как *Bodo sp.*, представители *Amoeba*, *Heliozoa*, *Ciliophora*, *Rotifera*, и др. Однако в отсутствие разнообразных субстратов в аквариуме, таксономический состав и экологический спектр микроперифитонных организмов был заметно беднее, чем в первых наблюдениях. Несмотря на упрощение сообщества, а может быть, благодаря ему, численность микроорганизмов была даже выше, чем в первой серии наблюдений. Более высокие значения численности одноклеточных также могут быть связаны с отсутствием относительно крупных форм – червей и хищных простейших – солнечников.

На кладограмме, построенной по сходству таксономической структуры (рис. 5.21), близкие группы объединяются, сообщества одной породы, как правило, оказываются в одной ветке кладограммы. При этом сообщества на 14-й и 21-й дни наблюдения более сходны друг с другом, нежели чем на последних днях эксперимента, там сходство между сообществами меньше.

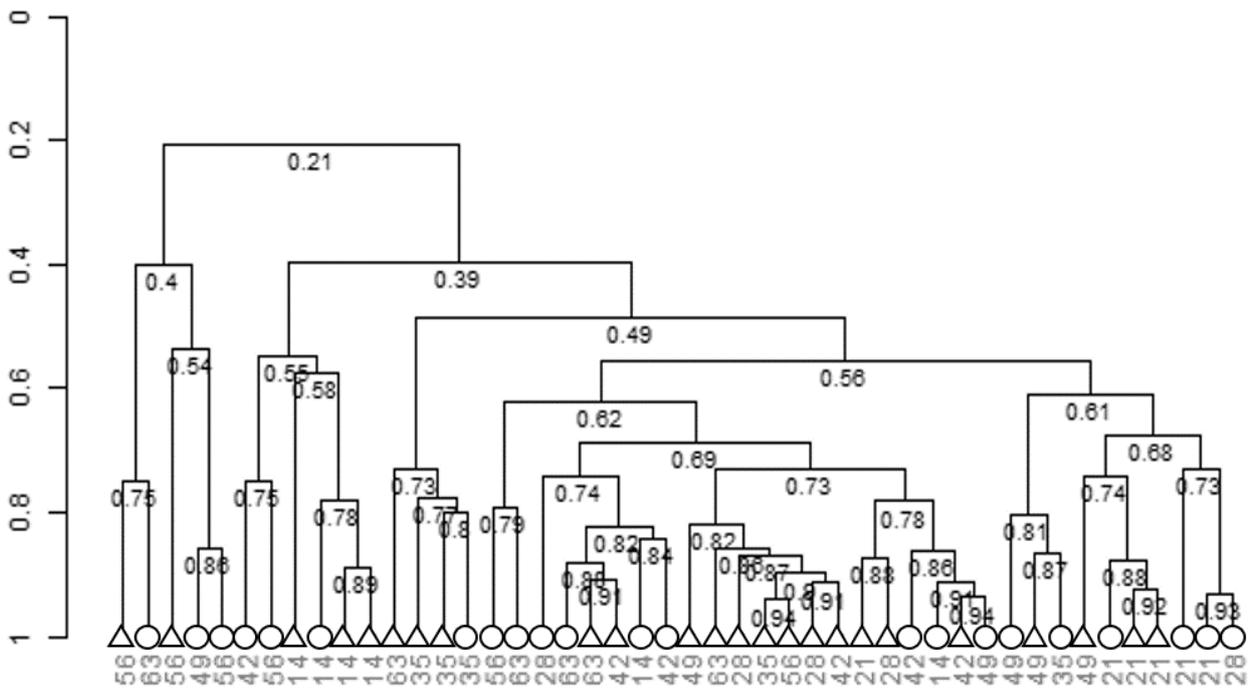


Рис. 5.21. Сходство сообществ, формирующихся в разные дни (номер) на сланце и мраморе. Обозначения как на рис. 5.20

На кладограмме, построенной с использованием коэффициента Сьеренсена – Чекановского, в одну группу объединяются сообщества, формирующиеся на различных субстратах, но в один день наблюдений. По крайней мере, это справедливо для начального периода наблюдений (вторая, третья неделя эксперимента). Ядро составляют сообщества, формирующиеся на образце мрамора (с 28-го по 63-й дни). Сходство между этими сообществами высоко и составляет 0,82. Сообщества, формирующиеся на сланце, меньше сходны между собой и чаще оказываются во внешней группе кладограммы. Особую группу образуют сообщества на 35-й день эксперимента, сходство между ними в этот день составляет от 0,77 до 0,80. Сообщества на мраморе демонстрируют большее сходство, нежели чем сообщества сланца.

Таким образом, для первичной сукцессии микроперифитонных сообществ характерно протекание по общему закону независимо от характера субстрата: на начальных этапах формирования сообщества фиксируется большая плотность микроорганизмов, после чего наблюдается ее снижение. В дальнейшем плотность населения почти не изменяется. Сообщества начальной стадии первичной сукцессии, формирующиеся на разных субстратах, более сходны между собой, чем сообщества этих же субстратов на более поздних этапах своего развития. Сходство сообществ, формирующиеся на однотипных субстратах, в свою очередь зависит от характера самого субстрата.

Глава 6. СТРУКТУРА ЦИЛИОСООБЩЕСТВ, ФОРМИРУЮЩИХСЯ НА МОДЕЛЬНЫХ СУБСТРАТАХ

Наблюдение формирования сообществ достаточно сложно проводить в природных условиях. Оно занимает значительное время и требует учета действия многих факторов. Кроме того, работа осложняется необходимостью минимизировать вмешательство наблюдателя в природные процессы. Поэтому выявление механизмов формирования пространственной структуры и степени влияния на нее архитектоники среды удобно проводить в эксперименте на модельных объектах в контролируемых условиях.

Для подтверждения выявленных в природных условиях закономерностей проводились наблюдения цилиосообществ на стандартизированных искусственных модельных поверхностях, что позволяет избежать влияния на результаты исследования химической природы субстрата, в том числе таких, как разнообразные продукты жизнедеятельности растений или разложения органических веществ.

В то же время с использованием модельных субстратов, обладающих на значительной площади однородной поверхностью, выявлены особенности пространственной структуры перифитонных цилиосообществ в зависимости от их ориентированности относительно дна водоема и поверхности воды. К моменту выхода этой книги известны и другие подтверждения изложенным здесь фактам. Например, исследование автора с коллегами на берегах Ладожского озера показало связанную с архитектурой неравномерность распределения не только перифтона, но и бентоса.

6.1. Цилиосообщества, формирующиеся в условиях пространственно-однородного местообитания

Одним из механизмов воздействия архитектоники среды на перифитонные цилиосообщества при отсутствии гидродинамических воздействий является трофическая ситуация близи поверхности субстрата. Для изучения действия этого фактора рассмотрены цилиосообщества, формирующиеся на субстратах простой двухмерной архитектоники (стекла обрастания) в различных трофических условиях. В условиях органического загрязнения воды и развития бактериальной флоры значительно увеличивается плотность прикрепленных форм инфузорий на субстрате, что позволяет выявить статистически значимые различия в пространственной структуре.

Наибольшей степенью сапробности из исследованных объектов отличались воды коллектора стоков в пос. Борок и р. Сухона. Для сравнения результатов использован модельный аквариум с олигосапробными условиями.

В цилиосообществах, развивавшихся на стеклах обрастания, экспонировавшихся в емкостях с водой из сточного коллектора, видовое богатство было

невелико, что объясняется формирующимися там экстремальными условиями. Обнаружено в общей сложности пять видов перифитонных инфузорий: *Vorticella campanula*, *Vorticella convallaria* Linnaeus, 1758, *Podophrya fixa* Muller, 1786, *Carhesium polypinum* Linnaeus, 1758, *Chilodonella* sp.

Доминируют представители *Podophrya fixa*, обычно не отмечаемые в больших количествах среди простейших обрастаний очистных систем. Это можно объяснить тем, что фауна аэротенков и коллекторов изучается либо с помощью модельных субстратов, закладываемых непосредственно в отстойники, либо по материалам обрастания, собранных в них, в том числе – хлопьев активного ила. В описываемом же случае вода с пробой помещалась в отдельную емкость, изолированную от потока, что обусловило снижение сапробности воды под действием самоочищения. Это, в свою очередь, обусловило развитие цилиопланктона, являющегося основой пищевого рациона сукторий.

Средняя плотность инфузорий *Podophrya fixa* на модельном субстрате была довольно велика и составляла более 30 тыс. экз./м², а биомасса достигала показателя в 0,3 мг/м². Распределение инфузорий на стекле отличалось неоднородностью, на различных участках плотность колебалась от 14 до 60 тысяч особей на метр. Генерализованная схема (рис. 6.1) демонстрирует среднюю между результатами всех наблюдений плотность инфузорий на различных участках стекла. Стекла обрастания располагались в экспериментальной емкости вертикально, нижним краем на дне, а верхним – у поверхности воды.

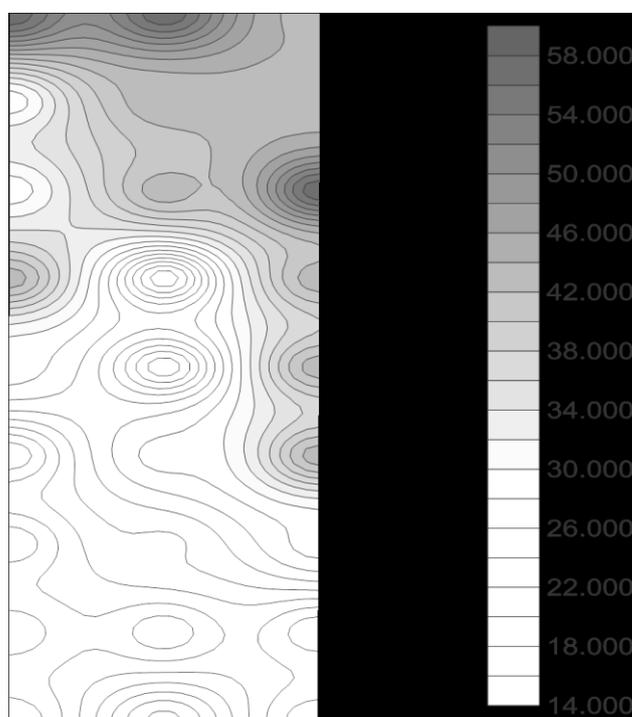


Рис. 6.1. Средняя плотность расположения особей *Podophrya fixa* (экз./м²) на вертикально-ориентированном стекле обрастания

Наибольшая плотность особей зафиксирована в верхней краевой части стекла, где она достигала наибольших значений – до 60 тыс. экз./м². На верхнюю треть стекла приходилось в среднем более половины всех отмеченных на нем инфузорий, что подтверждается статистически (рис. 6.2).

Средняя треть стекла характеризуется значениями плотности более 30 тыс. экз./м². На этом участке благодаря невысоким значениям плотности выражена закономерность в распределении инфузорий вдоль длинной стороны. Центр стекла обрастания характеризуется меньшей плотностью инфузорий, чем краевые участки (рис. 6.1).

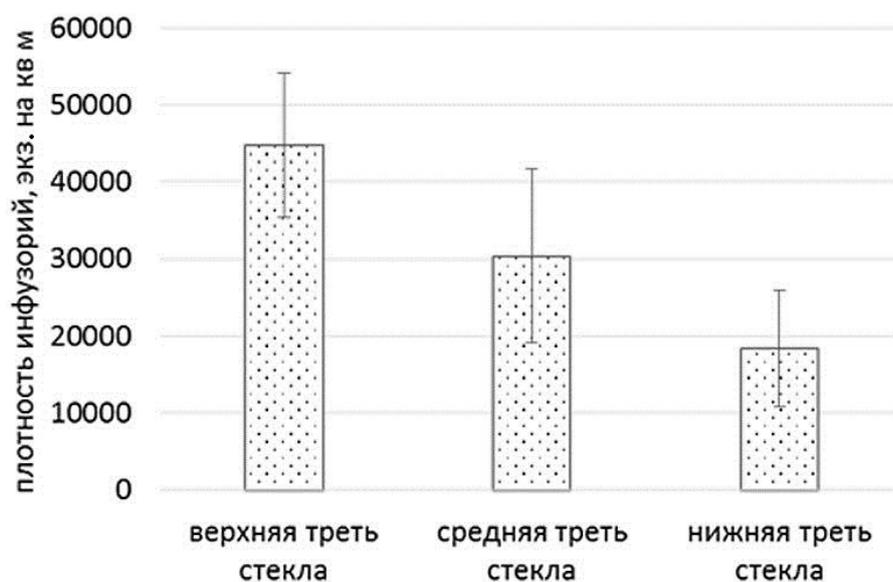


Рис. 6.2. Средняя плотность прикрепления инфузорий (экз./м²) на различных участках стекла обрастания, ориентированного вертикально⁹

Также он характеризуется большей величиной стандартного отклонения плотности инфузорий, то есть большим разбросом значений, по сравнению с верхним и нижним участками. Это свидетельствует о меньшей выраженности влияния трофических условий и увеличения роли случайных факторов в формировании цилиосообщества.

На нижнюю треть стекла приходится в среднем менее 20 % от общего числа обнаруженных на стекле обрастания инфузорий. Возможно, этим объясняется наибольшая, по сравнению с другими участками, выравненность плотности инфузорий. Особи встречаются группами от 2 до 10 экземпляров, одиночные инфузории встречаются реже. Повышение плотности инфузорий на отдельных участках происходит вследствие увеличения частоты встречаемости агрегированных групп и роста их численности.

⁹ Планки погрешностей показывают стандартное отклонение.

Другие виды прикрепленных инфузорий характеризовались меньшими, по сравнению с *Podophrya fixa*, значениями плотности на субстрате. Средняя плотность представителей рода *Vorticella* составляла немногим более 5 тыс. экз./м², наибольшее значение – 7,2 тыс. экз./м² было отмечено в центре верхней части стекла обрастания. Разброс между максимальным и минимальным значениями плотности на отдельных участках стекла достигал 220 % (рис. 6.3).

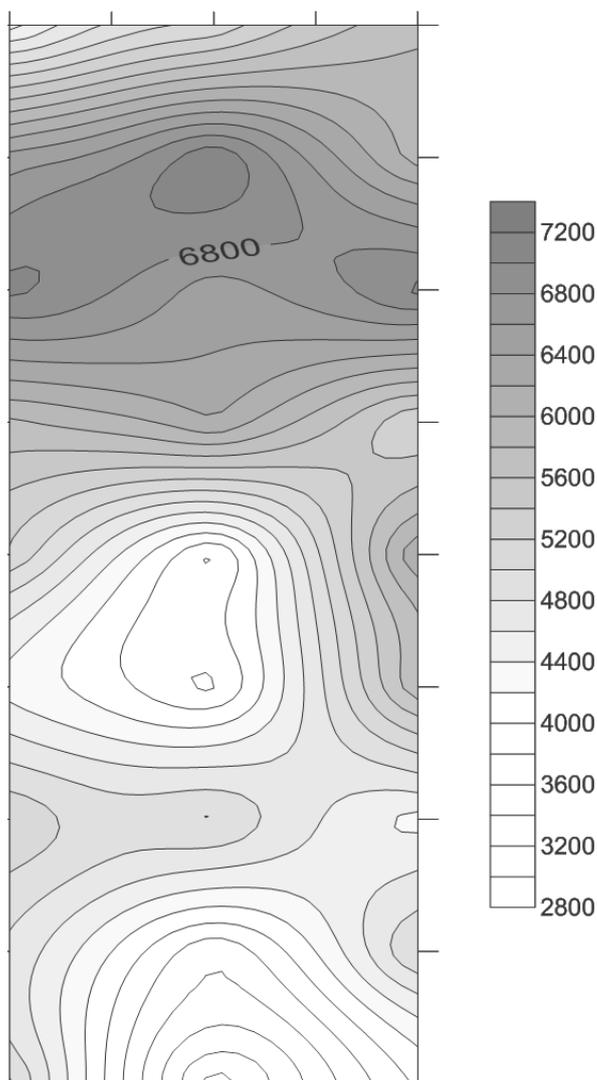


Рис. 6.3. Средняя плотность расположения особей рода *Vorticella* (экз./м²) на вертикально-ориентированном стекле обрастания

В природных условиях аналогичные наблюдения выполнены в реке Сухоне, в незамерзающей полынье в районе выпуска сточных вод. На стеклах обрастания после недельной экспозиции обнаружено лишь два вида прикрепленных инфузорий – *Vorticella* sp. и *Carchesium polypinum*. Численность вортицелл достигала очень высоких значений – средняя плотность составила более 800 тыс. экз./м². Это в несколько раз превышает обычные значения численности инфузорий не только в природных водоемах, но и в очистных сооружениях. На долю вортицелл приходится более 80 % суммарной числен-

ности прикрепленных инфузорий на рассматриваемом субстрате. Распределение особей по субстрату носит неравномерный характер, они заселяют преимущественно верхнюю треть стекла обрастания. Однако эта закономерность слабо выражена: на участок верхней трети стекла приходится в среднем менее 40 % от общего числа инфузорий, заселяющих стекло обрастания. Плотность особей постепенно убывает в направлении нижнего края стекла. Небольшой пик приходится на его верхнюю часть, но не на краевой участок. Уменьшение средней плотности инфузорий в нижней трети стекла имеет менее достоверный характер (рис. 6.4).

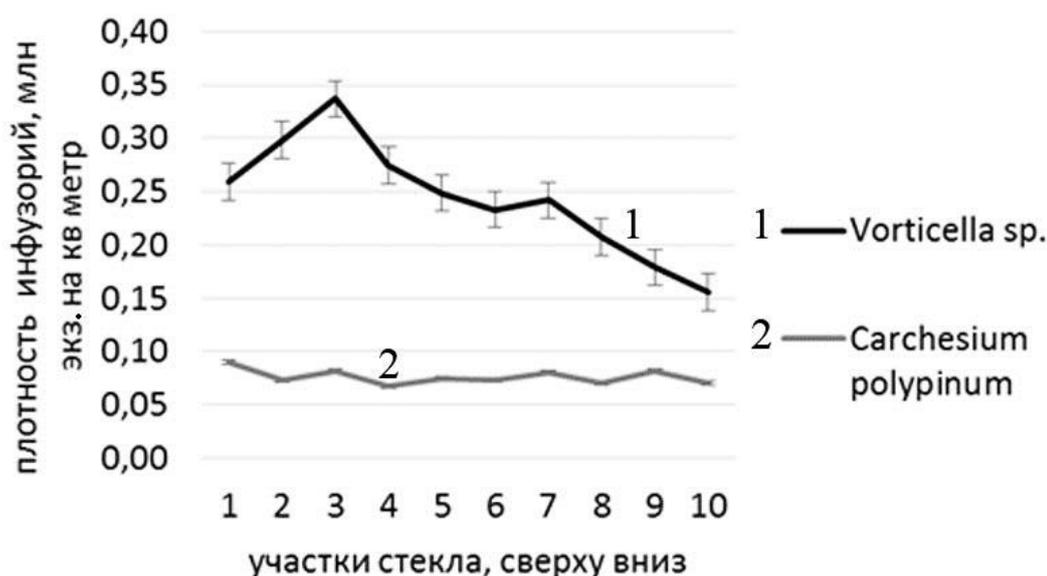


Рис. 6.4. Средняя плотность прикрепления инфузорий (экз./м²) на различных участках стекла обрастания

Распределение особей другого вида, *Carchesium polypinum*, имеет более равномерный характер, плотность особей этой инфузории в четыре раза меньше, чем доминирующей на стекле вортицеллы, его средняя величина не различается в отдельных участках (рис. 6.4). Средняя плотность в отдельных зонах колеблется от 160 до 315 тыс. экз./м², то есть менее чем в два раза (тогда как у вортицеллы – в 2,5 раза). В условиях перенаселения субстрата и обилия диатомовых водорослей *C. polypinum* не формирует максимум численности в верхних, благоприятных с точки зрения трофической ситуации, участках стекла вследствие топической конкуренции с представителями рода *Vorticella*. Поэтому численность инфузорий в верхней части стекла не отличается от нижней, однако хорошо выражены латеральные зоны высокой численности (рис. 6.5).

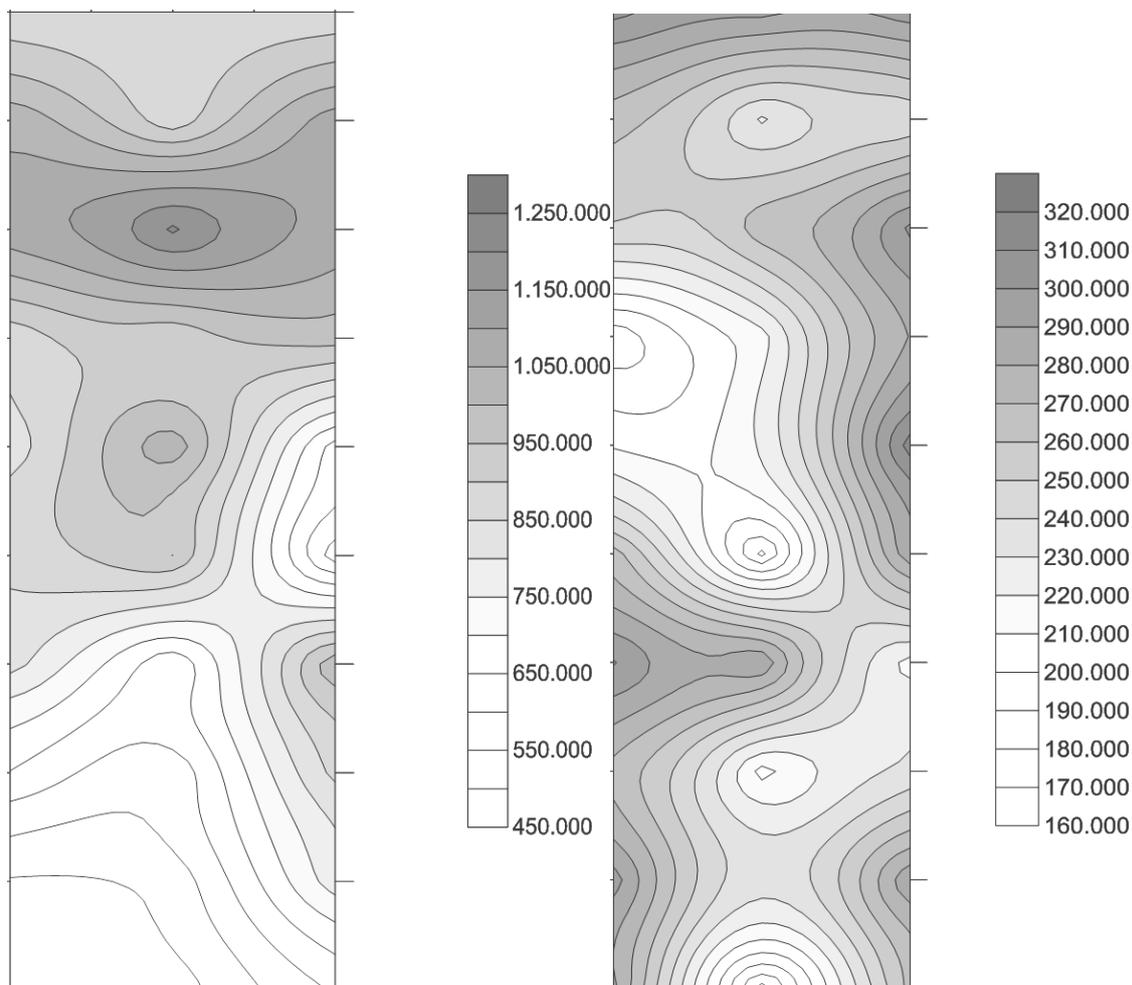


Рис. 6.5. Средняя плотность расположения особей *Vorticella sp.* (слева) и *Carchesium polypinum* (справа), экз./м²

Для выявления роли ориентированности субстрата как фактора формирования перифитонных цилиосообществ изучалась их пространственная структура на вертикально и горизонтально ориентированных стеклах обрастания в условиях аквариума при недельной экспозиции. Установлено, что видовой состав перифитонных цилиосообществ стекол обрастания отличался незначительно (табл. 6.1). В то же время сообщества прикрепленных инфузорий, формирующиеся на этих субстратах, имели различные количественные показатели. Суммарная биомасса и средняя плотность инфузорий отличалась в четыре раза, что связано с соотношением на различно ориентированных стеклах площадей латеральных зон, для которых характерна повышенная численность инфузорий (рис. 6.6).

**Видовой состав, численность и биомасса прикрепленных инфузорий
на различно ориентированных стеклах обрастания**

Ориентация стекол	Горизонтальная		Вертикальная	
	плотность (экз./м ²)	биомасса (мг/м ²)	плотность (экз./м ²)	биомасса (мг/м ²)
<i>Vaginicola</i> sp	2 133.33	0.02	8 533,33	-
<i>Vorticella</i> sp	1 066.67	0.06	-	-
<i>V. patellina</i>	-	-	1 333,33	0,09
<i>Stentor igneus</i>	-	-	533,33	0,13
Всего	3 200.00	0.08	10 400.00	0.22

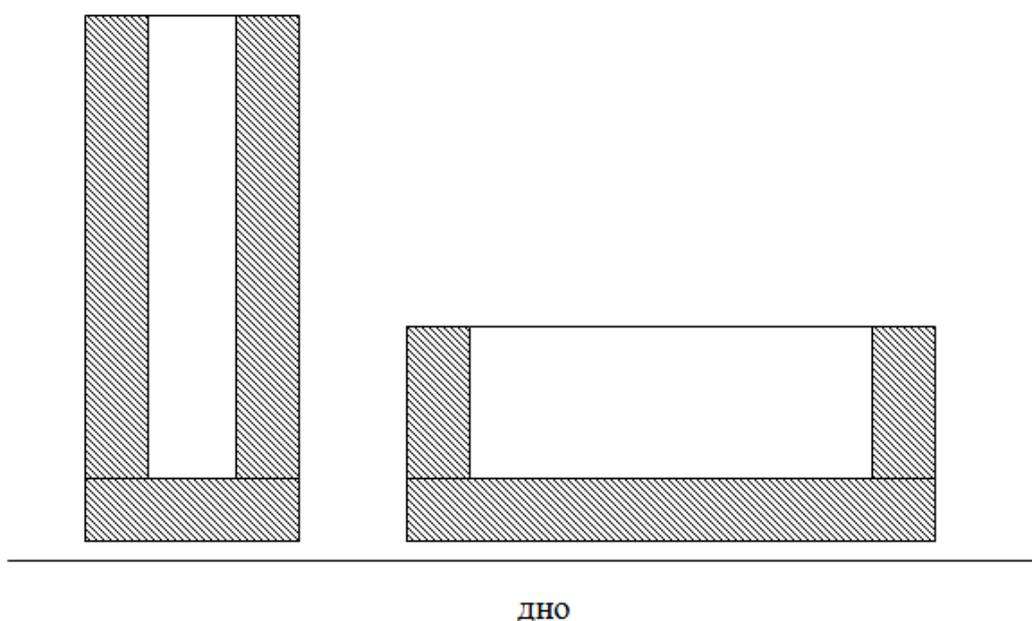


Рис. 6.6. Схема расположения латеральных зон повышенной плотности особей прикрепленных форм инфузорий (заштрихованы) на различно ориентированных стеклах обрастания

В случае расположения стекол в придонном слое и, как следствие, при отсутствии верхнего максимума плотности инфузорий ее наибольшие значения приходятся на латеральные участки субстрата.

Значение трофической обеспеченности для формирования пространственной структуры популяций инфузорий подтверждается аналогичными наблюдениями на стеклах, расположенных в толще воды, в отдалении от дна и поверхности воды. В условиях одинаковой на всей поверхности стекла трофической ситуации не выявляется пространственного структурирования цилиосообщества.

Установленную неравномерность распределения инфузорий в условиях однородной поверхности стеклянной пластинки можно объяснить ориентированностью данного субстрата в воде. Вертикальное расположение пластинки

при отсутствии других факторов (влияния освещенности, конвекционных токов и др.) определило особенности пространственной структуры перифитонных цилиосообществ. Необходимо подчеркнуть, что в популяциях доминирующих видов неравномерность пространственной структуры более выражена.

Вертикальное расположение субстрата в большей степени оказывает влияние на пространственную картину сообществ цилиоперифитона в полисапробных условиях. В олиго- и мезосапробных водах приуроченность инфузорий к краевым зонам пластинки практически не проявляется. Очевидно, это объясняется тем, что трофический фактор является второстепенным в процессе заселения субстрата. Его действие обуславливает рост численности особей на определенном участке субстрата за счет вегетативного размножения, то есть лишь на стадии жизненного цикла инфузории, следующей за оседанием на субстрат. *Следовательно, первичная колонизация субстрата и его освоение с помощью вегетативного размножения на поверхности происходят под управлением различных факторов.*

6.2. Цилиосообщества, формирующиеся в условиях пространственно-неоднородного местообитания

Для выявления особенностей пространственной структуры инфузорий на субстрате с усложненной двухмерной архитектоникой рассматривались сообщества, формирующиеся на двух типах субстратов. Это была льняная нить, имитирующая пучок нитчатых водорослей, и стекло, с наложенными на него льняными нитями. Наблюдения проводились как в лабораторных, так и в природных условиях.

В перифитонных цилиосообществах, формирующихся на модельных субстратах в условиях аквариума, видовое богатство было невелико. В общей сложности обнаружено семь видов прикрепленных инфузорий: *Stentor Roeselii*, *Vorticella chlorostigma* Ehrenberg, 1838, *V. Nebulifera* O.F. Muller, 1777, *Vorticella* sp., *cothurnia* sp., *vaginicola* sp., *Zoothamnium arbuscula* Ehrenberg, 1839.

Средняя плотность заселения субстрата инфузориями составляла 2,5 тыс. экз./м², при этом она колебалась на отдельных участках от 0 до 144 тыс. экз./м² (рис. 6.7).

Большая часть особей прикрепленных форм инфузорий зафиксирована на участках, примыкающих к нити. Они включают менее 30 % площади стекла, но на эти участки приходится 44 % численности инфузорий, средняя плотность инфузорий в 2 раза превышает этот показатель на других участках стекла (рис. 6.8).

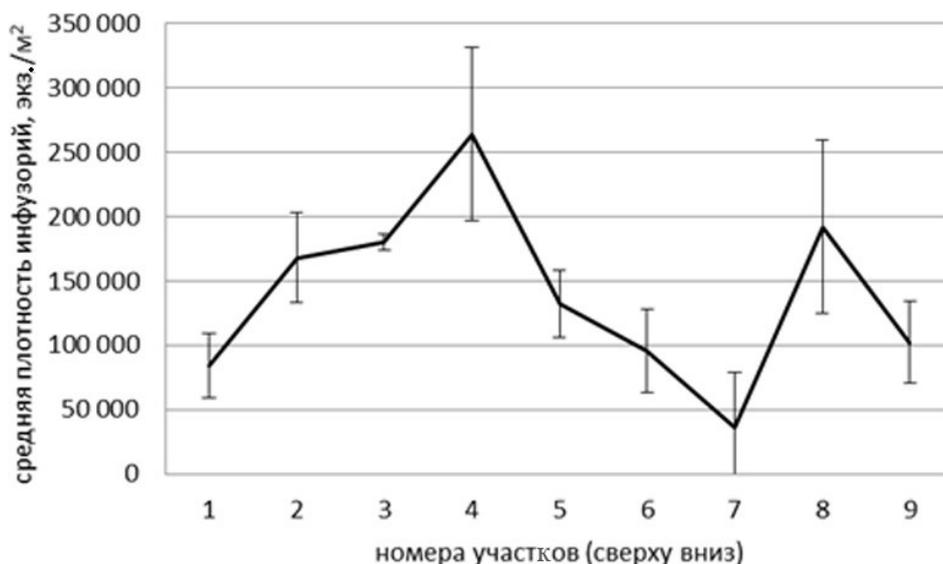


Рис. 6.7. Средняя плотность прикрепления инфузорий (экз./м²) на различных участках стекла обрастания

Примечание: планки погрешностей показывают стандартное отклонение.

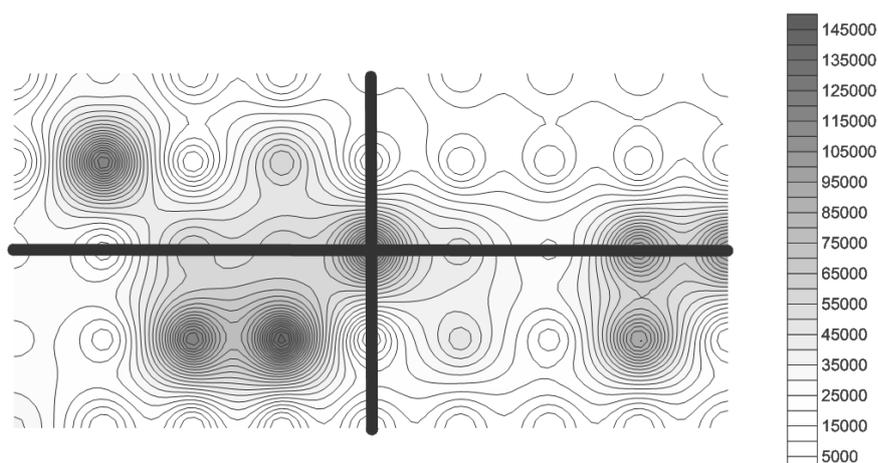


Рис. 6.8. Схема распределения плотности инфузорий (экз./м²) на стекле обрастания с крестообразно намотанной нитью

Около 30 % от общей численности перифитонного цилиосообщества приходится на *zooth. arbuscula*, что обусловлено большим числом особей в формируемых этим видом инфузорий колониях. Колониальностью объясняется также специфическая пространственная структура популяции *zooth. arbuscula*, для которого характерна очень высокая плотность в отдельных зонах стекла. Большая плотность особей отмечена на верхней половине стекла, в то же время распределение колонии *zooth. arbuscula* имеет более равномерный характер. Уменьшение средней плотности особей происходит из-за уменьшения среднего числа зоидов в колонии: с 20 в верхней до 5 в нижней части стекла (рис. 6.9).

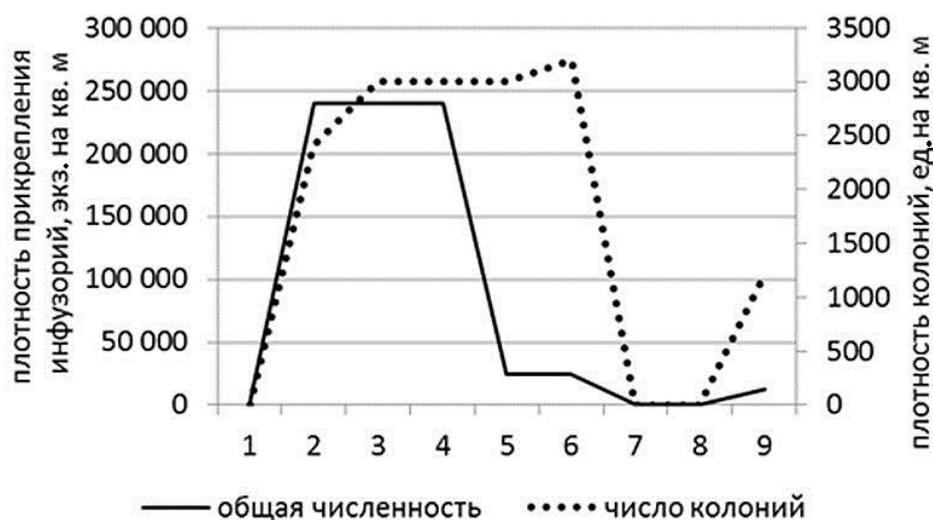


Рис. 6.9. Средняя плотность прикрепления инфузорий *zooth. arbuscula* на различных участках вертикально-ориентированного стекла обрастания

Примечание: 1-9 – номера участков стекла сверху вниз.

Топология поверхности играет большую роль на первых стадиях формирования перифитонного цилиосообщества в процессе колонизации субстрата, так как она во многом определяет токи воды при практически пассивном передвижении бродяжек инфузорий. Кроме того, микрорельеф имеет значение для успешности прикрепления бродяжки к поверхности. По мере развития цилиосообщества число его компонентов увеличивается (Бурковский, 2006). Рост видового разнообразия влечет за собой усложнение биотических связей и их значения. После прикрепления и начала размножения особей непосредственно на поверхности возрастает скорость заселения, а роль архитектоники как фактора формирования структуры сообщества уменьшается. Вместе с тем, растет значение межвидовых отношений, в том числе и топических, связанных с конкуренцией за жизненное пространство, которые особенно выражены в прикрепленных сообществах (Протасов, 2010).

Таким образом, действие архитектоники субстрата как экологического фактора формирования сообществ прикрепленных форм инфузорий может быть и прямым, и опосредованным трофической ситуацией.

Глава 7. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ПРИКРЕПЛЕННЫХ ИНФУЗОРИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ АРХИТЕКТониКИ СУБСТРАТА

Для выявления особенностей формирования перифитонных цилиосообществ проанализированы результаты проведенных исследований с точки зрения влияния функциональной морфологии инфузорий на освоение ими разнотипных субстратов. Рассмотрена зависимость экологической структуры цилиосообществ от архитектуры заселяемых субстратов.

7.1. Значение морфологических адаптаций перифитонных инфузорий для освоения ими различных типов субстратов

Прикрепленные формы получают преимущество над мобильными в определенных условиях. Во многом преимущества сессильных организмов ограничены особенностями субстрата, которые могут препятствовать прикреплению. Это подтверждается исследованиями, проведенными на Ладожском озере с использованием стекол обрастания. Сравнивались сообщества, формирующиеся на модельных и естественных субстратах, в качестве которых выступали крупные камни. Сообщества перифитона изученных субстратов образованы как одноклеточными (жгутиконосцы, амёбы и инфузории), так и многоклеточными (гидры, коловратки, нематоды, олигохеты, насекомые) организмами. Наиболее разнообразны в видовом отношении коловратки, чуть меньшим числом видов представлены инфузории.

Выявлено, что на естественном и искусственном субстратах структура сообществ имеет значительные различия как в качественном, так и в количественном отношении. На стеклах обрастания отмечены колониальные формы инфузорий, которые не зафиксированы на естественных субстратах. Стекло представляет собой гладкий субстрат, на котором организмам сложно закрепиться, особенно учитывая постоянное движение воды в литоральной зоне (наблюдения проводились на глубине 0.5 м). В таких неблагоприятных условиях формируется перифитонное сообщество с незначительной биомассой 0.031 мг/мм^2 , 90 % которой приходится на колониальные формы сидячих инфузорий, реализующих свое преимущество в способности крепко держаться на субстрате. На камнях в том же самом биотопе биомасса перифитона составляет 2.218 и 0.962 мг/мм^2 на лицевой и обратной стороне камня соответственно. Доля колониальных форм незначительна, сессильные формы составляют 78 % на тыльной стороне и 2 % на лицевой (Mukhin et al., 2015). Таким образом, надо отметить относительность адаптаций прикрепленных организмов и инфузорий в частности.

Результаты исследований подтвердили, что характер морфологических адаптаций сидячих инфузорий накладывает отпечаток на особенности освоения

ими пространства, а также позволяет уменьшить топическую конкуренцию между представителями различных морфоэкологических групп.

Исходя из этого, проанализируем способы прикрепления как приоритетные адаптации для освоения пространственных ниш перифитонными инфузориями.

Для прикрепленных инфузорий характерны разные способы прикрепления, выделяются стебельковые и бесстебельковые формы. Последние прикрепляются к субстрату своеобразной подошвой. В исследуемых водных объектах видовое разнообразие сидячих инфузорий, лишенных раковины, невелико, на них приходится 9–18 % от общего числа видов прикрепленных форм. Такое соотношение видов этих морфоэкологических групп в видовом богатстве характерно для разнотипных водных объектов (рис. 7.1). Незначительное видовое разнообразие инфузорий бесстебельковой морфоэкологической группы объясняется тем, что они характеризуются низкой эффективностью использования поверхности субстрата, доступной для прикрепления, поскольку подошва занимает некоторую площадь. Кроме того, они не могут эффективно участвовать в реализации ярусности перифитона (рис 7.2).

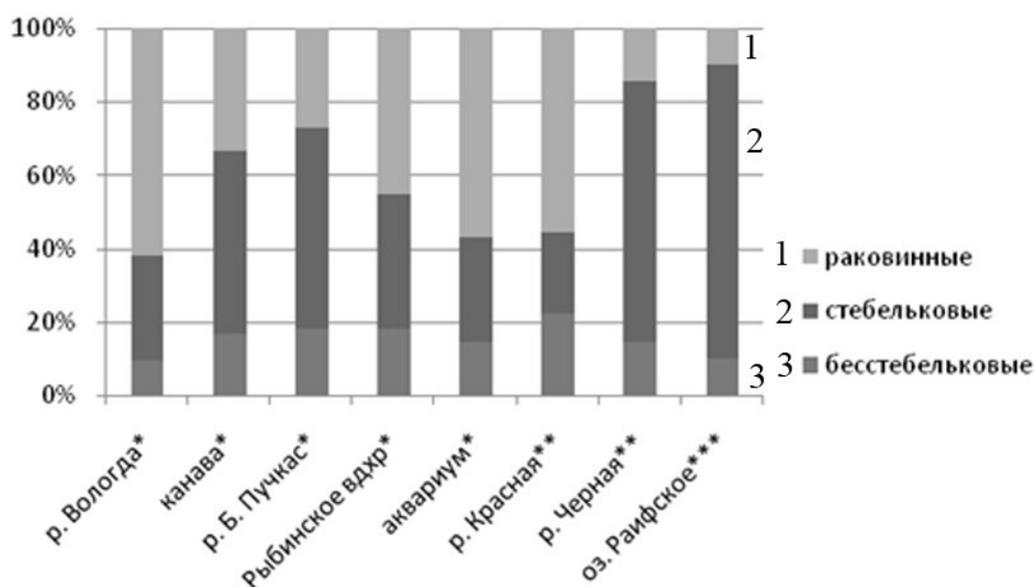


Рис. 7.1. Представленность различных морфоэкологических групп инфузорий в видовом богатстве перифитонных цилиоообществ различных водных объектов

Примечание: *собственные данные; **по данным Никитина, Трибун, 2012; ***по данным Быкова, Жариков, 2009.

Громоздкое, по сравнению со стебельком, тело ограничивает подвижность данных инфузорий и препятствует сближенному прикреплению сидячих видов. Низкая эффективность освоения субстрата сидячими инфузориями подтверждается малыми значениями их численности на различных субстратах (рис. 7.3).

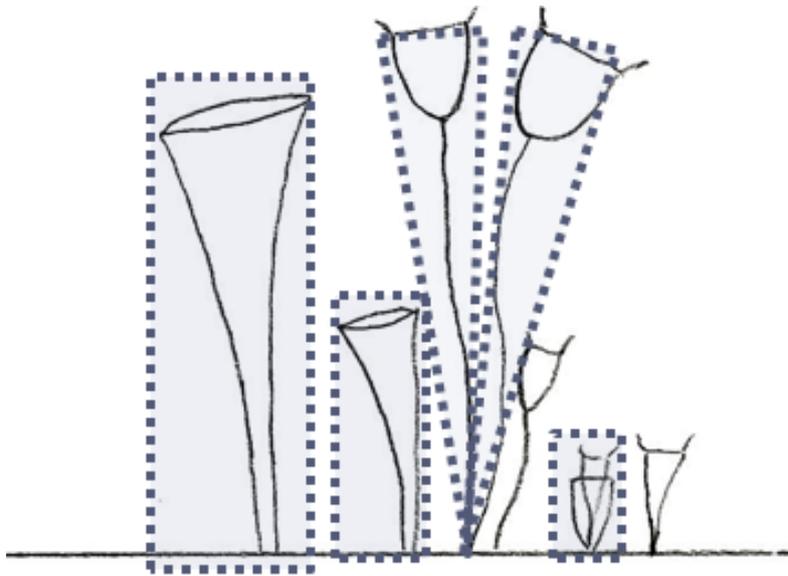


Рис 7.2. Схема формирования ярусной структуры в перифитонных цилиосообществах

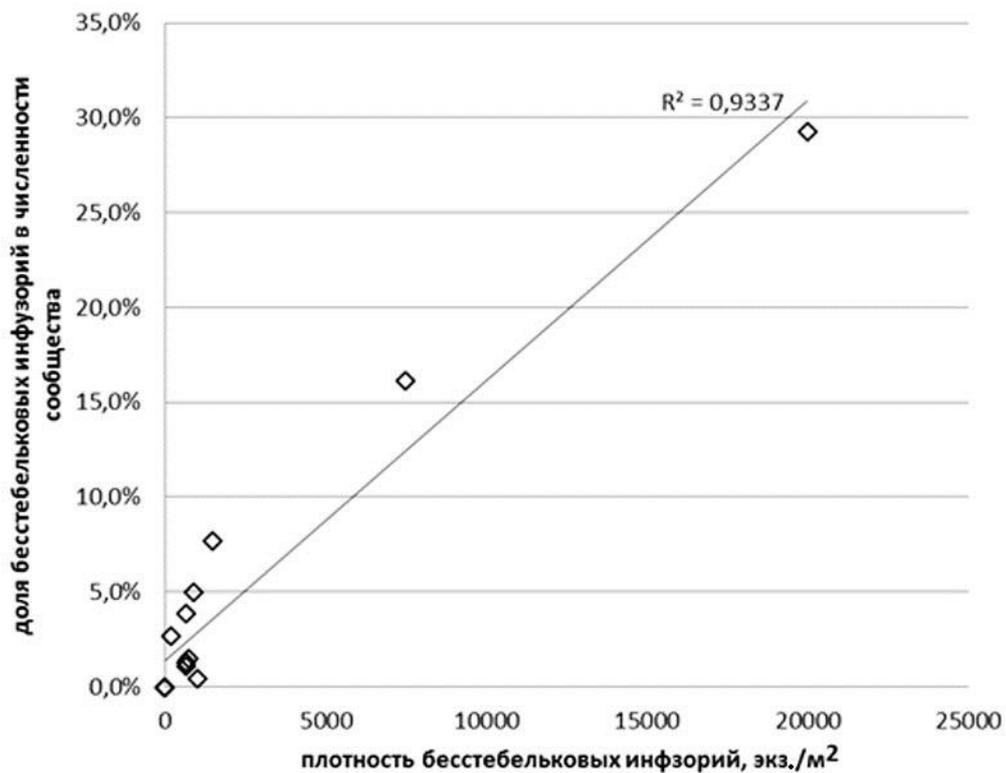


Рис. 7.3. Плотность сидячих бесстебельковых инфузорий и их доля в общей численности в перифитонных цилиосообществах, формирующихся в различных микробиотопах

Примечание: каждый из маркеров соответствует одному из исследованных микросообществ.

Низкая эффективность использования пространства бесстебельковыми формами, которая является причиной малого видового разнообразия, компенсируется их конкурентоспособностью. Преимущества этой морфоэкологиче-

ской группы обусловлены, во-первых, тем, что большинство представителей этой группы имеют значительные размеры, что позволяет эффективно вытеснять с субстрата более мелкие формы. Во-вторых, высокая подвижность тела инфузории, обуславливающая разнообразие положений цитостома в пространстве, способствует эффективности питания.

Эффективность вытеснения представителей других морфоэкологических групп в топической конкуренции подтверждается тем, что увеличение численности сидячих инфузорий сопровождается ростом их вклада в общую численность исследованных цилиосообществ. Доля сидячих инфузорий в суммарной численности перифитонного цилиосообщества достоверно коррелирует с их численностью (рис 7.3), что находит подтверждение при выполнении сравнительного анализа структуры сообществ различных микроместообитаний, включая разные типы естественных и искусственных субстратов.

Конкурентные преимущества бесстебельковых инфузорий не могут быть реализованы на субстратах любого типа архитектоники. Показано, что различия представленности сидячих видов в сообществах прикрепленных форм инфузорий более выражены на разнотипных по пространственной структуре субстратах, чем в разных водных объектах (рис. 7.4). Различия в представленности бесстебельковых видов не связаны с общим видовым разнообразием перифитонных цилиосообществ, формирующихся на данном субстрате, достоверность аппроксимации этих показателей составляет лишь 0.03 (рис. 7.5).

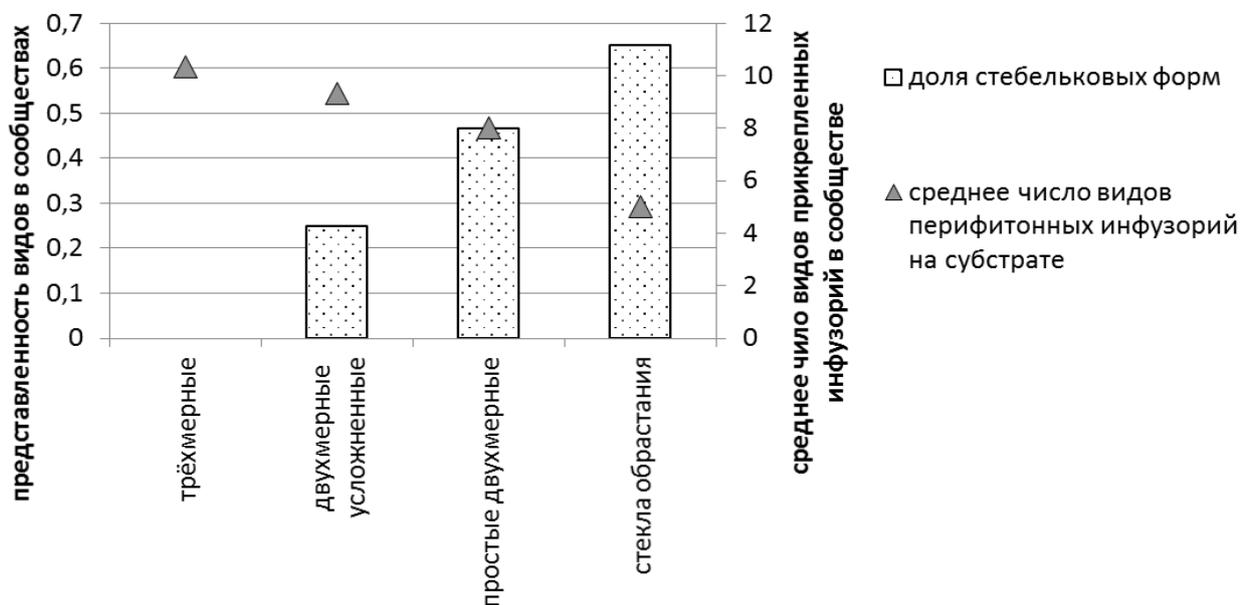


Рис. 7.4. Представленность бесстебельковых инфузорий в исследованных цилиосообществах на разнотипных субстратах

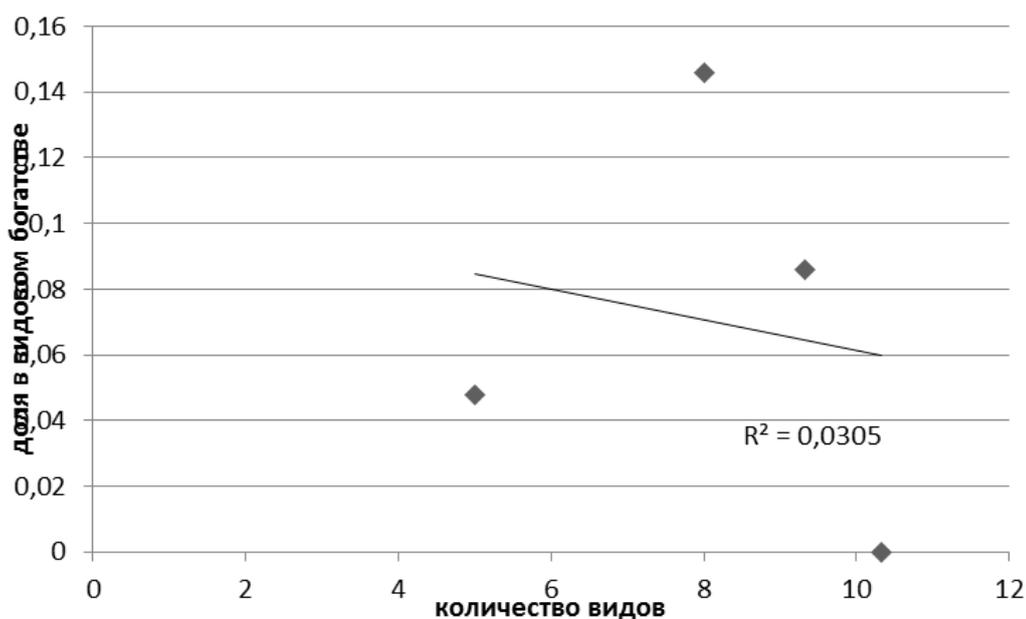


Рис. 7.5. Количество видов бесстебельковых инфузорий и их доля в общем видовом богатстве в цилиосообществах исследованных микробиотопов

Следует подчеркнуть, что большая часть видов в исследуемых сообществах представлена стебельковыми формами (80–90 %), которые более эффективно осваивают поверхность субстрата за счет особенностей морфологии. Наличие стебелька позволило реализовать выход за пределы пограничного слоя, что обеспечило инфузориям преимущество в снабжении пищей, приносимой течением (Dovgal, 2008). Подошва прикрепленной инфузории образует несократимый (триба *Acontractilia*) или сократимый (триба *Contractilia*) стебелек.

Результаты исследований выявили большее разнообразие в разных сообществах представителей трибы *Contractilia*, которые составляют от 23 до 42 % от видового богатства, что значительно выше показателей представителей трибы *Acontractilia* (доля которых в числе видов не превышает 18 %). В разнотипных водоемах эти показатели несколько отличаются, однако корреляции представленности морфоэкологической группы с типом водоема или степенью его изученности не выявлено (рис. 7.6).

На различных субстратах соотношение форм с сократимым и несократимым стебельком различно. Формы с несократимым стебельком преобладают на субстратах со сложной архитектурой, где представители трибы *contractilia* не были отмечены. Также значительную долю они составляют на субстратах усложненной двухмерной архитектуры. Представители морфоэкологических групп с сократимым стебельком формируют комплексы доминирования на субстратах двухмерной архитектуры, в том числе – на стеклах обрастания (рис. 7.7).

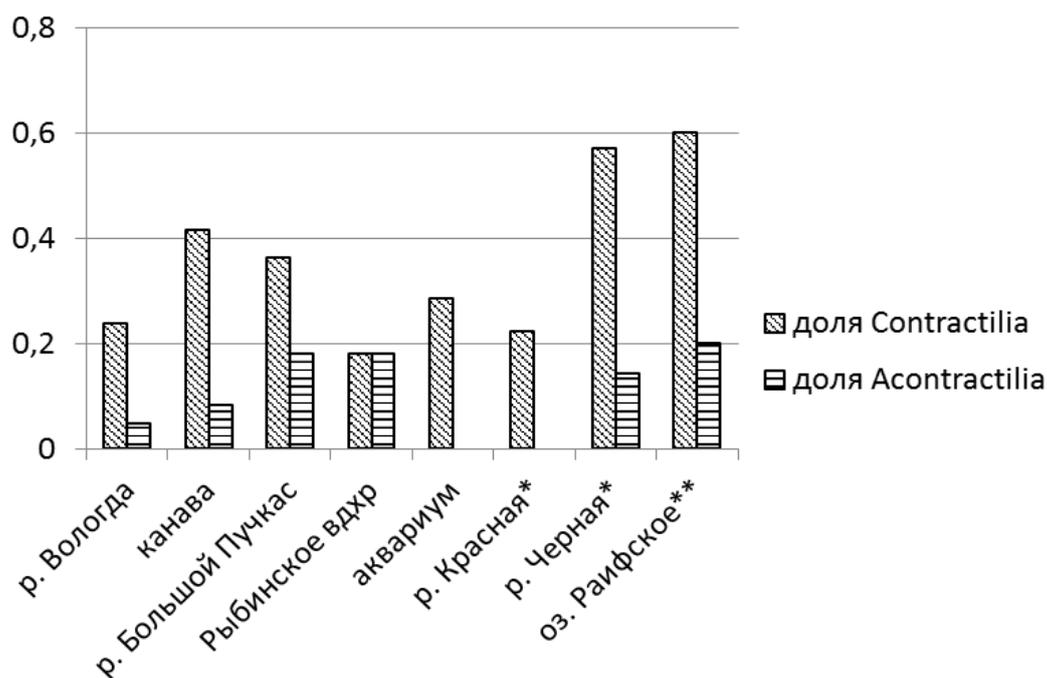


Рис. 7.6. Представленность различных триб стебельковых инфузорий в видовом богатстве сообществ цилиоперифитона разнотипных водных объектов¹⁰

Большое значение для освоения пространства имеет не только сократимость стебелька, но и его длина, определяющая положение инфузории в одном из ярусов перифитонного сообщества. В этой связи в зависимости от длины стебелька выделены коротко-стебельковые и длинно-стебельковые формы. У первых длина стебелька не более, чем в два раза превышает длину клетки. Коротко-стебельковые формы, как правило, обладают несократимым стебельком, хотя известны и исключения. Среди длинно-стебельковых представлены как формы с сократимым, так и несократимым стебельком.

Формы с разной длиной стебелька имеют неодинаковую представленность в комплексе стебельковых видов в исследованных водных объектах. На инфузорий, обладающих небольшим стебельком, приходится от 20 до 70 % видов стебельковых форм (рис. 7.8), а в обрастании со свай их доля достигает 100 %. Такие инфузории не получают преимущества, связанного с выносом цитостома из слоя вытеснения. Домик, характерный для многих форм, также значительно ограничивает возможности изменения положения клетки в пространстве.

¹⁰ *По данным Никитина, Трибун, 2012; **по данным Быкова, Жариков, 2009.

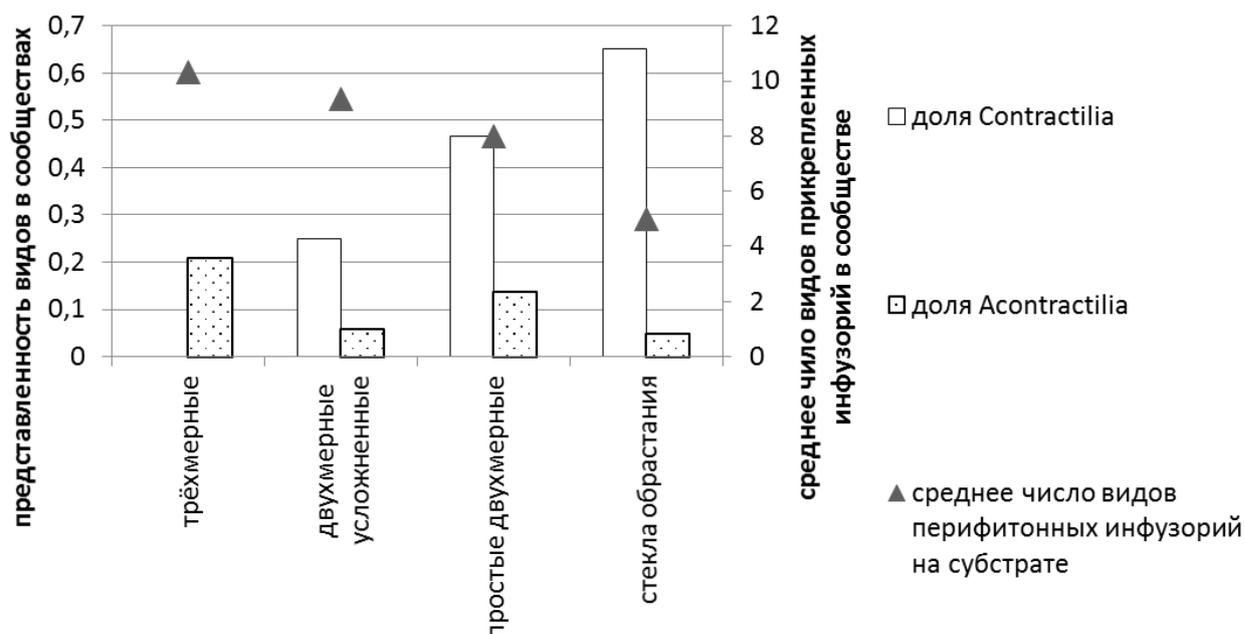


Рис. 7.7. Представленность инфузорий с сократимым и несократимым стебельком в видовом богатстве перифитонных цилиосообществ, формирующихся на субстратах разнотипной архитектуры

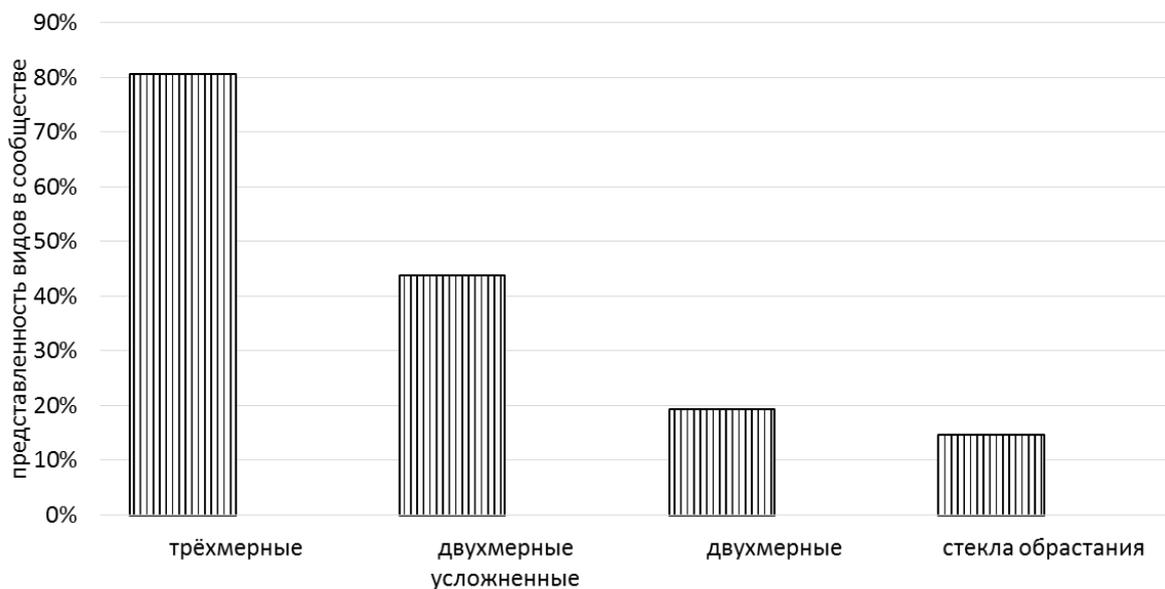


Рис. 7.8. Представленность коротко-стебельковых видов в сообществах прикреплённых форм инфузорий на субстратах разного типа архитектуры

Отсутствие подвижности зоида, которая могла бы достигаться с помощью длинного стебелька, у коротко-стебельковых форм компенсируется возможностью прикрепления к различным субстратам. Малая длина стебелька и компактность тела позволяют инфузориям прикрепляться в местах, недоступных для крупных или длинно-стебельковых инфузорий. Это могут быть такие

субстраты, как поверхности клеток диатомовых водорослей или даже стебельки крупных и колониальных инфузорий. Таким образом, формируется ярусная структура перифитонного сообщества, которая снимает конкуренцию за субстрат с другими формами прикрепленных инфузорий (рис 7.9).

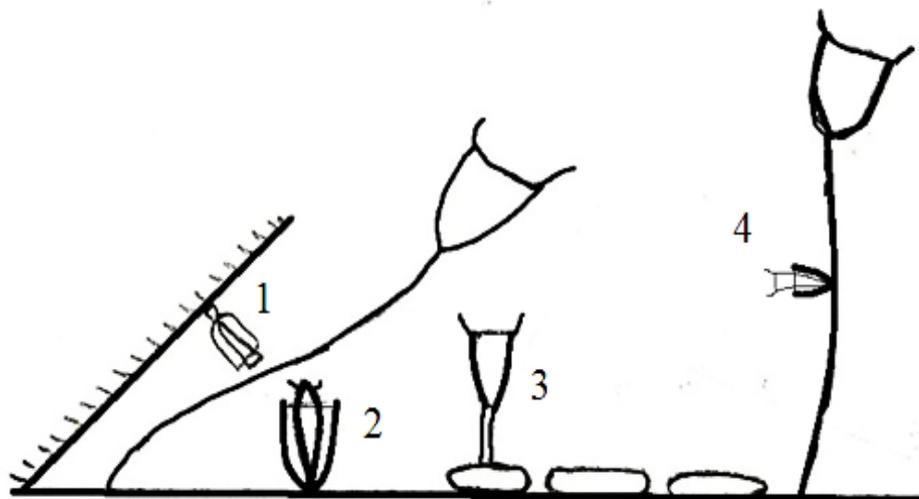


Рис. 7.9. Схема освоения различными морфоэкологическими формами сложного субстрата

Примечание: 1, 2 – прикрепление инфузории в условиях сближенных поверхностей; 3 – прикрепление на поверхности клетки диатомовой водоросли; 4 – прикрепление к стебельку крупной инфузории.

Подчеркнем, что доля коротко-стебельковых особей в общей численности перифитона не коррелирует с их абсолютной численностью. Вне зависимости от представленности в сообществе средняя плотность видов этой морфоэкологической группы составляет в одинаковых условиях равную величину, принимая значения в пределах от 7 до 20 тысяч особей на квадратный метр (рис. 7.10). Таким образом, коротко-стебельковые формы достигают максимально возможной в данных условиях численности вне зависимости от их роли в сообществе, т.е. почти не испытывают конкурентного вытеснения со стороны более крупных форм.

Таким образом, сравнительный анализ показывает, что на длинно-стебельковые виды приходится большая часть разнообразия цилиоперифитонных сообществ и значительный вклад в их численность. Однако многочисленность длинно-стебельковых форм не всегда определяет их представленность в численности перифитонного сообщества, что объясняется расхождением пространственных ниш за счет освоения недоступных для других морфоэкологических групп микроместообитаний и снижения топической конкуренции (рис. 7.11).

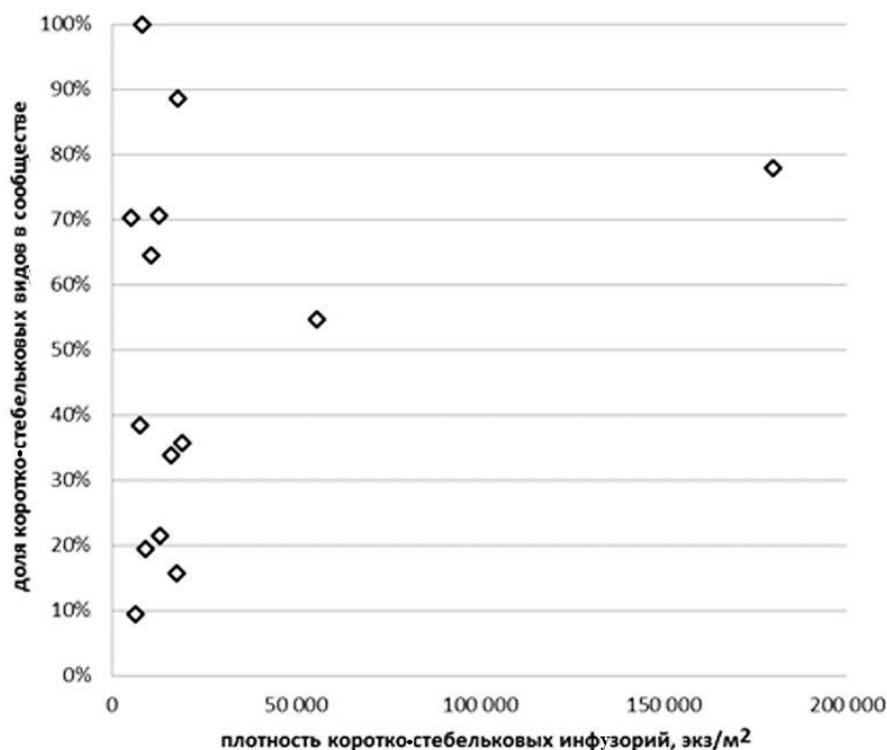


Рис. 7.10. Плотность коротко-стебельковых инфузорий и их доля в общей численности в перифитонных цилиосообществах, формирующихся в различных микробиотопах

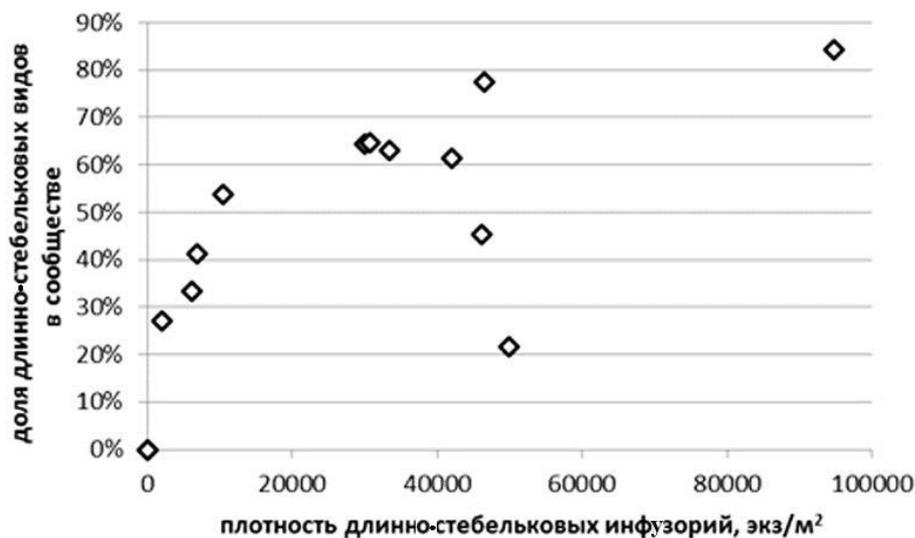


Рис. 7.11. Плотность длинно-стебельковых инфузорий и их доля в общей численности в перифитонных цилиосообществах, формирующихся в различных микробиотопах

С одной стороны, в двумерном пространстве крупные стебельковые формы конкурируют за место прикрепления с сидячими инфузориями. В то же время наличие стебелька, который обуславливает очень маленькую площадь прикрепления и значительную длину, позволяет реализовывать расхождение зоидов в трехмерном пространстве и формировать сложную кустовую структуру (рис. 7.12).

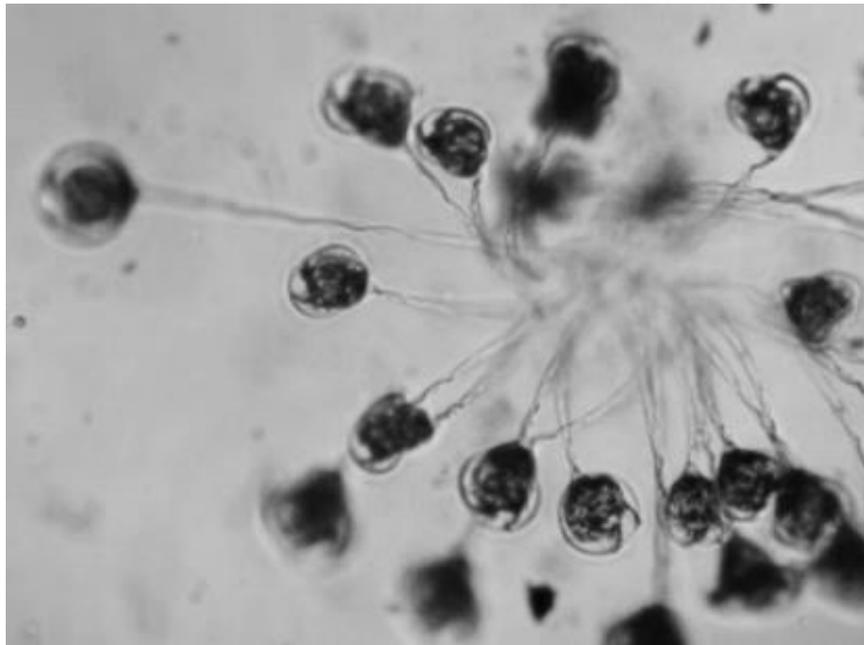


Рис. 7.12. Формирование сувойками кустовой структуры на стекле обрастания (сближенное прикрепление на субстрате, но расхождение клеток в трехмерном пространстве), увеличение 10×15

Помимо того, для многих стебельковых инфузорий свойственно образование колоний. За счет этого явления может достигаться быстрое освоение инфузориями субстрата и формирование значительной биомассы. В благоприятных условиях колонии могут достигать значительных размеров – до нескольких миллиметров в длину. На колониобразующие виды приходится от 17 до 67 % видов в исследованных сообществах перифитонных инфузорий, большинство из них составляют виды с мелким размером зоидов (рис. 7.13).

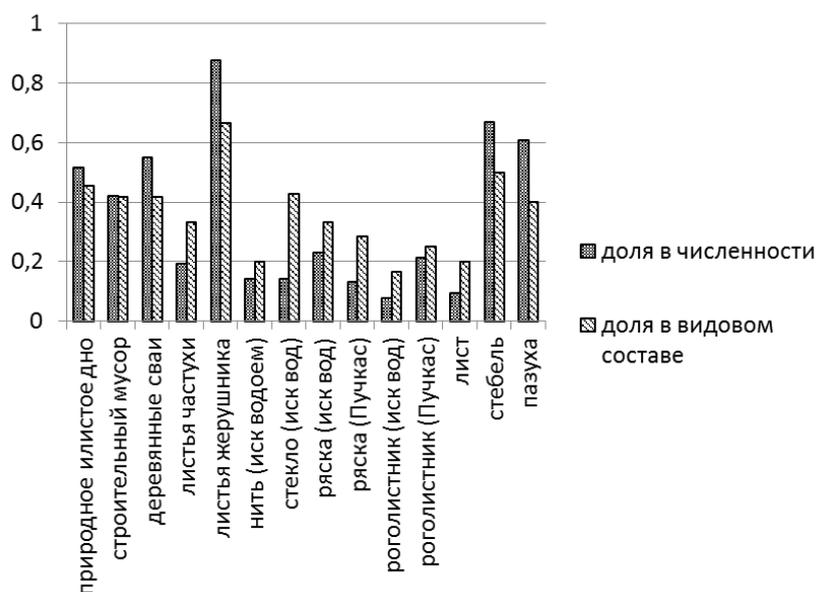


Рис. 7.13. Доля колониобразующих видов в видовом богатстве перифитонных цилиосообществ на разнотипных субстратах

Известно, что преимущество колониобразующих прикрепленных видов проявляется в условиях, сочетающих наличие субстрата с простой архитектурой и обилием пищи, например, в отстойниках сточных вод (Трифонов, 2011a). В природных условиях наибольшие по численности особи колонии также были обнаружены в микробиотопах, характеризующихся высокой степенью органического загрязнения. На естественных сложноорганизованных субстратах, таких как макрофиты или нитчатые водоросли, не наблюдалось формирование больших колоний, несмотря на значительную долю видов, способных их образовывать. Исследования подтвердили, что важным фактором освоения сложноорганизованного субстрата является размер особи, принимая во внимание разнообразие инфузорий по этому признаку. Разные размеры особей не только определяют ярусность перифитонного сообщества, но и обуславливают возможность освоения поверхности субстрата, характеризующегося сложной трехмерной архитектурой (рис. 7.9).

Отмеченная закономерность подтверждается увеличением доли мелких видов в перифитонных цилиосообществах по мере усложнения архитектуры субстрата. В частности, такая тенденция показана на примере структуры сообществ ряда субстратов, ранжированных по сложности архитектуры: листья частухи, природное илистое дно, строительный мусор, деревянные сваи и листья жерушника (рис. 7.14). Выявлено, что сообщество листьев жерушника характеризуется низким разнообразием и невысокой плотностью, что связано с трудностью его освоения.

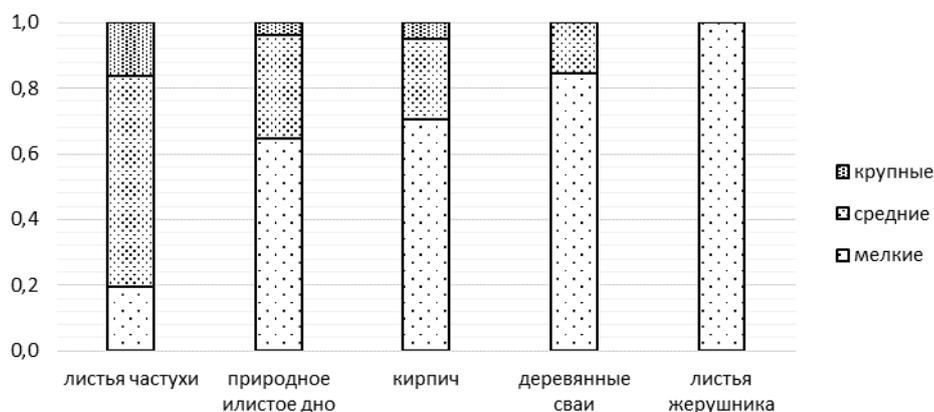


Рис. 7.14. Представленность разноразмерных видов в цилиосообществах, формирующихся на нитчатых водорослях различных первичных субстратов, ранжированных по увеличению сложности их пространственной структуры

Стратегия заселения субстрата, характерная для морфоэкологической группы, может быть реализована одним видом либо комплексом доминирующих видов. Так, преобладание на субстрате длинно-стебельковых форм обусловлено либо доминированием одного вида – *Vorticella campanula*, либо, в его отсутствие, формированием доминирующего комплекса из двух или не-

скольких видов, в число которых входят *V. lutea*, *V. natan*, *V. platysoma*, *V. vestita* и *Vorticella* sp. Присутствие комплекса доминирования характерно для субстратов усложненной двухмерной или трехмерной архитектуры, где существуют возможности дисперсии микробиотопа.

Доминирование бесстебельковых инфузорий обусловлено преобладанием таких видов, как *Stentor polymorphus* и *Stentor Roeseli*, причем последний входит в число доминантов лишь в одном из исследованных природных цилиосообществ. Представители рода *Stentor* обнаружены в 10 из 14 исследованных природных и в 2-х из 6-ти модельных микробиотопов.

Отдельные виды мелких форм инфузорий имеют значительную представленность лишь в формирующихся на субстратах усложненной двухмерной и трехмерной архитектуры цилиосообществах. Так, в обрастании листьев жерушника выражено доминирование *Cothurnia angusta*.

Таким образом, выполненный анализ структуры перифитонных цилиосообществ с позиций приуроченности морфоэкологических групп инфузорий к определенным типам архитектуры субстрата позволил выявить ее значение как фактора формирования экологической структуры сообщества.

7.2. Архитектоника как фактор формирования структуры сообщества

Воздействие структуры пространства на формирование перифитонных цилиосообществ происходит на нескольких иерархических уровнях. Понятие архитектуры включает элементы, составляющие поверхность, их соотношение и взаиморасположение, образующее топологию субстрата. Архитектоника изменяется также в зависимости от расположения в пространстве и взаимодействия близлежащих поверхностей. Таким образом, жизненное пространство прикрепленных форм имеет мозаичную и иерархическую организацию, что отражается на особенностях формирования экологической структуры прикрепленных сообществ. При этом механизмы воздействия несколько отличаются в зависимости от рассматриваемого уровня. Так, можно проследить влияние конфигурации поверхности, ее топологии и собственно архитектуры субстрата на формирование сообщества прикрепленных инфузорий.

Влияние топологии поверхности субстрата на формирование перифитонного цилиосообщества. Следует отметить, что вероятность попадания подвижной стадии инфузории на субстрат зависит от конфигурации его поверхности. Очевидно, что чем больше площадь ровных поверхностей субстрата, тем больше эта вероятность и тем быстрее при прочих равных условиях этот субстрат будет заселяться.

Поскольку показатели численности инфузорий относительны к площади субстрата, не представляется возможным выявить по ним различия в скорости колонизации разнотипных поверхностей. В связи с этим в качестве показателя скорости колонизации использовалась продолжительность одинаковых по ха-

рактикам для разнообразных субстратов стадий развития цилиосообщества (гл. 5). Было показано, что различная продолжительность стадий сукцессии сообществ прикрепленных форм инфузорий связана с конфигурацией поверхности субстрата (табл. 7.1).

Таблица 7.1

Продолжительность стадий первичной сукцессии цилиоперифитонного сообщества на разнотипных модельных субстратах

Стадия развития сообщества (см. гл. 5)	Средняя продолжительность стадии, дней		
	Ровный однородный субстрат	Нитевидный субстрат	Нитевидный пространственно-сложный субстрат
1	3	8	11
2	2	7	7
3	2	7	более 4

Средняя продолжительность каждой из стадий сукцессии составляла больший промежуток времени, чем на простом субстрате двухмерной архитектоники. Даже незначительное усложнение топологии субстрата приводит к изменению пространственной структуры сообществ прикрепленных форм инфузорий (гл. 6).

Связность элементов и ориентированность субстрата в пространстве может влиять на структуру сообществ цилиоперифитона через агрегированность распределения особей на его поверхности. Так, показана различная плотность особей и их приуроченность к краевой зоне на ориентированной вертикально однородной стеклянной пластинке (гл. 6). Такая картина пространственного распределения может быть связана с трофическим фактором. Об этом свидетельствует достоверное увеличение плотности инфузорий в верхней и нижней частях стекла. В искусственных условиях, где нет перемешивания воды, распределение бактерий определяется их плавучестью. Таким образом, преимущество получают инфузории, занимающие крайнее верхнее положение на стекле (где концентрируются бактерии с положительной плавучестью) и внизу (где концентрируются бактерии с отрицательной плавучестью). При размещении стекол в удалении от дна нижний пик численности не выражен. Менее выражены, по сравнению с верхним и нижним, боковые пики численности инфузорий. Различная выраженность пиков численности в краевых и верхней зоне стекла обуславливают отличия в суммарной плотности особей на вертикально и горизонтально ориентированных стеклах, экспонирующихся в одних условиях.

Следует подчеркнуть, что более пестрая картина пространственной структуры сообществ прикрепленных форм инфузорий характерна для природных субстратов со сложной архитектоникой. Ее особенности можно условно отразить в выделении трех типов архитектоники субстрата, формирующих микробиотопы перифитонных инфузорий: двухмерной, усложненной двухмерной и трехмерной архитектоники.

Микробиотоп *двухмерной архитектуры* характеризуется относительно простой топологией, выраженностью ровных поверхностей со значительной площадью. Благодаря небольшой толщине слоя вытеснения и, как следствие, доступности приносимым течением пищевых частиц, преимущество получают стебельковые формы. Кроме того, такие ниши населены относительно крупными видами инфузорий, которые способны профильтровывать значительные объемы воды. Моделью данного микробиотопа могут служить стекла обрастания.

В перифитонных цилиосообществах данных микробиотопов обычно выделяется один доминантный вид, как правило, – *Vorticella campanula* или *Stentor polymorphus*.

Микробиотоп усложненной двухмерной архитектуры. Топология таких микроместообитаний может быть усложнена обрастанием диатомовых водорослей. Архитектоника пространства определяется сближенностью различных поверхностей, например неплотных зарослей нитчатых водорослей. Расстояние между отдельными водорослями достаточно для накопления пищевых частиц, но не препятствует развитию инфузорий средних размеров. Для таких микробиотопов не выражено доминирование одной из морфоэкологических групп. Преимущество получают виды, способные осваивать субстраты со сложной топологией – стебельковые и мелкие формы. Сидячие и крупные колониальные инфузории практически не встречаются. Такой микробиотоп можно имитировать с помощью намотанных на стекло нитей.

Для таких микробиотопов характерно наличие комплекса доминирующих видов, относящихся к одной или разным морфоэкологическим группам, таких как *Epistylis coronata*, *Vorticella platysoma*, *Vaganicola crystalline* и др.

Микробиотоп *трехмерной архитектуры* характеризуется наиболее сложной архитектурой и высокой степенью фрагментированности пространства. Он представлен в таких микробиотопах, как пазухи листа элодеи или войлокообразные покрытия нитчатых водорослей. Эти микроместообитания не могут населять крупные виды, поэтому преимущество получают мелкие формы инфузорий, на которые приходится до 100 % численности. В меньшей степени представлены раковинные и длинно-стебельковые инфузории, доля которых в численности различных сообществ не превышает 30 и 20 % соответственно. Для имитации данного микробиотопа в качестве субстрата может использоваться вата.

Доминирование одного вида в таких микробиотопах, как правило, не выражено, но комплекс доминирующих видов относится к одной морфоэкологической группе. К наиболее часто отмечаемым на субстратах с усложненной архитектурой относятся виды *Cothurnia angusta* и *Epistylis coronata*.

В природных условиях наиболее сложная архитектура наблюдается при комбинации описанных выше типов микробиотопов и формировании мозаичности субстратов. К таким субстратам относятся элодея, листья жеруш-

ника и деревянные сваи, покрытые нитчатыми водорослями. Благодаря разнообразию микроместообитаний на таких субстратах формируется более сложное сообщество по сравнению с простыми субстратами в одном и том же водоеме (табл. 7.2).

Таблица 7.2

Значение индекса Шеннона для сообществ на простых и сложных по структуре субстратах

Водоем	Пространственно-простой	Пространственно-сложный
Река Вологда	1.95	1.33-3.31
Искусственный водоток (канавы)	1.69	2.1
Рыбинское вдхр.	1.46-2.13	2.09

Выявленный видовой список перифитонных инфузорий водотока увеличивается пропорционально числу исследованных разнотипных субстратов, что подтверждается данными исследований естественного и искусственного водотоков. Количество видов, обнаруженных в водотоке, положительно достоверно коррелирует с количеством исследованных разнотипных субстратов, зависимость аппроксимируется логарифмической функцией (рис. 7.15).

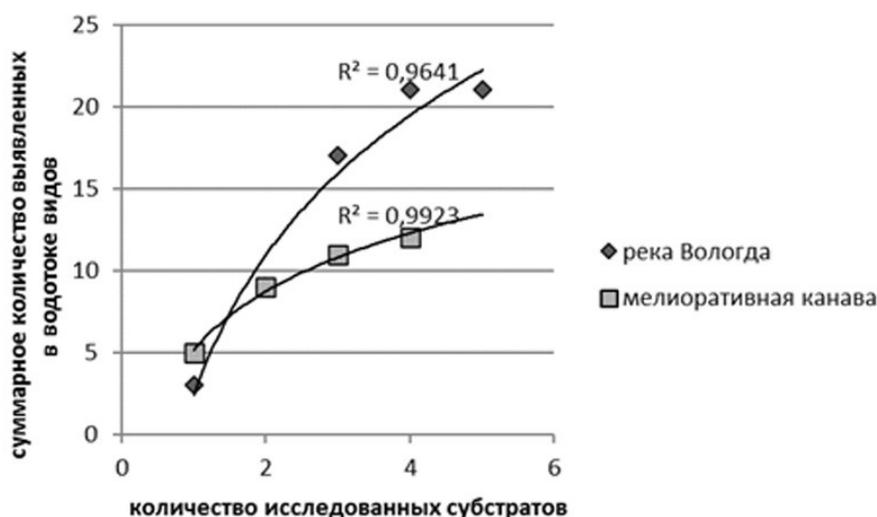


Рис. 7.15. Видовое богатство перифитонных цилиосообществ разнотипных водотоков и количество исследованных субстратов

В то же время цилиосообщества различных микроместообитаний вносят разный вклад в формирование количественных показателей сообщества на уровне микробиотопа. Так, на элодее более 90 % суммарной биомассы и 56 % численности прикрепленных инфузорий приходится на население микроместообитаний, формирующихся на поверхности стебля, где зафиксировано лишь четыре из восьми видов, обитающих на растении.

Исследования, проведенные одновременно на одном и том же участке водотока, но на разнотипных поверхностях, показывают, что фауна прикрепленных инфузорий в большей мере зависит от архитектуры микробиотопа, чем от типа водоема (рис 7.16).

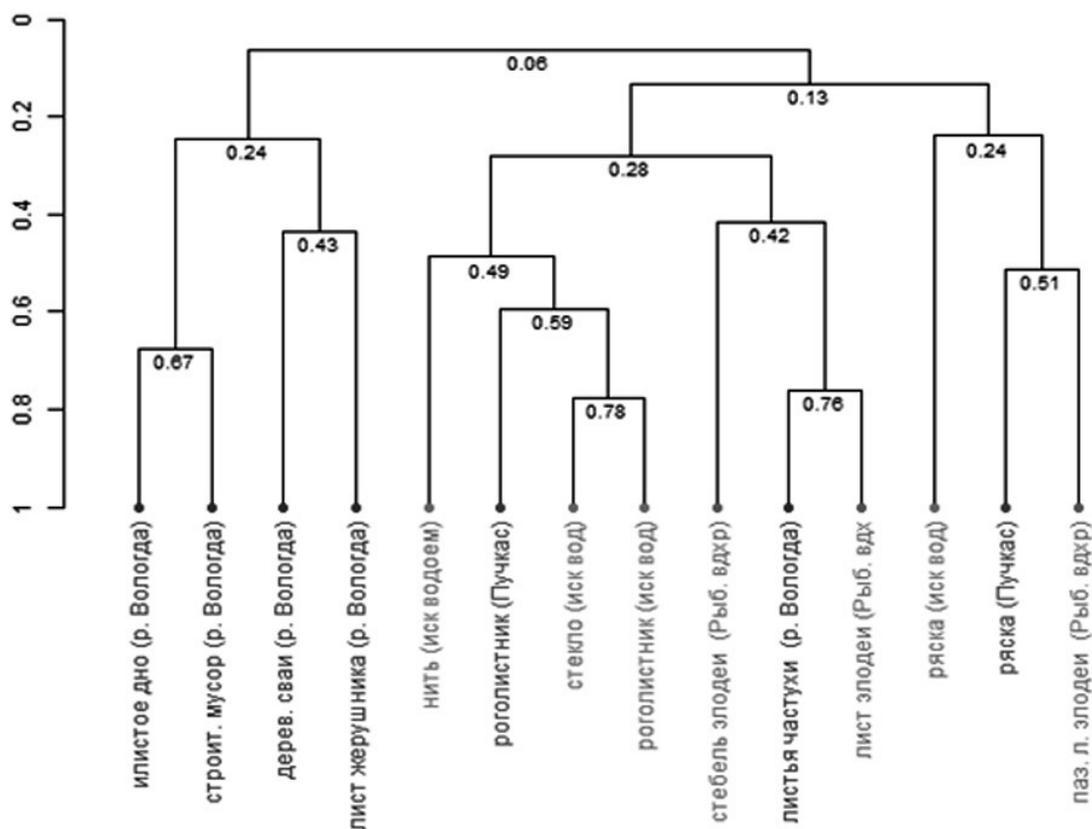


Рис. 7.16. Сходство перифитонных цилиосообществ, формирующихся на различных субстратах в разных водных объектах

По показателям видового состава перифитонные цилиосообщества исследованных водных объектов можно разделить на две макрогруппы. В одну из них попадают сообщества микробиотопов с субстратов из крупных водоемов, таких как Рыбинское водохранилище и река Вологда, в другую – сообщества из мелиоративной канавы и реки Пучкас. Несмотря на принадлежность субстратов к одному типу архитектуры, в каждом из водоемов степень сходства сообществ между собой в макрогруппах отличается. Сообщества различных микроместообитаний небольших заросших водоемов более сходны между собой, чем сообщества разнотипных по архитектуре субстратов из реки Вологды или Рыбинского водохранилища.

Сравнение стоячего водоема и водотоков разного размера показало, что с уменьшением проточности соответственно увеличивается сходство перифитонных цилиосообществ разнотипных субстратов. Это свидетельствует о влиянии течения на формирование разнообразия перифитонных цилиосообществ.

Заключение

В последние десятилетия увеличивается число исследований сообществ перифитонных организмов, в том числе и их зависимость от различных экологических факторов (включая особенности субстрата). Развивается изучение разномасштабной пространственной структуры перифитонных сообществ, зависимости ее от морфологии детерминанта, взаимоотношений эпибионт-носитель. Важным направлением исследований является изучение влияния свойств субстрата на формирование сообществ обрастателей, включая его происхождение и химическую природу, ориентированность в пространстве. Однако приведенный в работе обзор экологических исследований перифитона показывает недостаточную изученность вопросов, связанных с влиянием архитектоники субстрата на формирование сообщества обрастателей.

Результаты нашей работы позволили классифицировать прикрепленных инфузорий по особенностям стратегии освоения субстрата. Таким образом выделено четыре морфоэкологические группы: длинно-стебельковые, коротко-стебельковые, сидячие безраковинные и сидячие раковинные. Показано, что наиболее успешно осваивают субстрат стебельковые формы, составляющие значительную долю численности и биомассы цилиосообществ. Они отличаются наибольшим таксономическим разнообразием, однако большинство представителей относится к роду *Vorticella* sp.

Представители различных морфоэкологических групп по-разному осваивают разные субстраты. Показано, что значимым фактором, влияющим на структуру сообщества, является его архитектура. На основании расчета меры сложности пространства выделены три типа архитектуры субстрата: двухмерная, усложненная двухмерная, трехмерная. На субстратах разной сложности формируются цилиосообщества, отличающиеся различным соотношением морфоэкологических групп, то есть структура перифитонных цилиосообществ в значительной мере определяется особенностями архитектуры. Выявлена зависимость между представленностью морфоэкологических групп стебельковых инфузорий в сообществе и сложностью архитектуры субстрата: положительная ($r=0.73$, $p>0.95$) для мелких форм, отрицательная (-0.67) – для крупных.

Поскольку архитектура субстрата определяет число экологических ниш, от нее зависит и таксономическая структура сообщества микроперифитона. Показано, что в сообществе обрастаний просто организованных субстратов доминировал представитель одного вида стебельковых инфузорий, тогда как на усложненных и сложных субстратах преобладающая морфоэкологическая группа всегда представлена комплексом из двух – четырех доминирующих видов. Как следствие, видовое разнообразие перифитонных цилиосообществ увеличивалось по мере усложнения архитектуры субстрата, что выражалось в изменении значений индекса Шеннона: от 1.9 бит – на простых

субстратах и до 3.3 – на сложных. С другой стороны, формирование таксономического состава и видового богатства цилиосообществ в большей степени зависят от особенностей водного объекта. Масштаб и тип водного объекта находит опосредованное (через его особенности) отражение в степени различий между сообществами цилиоперифитона, формирующимися на различных субстратах.

В природных условиях наиболее сложная архитектура наблюдается при мозаичности субстратов, образованной комбинациями различных типов микробитопов. К таким пространственно-сложным субстратам относятся элодея, листья жерушника и деревянные сваи, покрытые нитчатыми водорослями. Благодаря разнообразию условий на таких субстратах формируется более сложное сообщество по сравнению с простыми субстратами в одном и том же водоеме.

Проведенные исследования обрастания разных типов искусственных субстратов показали, что внесение в водоем нового, с точки зрения архитектуры, субстрата приводит к формированию на нем сообщества, которое по своей структуре может отличаться от типичных для данного водоема. Так, в реке Вологде на деревянных сваях сформировались сообщества, по видовому составу отличающиеся от естественных на 50 %, но характеризующиеся аналогичными показателями видового богатства и разнообразия (гл. 3).

Прогрессирующая антропогенная трансформация водных экосистем обуславливает практическую значимость изучения перифитонных цилиосообществ. Наблюдающиеся в природных и техногенных водных объектах процессы эвтрофирования сопровождаются интенсивным зарастанием, что создает для перифитонных организмов обширные и разнообразные субстраты для заселения. Особого внимания заслуживает проблема появления в водных объектах новых по качеству субстратов и значительного роста их площади за счет хозяйственной эксплуатации и бытового захламления.

Учитывая разнообразие и нетипичность антропогенно принесенных субстратов, а также высокую степень захламленности водных объектов, целесообразно ввести понятие *субстратного загрязнения*. Под ним следует понимать изменение количества и архитектуры погруженных в воду поверхностей в ходе хозяйственной деятельности.

Список литературы

1. Азовский, А.И. Масштабно-ориентированный подход к анализу пространственной структуры сообществ / А.И. Азовский, М.В. Чертопруд // Журнал общей биологии. – 1998. – Т.59. Вып. 2. – С. 117–136.
2. Алеев, Ю.Г. Экоморфология / Ю.Г. Алеев. – Киев: Наукова думка, 1986. – 424 с.
3. Алекперов, И.Х. Свободноживущие инфузории водохранилищ Нахичеванской АССР / И.Х. Алекперов // Гидробиологический журнал. – 1987. – Т. 23. – № 1. – С. 26–31.
4. Алекперов, И.Х. Суточные вертикальные миграции пресноводных инфузорий в водоемах Азербайджана / И.Х. Алекперов // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших: сб. науч. трудов. – Ленинград: Наука, 1990. – С. 70–82.
5. Александров, Б.Г. Зависимость структурно-функциональных свойств морского зообрастания от геометрии твердых субстратов / Б.Г. Александров, Ю.Ю. Юрченко // Экологическая безопасность прибрежных и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – Севастополь: МГИБ, 2000. – С. 367–376.
6. Амбарцумян, М.А. О свободноживущих инфузориях в водоемах Еревана / М.А. Амбарцумян // Известия АН АрмССР. – 1962. – № 15 (3). – С. 87–91.
7. Антонович, С.Д. К вопросу о микробентосе Дубоссарского водохранилища / С. Д. Антонович // Труды Института биологии Молдавии, фил. АН СССР. – 1960. – № 1. – С. 83–91.
8. Афанасьев, Д.Ф. Структурно-функциональные особенности сообществ перифитона Темрюкского залива Азовского моря / Д.Ф. Афанасьев, Т.О. Барабашин, И.Г. Корпакова // Проблемы региональной экологии. – 2009. – № 4. – С. 47–51.
9. Афанасьев, Д.Ф. Характеристика перифитона искусственных рифовых систем Темрюкского залива Азовского моря / Д.Ф. Афанасьев, Т.О. Барабашин, И.Г. Корпакова, Б.Д. Елецкий // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2009. – № 11. – С. 18–31.
10. Афанасьев, С. А. Особенности распределения олигохет в перифитоне в связи с пространственной структурой биотопа / С.А. Афанасьев // II Водные малощетинковые черви: материалы 6 Всесийского симпозиума. – Рига: [б.и.]. – 1987. – с. 38–42.
11. Бабко, Р.В. Количественный учет простейших (Protista, Ciliophora) в эпифитали высших водных растений / Р.В. Бабко, Т.Н. Кузьмина: сб. трудов междунар. симпозиума «Экология свободноживущих простейших». – Тольятти: [б.и.]. – 2011. – С. 11.

12. Баканов, А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А.И. Баканов // Количественные методы в гидробиологических исследованиях: рукопись деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-В87. – [Б.м: б.и.]. – 1987. – С. 37–67.

13. Банина, Н.Н. Peritrichasessilida в биоценозе активного ила / Н.Н. Банина // Протозоология: сб. статей. Вып. 8. – Ленинград: Наука, 1983. – С. 67–84.

14. Банина, Н.Н. Эволюция прикрепленных перитрих с адаптивно-экологической точки зрения / Н.Н. Банина // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших: сб. науч. трудов. – Ленинград: Наука, 1990. – С. 99–117.

15. Бегун, А.А. Влияние поверхности субстрата и времени его экспозиции в море на количественное развитие диатомовых водорослей перифитона / А.А. Бегун, Л.И. Рябушко, А.Ю. Звягинцев // Известия ТИНРО. – 2010. – Т. 163. – С. 247–270.

16. Белова, С.Л. Видовой состав и особенности экологии Ciliophora в реке Москве / С.Л. Белова // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 77. – № 12. – С. 1349–1356.

17. Бойцова, И.Л. Сидячие инфузории отряда Peritricha как комменсалы водных организмов / И.Л. Бойцова. – Ленинград: ЛГУ. Биологический факультет. – 1979. – 24 с.

18. Болотова, Н.Л. Подходы к комплексному пространственно-временному моделированию трансформации водосборов таежной зоны с использованием ГИС-технологий на примере территории Вологодской области // Международный журнал экспериментального образования. – 2014. – № 5-2. – С. 160–161.

19. Бошко, Е.Г. Эколого-фаунистическое изучение комменсалов бокоплавов водоемов Украины / Е.Г. Бошко // Экология водных беспозвоночных: материалы междунар. конф., посвящ. 100-летию Ф.Д. Мордухай-Болтовского (Борок, ИБВВ РАН, 30 октября – 2 ноября 2010). – Ярославль: Принтхаус, 2010. – С. 54–58.

20. Бурковский, И.В. Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем / И.В. Бурковский. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 285 с.

21. Бурковский, И.В. Экология свободноживущих инфузорий / И.В. Бурковский. – Москва: МГУ, 1984. – 208 с.

22. Быкова, С.В. Инфузории озера Раифское (Волжско-Камский биосферный заповедник) / С.В. Быкова, В.В. Жариков // Самарская Лука. – 2009. – Т. 18, № 3. – С. 121–131.

23. Быкова, С.Н. Влияние макрофитов на сукцессию микроперифитонных сообществ / С.Н. Быкова // Биология внутренних вод: материалы докладов XIII Междунар. молодежной школы-конференции (Борок, 23–26 октября 2007 г.). – Нижний Новгород: Вектор ТиС. – 2007. – С. 33–40.

24. Быкова, С.Н. Закономерности и особенности воздействия экологических факторов на формирование микроперифитонных сообществ / С.Н. Быкова // Перифитон и обрастание: теория и практика: материалы междунар. науч.-практич. конф. (Санкт-Петербург, 22–25 октября 2008). – Санкт-Петербург: Барс, 2008. – С. 100–102.

25. Воскабович, Н.Н. Видовой состав коловраток, ассоциированных с макрофитам / Н.Н. Воскабович // Биология внутренних вод. – 2006. – № 4. – С. 47–52.

26. Гаевская, Н.С. Простейшие (Protozoa) / Н.С. Гаевская // Жизнь пресных вод СССР. – 1949. – № 2. – С. 229–310.

27. Герд, С.В. Обзор гидробиологических исследований озер Карелии / С.В. Герд // Труды Карело-Финского отдел. ВНИОРХ. – Т. 11. – Ленинград; Петрозаводск: [б.и.]. – 1946. – С. 27–139.

28. Герд, С.В. Опыт биолимнологического районирования озер Карелии / С.В. Герд // Труды Карело-Финского филиала АН СССР. – Вып. 5. – Петрозаводск: [б.и.]. – 1956. – С. 47–75.

29. Герд, С.В. Биоценозы бентоса больших озер Карелии / С.В. Герд. – Петрозаводск: Карело-Финский государственный университет, 1949. – 197 с.

30. Довгаль, И.В. Адаптации прикрепленных простейших к факторам, связанным с проточностью / И.В. Довгаль, В.А. Кочин // Вестник зоологии. – 1995. – № 4. – С. 19–24.

31. Довгаль, И.В. Находка *Acinetaornata* (Ciliophora, Suctorea) в очистных сооружениях и переописание вида / И.В. Довгаль, Л.А. Константиненко // Вестник зоологии. – 2006. – № 40 (4). – С. 367–369.

32. Довгаль, И.В. Определитель щупальцевых инфузорий (CILIOPHORA, SUCTORIA) фауны Украины / И.В. Довгаль // Вестник зоологии. – 1996. – Отд. выпуск № 2. – С. 42.

33. Довгаль, И.В. Сезонные особенности экологии сосущих инфузорий Украины / И.В. Довгаль // Экология морских и пресноводных простейших: тезисы докл. II Всесоюз. симп. протозоологов (Ярославль, 12–15 сент. 1989 г.). – Ярославль: ВОПР: ИБВВ, 1989. – С. 22.

34. Довгаль, И.В. Влияние проточности на колонизацию щупальцевыми инфузориями (Ciliophora, Suctoria) стекол обрастания / И.В. Довгаль // Гидробиологический журнал. – 1990. – Т. 26, № 2. – С. 37–41.

35. Довгаль, И.В. Гидродинамические факторы эволюции пространственной структуры сообществ обрастания / И.В. Довгаль // Палеонтологический журнал. – 1998. – № 6. – С. 12–15.
36. Довгаль, И.В. Микропространственная структура сообществ перифитонных простейших и ее связь с гидродинамическими факторами / И.В. Довгаль // Вестник ТюмГУ. – 2005. – № 5. – С. 12–23.
37. Довгаль, И.В. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни / И.В. Довгаль // Журнал общей биологии. – 2000. – Т. 61, № 3. – С. 290–304.
38. Довгаль, И.В. Распространение и изменчивость хонотрих (Ciliophora, Chonotrichia) фауны Украины. Сообщение 1. Spirochonagemmipara / И.В. Довгаль // Вестник зоологии. – 2000. – Т. 34, № 4-5. – С. 87–92.
39. Довгаль, И.В. Распространение и изменчивость хонотрих (Ciliophora, Chonotrichia) фауны Украины. Сообщение 2. Heliochonarontica / И.В. Довгаль // Вестник зоологии. – 2001. – Т. 35, № 2. – С. 3–8.
40. Довгаль, И.В. Сезонные изменения в фаунистических комплексах пресноводных щупальцевых инфузорий (Ciliophora, Suctoria) в водоемах Украины / И.В. Довгаль // Вестник зоологии. – 1994. – № 1. – С. 53–58.
41. Дружинина, И.А. Краткий обзор фауны инфузорий литоральной зоны озера Ильмень / И.А. Дружинина // Ученые записки института непрерывного педагогического образования / сост. О.С. Орлов. – Великий Новгород: НовГУ им. Ярослава Мудрого, 1999. – С. 65–68.
42. Дружинина, И.А. Осенняя фауна инфузорий юго-западной части литоральной зоны озера Ильмень / И.А. Дружинина // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных: сб. науч. трудов. – Санкт-Петербург: РГПУ им А.И. Герцена, 2000. – С. 49–65.
43. Дружинина, И.А. Ресничные инфузории сапропеля литоральной зоны озера Ильмень / И.А. Дружинина // Функциональная морфология, экология и жизненные циклы животных: сб. науч. трудов. – Санкт-Петербург: РГПУ им. А.И. Герцена, 2002. – С. 103–114.
44. Дудакова, Д.С. Влияние мелкомасштабных придонных движений воды на пространственное распределение перифитона и мейобентоса скальной литорали / Д.С. Дудакова, М.О. Дудаков, И.А. Мухин, Е.В. Станиславская, Л.Л. Капустина // Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана. Материалы IV Всероссийской научной конференции. ВоГУ. Вологда 19–22 апреля 2018 г. С. 91–100.
45. Дудакова, Д.С. Пространственная сложность скалистой литорали как фактор, влияющий на количественные и структурные характеристики сообществ гидробионтов / Д.С. Дудакова, И.А. Мухин, М.О. Дудаков // Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана. Материалы Межрегиональ-

ной научно-практической конференции / ответственный редактор Ю.Н. Белова. – 2016. С. 39–46.

46. Дуплаков, С.Н. Исследования процесса обрастания в Глубоком озере / С.Н. Дуплаков // Труды гидробиологической станции на Глубоком озере. – [Б.м: б.и.]. – 1925. – Т. 6, вып. 2/3. – С. 20–33.

47. Дуплаков, С.Н. Материалы к изучению перифитона / С.Н. Дуплаков // Труды лимнологической станции в Косине. – [Б.м: б.и.]. – 1933. – Вып. 16. – С. 3–160.

48. Дурнова, Н.А. Биотопическая приуроченность перифитонных хиромид в водоемах Саратовской области / Н.А. Дурнова, М.Ю. Воронин, Е.И. Сухова // Поволжский экологический журнал. – 2011. – № 3. – С. 304–313.

49. Евстигнеева, И.К. Структурно-функциональные особенности черноморского макрофитобентоса в районах с разным ветро-волновым режимом / И.К. Евстигнеева, В.П. Евстигнеев, И.Н. Танковская // Вода и экология: проблемы и решения. – 2019. – № 2 (78). – С. 82–91. DOI: 10.23968/2305-3488.2019.24.2.82-91.

50. Евстигнеева, И.К. Экологическое разнообразие и продукционная характеристика водорослей обрастания твердых субстратов и гидротехнического сооружения в Черном море (мыс мартьян) / И.К. Евстигнеева, И.Н. Танковская // Вестник Удмуртского университета. – 2019. – Т. 29, вып. 3. – С. 346–352.

51. Жариков, В.В. К экологии Metacinetamystacina и Heliophryacollini в обрастании озера Севан / В.В. Жариков // Гидробиологический журнал. – 1987. – Т. 23, № 4. – С. 19–22.

52. Жариков, В.В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ бассейна Волги / В.В. Жариков. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. – 76 с.

53. Звягинцев, А.Ю. Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана / А.Ю. Звягинцев. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – 432 с.

54. Зевина, Г.Б. Обрастания в морях СССР / Г.Б. Зевина. – Москва: МГУ, 1972. – 265 с.

55. Зенкевич, Л.А. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря / Л.А. Зенкевич, В.А. Броцкая // Ученые записки МГУ. Зоология. – 1937. – Вып. 13, № 3. – С. 123–145.

56. Золотарев, В.А. Фауна и биология гетеротрофных жгутиконосцев пресноводного перифитона / В.А. Золотарев, Н.Г. Косолапова // Вестник Тюменского государственного университета. – 2005. – № 5. – С. 62–70.

57. Ильина, Л.Л. Реки Севера / Л.Л. Ильина, А.К. Грахов. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1987. – 128 с.

58. Каменев, А.Г. Видовая структура и биопродуктивность зооперифитона пойменного озера левобережного Присурья / А.Г. Каменев, А.Н. Вельмай-

кина, И.А. Каргина // XXX Огаревские чтения: материалы науч.конф. – Саранск: [б.и.], 2001. – С. 6–8.

59. Карзинкин, Г.С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз»: в 2 ч.: Часть II: Влияние различных факторов на биоценоз / Г.С. Карзинкин // Русский зоологический журнал. – 1927. – № VII (2). – С. 34–76.

60. Кашин, И.А. Сообщества обрастания причальных сооружений в бухтах Житкова и Парис (о-в Русский, залив Петра Великого, Японское море) / И.А. Кашин, С.И. Масленников, Е.В. Смирнова // Научные труды дальрыбвтуза. – 2009. – Вып. 21. Ч. 1. – С. 26–34.

61. Ким, Г.В. Водоросли перифитона Телецкого озера / Г.В. Ким // Сибирский экологический журнал. – 2011. – № 1. – С. 33–41.

62. Ковалева, Г.В. Диатомовые водоросли прибрежной части Азовского моря и сопредельных районов / Г.В. Ковалева // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей: сб. тезисов IX школы диатомологов России и стран СНГ. – Борок: ИБВВ РАН, 2005. – С. 38–39.

63. Ковальчук, А.А. Свободноживущие инфузории внутренних водоемов Украины и их роль в продукционно-деструкционных процессах: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18 / Ковальчук Андрей Анатольевич. – Киев, 1994. – 43 с.

64. Ковешников, М.И. Пространственное распределение зообентоса в водотоках бассейна реки Бия (Алтай) / М.И. Ковешников // Биология внутренних вод. – 2010. – № 3. – С. 66–74.

65. Комулайнен С.Ф. Влияние скорости течения на структуру, распространение и сукцессию фитоперифитона в реках // Труды КарНЦ РАН. – 2013. – № 6. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/vliyanie-skorosti-techeniya-na-strukturu-rasprostranenie-i-suktsessiyu-fitoperifitona-v-rekah> (дата обращения: 19.01.2020).

66. Комулайнен, С.Ф. Питание беспозвоночных перифитона в небольшой реке / С.Ф. Комулайнен // Экология. – 2006. – № 5. – С. 372–378.

67. Константинов, А.С. Зооперифитон / А.С. Константинов, Ю.И. Спиридонов // Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение). – Саратов: СГУ, 1977. – С. 120–132.

68. Корляков, К.А. Метод «царапанных» стекол обрастания для интенсификации изучения структурно-динамических характеристик перифитона / К.А. Корляков // Вестник совета молодых ученых и специалистов Челябинской области. – 2017. – № 3 (18). – Т. 1. – С. 5–14.

69. Корляков, К.А. Удельная поверхность макрофитов и биомасса зоофитоса различных водоемов южного зауралья / К.А. Корляков, Д.Ю. Нохрин // Биология внутренних вод. – 2011. – № 3. – С. 30–34.

70. Костенко, С.М. О составе видов сидячих инфузорий (*Peritricha*, *Sessilina*) на циклопах в окрестностях Киева / С.М. Костенко, В.И. Монченко // Современные проблемы протозоологии: Вильнюс: [б.и.], 1982. – С. 237.

71. Кренева, С.В. Пресноводный микрозоопланктон и его возрастающая роль в гидробиологии / С.В. Кренева, К.В. Кренева // Тезисы докл. VIII съезда гидробиологич. общества РАН: Т. 2. – Калининград: [б.и.], 2001. – С. 137–138.

72. Кренева, С.В. Применение принципа пространственно-временных аналогий в анализе антропогенных сукцессий и концепции индивидуального нормирования нагрузки на водные экосистемы / С.В. Кренева, Г.Г. Матишов, К.В. Кренева // Доклады АН. – [Б.м.: б.и.], 2003. – Т. 388, № 4. – С. 565–567.

73. Кренева, С.В. Роль и возможности сукцессионного подхода для дальнейшего развития экологического контроля вод / С.В. Кренева, К.В. Кренева // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: тезисы докл. XI Междун. симпоз. (Сыктывкар, Республика КОМИ, 11-21 сент., 2001 г.). – Сыктывкар: Коми научный центр УрОРАН, – 2001. – С. 91–92.

74. Кренева, С.В. Система экологического контроля состояния природных вод / С.В. Кренева // Гидробиологический журнал. – 1993. – Т. 29, № 3. – С. 88–96.

75. Крючкова, Н.М. Роль простейших в процессах самоочищения водоемов / Н.М. Крючкова // Успехи современной биологии. – 1968. – Т. 65, вып. 3. – С. 466–475.

76. Кузьмина, Т.Н. Вклад инфузорий (*Protista*, *Ciliophora*) в деструкцию органического вещества консорцией *Ceratophyllum demersum* / Т.Н. Кузьмина // Гидробиологический журнал. – 1999. – Т. 35, № 6. – С. 99–103.

77. Курашев, Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы / Е.А. Курашев. – Санкт-Петербург: Алга-фонд, 1994. – 224 с.

78. Левадная, Г.Д. Наблюдения над процессами обрастания в водохранилище Новосибирской ГРЭС / Г.Д. Левадная // Труды Центр. сиб. бот. сада. – 1964. – Вып. 8. – С. 63–68.

79. Лиела, Р.А. Организация и структура придонных сообществ инфузорий в реках / Р.А. Лиела // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших: сб. науч. трудов. – Ленинград: Наука, 1990. – С. 64–69.

80. Лиела, Р.А. Типологическая характеристика озер Латвии по видовому составу инфузорий / Р.А. Лиела // Гидробиологический журнал. – 1984. – Т. 20, № 2. – С. 13–17.

81. Локальное численное исследование морфологии 3D-реконструкций биологических объектов в величинах SVR – отношения площади к объему / Н.И. Гаврилов, В.Е. Турлапов, И.В. Патрушев, А.В. Семьянов // Вестник Ни-

жегородского университета им. Н.И. Лобачевского. – 2012. – № 5-2. – С. 49–58.

82. Лопичева, О.Г. Особенности динамики фитопланктона Костромского разлива Горьковского водохранилища // Материалы межрегиональной научно-практической конференции «Биологические ресурсы: изучение, использование, охрана» (26–27 февраля 2016 года). – Вологда, 2016. – С. 74.

83. Мажейкайте, С.И. Ресничные инфузории / С.И. Мажейкайте // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / под ред. Л.А. Кутиковой, Я.И. Старобогатова. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1977. – С. 46–98.

84. Мажейкайте, С.И. Протозойный планктон Онежского озера / С.И. Мажейкайте // Зоопланктон Онежского озера. – Ленинград: Наука, 1972. – С. 40–125.

85. Мазей, Ю.А. Пресноводные раковинные амебы / Ю.А. Мазей, А.Н. Цыганов. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 306 с.

86. Макаревич, Т.А. Некоторые методологические и методические аспекты исследования перифитона / Т.А. Макаревич // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований: материалы докл. Междунар. симпозиума (Тюмень, 3–5 февр. 2003 г.). – Тюмень: Опцион-ТМ-Холдинг, 2003. – С. 18.

87. Макаров, Э.В. Анализ пространственной антропогенной сукцессии биоценоза на примере одной из сахалинских рек / Э.В. Макаров, С.В. Кренева, К.В. Кренева // Гидробиологический журнал. – 2002. – № 3. – С. 29–35.

88. Мамаева, Н.В. Вертикальное распределение инфузорий в пелагиали мирового океана / Н.В. Мамаева // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших. – Ленинград: Наука, 1990. – Вып. 13. – С. 9–16.

89. Мамаева, Н.В. Планктонные простейшие Волго-Балтийской водной системы / Н.В. Мамаева, С.И. Мажейкайте // Гидробиологический журнал. – 1974. – Т. XI, № 5. – С. 65–76.

90. Мережковский, К.С. Этюды над простейшими животными севера России / К.С. Мережковский // Труды Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. – Санкт-Петербург: [б.и.], 1877. – Т. 8. – С. 203–378.

91. Миничева, Г.Г. Закономерности формирования фитообрастания от ориентации подводных поверхностей / Г.Г. Миничева, В.Н. Большаков, Е.С. Хомова, А.В. Швец // Морской экологический журнал. – 2011. – № 4. – Т. 10. – С. 56–66.

92. Мовчан, В.А. Простейшие (Protozoa) в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС / В.А. Мочан, А.А. Протасов // Гидробиологический журнал. – 1986. – Т. 22, № 3. – С. 100–103.

93. Мордухай-Болтовская, Э.Д. Материалы по биологии инфузорий Рыбинского водохранилища / Э.Д. Мордухай-Болтовская // Труды Института биологии внутренних вод. – 1965. – № 8 (11). – С. 1–11.

94. Мухин, И. Зависимость видового разнообразия перифитонных инфузорий р. Вологда от типа подстилающего субстрата / И.А. Мухин // Интеллектуальное будущее Вологодского края: тезисы межвуз. науч. студ. конф. – Вологда: Русь, 2006. – С. 181–182.

95. Мухин, И.А. Методологические особенности использования перифитонных инфузорий в качестве тест-объектов биотестирования / И.А. Мухин // Интеллектуальное будущее Вологодского края: сб. статей по итогам Второй межвузов. студ. конф. – Вологда: [б.и.], 2009. – С. 29–35.

96. Мухин, И.А. Анализ изменения гидрохимических показателей рек Содимы и Пельшмы в районе сброса сточных вод / И.А. Мухин, Е.А. Пазгалова // Успехи современного естествознания. – 2010. – № 8. – С. 17.

97. Мухин, И.А. Локальные антропогенные сукцессии в водотоках при формировании сообществ инфузорий / И.А. Мухин // Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: модификация и мониторинг: сб. статей. – Вологда: [б.и.], 2007. – С. 138–141.

98. Мухин, И.А. Нетипичные погруженные поверхности как форма антропогенной трансформации водных перифитонных сообществ / И.А. Мухин // Актуальные проблемы биологии и экологии: материалы докладов XIX Всероссийской молодежной науч. конф. – Сыктывкар: [б.и.], 2012. – С. 251–253.

99. Мухин, И.А. Освоение субстратов разной архитектоники экоморфологическими группами прикрепленных инфузорий / И.А. Мухин // Фундаментальные исследования. – 2013. – № 10 (14). – С. 3115–3119.

100. Мухин, И.А. Особенности микропространственной структуры перифитонных инфузорий, формирующихся на разнотипных субстратах / И.А. Мухин // Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем: тезисы докладов IV Междунар. симпозиума, посвящ. памяти чл.-кор. АН СССР (РАН) Ю.И. Полянского (Тольятти, ИЭВБ РАН, 17-21 окт. 2011 г.). – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 43.

101. Мухин, И.А. Особенности первичной сукцессии перифитонного циллиосообщества на модельных субстратах / И.А. Мухин, Н.Л. Болотова // Проблемы региональной экологии. – 2013. – № 3. – С. 104–107.

102. Мухин, И.А. Особенности пространственного распределения перифитонных инфузорий в зарослях элодеи канадской на примере Моложского плеса Рыбинского водохранилища / И.А. Мухин // Вестник НСО. Серия физико-математические и естественнонаучные дисциплины. Вып. V. – Вологда: ВГПУ. – 2008. – С. 66–70.

103. Мухин, И.А. Перспективы использования перифитонных инфузорий в качестве тест-объектов биоиндикации / И.А. Мухин // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: сб. тезисов докладов II Международной конференции. – Санкт-Петербург: [б.и.], 2011. – С. 114.

104. Мухин, И.А. Применение пространственного анализа к изучению популяций простейших организмов / И.А. Мухин // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2013. – № 8-3. – С. 172–173.

105. Мухин, И.А. Структура сообществ инфузорий, формирующихся на разнотипных субстратах в водоемах / И.А. Мухин // Биология внутренних вод: материалы XV школы-конференции молодых ученых. – Борок: [б.и.], 2013. – С. 279–283.

106. Мухин, И.А. Экологическая структура сообществ перифитонных инфузорий на различных субстратах в естественном и искусственном водотоках / И.А. Мухин // Вода: Химия и экология. – 2013. – № 12. – С. 64–70.

107. Мыльникова, З.М. Динамика численности инфузорий в обрастаниях Рыбинского водохранилища в 1979 г. / З.М. Мыльникова // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. – Ленинград: Наука, 1982. – С. 15–22.

108. Мыльникова, З.М. Структура и динамика протозойного перифитона в прибрежье Рыбинского водохранилища / З.М. Мыльникова // Фауна и биология пресноводных организмов. – Ленинград: Наука, 1987. – С. 120–131.

109. Мыльникова, З.М. Качественный состав и распределение планктонных инфузорий / З.М. Мыльникова // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. – Санкт-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. – С. 191–205.

110. Булатова, Н.А. Структура фитоперифитона на харовых водорослях в озере Нарочь на этапе бентификации экосистемы / Н.А. Булатова // 76-я научная конференция студентов и аспирантов Белорусского государственного университета: материалы конференции: в 3-х частях. – Белорусский государственный университет. – 2019. – С. 290–293.

111. Нестеренко, Г.В. Сравнительная характеристика цилиоценозов на искусственных и естественных субстратах / Г.В. Нестеренко // Жизнь континентальных вод. Часть I. – Ярославль: Ярославльстат, 1989. – С. 58–59.

112. Никитина, Л.И. Видовой состав, сезонная динамика и морфоэкологические особенности цилиофауны аэротенков очистных сооружений / Л.И. Никитина, А.В. Жуков, М.М. Трибун // Вода: химия и экология. – 2011. – № 12. – С. 56–62.

113. Никитина, Л.И. Новые данные по фауне инфузорий малых рек окрестностей г. Хабаровска / Л.И. Никитина, М.М. Трибун // Амурский зоологический журнал. – 2012. – Вып. IV(2). – С. 115–121.

114. Николаев, И.И. Протозоопланктон / И.И. Николаев // Озеро Кубенское: Т. 3: Зоология. – Ленинград: Наука, 1977. – С. 3–44.

115. Новаковский, А.Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН. – 2016. – № 3. – С. 26–30.

116. Празукин, А.В. Формирование биообрастания в структурированном пространстве искусственных рифовых конструкций / А.В. Празукин, Ю.К. Фирсов, Р.И. Ли, В.В. Холодов // Морской биологический журнал. – 2017. – Т. 2. – № 3. – С. 23–39.

117. Природа Вологодской области / Ю.Н. Белова, Н.Л. Болотова, М.Я. Борисов и др.; гл. ред. Г.А. Воробьев. – Вологда: Вологжанин, 2007. – 434 с.

118. Протасов, А.А. Концепции перифитологии на фоне некоторых тенденций развития современной гидробиологии / А.А. Протасов // Вестник ТюмГУ. – 2005. – № 5. – С. 4–12.

119. Протасов, А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах / А.А. Протасов // Сибирский экологический журнал. – 2006. – Т. 13, № 1. – С. 97–103.

120. Протасов, А.А. Старые и новые проблемы исследования перифитона / А.А. Протасов // Биология внутренних вод. – 2005. – № 3. – С. 3–11.

121. Протасов, А.А. Пресноводный перифитон / А.А. Протасов. – Киев: Наук. думка, 1994. – 307 с.

122. Протасов, А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии / А.А. Протасов. – Киев: Академперіодика, 2011. – 704 с.

123. Протасов, А.А. Концептуальные модели процессов контуризации в водных экосистемах / А.А. Протасов // Гидробиологический журнал. – 2013. – № 5. – С. 3–22.

124. Протасов, А.А. О концепции экологической группировки гидробионтов / А.А. Протасов // Морской экологический журнал. – 2008. – Т. VII, № 1. – С. 5–16.

125. Протасов, А.А. Перифитон как экотопическая группировка гидробионтов / А.А. Протасов // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. – 2010. – № 1. – С. 40–56.

126. Протасов, А.А. Распределение и обилие зооперифитона в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС / А.А. Протасов, С.П. Бабариги // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов. – Владивосток: [б.и.], 2009. – С. 327.

127. Протисты: руководство по зоологии: в 3 ч.: Ч. 2. – Санкт-Петербург: Наука, 2007. – 1144 с.

128. Развитие эпибионтов на зоопланктонах в разнотипных водоемах Средней и Нижней Волги / О.В. Мухортова, В.В. Жариков, С.В. Быкова,

Н.Г. Тарасова, Т.Н. Буркова // X Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов. – Владивосток: [б.и.], 2009. – С. 238.

129. Раилкин, А.И. Колонизация твердых тел бентосными организмами / А.И. Раилкин. – Санкт-Петербург: СПбГУ. – 2008. – 427 с.

130. Русанов, А.Г. Продольное распределение водорослей перифитона в реке москве в условиях евтрофирования / А.Г. Русанов, В.М. Хромов // Водные ресурсы. – 2016. – Т. 43, № 3. – С. 307–316.

131. Серавин, Л.Н. Изучение обрастания и биоповреждений морских антропогенных объектов (некоторые итоги и перспективы / Л.Н. Серавин, Ю.С. Миничев, А.И. Раилкин // Экология обрастания в Белом море. – Ленинград: Зоологический институт АН СССР, 1985. – С. 5–28.

132. Синельщиков, Ю.Н. Микроперифитон скальных пород берега Ладожского озера / Ю.Н. Синельщиков // Геоэкологические проблемы европейского севера и Арктики. Материалы межрегиональной молодежной научно-исследовательской конференции. Под общей редакцией Н.К. Максумовой. – 2019. – С. 117–120.

133. Скальская, И.А. Концептуальные и методические проблемы совместного изучения зооперифитона и зообентоса / И.А. Скальская, А.И. Баканов, Б.А. Флеров // Биология внутренних вод. – 2003. – № 4. – С. 3–9.

134. Скальская, И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги / И.А. Скальская. – Рыбинск: [б.и.], 2002. – 256 с.

135. Скальская, И.А. Исследование зооперифитона и зообентоса малой реки / И.А. Скальская // Биология внутренних вод. – 2008. – № 1. – С. 89–98.

136. Станиславская, Е.В. Разнообразие водорослей перифитона в притоках Ладожского озера / Е.В. Станиславская, А.С. Горченко // Новости системы низших растений. – 2005. – Т. 39. – С. 79–98.

137. Тарасов, Н.И. О морском обрастании / Н.И. Тарасов // Зоологический журнал. – 1961. – № 4. – С. 477–489.

138. Тихоненков, Д.В. Локальные и региональные факторы и пространственное распределение гетеротрофных жгутиконосцев наземных биотопов / Д.В. Тихоненков, О.И. Беякова, Ю.А. Мазей // Зоологический журнал. – 2013. – Т. 92, № 4. – С. 379–388.

139. Трифонов, О.В. Перифитон очистных сооружений и перспективы его использования для доочистки сточных вод / О.В. Трифонов, Т.А. Макаревич // Экологический вестник. – 2013. – № 2. – С. 103–108.

140. Турская, С.А. Доминирующие комплексы диатомовых водорослей в различных фитоценозах главного канала Вилейско-минской водной системы / С.А. Турская // Веснік Віцебскага Дзяржаўнага універсітэта. – 2012. – Т. 2, № 68. – С. 51–58.

141. Харитонов, В.Г. Особенности развития сообществ реофильного перифитона в условиях повышенной мутности / В.Г. Харитонов // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2005. – № 3 – С. 74–84.

142. Чорик, Ф.П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии / Ф.П. Чорик. – Кишинев: АН Молд. ССР, 1968. – 251 с.

143. Чорик, Ф.П. Эколого-фаунистические аспекты изучения кругоресничных инфузорий водоемов окрестностей Днестра / Ф.П. Чорик, И.В. Шубернецкий // Биогидроресурсы бассейна Днестра, их охрана и рациональное использование. – Кишинев: Штиница, 1980. – С. 34–76.

144. Шарапова, Т.А. Сравнительная характеристика зообентоса и зооперифитона (на примере малой и средней реки) / Т.А. Шарапова, Р.В. Волкогодина // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2010. – № 10. – С. 180–192.

145. Шарапова, Т.А. Зооперифитон в системе «река-протока-озеро» / Т.А. Шарапова // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2011. – № 11. – С. 125–131.

146. Шарапова, Т.А. Зооперифитон внутренних водоемов Западной Сибири / Т.А. Шарапова. – Новосибирск: Наука, 2007. – 167 с.

147. Шарапова, Т.А. Основные характеристики зооперифитона крупных рек Западной Сибири (Тюменская область) / Т.А. Шарапова // Биология внутренних вод. – 2012. – № 4. – С. 61.

148. Шарапова, Т.А. Пространственная структура зооперифитона малой реки (Западная Сибирь) / Т.А. Шарапова // Биология внутренних вод. – 2010. – № 2. – С. 51–56.

149. Шарапова, Т.А. Пространственное распределение зооперифитона в эвтрофном озере / Т.А. Шарапова // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. – 2005. – № 6. – С. 146–149.

150. Шляхова, Н.А. Количественные показатели развития инфузорий Азовского моря / Н.А. Шляхова // Основные проблемы рыбного хозяйства и охраны рыбохозяйственных водоемов Азово-Черноморского бассейна. – Ростов-на-Дону: Полиграф, 1998. – С. 112–117.

151. Шубернецкий, И.В. Эпибионтные кругоресничные инфузории (Ciliata, Peritricha) низших ракообразных / И.В. Шубернецкий, Ф.П. Чорик // Известия АН МССР. Серия биол., хим. наук. – 1977. – № 2. – С. 61–66.

152. Шубернецкий, И.В. Кругоресничные инфузории и их роль в биологических процессах различных типов водоемов Молдавии / И.В. Шубернецкий // Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших. – Ленинград: Наука, 1990. – С. 83–92.

153. Шубернецкий, И.В. Кругоресничные инфузории основных типов водоемов Молдавии: автореферат дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Шубернецкий Игорь Владимирович. – Москва, 1984. – 18 с.
154. Шубернецкий, И.В. Симфорионтные кругоресничные инфузории водоемов Молдавии / И.В. Шубернецкий // Современные проблемы протозоологии. – Вильнюс: [б.и.], 1983. – С. 397–408.
155. Шубернецкий, И.В. Скорость размножения как показатель интенсивности обменных процессов прикрепленных кругоресничных инфузурий / И.В. Шубернецкий // Известия АН МССР. Серия биол., хим. наук. – 1980. – № 5. – С. 46–50.
156. Шубернецкий, И.В. Энергетический баланс некоторых видов прикрепленных кругоресничных инфузурий / И.В. Шубернецкий // Известия АН МССР. Серия биол., хим. наук. – 1979. – № 5. – С. 62–67.
157. Эргашбаев, И. Планктонные инфузории Нурекского водохранилища и их роль в биологических процессах: автореферат дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Эргашбаев Икримжон. – Минск, 1985. – 16 с.
158. Янковский, А.В. Новые и мало изученные роды ресничных простейших (тип Ciliophora) / А.В. Янковский // Труды Зоологического ин-та / АН СССР. – 1986. – Т. 144. – С. 72–88.
159. Ярошенко, М.Ф. Гидрофауна Днестра / М.Ф. Ярошенко. – Москва: АН СССР, 1957. – 169 с.
160. Ярошенко, М.Ф. О распространении придонных инфузурий в Дубоссарском водохранилище / М.Ф. Ярошенко, Ф.П. Чорик // Известия АН МССР. – 1965. – № 5. – С. 188.
161. Ács, É. Effects of the water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river (River Danube, Hungary) / É. Ács, K.T. Kiss // Hydrobiologia. – 1993. – V. 249. – P. 125–133.
162. Amos, W.B. Structure and coiling of the stalk in the peritrich ciliates *Vorticella* and *Carchesium*. *J. Cell Sci.* 1972, 10, 95–122.
163. Arndt, H. Dynamics of pelagic ciliates in eutrophic estuarine waters: importance of functional groups among ciliates and responses to bacterial and phytoplankton production / H. Arndt, G. Jost, N. Wasmund // *Arch. Hydrobiol.Beih.* – 1990. – № 34. – P. 239–245.
164. Artificial substrates / John Cairns. – Ann Arbor Science Publishers, 1982. – 279 p.
165. Bereczky, M.C. Interspecific relationship of some Suctorina species in the Danube / M.C. Bereczky // *Arch. Protistenk.* – 1990. – № 138. – P. 251–255.
166. Cattaneo, A. Grazing on epiphytes / A. Cattaneo // *limnol Oceanogr.* – 1983. – № 28 (1). – P. 124–132.

167. Corliss, J.O. An interim utilitarian («User-friendly») hierarchical classification and characterization of the Protists / J.O. Corliss // *Acta Protozoologica*. – 1994. – № 33. – P. 1–51.
168. Corliss, J.O. *The Ciliated Protozoa* / J.O. Corliss. – Oxford: Pergamon Press. – 1979. – 455 p.
169. Dexter, J.P., Prabakaran, S., & Gunawardena, J.A. Complex Hierarchy of Avoidance Behaviors in a Single-Cell Eukaryote // *Current Biology*. 2019.10.059.
170. Dovgal, I.V. Tentaculous infusoria (Ciliophora, Suctoria) from the East part of Ukrainian Polesye / I.V. Dovgal // *Vestn. zoologii*. – 1987. – T. 21, № 4. – P. 3–8.
171. Dovgal, I.V. Micro-spatial structure of periphytonic communities: determinal factors / I.V. Dovgal // *Nature Montenegrina*. – 2008. – Vol. 7. – P. 117–123.
172. Foissner, W. Taxonomic and nomenclatural revision of Sladceks list of ciliates (Protozoa: Ciliophora) as indicators of water quality / W. Foissner // *Hydrobiologia*. – 1988. – Vol. 166. – P. 1–64.
173. Foissner, W. Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Bd IV: Gymnostomatea, Loxodes, Suctoria // *Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft* / W. Foissner, H. Berger, H. Blatterer, F. Kohmann. – 1995. – Vol. 1/95. – 540 p.
174. Franca, R.C.S. Structural and successional variability of periphytic algal community in a Amazonian lake during the dry and rainy season / R.C.S. Franca, M.R.M. Lopes, C. Ferragut // *Acta Amazonica*. – 2011. – № 41. – P. 257–266.
175. Gelmboldt, M.V. The new finds of suctorian ciliates (Ciliophora, Suctorea) at the halacarid mites (Acari, Halacaridae) from the Ukrainian coast of the Black Sea / M.V. Gelmboldt, I.V. Dovgal // *Vestn. Zoologii*. – 2005. – Suppl. № 19, part 1. – P. 85–86.
176. Gilbert, J.J. The ciliate epibiont *Epistylispygmaeum*: selection for zooplankton hosts, reproduction and effect on two rotifers / J.J. Gilbert, T. Schroeder // *Freshwater Biol.* 1988. – 3 – 48 – P. 878–893.
177. Green, J.D. Mobilinoperitrich riders on Australian calanoid copepods / J.D. Green, R.J. Shiel // *Hydrobiologia*. – 2000. – Vol. 437. – P. 203–212.
178. Hanamura, Y. Seasonality and infestation pattern of epibiosis in the beach mysid *Archaeomysis* / Y. Hanamura // *Hydrobiologia*. – 2000. – Vol. 427. – P. 121–127.
179. Hilda M. Canter, A.E. Walsby, R. Kinsman & B.W. Ibelings (1992) The effect of attached vorticellids on the buoyancy of the colonial cyanobacterium *Anabaena lemmermannii*, *British Phycological Journal*, 27:1, 65–74.

180. Horner, R.R., Welch E.B. Stream periphyton development in relation to current velocity and nutrients // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1981. – V. 38. – P. 449–457.

181. Huang, B., Pitelka D. R. 1973 The contractile process in the ciliate, *Stentor coeruleus*. I. The role of microtubules and filaments. *J. Cell Biol.* 57, 704–728.

182. Jékely, G., Evolution of phototaxis // *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci.* 2009 Oct 12; 364 (1531): 2795–2808.

183. Jones, C.G. Organisms as ecosystem engineers / C.G. Jones, J.H. Lawton, M. Shachak // *Oikos.* – 1994. – Vol. 69. – P. 373–386.

184. Kahl, A. Urtiereoder Protozoa. Wimpertiereoder Ciliata (Infusoria) / A. Kahl // *Die Tierwelt Deutschlands.* – Jena: G. Fischer, 1930.– 860 p.

185. Klitgaard, A.B. The fauna associated with outer shelf and upper slope sponges (Porifera, Demospongiae) at the Faroe Islands, Northeastern Atlantic / A.B. Klitgaard // *Sarsia.* – 1995. – Vol. 80, № 1. – P. 1–65.

186. Mukhin, I. Integrated approach to the study of submerged surfaces community / I. Mukhin, D. Dudakova, M. Dudakov // *The 4th European Large Lake Symposium – Ecosystem Services and Management in a Changing World (Joensuu, Finland, 24-28 August, 2015).* – P. 38.

187. Mukhin, I. The community of ciliates forming on different substrates / I. Mukhin // *Protist 2012: Oslo, 2012.* – 71 p.

188. Olafsdottir, S.H. Ciliate (Protozoa) epibionts of deep-water asellote isopods (Crustacea): pattern and diversity / S.H. Olafsdottir, J. Svavarsson // *Journal Crust. Biol.* – 2002. – Vol. 22. – P. 607–618.

189. Öztürk, T. The Occurrence of Epizoic Ciliates (Protozoa, Ciliophora) of the Juvenile Flounder, *Platichthys flesus* L., 1758 from Sarıkum Lagoon Lake (Sinop, Turkey) / T. Öztürk, A. Özer // *Turkish Journal of Zoology.* – 2010. – Vol. 34. – P. 321–332.

190. Periphyton effects on bacterial assemblages and harmful cyanobacterial blooms in a eutrophic freshwater lake: a mesocosm study / C. Yingshun, J. Long, K. So-Ra, C. Seong-Jun, O. Hyung-Seok, L. Chang Soo, A. Srivastava, O. Hee-Mock, A. Chi-Young // *Harmful Algae.* – 2011. – Vol. 10. – P. 188–193.

191. Pratt, J. R., & Rosen, B. H. (1983). Associations of Species of *Vorticella* (Peritrichida) and Planktonic Algae. *Transactions of the American Microscopical Society*, 102(1), 48. doi:10.2307/3225924.

192. Report of epibiont *Thecacinetax calix* (Ciliophora, Suctorea) on deep sea *Desmodora* (Nematoda) from the Andaman Sea, Indian Ocean / B. Ingole, R. Singh, S. Sautya, I. Dvogl T. Chatterjee // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Biodiversity Records.* – 2009. – № 6447. – P. 1–4.

193. Ryu, S, *Vorticella: A Protozoan for Bio-Inspired Engineering* / R. Pepper, R. Nagai, R.E. France // *Micromachines.* – 2016. – Vol. 8. – P. 4–25.

194. Sharapova, T.A. Abiotic and biotic Factors affecting zooperiphyton development in waterflow of a cooling water pool / T.A. Sharapova // *Contemporary problems of ecology*. – 2010. – Vol. 3. № 4. – P. 369–373.
195. Sherr, E.B. Heterotrophic dinoflagellates: A significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea/ E.B. Sherr, B.F. Sherr // *Marine Ecology Progress Series*. – 2007. – Vol. 352. – P. 187–197.
196. Song, W. Contribution to the commensal ciliates on *Penaeus orientalis*. I. (Ciliophora, Peritrichida) / W. Song // *J. Ocean Univ. Qingdao*. – 1991. – Vol. 21. – P. 119–128.
197. Song, W. Notes on the poorly-known marine peritrichous ciliate *Zoothamnium plumula* Kahl, 1933 (Protozoa: Ciliophora) an ectocommensal organism from cultured scallops in Qingdao, China / W. Song, AL-RASHEID, KAS, HU, X. // *Acta Protozool.* – 2002. – Vol. 41. – P. 163–168.
198. Stevenson R.J. The simulation and drag of current In: *Algal ecology. Freshwater benthic ecosystems* / Eds. by R.J. Stevensen, M.L. Bothwell, R.L. Lowe. – London: Academic Press, 1996. – P. 321–340.
199. Szlauer-Łukaszewska, A. Succession of Periphyton Developing on Artificial Substrate Immersed in Polysaprobic Wastewater Reservoir / A. Szlauer-Łukaszewska // *Polish J. of Environ. Stud.* – 2007. – Vol. 16, №. 5 – P. 753–762.
200. Threlkeld, S.T. Colonization, interaction, and organization of cladoceran epibiont communities / S.T. Threlkeld, R.L. Willey // *Limnol. Oceanogr.* – 1993. – Vol. 38(3) – P. 584–591.
201. Threlkeld, S.T. The organization of zooplankton epibiont communities / S.T. Threlkeld, D.A. Chiavelli, R.L. Willey // *Trends Ecol. Evol.* – 1993. – № 8:3. – P. 17–321.
202. Utz, L.R.P. Spatial and temporal patterns in the occurrence of peritrich ciliates as epibionts on calanoid copepods in the Chesapeake Bay, USA / L.R.P. Utz, D.W. Coats // *J. Eukaryot. Microbiol.* – 2005. – № 52. – P. 236–244.
203. Utz, L.R.P. Attachment of the peritrich epibiont *Zoothamnium intermedium* Precht, 1935 (Ciliophora, Peritrichia) to artificial substrates in a natural environment // *Braz. J. Biol.* – 2008. – № 68(4). – P. 795–798.
204. Vanjare, A.I. Zooplankton from a polluted river, Mula (India), with record of *Brachionus rubens* (Ehrenberg, 1838) epizoic on *Moinamacrocopa* (Straus, 1820) / A.I. Vanjare, S.M. Padhye, K. Pai // *Opusc. Zool.* – Budapest, – 2010. – № 41(1). – P. 89–92.
205. Vogel, S. *Comparative Biomechanics: Life's physical world* / S. Vogel. – Princeton University Press. – 2003. – 582 p.
206. Weisse, T. The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists / T. Weisse // *Antonie van Leeuwenhoek*. – 2002. – Vol. 81. – P. 327–340.

207. Wetzel, R.G. Opening remarks. Periphyton of freshwater ecosystems / R.G. Wetzel. – The Hague: Dr. W. Junk Publ. – 1983. – 346 p.

208. Wood D.C. The Functional Significance of Evolutionary Modifications found in the Ciliate, *Stentor* // Anderson P.A.V. (eds) Evolution of the First Nervous Systems. NATO ASI Series (Series A: Life Sciences), vol 188. Springer, Boston, MA, 1989. – P. 357.

209. Yudin, A.L. Nuclear differentiation for mating types in the ciliate *Dileptus*anser: A hypothesis / A.L. Yudin, Z.I. Uspenskaya // Cell Biol. Internat. – 2007. – Vol. 31. – P. 428–432.

210. Zhang, N. Influence of substrate type on periphyton biomass and nutrient state at contrasting high nutrient levels in a subtropical shallow lake / N. Zhang, H. Li, E. Jeppesen, W. Li // Hydrobiologia. – 2013. – № 710. – P. 129–141.

Список видов перифитонных инфузорий водных объектов
Вологодской области

Примечание: цифрой в графе обозначен источник, по которому приведены данные: 1 – Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР; 2 – Мамаева, Мажейкайте, 1974; 3 – Мамаева, 1972; 4 – Жариков, 1996. 5 – собственные данные.

Таблица 1

	Вид	р. Вологда	Рыбинское водохранилище	р. Б. Пучкас	Осушительная канава	Сухона	Белое озеро	Рыбинское влх.	р. Шексна	Череповецкое влх.	Сиверское озеро	р. Кубена	Кубенское озеро	Заулкомское озеро	Новинкинское влх.	Вытегорское влх.	Онежское озеро
1	<i>Acinetasp.</i>						1										
2	<i>Ampileptustrachelioides</i>						1										
3	<i>Ascenasiasp.</i>				5		1										
4	<i>Aspidiscacostata</i>	5															
5	<i>Burgaridiumpseudobursaria</i>						1										
6	<i>Bursellaspumosa</i>		4					4									3

Вид	р. Вологда	Рыбинское водохранилище	р. Б. Пучкас	Осушительная канава	Сухона	Белое озеро	Рыбинское влх.	р. Шексна	Череповецкое влх.	Сиверское озеро	р. Кубена	Кубенское озеро	Задломское озеро	Новинкинское влх.	Вытегорское влх.	Онежское озеро
7						1										
8					5											
9						1										
10					5											
11	5															
12	5															
13		2			2	1, 2	2	2	2	2	2	2			2	2
14		2, 4			2	1, 2	2, 4	2	2	2	2	2			2	2
15					5											
16						1										
17	5															
18	5															
19	5															
20	5	5														

Вид	Онежское озеро	Вытегорское влх.	Новинкинское влх.	Зауломское озеро	Кубенское озеро	р. Кубена	Сиверское озеро	Череповецкое влх.	р. Шексна	Рыбинское влх.	Белое озеро	Сухона	Осушительная канава	р. Б. Пучкас	Рыбинское водохранилище	р. Вологда
21	<i>Cyclotrichium-limneticum</i>										1					
22	<i>Cyclotrichium</i> sp.										1					
23	<i>Didiniumnasutum</i>										1					
24	<i>Difflugialimnetica</i>										1					
25	<i>Ehilodonellauncinata</i>														5	
26	<i>Epistylisanastatica</i>														5	
27	<i>Epistylisanastatica</i>										1					
28	<i>Epistyliscoronata</i>															5
29	<i>Epistylisdiaptomi</i>										1					
30	<i>Epistylisplicatilis</i>														5	
31	<i>Epistylisrotans</i>										1					
32	<i>Gastrostylasteni</i>															5
33	<i>Holophryanigricans</i>										1					

Вид	р. Вологда	Рыбинское водохранилище	р. Б. Пучкас	Осушительная канава	Сухона	Белое озеро	Рыбинское влх.	р. Шексна	Череповецкое влх.	Сиверское озеро	р. Кубена	Кубенское озеро	Зауломское озеро	Новинкинское влх.	Вытегорское влх.	Онежское озеро
34					5											
35						1										
36					5											
37					5											
38						1										
39		2				2	2	2	2						2	2
40						1										
41					5											
42						1										
43	5															
44					5											
45					5											
46					5											

Вид	р. Вологда	Рыбинское водохранилище	р. Б. Пучкас	Осушительная канава	Сухона	Белое озеро	Рыбинское влх.	р. Шексна	Череповецкое влх.	Сиверское озеро	р. Кубена	Кубенское озеро	Зауломское озеро	Новинкинское влх.	Вьегорское влх.	Онежское озеро
47	<i>Rhabdostylasp.</i>	5														
48	<i>Scyphidiarugosa</i>	5														
49	<i>Spathidiumspatula</i>					1										
50	<i>Spirostomumsp.</i>					1										
51	<i>Stentorpolymorphus</i>	5	5	5												
52	<i>Stentor Roeseli</i>					1										
53	<i>Stentorsp.</i>	5														
54	<i>Stokesiavernalis</i>					1										
55	<i>Strobilidiumcaudatum</i>			5	5											
56	<i>Strobilidiumvelox</i>		2		2	2	2	2	2		2	2				
57	<i>Strombidiummirabile</i>					1										
58	<i>Strombidiumviride</i>					1, 2		2	2				2			2
59	<i>Strongylidiumlan- ceolatum</i>					1										
60	<i>Stylonichiasp.</i>				5											

	Вид	р. Вологда	Рыбинское водохранилище	р. Б. Пучкас	Осушительная канава	Сухона	Белое озеро	Рыбинское влх.	р. Шексна	Череповецкое влх.	Сиверское озеро	р. Кубена	Кубенское озеро	Зауломское озеро	Новинкинское влх.	Вьггорское влх.	Онежское озеро
61	<i>Suktoriasp</i>					5											
62	<i>Tintinnidiumfiuviatile</i>		2		2		1, 2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
63	<i>Tintinnidiumpusillum</i>						1										
64	<i>Tintinnopsis cylindrata</i>		2				2	2	2				2				
65	<i>Tokophrya cyclopum</i>						1										
66	<i>Tokophrya quadripartite</i>	5															
67	<i>Tracheliusovu</i>					5											
68	<i>Uroleptus sp.</i>					5											
69	<i>Urosonabuetschlie</i>					5											
70	<i>Urotrichapelagica</i>		4				1	4									3
71	<i>Urozonasp</i>					5											
72	<i>Vaganicolacrystallina</i>	5		5													
73	<i>Vaganicolaingenita</i>	5															
74	<i>Vaginicolacristallina</i>						1										
75	<i>Vaginicolagigantea</i>	5															
76	<i>Vaginicolasp</i>		5														

Вид	р. Вологда	Рыбинское водохранилище	р. Б. Пучкас	Осушительная канава	Сухона	Белое озеро	Рыбинское влх.	р. Шексна	Череповецкое влх.	Сиверское озеро	р. Кубена	Кубенское озеро	Зауломское озеро	Новинкинское влх.	Вьгеторское влх.	Онежское озеро
77	<i>Vaginicolavestita</i>	5		5												
78	<i>Vorticellaanabaena</i>					2			2		2		2		2	
79	<i>Vorticellacampanula</i>		5	5	5											
80	<i>Vorticellaconochili</i>			5												
81	<i>Vorticellaconochili</i>					1										
82	<i>Vorticellalutea</i>	5														
83	<i>VorticellaMicrostoma</i>				5											
84	<i>Vorticellanatan</i>	5														
85	<i>Vorticellaplatysoma</i>			5	5											
86	<i>Vorticellasp</i>		5	5	5											
87	<i>Vorticellasphaerica</i>					1										
88	<i>Vorticellaverrucosa</i>			5												
89	<i>Vorticella. difficilis</i>				5											
90	<i>Zootgamniumalternas</i>				5											
91	<i>Zootgamniumprocerius</i>				5											

Научное издание

Мухин Иван Андреевич

**ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРИФИТОННЫХ
ЦИЛИОСООБЩЕСТВ
НА РАЗНОТИПНЫХ СУБСТРАТАХ**

Монография

Подписано в печать 26.06.2019. Формат 60 × 84/16
Уч.-изд. л. 9,5. Усл. печ. л. 10,0. Тираж 500 экз. (1-й з-д 1–25). Заказ № 25

ФГБОУ ВО «Вологодский государственный университет»
160000, г. Вологда, ул. Ленина, 15