

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ПЕРИФИТОННЫХ ИНФУЗОРИЙ на РАЗЛИЧНЫХ СУБСТРАТАХ в ЕСТЕСТВЕННОМ И ИСКУССТВЕННОМ ВОДОТОКАХ

Проанализирована экологическая структура сообществ перифитонных инфузорий на естественных и искусственных субстратах в зависимости от архитектоники их поверхности. Показано, что структура сообществ и количественные показатели зависят в большей степени от характера субстрата, чем от типа водотока.

Введение

Проблеме формирования структуры сообществ посвящено большое число исследований, включая изучение зависимости пространственного распределения организмов от архитектоники среды [1, 2 и др.]. Наиболее отчетливо эта связь выражена в сообществах перифитонных организмов в условиях конкуренции и ограниченности субстрата [3]. Поэтому прикрепленные сообщества являются удобным объектом для изучения факторов, влияющих на их экологическую структуру.

Инфузории являются хорошей модельной группой для изучения сообществ, благодаря, в первую очередь, небольшим размерам и быстрому чередованию поколений. Микросообщества, помимо динамичности, характеризуются компактностью, что позволяет наблюдать их в ограниченных объемах воды.

На примере цилиоперифитонных сообществ можно изучать сложную экологическую структуру, т.к. прикрепленные инфузории, благодаря разнообразию морфологических адаптаций, имеют большое число экологических форм.

И.А. Мухин*, ассистент кафедры зоологии и экологии, ФГБОУ ВПО Вологодский государственный педагогический университет

Показано, что наиболее выраженное и непосредственное влияние на сообщества перифитона оказывает архитектура пространства, которая определяет специфичность мест прикрепления отдельных видов [4, 5]. В меньшей степени изучено влияние архитектоники среды на формирование образований на уровне структуры сообществ. Поэтому целью нашей работы является анализ специфики экологической структуры сообществ цилиоперифитона в зависимости от архитектоники различных субстратов в естественном и искусственном водотоках.

Материалы и методы исследования

Для изучения особенностей структуры сообществ перифитонных инфузорий выбраны два различных водотока: естественный (река) и искусственный (канавы). Последний является частью осушительной системы дачных участков в пригороде г. Вологды и через сеть водотоков сообщается с р. Вологдой. Он характеризуется значительной антропогенной нагрузкой (активное водопользование, стоки с дачных участков и др.). Это небольшой (около 2 м шириной и 1,5–0,5 м глубиной) зарастающий водоток со слабо выраженным течением. Характерно сильное колебание уровня воды в течение сезона — вплоть до полного пересыхания.

Для сравнения был выбран водоток, характеризующийся сходными условиями, но имеющий естественное происхождение и не испытывающий значительной антропогенного воздействия. Р. Большой Пучкас — правый приток р. Сухона, вытекающий из оз. Кубенского, длиной 21 км [6]. Это заросший водной растительностью водоток глубиной в среднем 1,5–2 м, который в ме-

*Адрес для корреспонденции: ivmukhin@mail.ru

женный период сильно мелеет. Сбор материала проводился в июле, в период интенсивной вегетации растений.

Для изучения обрастаний выбраны два микробиотопа, отличающихся по своей архитектонике — поверхность листецов ряски и стебля роголистника. У ряски нижняя сторона растения представляет собой просто устроенную поверхность, но обладает рядом особенностей. К ним относятся пространственная ориентация поверхности обрастания, обращенная вниз, и расположение ряски непосредственно на поверхностной пленке воды. Эти особенности микроместообитания влияют на трофические условия для инфузорий, обитающих на поверхности растения. Здесь не происходит аккумуляции детрита, но при богатом минеральном питании создаются условия для развития фотосинтезирующих организмов, в т.ч. и бактерий.

Для сравнения было выбрано сходное с точки зрения архитектоники, но ориентированное вертикально микроместообитание, поскольку на материалах мезоперифитона было показано различие сообществ обрастателей, формирующихся на различно ориентированных поверхностях [7]. Это поверхность стебля роголистника, которая характеризуется значительной площадью и отсутствием микрорельефа. Однако особенностью данного микроместообитания является конкуренция за субстрат инфузорий с диатомовыми водорослями. Последние более активно осваивают поверхность стебля по сравнению с листецами ряски, покрытыми кутикулой.

Для выявления зависимости структуры сообщества от сложности архитектоники субстрата в условиях искусственного водотока проводилась закладка искусственных субстратов с различными типами поверхности. В качестве стандартного субстрата использованы стекла обрастания. Более сложно организованный субстрат моделировался с помощью нити, ориентированной в воде также вертикально. Искусственные субстраты подвешивались в средней части водоема на глубине 20 см, соответствующей глубине сбора обрастаний со стебля роголистника. Дополнительным фактором, влияющим на формирование перифитонного цилиосообщества через трофические условия, являлась высокая антропогенная нагрузка на данный водоток.

Обрастания со стеблей роголистника соскабливались с помощью скальпеля. Листецы ряски для минимизации потери материала просматривались под микроскопом на просвет и с помощью верхнего освещения. Все пробы отбирались на небольшом расстоянии друг от друга — на протяжении 10 м береговой линии для исключения влияния факторов, не связанных с пространственной организацией субстрата.

Анализ сходства сообществ осуществлялся с помощью пакета «GRAPHS», дендрограмма сходства

построена методом средних расстояний по показателям, рассчитанным по коэффициенту Съёрсена-Чекановского. Биомассу клеток определяли объемным методом, уподобляя её геометрической фигуре и измеряя их линейные размеры; плотность полагали равной единице [8].

Определение проводилось прижизненно, с помощью бинокулярного микроскопа с увеличением 15x10, 15x20 и 15x40 по стандартным определителям [9, 10].

Для выявления особенностей структуры сообществ прикрепленных инфузорий изучался видовой состав, их численность и биомасса. Для сравнения экологического разнообразия инфузорий разработана экологическая классификация форм прикрепленных инфузорий (табл. 1). Выделение экологических форм осуществлялось по критериям, связанным с характером освоения пространства инфузориями. В качестве основы для выделения экоморф использовались ключевые с точки зрения адаптации к прикрепленному образу жизни особенности морфологии и типа питания инфузорий. Для экологической классификации прикрепленных инфузорий выбраны следующие критерии.

- ♦ Колониальность. Способность образовывать колонии характерна для прикрепленных инфузорий различного систематического положения. Часто образование колоний является следствием вегетативного размножения, к которому инфузории переходят для быстрого освоения свободного субстрата.

- ♦ Стебелек. Наличие стебелька, его длина относительно размеров особи и способность к сокращению. Стебелек — распространенный среди инфузорий способ прикрепления. Он обеспечивает удаление цитостома от субстрата, позволяя охватить больший объем воды. Кроме того, сократимый стебелек (как, например, у представителей семейства *Vorticellidae*) обуславливает некоторую подвижность особи, что имеет и защитную функцию.

- ♦ Размер особи. Среди инфузорий встречаются сильно различающиеся по линейным размерам виды. В то же время размер особи определяет не только тип и характер питания, но и обуславливает возможность освоения микробиотопов различной архитектоники, пригодных для её существования. В соответствии с общепринятыми стандартами к мелким особям относили инфузорий размером до 50 мкм, к средним — 50-120 мкм, а более 120 мкм — к крупным [11].

- ♦ Тип питания. Большинство прикрепленных цилиат — фильтраторы, однако среди перифитонных форм встречаются хищники — сосущие инфузории. Условно к хищникам относят инфузорий, которые питаются другими инфузориями [12].

- ♦ Наличие раковины (домика). Раковина характерна для многих видов прикрепленных инфузорий. Она не только выполняет защитную функцию, но и обуславливает ряд особенностей, связанных

Таблица 1

Экологические формы прикрепленных инфузорий

Название экологической формы	Признаки					Типичный род
	Колониальность	стебелек	размер	питание	домик	
Колониальные*	Колониальные формы	Сократимый	Размер отдельных зоидов — средний	Фильтраторы (бактериофаги)	Отсутствует	<i>Zoothamnium</i>
Стебельковые	Не колониальные	Длинный, сократимый	Средний (с учетом стебелька — до крупного)	Фильтраторы (бактериофаги)	Отсутствует	<i>Vorticella</i>
Сидячие	Не колониальные	Отсутствует	Крупный, очень большой	Фильтраторы (бактериофаги или хищники)	Как правило, отсутствует, или покрывает менее чем 1/3 тела	<i>Stentor</i>
Мелкие колониальные	Колониальные формы	Присутствует, как правило, несократимый	Мелкий	Фильтраторы (бактериофаги)	Отсутствует	<i>Epistylis</i>
Мелкие стебельковые*	Не колониальные	Не более чем в два раза превышает длину тела или меньше, как правило, несократимый	Мелкий	Фильтраторы (бактериофаги)	Отсутствует	<i>Epistylis</i>
Мелкие сидячие*	Не колониальные	Отсутствует	Мелкий	Фильтраторы (бактериофаги)	Отсутствует	<i>Stentor</i>
Раковинные	Как правило, не колониальные	Отсутствует	Мелкий, редко средний	Фильтраторы (бактериофаги)	Присутствует, покрывает половину или более тела	<i>Vaginicola</i>

Примечание: * отмечены экологические формы, которые не были отмечены на исследованных субстратах и описаны по исследованиям автора или литературным данным [13].

с прикреплением инфузории к субстрату. Возможность спрятаться в раковину одновременно делает особей менее мобильными, ограничивая свободу расположения цитостома пространством около устья домика.

Результаты и их обсуждение

Сравнительный анализ показал, что более богатый видовой состав сообществ обрастателей естественных субстратов характерен для р. Большой Пучкас, где обнаружено 8 видов прикрепленных инфузорий. В искусственном водотоке в обрастаниях с макрофитов отмечено меньшее число видов — 6 (табл. 2). Однако в целом, с учетом обрастаний искусственных субстратов, список видов этого водотока включает 12 видов прикрепленных инфузорий.

Анализ сходства видового состава показал, что изученные сообщества прикрепленных инфузорий распределяются на дендро-

грамме в группы, которые объединяются архитектурой субстрата. Сходство между сообществами с одинаковым местоположением в каждом из водотоков менее выражено (рис. 1).

По видовому составу достаточно отчетливо выделяется три группы сообществ. В первую группируются сообщества, формирующиеся на растениях ряски в естественном и искусственном водотоках и на поверхности стекол. Закономерным является большее средство сообществ стекол обрастания и листов ряски, взятых из одного водоема. Вторая группа включает обрастателей стеблей роголистника и искусственного нитевидного субстрата. Отдельно располагаются на дендрограмме сообщества со стеблей роголистника из реки.

Для выявления специфики формирования экологической структуры сообществ проанализировано разнообразие экоморф инфузорий в различных микроместообитаниях. С этой целью определялась их пред-

ставленность в микробиотопе, которая рассчитывалась как среднее между долями видов в общей численности и биомассе (рис. 2).

Выявлено, что в большинстве случаев в сообществе доминируют стебельковые формы, как наиболее распространенные и крупные инфузории. Лишь в сообществах с листецов ряски их представленность составляет 38 %, тогда как доля сидячих инфузурий достигает 40 %.

Следует отметить, что меньшее число стебельковых форм на горизонтальных поверхностях — листецах ряски наблюдается в обоих исследованных водотоках. Это связано, по-видимому, с худшей трофической ситуацией, складывающейся под по-

Ключевые слова:

перифитонное цилио-сообщество, архитектура субстрата, экологическая структура сообщества

верхностью листеца. Стебелек позволяет инфузурии поднять цитостом над поверхностью субстрата, охватывая фильтрацией большие объемы воды. Однако, т.к. микробиотоп представляет собой нижнюю сторону листеца, удаление от субстрата происходит в сторону толщи воды, которая не так богата пищевыми частицами, как слои воды, расположенные вдоль поверхности субстрата. В силу этих причин уменьшается как доля, так и общее количество стебельковых инфузурий. Преимущество получают сидячие формы, которые охватывают фильтрацией объемы воды, расположенные в непосредственной близости от субстрата. Появление крупных хищных инфузурий позволяет предположить наличие их

Таблица 2

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

Водоток и субстрат	Искусственный				Естественный	
	Ряска	роголистник	стекло	нить	ряска	роголистник
вид	Биомасса / численность					
<i>Cothurnia annulata</i> Stokes, 1885	0,02/1,5	-	0,01/1,4	-	0,06/4	-
<i>Cothurnia imbersis</i> Ecrenberg, 1831	-	-	-	1,14/14,3	-	-
<i>Cothurnia</i> sp.	-	0,09/8,8	0,004/0,3	-	-	0,07/6,4
<i>Epistylis anastatica</i> Linnaeus, 1767	-	-	-	-	0,08/2,7	-
<i>Epistylis coronata</i> Nusch, 1970	0,09/3	-	0,19/6,6	-	0,13/4,3	0,10/3,6
<i>Stentor roeseli</i> Ecrenberg, 1831	3,60/1,5	-	1,53/0,6	-	1,6/0,6	1,73/0,7
<i>Vorticella platysoma</i> Stokes, 1887	0,50/5	1,14/11,4	1,24/12,4	-	1,20/12	0,73/7,9
<i>Vaginicola crystallina</i> Ehrenberg 1830	-	-	-	-	0,18/5,3	-
<i>Vaginicola gigantea</i> D'Udekem, 1862	-	-	-	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> Ehrenberg 1831	-	13,95/55,8	8,49/33,9	8,36/33,4	-	2,40/9,6
<i>Vorticella conochili</i> Stokes 1889	-	1,58/15,8	-	-	-	0,72/7,2
<i>Vorticella vestita</i> Fromentel, 1876	0,55/5,5	1,18/11,8	-	-	-	-
<i>Vorticella</i> sp.	-	-	-	1,90/12,7	2,13/21	0,60/6
Всего видов	6	6	7	5	8	8

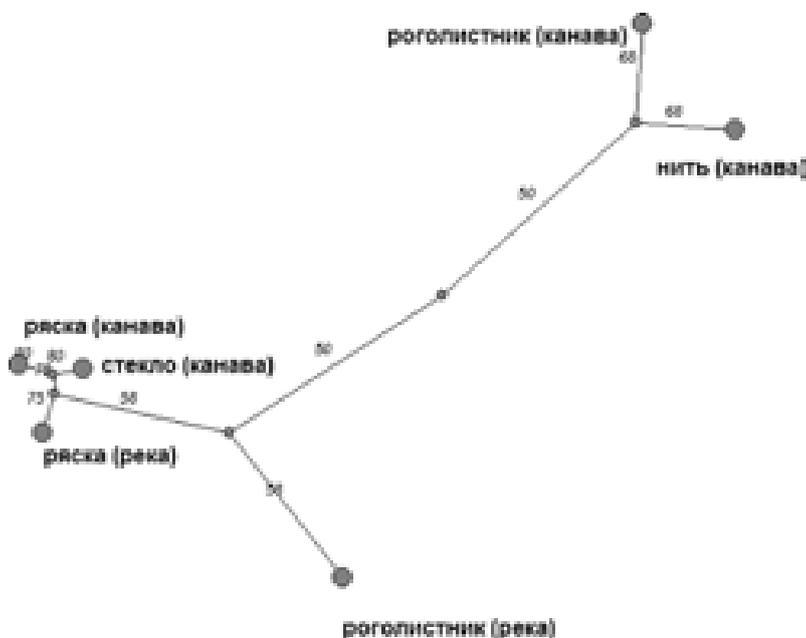


Рис. 1. Дендрограмма, построенная по видовому сходству сообществ.

пищи — планктонных инфузорий. Большой вклад сидячих инфузорий в сообщество обрастаний листецов ряски из искусственного водотока, по сравнению с аналогичными сообществами из р. Большой Пучкас, говорит о более высокой степени его органического загрязнения. 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 при-

чиной низкой, по сравнению с аналогичными показателями, суммарной численности прикрепленных инфузорий в сообществах обрастаний ряски из канавы. Но, поскольку данный вид обладает высокой биомассой, суммарная биомасса различается незначительно.

Таким образом, специфичность условий, формирующихся вдоль поверхности листецов ряски, практически нивелирует незначительные различия в трофическом статусе водоемов на уровне показателей численности и биомассы прикрепленного сообщества. Однако на вертикально-ориентированных поверхностях стеблей роголистника создаются условия для аккумуляции пищевых частиц. Следовательно, трофность и другие особенности водоема (такие, как скорость течения) сказываются на формировании фауны этих микроместообитаний. По всей видимости, действие не связанных с архитектурой среды факторов определяет обособленное положение сообществ стеблей роголистника естественного водоема на дендрограмме.

В условиях однородного, ровного субстрата преимущество получают стебельковые инфузории. Именно они, в силу особенностей морфологии, способны более эффективно осваивать пространство. Этому способствует как вынос зоида на некоторое удаление от субстрата, что снижает конкуренцию за место прикрепления, так и его подвижность. Численность же представителей других групп остается на одном уровне.

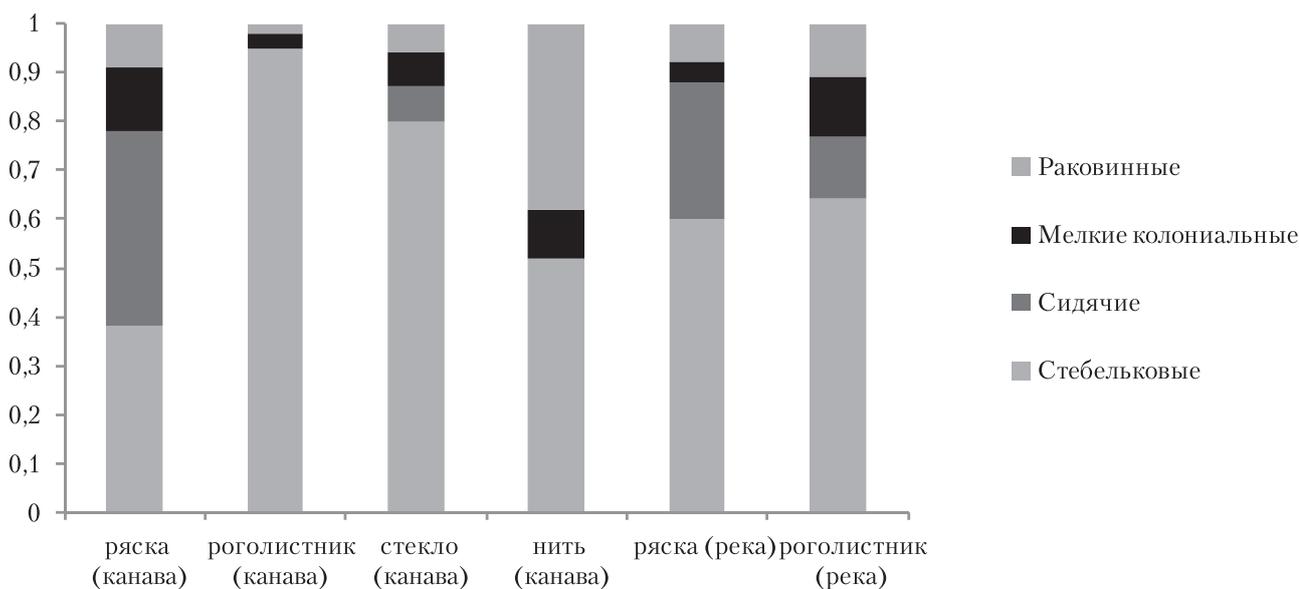


Рис. 2. Представленность инфузорий различных экологических форм в сообществах обрастаний различных субстратов.

Маленькие формы, лишенные стебелька, занимают значительную площадь на поверхности субстрата, потому их общая численность в большей мере зависит от доступной для прикрепления площади. Это предопределяет рост численности сообщества, преимущественно, за счет увеличения численности стебельковых форм. Таким образом, доля их в общей численности возрастает вместе с ростом численности и биомассы всего сообщества, достигая 90 %.

На поверхности искусственного субстрата, имеющего сложную волокнистую структуру, доступная для прикрепления площадь возрастает. Это дает преимущество мелким, в том числе и раковинным, формам. В этих условиях их численность сравнима или даже превосходит численность стебельковых видов (*табл. 2*). Именно сложноорганизованные субстраты характеризуются наибольшими значениями видового разнообразия.

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

Заключение

В ходе изучения естественного и искусственного водотока установлено, что видовой состав перифитонных цилио-сообществ макрофитов составляет восемь и шесть видов инфузорий, соответственно. Список обнаруженных в искусственном водотоке видов увеличивается в два раза (до двенадцати), благодаря использованию модельных экологических ниш на искусственных субстратах.

Суммарная численность инфузорий в различных микроместообитаниях значительно различается и колеблется от 19 до 122 тыс. экз./м². Наибольшая численность характерна для обрастаний стеблей роголистника, наименьшая для нижней поверхности листецов ряски, что связано с ухудшением условий аккумуляции пищевых частиц.

Представленность экологических групп инфузорий отличается в сообществах с разных субстратов. Выраженное доминирова-

ние одной группы (длинностебельковых инфузорий) характерно для сообщества однородных субстратов — поверхности стеблей роголистника, где их представленность превышала 90 %.

Анализ сходства видового состава показывает, что более сходны сообщества, формирующиеся на однотипных субстратах, даже расположенных в разных водоёмах. В тоже время сообщества из одного водоёма ближе друг к другу по количественным показателям, таким, как биомасса и показатели выравненности. Таким образом, можно заключить, что качественные особенности сообществ зависят в большей степени от архитектуры субстрата, а количественные — от характеристик водоёма.

Исходя из экологии различных видов и характера их расположения на субстрате, выделено семь экологических групп прикрепленных инфузорий. Адекватность классификации подтверждается данными, полученными при анализе сходства экологической структуры сообществ перифитона с разнотипных субстратов, имеющих различную архитектуру.

Следовательно, характеристики субстрата, включая его архитектуру, а также вертикальную или горизонтальную ориентацию в пространстве, являются определяющими факторами формирования экологической структуры сообщества цилио-перифитона. Кроме того, характеристики субстрата определяют условия аккумуляции пищевых частиц; соответственно изменяется трофическая ситуация в микроместообитании, что, в свою очередь, влияет на специфику формирования сообществ в разных водотоках. Таким образом, при установлении трофического статуса водоёма по показателям развития прикрепленных микросообществ необходимо учитывать архитектуру субстрата.

Литература

1. Шарапова Т. А. Пространственная структура зооперифитона малой реки (Западная Сибирь) // Биология внутренних вод. 2010, № 2. С. 51–56.
2. Левадная Г. Д. Наблюдения над процессами обрастания в водохранилище Новосибирской ГРЭС // Тр. Центр. сиб. бот. сада. 1964. Вып. 8. С. 63–68.
3. Протасов А. А. Концепции перифитологии на фоне некоторых тенденций развития современ-

ной гидробиологии. // Вест. Тюмен. ун-та. 2005. № 5. С. 4–12.

4. Довгаль И. В. Распространение и изменчивость хонотрих (Ciliophora, Chonotrichia) фауны Украины. Сообщение 1. *Spirochona gemmipara* // Вестник зоологии. 2000. Т. 34, № 4–5. С. 87–92.

5. Мухортова О. В. 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 // Тез. докл. X Съезда Гидробиологического общества при РАН.. Владивосток: Дальнаука. 2009. С. 238.

6. Белова Ю. Н. Природа Вологодской области / Ю. Н. Белова, Н. Л. Болотова, М. Я. Борисов и др. Вологда: Вологжанин, 2007. 434 с.

7. Шарাপова Т. А. Пространственное распределение зооперифитона в эвтрофном озере // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2006. № 6. С. 146–149

8. Мамаева Н. В. Микрозоопланктон открытой части Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 168–174.

9. Kahl A. Urtiere oder Protozoa I: Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) eine Bearbeitung der freilebenden und ectocommensalen Infusorien der Erde, unter Ausschluss der marinen Tintinnidae // Die Tierwelt Deutschlands. Jena: 1930. P. 1–186.

10. Foissner W. A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologist as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology // Freshwater Biology. 1996. № 35. P. 375–482.

11. Кренева К. В. Экология массовых видов планктонных инфузорий Азовского моря. Автореф. дис... канд. биол. наук. Мурманск, 2006. 25 с.

12. Курилов А. В. Инфузории прибрежных биотопов Одесского залива // Экология моря. 2000. Вып. 52. С. 9–11.

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

I.A. Mukhin

ECOLOGICAL STRUCTURE OF PERIPHYTON CILIOCOMMUNITY ON DIFFERENT SUBSTRATES IN NATURAL AND ARTIFICIAL WATERCOURSES

The ecological structure of periphyton communities of ciliates was analyzed using natural and artificial substrates in depending on their surface architectonics. It was shown that community structure and quantitative measures depend more on substrate nature than on watercourse type.

Key words: raised periphyton ciliocommunity, architectonics of substrate, ecological structure of community