

УДК 592.16

ЕСТЬ ЛИ СВЯЗЬ МЕЖДУ РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ И ЗОНАЛЬНОСТЬЮ МОРСКОЙ ПЕСЧАНОЙ ЛИТОРАЛИ?

© 2015 г. Д. В. Тихоненков¹, И. В. Бурковский², Ю. А. Мазей³¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет³Пензенский государственный университет, Пенза

e-mail: tikho-denis@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.09.2014 г.

Исследованы особенности распределения гетеротрофных жгутиконосцев в соответствии с зональностью илисто-песчаной литорали в Белом море. В губе Грязной Чернореченского эстуария Кандакшского залива обнаружено 64 вида и формы гетеротрофных флагеллят. Три вида (*Ploeotia tenuis*, *Salpingoeca tuba* и *Thecamonas trahens*) являются новыми для Белого моря. Наибольшие численность, биомасса и видовое разнообразие отмечаются на верхнем и нижнем горизонтах литорали по сравнению со средней литоралью и переходными зонами. Видовой состав и структура сообществ жгутиконосцев определяются не столько положением на горизонте литорали (и связанным с ним типом грунта, качеством и количеством органического вещества), сколько локальным сочетанием солёности и Eh. В пределах приливно-отливной зоны выделяется три группы видов флагеллят: 1) предпочитающих более солёную воду на нижней и верхней границах средней литорали, 2) тяготеющих к восстановленным заиленным грунтам верхней литорали при пониженной солёности, 3) выбирающих хорошо аэрированные слабо заиленные пески нижнего горизонта литорали.

DOI: 10.7868/S0030157415050184

ВВЕДЕНИЕ

Пространственное распределение организмов, независимо от их размеров и функциональных особенностей, всегда результат внутри- и межвидовых взаимодействий организмов, реализующихся в гетерогенной среде [4]. В какой мере пространственная гетерогенность среды обитания сказывается на выявляемых закономерностях организации сообществ, является одним из актуальных вопросов современной экологии в целом и морской биогеоценологии в частности. В этом смысле удобным объектом исследований оказывается морская литораль, которая предстает как чрезвычайно неоднородная по своим физико-химическим свойствам среда, включающая черты самых разных типов пространственной организации — континуальности, градиентности, агрегированности, мозаичности и фрактальности [1, 7, 12, 13], что определяет сложную и весьма пеструю структуру формирующихся здесь популяций и сообществ [4].

Так, при исследовании пространственной организации макробентоса на литорали Белого моря было выявлено, что распределение видов носит в разной мере выраженный агрегированный характер и определяется в первую очередь проявлением экобиологических особенностей организмов (то-

лерантности, пищевых предпочтений и пр.) в гетерогенной среде обитания и зависит от размера изучаемой территории [7, 8]. Однако, формирование представлений о пространственной организации экосистем невозможно без учета мелких одноклеточных организмов, составляющих его функциональную основу. Малые размеры особей и образуемых ими локальных популяций в совокупности с быстрой сменой поколений делают одноклеточные организмы удобными модельными объектами применительно к вопросам организации биологических сообществ.

Среди других протистов своими наименьшими размерами и высокими темпами размножения выделяются свободноживущие гетеротрофные жгутиконосцы, представляющие собой полифилетическую группу одноклеточных, плазмодиальных или колониальных эукариот, характеризующихся наличием одного или более жгутиков на стадии трофонта, отсутствием макронуклеуса и функционирующих хлоропластов [22], питающихся фаготрофно или осмотрофно и, таким образом, выполняющих сходную роль в трофической структуре водных экосистем [29]. Эти мельчайшие организмы являются обязательным звеном “микробных пищевых петель”, обеспечивающих эффективные пути трансформации вещества и энергии в водных экосистемах [18,

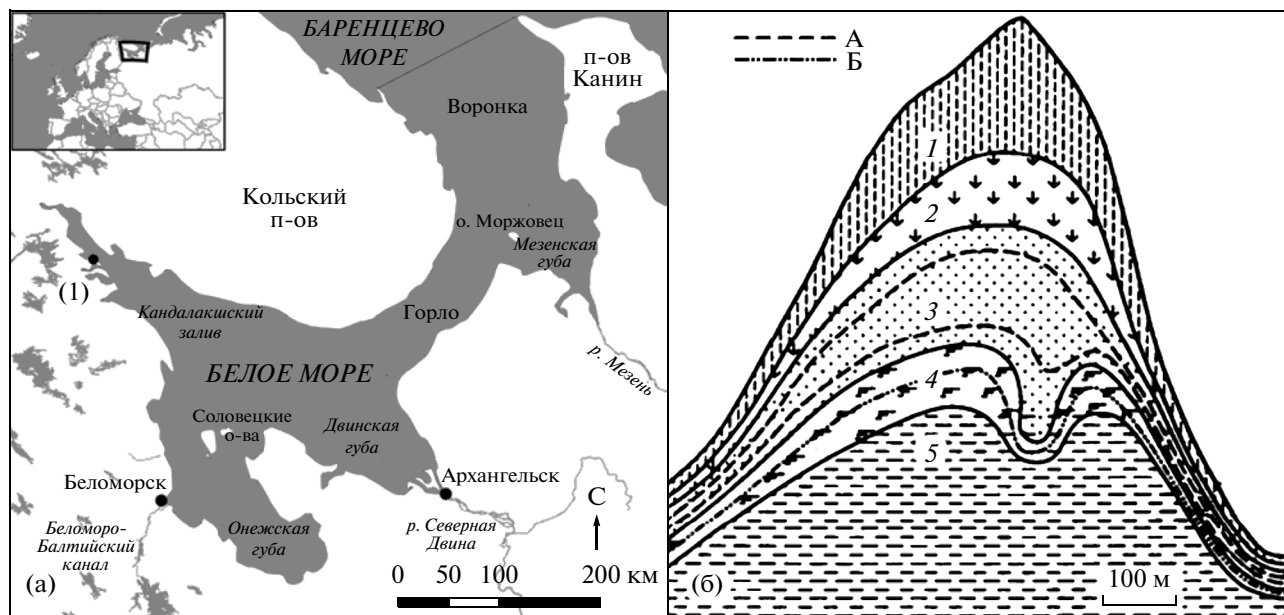


Рис. 1. Район исследования: (а) — западная часть Кандалакшского залива и губа Чернороченская (1); (б) — схема губы Грязной по [3]: 1 — приморский луг, 2 — соленый марш, 3 — песчаный пляж, 4 — пояс зоостеры, 5 — илистая сублитораль, А — верхняя и нижняя границы средней литорали, Б — граница литорали и сублиторали (0 глубин).

28, 30]. Однако специальные исследования пространственного распределения гетеротрофных флагеллят и определяющих его факторов до настоящего времени редки и ограничиваются работами нашей группы [9, 10, 13–15, 21, 34]. В связи с этим, целью работы явилось исследование особенностей распределения гетеротрофных жгутиконосцев вдоль горизонтов литорали на примере локальной прибрежной экосистемы в Белом море.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика биотопа и схема отбора проб. Исследования проводили в июле 2007 г. на литорали губы Грязной (Карельский берег Кандалакшского залива Белого моря, 66.52° с.ш., 32.97° в.д.). Губа Грязная — одно из разветвленных губы Чернороченской (рис. 1а, 1б), представляет собой относительно изолированную и типичную для Белого моря мелководную акваторию с иристо-песчаной литоралью — весьма удобную модель для изучения пространственного распределения донных организмов [3, 5–7, 20]. Несмотря на небольшие размеры (несколько гектаров) она достаточно разнообразна по микроусловиям, что позволяет развиваться здесь высокому разнообразию (более 400 видов) микро-, мейо- и макробентоса [4].

Губа достаточно хорошо защищена от сильно-го прилива, но открыта с юго-востока для накатной ветровой волны, под влиянием которой формируется рельеф и осадки литорали, формирующие несколько подзон [3]: соленый марш

(верхний горизонт литорали), иристо-песчаный пляж (средняя и отчасти нижняя литораль), пояс зоостеры и няша — скопление алевропелита и органического вещества на разной стадии разложения (оставшаяся часть нижней литорали). Распределение грунтов имеет отчетливый поясной характер, от верхней к нижней литорали увеличивается содержание алевропелита в песке, на нижней литорали присутствует песчаный ил. Содержание органического вещества в грунте коррелирует с концентрацией алевропелита. Кислотность осадков может значительно варьировать: наиболее низкие значения рН свойственны сильнозаиленным пескам соленого марша, наиболее высокие — чистому песку. Более низкие значения кислотности среды соответствуют низким значениям окислительно-восстановительного потенциала (Eh). Солевой режим литорали весьма динамичен и пестр, определяется влиянием приливо-отливных течений, речного стока, локальным выходом грунтовых вод, осадками. При этом соленость на верхней литорали в районе соленого марша существенно понижается в местах выхода грунтовых вод.

В соответствии с описанной выше пространственной гетерогенностью биотопа было выбрано 5 станций отбора проб (рис. 1б) по направлению от верхней литорали к нижней. Станция 1 располагалась на верхней литорали в наиболее типичном районе соленого марша с илистым осадком на расстоянии 120 м от уреза воды — уровня минимального отлива, станция 2 — на гра-

нице соленого марша и средней литорали с песчано-илистым грунтом на расстоянии 90 м от уреза воды, станция 3 — на ровной однородной поверхности песчаного пляжа средней литорали с песчаным грунтом на расстоянии 70 м от уреза воды, станция 4 — на границе средней и нижней литорали в поясе пескожилов (*Arenicola marina* L.) на илисто-песчаном грунте на расстоянии 40 м от уреза воды, станция 5 — на нижней литорали в песчано-илистом участке среди zostеры (*Zostera marina* L.) и кладофоры (*Cladophora fracta* Kutz.) в 10 м от уреза воды.

Исследование гетеротрофных жгутиконосцев. Пробы интерстициальной жидкости с частицами осадка помещали в 50-мл пластиковые пробирки и транспортировали в лабораторию. На каждой из пяти станций отбирали по 4 пробы (по 2 пробы 20 июля и по 2 пробы 22 июля) объемом 5 см³. Каждую пробу просматривали в чашках Петри сразу после отбора с целью выявления видового состава и количественного обилия разных видов гетеротрофных флагеллят путем просмотра в каждой чашке Петри одинакового фиксированного объема пробы (1/285 часть от общего объема). Для более полного выявления видового состава изучаемых сообществ проводили дальнейшее исследование всех 20 вышеупомянутых проб, иницилируя в них гетеротрофную сукцессию: в чашки Петри с пробами добавляли суспензию бактерий *Pseudomonas fluorescens* Migula, 1895 для ускорения размножения гетеротрофных жгутиконосцев. Для уменьшения количества фотосинтезирующих видов и ускорения развития гетеротрофных организмов чашки Петри с пробами выдерживали в термостате при температуре 25°C в темноте. Пробы просматривали на 3-, 6- и 9-й дни развития жгутиконосцев [16] и оценивали количество экземпляров, как было описано выше.

Подобная схема обработки материала позволила нам получить информацию об “активном сообществе”, образованным конкретным набором видов в конкретных микроусловиях, имеющих достаточно высокую численность на момент отбора проб, чтобы быть учтенными стандартными микроскопическими методами. Кроме того, были получены данные о “скрытом сообществе”, включающем пул малочисленных или находящихся в стадии покоя видов, которое выявлялось путем помещения всех проб в одинаковые благоприятные температурные и пищевые условия, что способствовало развитию этих видов. В итоге это позволило прямым способом охарактеризовать “интегральное сообщество” гетеротрофных жгутиконосцев, формирующихся на разных горизонтах литорали.

В ходе наблюдений использовали микроскопы БИОЛАМ-И и МБИ-3 (Россия) с фазово-контрастной установкой КФ-5 в проходящем свете и

объективом водяной иммерсии. Микроскоп был оборудован аналоговой видеокамерой AVT HORN MC-1009/S. Для более четкой идентификации обнаруженных жгутиконосцев проводили запись видеофильма с использованием видеомагнитофона Panasonic NV-HS 850 в режимах VHS и S-VHS с последующей оцифровкой изображений и сохранением фрагментов видеофильма в виде файлов формата AVI. В работе принята система эукариот, предложенная международным комитетом [17].

Анализ параметров среды. Параллельно со сбором биологического материала измеряли соленость, pH и Eh в верхнем сантиметровом слое осадка при помощи солемера KRÜSS S-10, карманных pH-метра и ORP-измерителя Red/Ox потенциала с автоматической температурной компенсацией фирмы HANNA.

Статистические методы анализа. Для характеристики видового богатства локальных сообществ жгутиконосцев на разных станциях использовали следующие показатели: (1) общее количество видов на станции S_{ST} ; (2) среднее количество видов в одной пробе S_{SAM} ; (3) максимальное ожидаемое количество видов на станции S_{CHAO} , рассчитанное с использованием непараметрического метода Chao2, учитывающего количество потенциально не обнаруженных редких видов [25]. Для того чтобы стандартизировать оценки количества обнаруженных видов на разных станциях, полученных при подсчете разного количества особей жгутиконосцев (известно, что чем больше выборочное усилие, тем больше найденных видов), мы рассчитывали показатель (4) “ожидаемое количество видов в минимальной пробе” $ES(n)$ [25] из 200 экземпляров (это наименьшее число просчитанных особей на одной станции при оценке общего биоразнообразия сообщества).

Для оценки дифференцирующего (бета) разнообразия применяли: (1) индекс Уиттекера $\beta_W = S_{ST}/S_{SAM} - 1$, (2) величину наклона кривой зависимости числа обнаруженных видов от количества проанализированных проб (species accumulation curve), выраженную показателем степени функции, аппроксимирующей эти кривые β_{SAC} [32], (3) долю бета-компоненты в гамма-разнообразии локального сообщества, рассчитанную исходя из представлений об аддитивном разбиении биоразнообразия (additive biodiversity partitioning) [26, 27, 32], $\beta_{ST} = (S_{ST} - S_{SAM})/S_{ST}$. Индексы Шеннона (H) и Пиелу (H') использовали при описании видового разнообразия и выравниваемости распределения обилия видов в сообществах. Для оценки соответствия в изменениях различных показателей разнообразия между собой и с факторами среды рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (R).

Таблица 1. Гидрохимические параметры интерстициальной жидкости в верхнем сантиметровом слое грунта на разных станциях

Параметр среды	Станции				
	1	2	3	4	5
Соленость, ‰	19.0	25.5	23.0	26.0	24.5
pH	6.4	6.7	7.0	7.1	7.5
Eh, мВ	-100	-90	-10	-50	50

Классификацию локальных сообществ жгутиконосцев из разных проб осуществляли по данным об обилии в “активных сообществах” при помощи кластерного анализа методом полного присоединения на основе предварительно трансформированной путем извлечения квадратного корня матрицы индексов сходства Брея-Кертиса. Достоверность выделения групп оценивали на уровне $p < 0.05$ при помощи метода SIMPROF [23, 25]. Для того чтобы связать различия между локальными сообществами с распределением видов и факторов среды проводили ординацию проб методом канонического анализа соответствия (canonical correspondence analysis) на основе данных об обилиях видов в “активном” сообществе. При этом из анализа были исключены виды, встретившиеся только в одной пробе. Для того чтобы нивелировать разницу в абсолютной численности организмов на разных станциях, обилие каждого вида перед анализом было нормировано на его среднюю во всех пробах.

Для того чтобы напрямую определить значимость различных факторов среды при формировании структуры сообществ гетеротрофных жгутиконосцев, мы использовали алгоритм BIOENV, реализованный в пакете программ PRIMER [25]. В ходе проведения этой процедуры происходит коррелирование матрицы сходства между факторами среды (эвклидовы расстояния) и матрицы сходства проб. Это позволяет в итоге получить перечень комбинаций факторов среды с количественными оценками их соответствия вариативности биологического сообщества (в виде коэффициента корреляции Спирмена и соответствующего уровня достоверности). Мы использовали три разные матрицы сходства (индексы Брея-Кертиса для данных по обилию организмов и по процентному соотношению их численности, а также индексы Сьеренсена для данных по присутствию-отсутствию видов) отдельно для “активного” и “скрытого” сообщества. В результате мы провели анализ в шести разных вариантах. Данные по факторам среды нормировались на среднее перед началом анализа, а количественные данные по сообществам трансформирова-

лись путем извлечения квадратного корня перед построением матриц сходства.

Расчеты велись при помощи пакетов статистических программ PRIMER 6.1.6 (расчет показателей S_{CHAO} , $ES(n)$, β_w , кластерный анализ, BIOENV-анализ) и PAST 2.17 – построение кумулятивных кривых для последующего расчета показателя β_{SAC} , индексы H и H' , коэффициент R , канонический анализ соответствия [24, 31].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Факторы среды. Результаты измерений гидрохимических параметров среды представлены в табл. 1. Соленость интерстициальной жидкости на ст. 1 (соленый марш), где наблюдаются локальные выходы грунтовых вод, существенно ниже (19‰), чем на других участках литорали, где соленость варьирует от 23 до 26‰. Значения окислительно-восстановительного потенциала в верхнем сантиметровом слое грунта распределены на литорали в большей степени мозаично. Однако в верхней литорали анаэробные условия более выражены, а интерстициальная жидкость на нижней литорали вблизи уреза воды характеризуется положительными величинами Eh. Кислотность изменяется на литорали направленно: от соленого марша к нижней литорали значения pH увеличиваются от 6.4 до 7.5.

Видовой состав и обилие организмов. В результате исследования выявлено 64 вида и формы гетеротрофных жгутиконосцев (табл. 2). По видовому богатству преобладали эвглены (15 видов), хоаномонады (8 видов), кинетопластиды (7 видов) и жгутиконосцы *incertae sedis* (7 видов). Наибольшим числом видов представлены рода *Salpingoeca* (6 видов), *Petalomonas* и *Amastigomonas* (по 4 вида). Наиболее распространенными видами (обнаруженными в более чем 50% проб) являются *Cafeteria roenbergensis* (обнаружен в 100% проб), *Paraphysomonas* sp. (100%), *Metopion fluens* (95%), *Pseudobodo tremulans* (90%).

В целом, изучаемое сообщество пространственно гетерогенно по видовому составу. Так, средняя встречаемость всех видов на разных станциях литорали не высока и составляет 16%. Более трети видов (29) являются редкими и обнаружены менее чем в 15% исследованных проб (т.е. только в 1–3 пробах из 20 проанализированных). Пять видов (*Salpingoeca marsupialis*, *Percolomonas cosmopolites*, *Thecamonas trachens*, *Clautriavia* cfr. *cavus*, *Phillomytus apiculatus*) были встречены лишь единожды. Десять видов (*Ancyromonas sigmoides*, *Cafeteria roenbergensis*, *Discocelis saleuta*, *Massisteria marina*, *Metopion fluens*, *Paraphysomonas* sp., *Pseudobodo tremulans*, *Pteridomonas danica*, *Salpingoeca infusionum*, *Stephanoeca diplocostata*) отмечены на всех исследованных и разнообразных по микро-

условиям горизонтах литорали, что говорит об их широкой экологической валентности.

Большинство выявленных видов являются бактерио-детритотрофными организмами. Восемь видов (*Kathablepharis* sp., *Katodinium* sp., *Metromonas grandis*, *M. simplex*, *Metopion fluens*, *Multicilia marina*, *Phyllomitus apiculatus*, *Phyllomitus* sp.) – облигатные эукариотрофы (хищники), использующие других мелких простейших (преимущественно флагеллят) в качестве пищи. Интересно, что хищные виды (за исключением широко распространенного *Metopion fluens*), были отмечены только на станциях 1 (соленый марш верхней литорали) и 5 (нижняя литораль).

Наибольшие значения численности гетеротрофных жгутиконосцев отмечаются на верхнем (13466 экз/мл) и нижнем (7481 экз/мл) горизонтах литорали (рис. 2а). Обилие флагеллят отрицательно коррелирует с соленостью ($R = -0.81$, $p < 0.001$) и не коррелирует достоверно с остальными параметрами. При этом минимальное обилие флагеллят отмечено в переходных зонах (станции 2 и 4), что также может быть связано со стабильностью гидродинамических и гидрохимических условий на верхнем и нижнем горизонтах по сравнению со средней литоралью и переходными биотопами. Максимальная биомасса гетеротрофных флагеллят формируется на верхней литорали (рис. 2б). Это объясняется присутствием здесь достаточно крупных динофлагеллят и *Multicilia*, которые не отмечались на других станциях. Сообщества на средней и нижней литорали примерно одинаковы по биомассе, несмотря на то, что на нижней литорали существенно выше общая численность жгутиконосцев. Дело в том, что на средней литорали значительную долю по биомассе составляют крупные эвглены. Эти ползающие интерстициальные флагелляты предпочитают менее заиленные и крупнодисперсные осадки.

Разнообразие. Показатели видового разнообразия представлены в табл. 3. “Интегральное сообщество” жгутиконосцев (складывающееся из “активного”, обнаруженного в день взятия проб, и “скрытого”, выявленного в ходе исследования обогатенных культур жгутиконосцев) характеризуется максимальным видовым богатством на верхней и нижней литорали (станции 1 и 5; показатель № 1). Вместе с тем, в этих локальных условиях формировалась максимальная численность организмов (рис. 2), что при использованной нами методике количественного учета приводит к завышенным оценкам видового богатства (чем больше экземпляров учитывается, тем больше видов обычно обнаруживается). Чтобы нивелировать этот эффект мы рассчитали показатель № 2 (ожидаемое количество видов в минимальном локальном сообществе – в нашем случае эта вели-

чина составляла 200 просчитанных особей), который подтверждает полученный выше результат. Этот вывод подтверждается и при оценке видового богатства “активного” и “скрытого” сообществ (показатели № 11 и № 19 соответственно). Интересно, что “скрытые” сообщества на станциях 2–4 одинаковы по количеству обнаруженных видов, тогда как “активные” варианты на станциях 2 и 4 (переходные зоны между горизонтами литорали) характеризуются более низкими значениями видового богатства, чем на ст. 3.

В итоге, доля “активного сообщества” в “интегральном” составляет 66–70% на станциях 1, 3 и 5 и только 38–43% на станциях 2 и 4 (показатель № 10).

Ожидаемое полное количество видов в “интегральном” и “скрытом” сообществах очень близко к реально обнаруженному на всех станциях (показатели № 3 и № 20 соответственно), тогда как для “активного” сообщества на ст. 1 (верхняя литораль) этот параметр существенно отличается от фактически найденного (показатель № 12). Количество видов, обнаруживаемых в одной пробе достоверно коррелирует ($R = 0.85$; $p < 0.001$) с общим видовым богатством на станциях (показатели № 4, 13 и 21). Однако доля, которую составляет точечное альфа-разнообразие (т.е. среднее количество видов в одной пробе на станции) в общем гамма-разнообразии (т.е. в общем количестве видов на станции) существенно различается в “активном”, “скрытом” и “интегральном” сообществах. Этот параметр мы оценивали как величину дифференцирующего разнообразия β_{ST} , предполагая, что $\alpha + \beta = \gamma$ (показатели № 5, 14 и 22). В “скрытом” сообществе эта величина минимальна (в среднем равна 0.37), возрастая в “активном” (0.45) и “интегральном” (0.60) сообществах. Этот параметр на связан с общим видовым богатством на станциях ($R = 0.28$; $p > 0.1$) и свидетельствует главным образом о наибольшей гетерогенности именно “интегрального” сообщества по сравнению с “активным” и “скрытым”. Аналогичные результаты показывает и расчет индекса Уиттекера (показатели № 6, 15 и 23). Достаточно низкие величины наклона кумулятивных кривых “пробы – виды” (показатели № 7, 16 и 24) свидетельствуют о высокой степени насыщенности сообществ видами и еще раз подтверждают высокую “выявляемость” разнообразия жгутиконосцев в данном исследовании с использованием комплекса предложенных методов. Индекс разнообразия Шеннона (показатели № 8, 17 и 25) высок в “интегральном” и “скрытом” сообществах, тогда как на станциях 2 и 4 (переходные зоны горизонтами литорали) его величина снижается, что связано главным образом с понижением здесь видового богатства (показатель № 11). Индекс Пиелу (показатели № 9, 18 и 26) свидетельствует об одинаковом уровне выравненности

Таблица 2. Видовой состав и относительная встречаемость гетеротрофных жгутиконосцев

Виды и формы	Станции				
	1	2	3	4	5
Amoebozoa (Lühe, 1913) emend. Cavalier-Smith, 1998					
<i>Multicilia marina</i> Cienkowski, 1881	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00
Choanomonada Kent, 1880					
<i>Lagenoeca</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.58
<i>Salpingoeca infusionum</i> Kent, 1880	0.33	0.08	0.33	0.17	0.58
<i>S. marina</i> James-Clark, 1867	0.00	0.00	0.00	0.08	0.00
<i>S. massarti</i> de Saedeleer, 1927	0.00	0.00	0.00	0.17	0.00
<i>S. megachelia</i> Ellis, 1929	0.00	0.17	0.00	0.00	0.00
<i>S. tuba</i> Kent, 1880	0.08	0.00	0.00	0.00	0.33
<i>Salpingoeca</i> sp.	0.17	0.17	0.00	0.00	0.00
<i>Stephanoeca diplocostata</i> Ellis, 1930	0.25	0.17	0.08	0.17	0.50
Cercomonadida (Poche, 1913), emend. Vickerman, 1983, emend. Mylnikov, 1986					
<i>Metromonas grandis</i> Larsen and Patterson, 1990	0.00	0.00	0.00	0.00	0.33
<i>M. simplex</i> (Griessmann, 1913) Larsen and Patterson, 1990	0.33	0.00	0.00	0.00	0.17
<i>Protaspa gemmifera</i> (Larsen and Patterson, 1990) Cavalier-Smith, 2011	0.25	0.33	0.00	0.00	0.50
<i>P. cfr. glans</i> Skuja, 1939	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. verrucosa</i> (Larsen and Patterson, 1990) Cavalier-Smith, 2011	0.08	0.17	0.00	0.08	0.08
Silicofilosea Adl et al., 2005					
<i>Thaumatomastix</i> sp.	0.33	0.00	0.17	0.00	0.25
Leucodictyida Cavalier-Smith, 2003					
<i>Massisteria marina</i> Larsen and Patterson, 1990	0.33	0.17	0.17	0.17	0.17
Metopiida Cavalier-Smith, 2003					
<i>Metopion fluens</i> Larsen and Patterson, 1990	0.50	0.33	1.00	0.42	0.67
Goniomonadales Novarino and Lucas, 1993					
<i>Goniomonas amphinema</i> Larsen and Patterson, 1990	0.17	0.50	0.33	0.00	0.33
<i>G. pacifica</i> Larsen and Patterson, 1990	0.25	0.00	0.00	0.33	0.00
Kathablepharida Okamoto and Inouye, 2005					
<i>Kathablepharis</i> sp.	0.42	0.00	0.00	0.00	0.00
Stramenopiles Patterson, 1989, emend. Adl et al., 2005					
<i>Bicosoeca</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25
<i>Cafeteria marsupialis</i> Larsen and Patterson, 1990	0.00	0.17	0.17	0.00	0.25
<i>C. roenbergensis</i> Fenchel and Patterson, 1988	0.83	1.00	0.92	0.75	1.00
<i>Discocelis saleuta</i> Vørs, 1992	0.17	0.33	0.25	0.17	0.50
<i>Paraphysomonas</i> sp.	1.00	0.83	0.83	0.58	0.67
<i>Pseudobodo tremulans</i> Griessmann, 1913	1.00	0.17	0.92	0.42	0.83
<i>Pteridomonas danica</i> Patterson and Fenchel, 1985	0.33	0.17	0.17	0.33	0.08
Dinoflagellata Bütschli, 1885, emend. Fensome, Taylor, Sarjeant, Norris, Wharton and Williams, 1993, emend. Adl et al., 2005					
<i>Katodinium</i> sp.	0.42	0.00	0.00	0.00	0.00
Heterolobosea Page and Blanton, 1985					
<i>Percolomonas cosmopolitus</i> (Ruinen, 1938) Fenchel and Patterson, 1986	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Percolomonas</i> sp.	0.08	0.00	0.58	0.00	0.00

Таблица 2. Продолжение.

Виды и формы	Станции				
	1	2	3	4	5
Euglenida Bütschli, 1884, emend. Simpson, 1997					
<i>Anisonema trepidum</i> Larsen, 1987	0.00	0.00	0.00	0.00	0.42
<i>Diplonema</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00
<i>Heteronema exaratum</i> Larsen and Patterson, 1990	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>H. ovale</i> Kahl, 1928	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25
<i>Heteronema</i> sp.	0.17	0.00	0.00	0.00	0.17
<i>Peranema</i> sp.	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Petalomonas labrum</i> Lee and Patterson, 2000	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. minor</i> Larsen and Patterson, 1990	0.67	0.00	0.33	0.00	0.33
<i>P. minuta</i> Hollande, 1942	1.00	0.00	0.00	0.17	0.00
<i>P. pusilla</i> Skuja, 1948	1.00	0.00	0.00	0.17	0.50
<i>Ploeotia oblonga</i> Larsen and Patterson, 1990	0.50	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>P. tenuis</i> Larsen and Patterson, 1990	0.00	0.00	0.50	0.00	0.00
<i>Ploeotia</i> sp.	0.00	0.00	0.17	0.00	0.00
<i>Sphenomonas</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17
Kinetoplastea Honigberg, 1963					
<i>Neobodo designis</i> (Skuja, 1948) Moreira, Lopez-Garcia and Vickerman, 2004	0.67	0.00	0.83	0.17	0.83
<i>N. saliens</i> (Larsen and Patterson, 1990) Moreira, Lopez-Garcia and Vickerman, 2004	0.42	0.33	0.08	0.50	0.00
<i>B. saltans</i> Ehrenberg, 1832	0.33	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Bodo</i> sp.	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Phyllomitus apiculatus</i> Skuja, 1948 sensu Mylnikov, 1986	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17
<i>Phyllomitus</i> sp.	0.00	0.00	0.00	0.08	0.08
<i>Rhynchomonas nasuta</i> (Stokes, 1888) Klebs, 1892	0.25	0.08	0.17	0.00	0.33
Apusomonadidae Karpov and Mylnikov, 1989					
<i>Amastigomonas caudata</i> Zhukov, 1975	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>A. mutabilis</i> (Griessmann, 1913) Molina and Nerad, 1991	0.33	0.00	0.00	0.00	0.17
<i>Amastigomonas</i> sp.1	0.50	0.00	0.50	0.08	0.33
<i>Thecamonas trahens</i> Larsen and Patterson, 1990	0.00	0.08	0.00	0.00	0.00
Ancyromonadida Cavalier-Smith, 1997					
<i>Ancyromonas contorta</i> (Klebs, 1893) Lemmermann, 1910	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>A. sigmoides</i> Kent, 1880	0.67	0.33	0.67	0.33	0.33
<i>Incertae sedis</i> Eukaryota					
<i>Clautriavia</i> cfr. <i>cavus</i> Lee and Patterson, 2000	0.08	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Clautriavia</i> sp.1	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Clautriavia</i> sp.2	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Cyranomonas australis</i> Lee, 2002	0.00	0.17	0.17	0.00	0.67
flagellate spp.	0.33	0.08	0.00	0.00	0.08
<i>Kiitoksia ystava</i> Vørs, 1992	0.25	0.00	0.08	0.00	0.17
<i>Pendulomonas adriperis</i> Tong, 1997	0.17	0.00	0.00	0.00	0.00

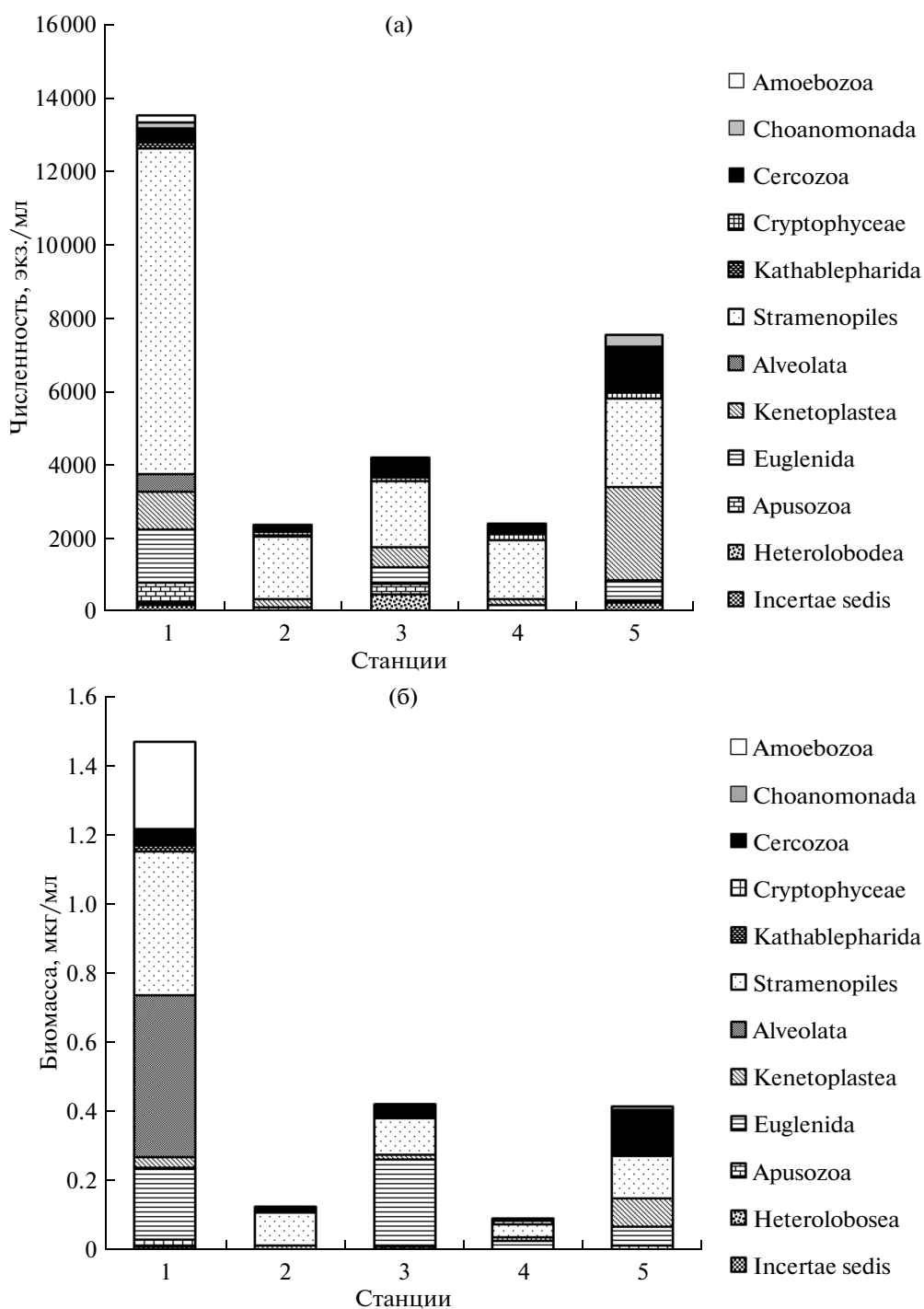


Рис. 2. Изменение таксономической структуры, численности (а) и биомассы (б) гетеротрофных жгутиконосцев: 1 – верхняя литораль (солёный марш), 2 – граница солёного марша и средней литорали, 3 – песчаный пляж средней литорали, 4 – граница средней и нижней литорали в поясе пескожилов, 5 – заиленный участок нижней литорали.

во всех случаях за исключением “интегрального” и “активного” сообщества на ст. 1 (верхняя литораль), где ярко выражен доминант *Pseudobodo tremulans*.

Общее количество видов в пробе достоверно отрицательно коррелирует с соленостью ($R = -0.72$;

$p < 0.01$), индексы Шеннона и Пиелу не коррелируют ни с одним из измеренных факторов среды.

Пространственная структура сообществ и связь с факторами среды. Классификация “активного” сообщества гетеротрофных флагеллят (рис. 3) показала, что достоверно выделяются 7 групп проб.

Таблица 3. Показатели биоразнообразия локальных сообществ гетеротрофных жгутиконосцев на разных станциях

№ показателя	Показатель	Станция				
		1	2	3	4	5
“Интегральное сообщество”						
1	S_{ST}	47	21	23	21	35
2	$ES(200)$	36	20	21	20	31
3	S_{CHAO}	47.5	21.7	24.1	21.7	36.0
4	S_{SAM}	20.1	7.0	10.8	6.8	15.8
5	β_{ST}	0.57	0.67	0.53	0.68	0.55
6	β_W	1.34	2.00	1.14	2.11	1.22
7	β_{SAC}	0.34	0.42	0.26	0.40	0.26
8	H	2.78	2.48	2.65	2.58	3.01
9	H'	0.34	0.57	0.62	0.63	0.58
10	Доля активного разнообразия в общем разнообразии, %	66.0	38.1	69.6	42.9	68.6
“Активное сообщество”						
11	S_{ST}	31	8	16	9	24
12	S_{CHAO}	39.8	9.5	19.1	10.1	24.4
13	S_{SAM}	15.3	4.3	10.3	4.5	14.0
14	β_{ST}	0.51	0.47	0.36	0.50	0.41
15	β_W	1.03	0.88	0.56	1.00	0.71
16	β_{SAC}	0.51	0.46	0.32	0.51	0.40
17	H	2.22	1.48	2.42	1.50	2.55
18	H'	0.30	0.55	0.70	0.50	0.53
“Скрытое сообщество”						
19	S_{ST}	42	16	16	17	24
20	S_{CHAO}	43.1	16.1	16.1	17.8	25.1
21	S_{SAM}	25.0	9.8	11.3	9.0	17.5
22	β_{ST}	0.40	0.39	0.30	0.47	0.27
23	β_W	0.68	0.64	0.42	0.89	0.37
24	β_{SAC}	0.39	0.37	0.27	0.47	0.23
25	H	3.06	2.40	2.43	2.43	2.79
26	H'	0.51	0.69	0.71	0.67	0.68

Наиболее значительны отличия сообщества (первая дихотомия), формирующегося на верхней литорали (станция 1) от остальных. Второй уровень различий определяется разницей между сообществами средней и нижней литорали (станции 3 и 5) с одной стороны и сообществами из переходных между зонами литорали участков (станции 2 и 4). При этом пробы в пределах последней группы не различимы достоверно между собой, тогда как сообщества со станций 1, 3 и 5 не только отличаются

достоверно друг от друга по видовой структуре, но и пробы, отобранные в разные даты, также имеют достоверные различия. Заметим, что на дендрограмме кластерного анализа отчетливо видно, что группировка проб в значительной степени определяется соленостью интерстициальной жидкости. На станциях 2 и 4 соленость максимальна, и пробы не отличаются достоверно друг от друга. На остальных станциях соленость ниже, и различия в сообществах достоверны как при сравнении

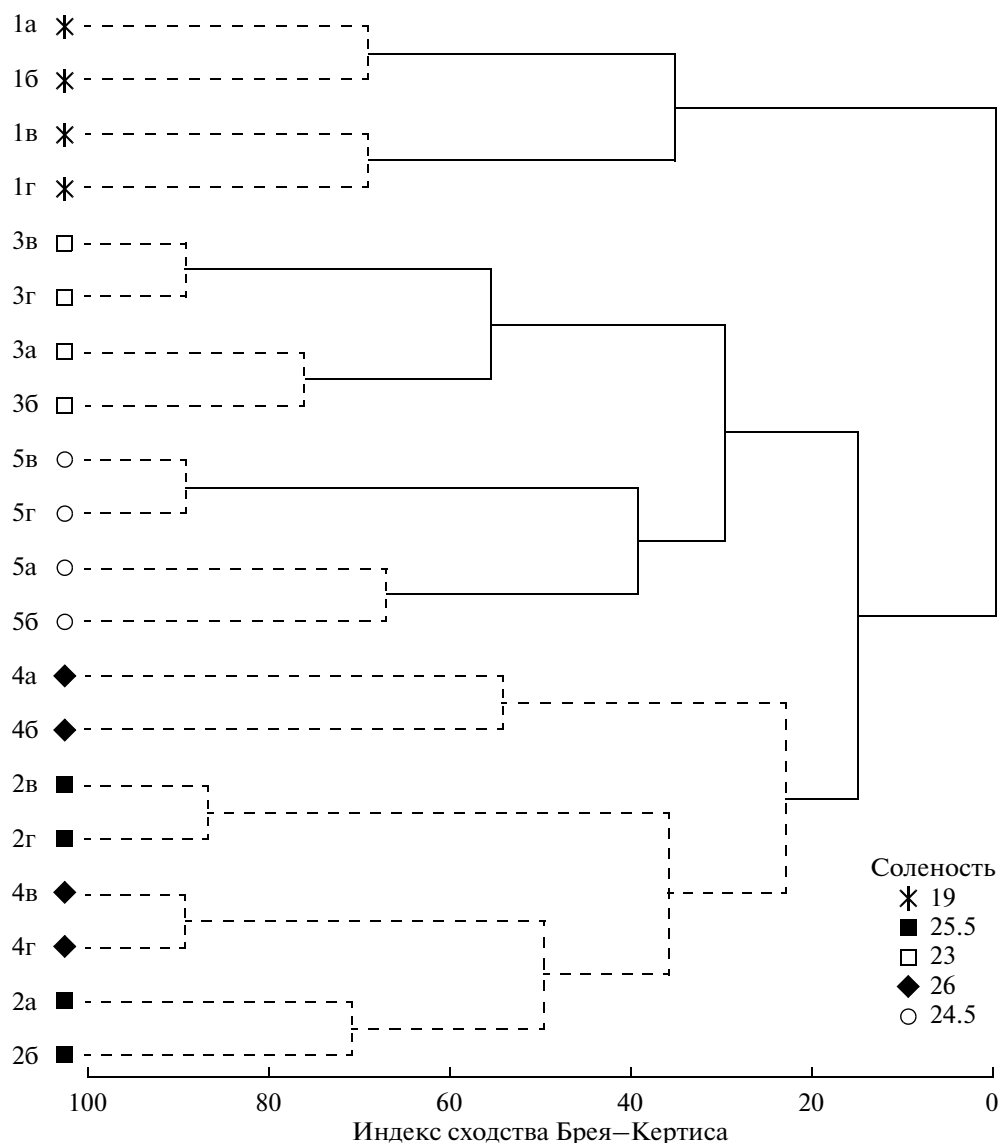


Рис. 3. Результаты классификации локальных сообществ гетеротрофных жгутиконосцев из разных проб: 1–5 – станции (номера соответствуют рис. 2), а–г – разные пробы в пределах станции (а–б отобраны 20 июля, в–г – 22 июля); станции маркированы в соответствии с соленостью интерстициальной жидкости; достоверные группы разделены сплошными линиями на дендрограмме, а недостоверные – пунктиром.

станций, так и при сопоставлении их состояний в разное время.

При ординации сообществ методом канонического анализа соответствия (рис. 4) первые две оси объясняли 63.6% различий в видовой структуре между пробами. Главными факторами, определяющими различия сообществ вдоль первой оси являются соленость и, в меньшей степени, тип грунта и окислительно-восстановительный потенциал (Eh). Вдоль второй оси пробы разделяются в соответствии с пространственной зональностью литорали (удалением от уреза воды – уровня минимального отлива) и связанным с ним направленным изменением кислотности. В результате, можно выделить группу видов (А), предпочитаю-

щих более соленую воду на нижней и верхней границах средней литорали (станции 2 и 4), группу видов (В), тяготеющих к восстановленным заиленным грунтам верхней литорали при пониженной солености, а также комплекс видов (С), выбирающих хорошо аэрированные слабо заиленные пески нижнего горизонта литорали.

Результаты применения алгоритма BIOENV для оценки связи между факторами среды и сообществами жгутиконосцев приведены в табл. 4, где показаны комбинации факторов, наилучшим образом описывающие вариabельность биологической компоненты. Во всех вариантах важнейшими факторами определяются соленость и, за исключением одного варианта, – окислительно-восстано-

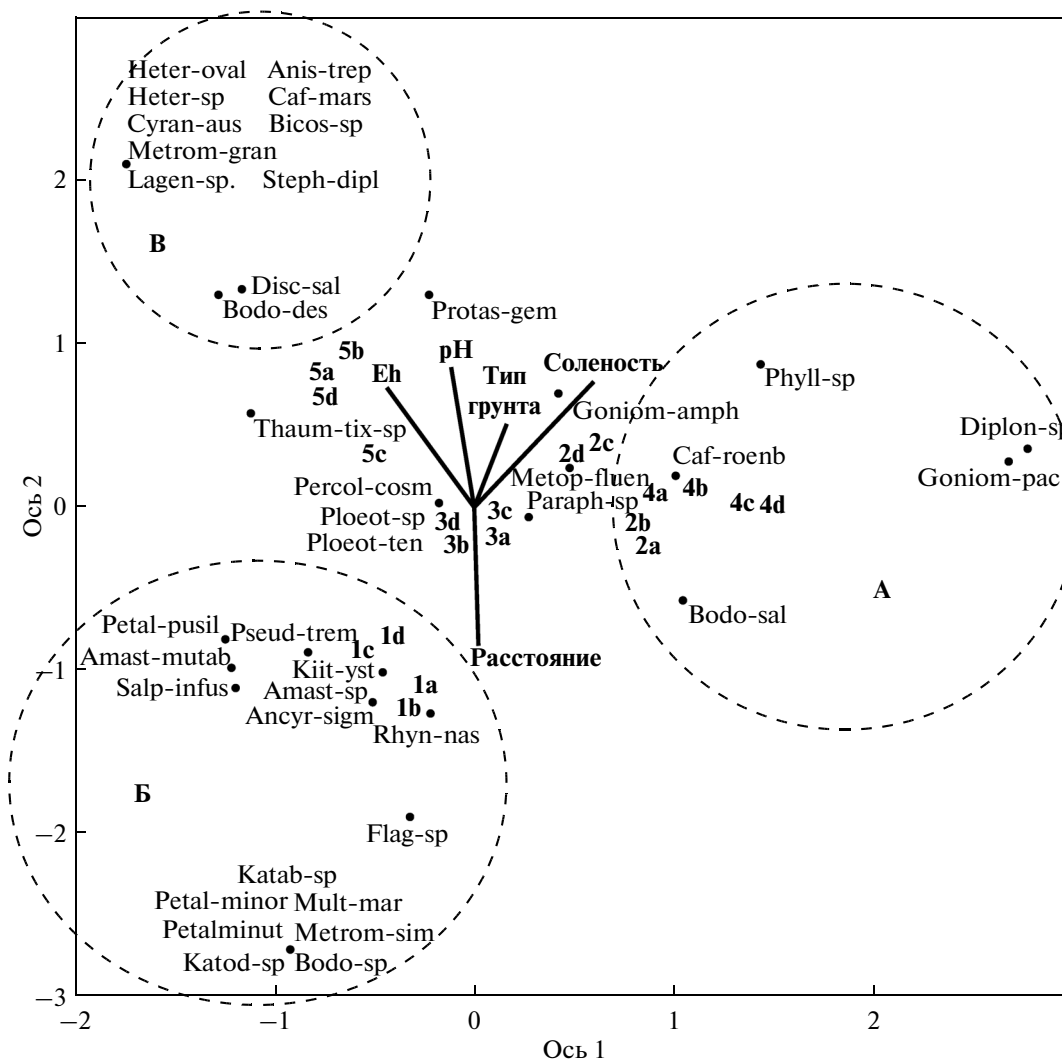


Рис. 4. Результаты ординации сообществ локальных сообществ гетеротрофных жгутиконосцев из разных проб методом канонического анализа соответствия. Ось 1 объясняет 33.8% дисперсии видовой структуры, ось 2 – 29.8%. Точками обозначено расположение видов, названия видов, приведенные в табл. 2, здесь даны в сокращении. Местонахождение проб отмечено их номером (в соответствии с рис. 3). Векторы показывают вклад факторов среды в оси диаграммы (значения солености, pH и Eh приведены в табл. 1, расстояние от уреза воды и тип грунта – в разделе Материал и методика). А–В – группы видов со сходным распределением в пределах литорали.

вительный потенциал. Кроме того, величины коэффициента корреляции существенно ниже при оценке “скрытого” сообщества по сравнению с “активным”. Это свидетельствует, главным образом, о том, что “скрытое” сообщество менее связано с конкретной комбинацией факторов среды, формирующейся на литорали в том или ином месте и моменте времени, но представляет собой тот потенциальный пул видов, из которого и происходит формирование локальных сообществ в конкретных точках пространства-времени.

ОБСУЖДЕНИЕ

В результате исследования на небольшой, но разнообразной по микроусловиям площади литорали было выявлено достаточно богатое и про-

странственно неоднородное сообщество гетеротрофных жгутиконосцев. Большинство обнаруженных видов имеет широкое космополитное распределение. Некоторые представители бодонид, эвгленид и церкозоев отмечались ранее в пресных водах и почвах. Три вида (*Ploeotia tenuis*, *Salpingoeca tuba* и *Thecamonas trahens*) являются новыми для Белого моря [15, 21, 34].

Предыдущие исследования ценозов одноклеточных организмов на литорали Белого моря (главным образом инфузорий, диатомей, динофитовых) показали, что они могут иметь сложно-агрегированное распределение, обусловленное комплексом факторов среды, а также внутри- и межвидовыми отношениями [3, 11, 20, 33]. При этом с изменением размера территории исследо-

Таблица 4. Результаты применения алгоритма BIOENV для различных массивов исходных данных

Исходный массив данных	Комбинация факторов среды, наилучшим образом описывающая распределение видов по пробам	Коэффициент корреляции Спирмена	Уровень достоверности
“Активное” сообщество – обилия видов	Соленость и Eh	0.649	0.001
“Активное” сообщество – процентное соотношение видов	Соленость и Eh	0.625	0.001
“Активное” сообщество – присутствие/отсутствие видов	Соленость и Eh	0.524	0.001
“Скрытое” сообщество – обилия видов	Соленость	0.299	0.021
“Скрытое” сообщество – процентное соотношение видов	Соленость и Eh	0.214	0.077
“Скрытое” сообщество – присутствие/отсутствие видов	Соленость и Eh	0.340	0.009

вания изменяются ведущие факторы, определяющие пространственную неоднородность сообществ [5].

В ходе настоящего исследования мы обнаружили, что главными факторами распределения жгутиконосцев в масштабе всей литорали являются соленость и окислительно-восстановительные характеристики грунта. При этом максимальное видовое богатство и численность флагеллят, а также наиболее сложная трофическая структура (включающая хищников) формировалась в биотопах верхней и нижней литорали. Эти участки литорали испытывают на себе меньшее влияние приливно-отливных колебаний (большую часть времени обнажены либо затоплены) по сравнению со средней литоралью и переходными зонами, а, следовательно, характеризуются более стабильными гидродинамическими и гидрохимическими условиями, что, по всей видимости, обуславливает формирование сложных локальных сообществ.

Примечателен факт, что видовая структура локальных сообществ жгутиконосцев в масштабе всей литорали в первую очередь связана не с макромасштабными характеристиками, определяющими формирование зональности приливно-отливной зоны (горизонт литорали, тип грунта), а с факторами, имеющими прямое физиологическое влияние – соленость и Eh. Иными словами видовой состав и структура сообществ определяются не столько положением на горизонте литорали, сколько локальным сочетанием солености и Eh. По всей видимости, для наиболее мелких эукариот, каковыми являются гетеротрофные жгутиконосцы, такие характеристики среды обитания как состав и качество органического вещества (косвенно связанные с горизонтом литорали – [4]) или размер интерстициальных пространств (определя-

емый типом грунта), не являются первостепенными, как, например, для немногим более крупных инфузорий [3]. Соленость и окислительно-восстановительные параметры в этом случае выходят на первый план.

При исследовании микробентоса на горизонтах литорали о-ва Ряжков (Белое море) было показано, что разные таксоны демонстрируют различные закономерности распределения, отражающие группоспецифические ответы на градиенты факторов среды [21]. Так, видовое богатство инфузорий возрастает от верхней литорали к нижней, в то время как динофлагелляты и диатомовые водоросли относительно равномерно распределены, но характеризуются чуть более высоким видовым разнообразием в средней литорали. При этом граница между сообществами верхних и нижних горизонтов варьирует у различных таксономических групп. Для гетеротрофных жгутиконосцев было показано, что наибольшего видового богатства они достигают на верхней литорали [21], где выявлено большое количество специфических для данного горизонта видов (14 из 23 видов верхней литорали обнаружены только там). Данные наблюдения согласуются с результатами настоящего исследования. Однако в предыдущей работе не было выявлено зависимости распределения жгутиконосцев от градиента солености, что может объясняться наличием в составе сообществ литоральных флагеллят о-ва Ряжков большого количества эвригалинных форм.

В настоящей работе и ранее для литоральных и sublиторальных сообществ гетеротрофных жгутиконосцев было показано, что при относительно низком альфа-разнообразии (количестве видов на пробу) они характеризуются высоким бета-разнообразием [10, 21, 34]. В то же время более крупные протисты, такие как диатомовые водо-

росли и инфузории имеют высокое альфа-разнообразие при низкой вариабельности видового состава между пробами [2, 19, 21]. Это может свидетельствовать о том, что песчано-илистая литораль является для мелких гетеротрофных флагеллят по сравнению с более крупными протистами более гетерогенной матрицей среды обитания, что и отражается в итоге в увеличении величины дифференцирующего разнообразия.

Данное заключение подтверждается нашими предыдущими исследованиями [14], в которых на примере сфагновой сплавины болота было показано, что высокие значения индекса агрегированности в сообществе гетеротрофных флагеллят отмечаются уже в масштабе 1 см, что указывает на то, что размер локальных агрегаций их популяций оценивается сантиметрами. Это свидетельствует о чрезвычайно тонкой микромасштабной гетерогенности населения жгутиконосцев. Однако, было выявлено, что в пределах макроскопически однородного участка сфагновой сплавины одинаковое количество равных по размеру отобранных проб приводит к обнаружению примерно одного и того же числа видов гетеротрофных флагеллят вне зависимости от расстояния между пробами. Это, по всей видимости, связано с отсутствием выраженных макроскопических градиентов факторов среды в пределах сфагновой сплавины в противоположность песчаной литорали с выраженной вертикальной зональностью. Следовательно, процессы формирования видового разнообразия могут отличаться как для разных размерно-таксономических групп протистов, так и для различных типов экосистем. Мельчайшие гетеротрофные флагелляты (размеры которых в среднем варьируют от 3 до 10 мкм) характеризуются наиболее гетерогенными сообществами по сравнению с более крупными диатомеями и инфузориями, причем на матрице гетерогенных биотопов формируются более неоднородные сообщества, чем в условиях гомогенной среды обитания.

Следует отметить, что при сопоставлении уровня бета-разнообразия для “активного” и “скрытого” сообществ с одной стороны (именно эти аспекты обсуждались в двух предыдущих абзацах) и для “общего” интегрального сообщества с другой, максимальное бета-разнообразие формируется в последнем случае (интегральное сообщество). Возможно, это говорит о том, что потенциальный пул сообщества достаточно разнообразен (богат), но проявляется как более-менее одинаковый как в лабораторных условиях (когда мы изучаем “скрытое разнообразие”, формируя одинаковые условия для развития гетеротрофных сукцессий), так и в одновременно отобранной серии проб в конкретной экосистеме (когда мы рассматриваем “активное” разнообразие). Этот аспект никогда специально ранее не рассматривался.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 12-04-00542-а, № 14-04-00554-а, № 15-34-20065-мол-а-вед, № 15-29-02518-офи-м), гранта Президента РФ МК-7436.2015.4. Расчеты при помощи пакетов статистических программ выполнены при поддержке РНФ (проект № 14-14-00515).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Азовский А.И., Бурковский И.В., Колобов М.Ю. и др.* О самоподобном характере пространственной структуры сообществ литорального макро- и микробентоса // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 180–194.
2. *Азовский А.И., Мазей Ю.А.* Структура сообществ псаммофильных инфузорий сублиторали и литорали Печорского моря // Океанология. 2007. Т. 47. № 1. С. 60–67.
3. *Бурковский И.В.* Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1992. 208 с.
4. *Бурковский И.В.* Морская биогеоценология. Организация сообществ и экосистем. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. 285 с.
5. *Бурковский И.В., Аксенов Д.Е.* Структура сообщества морских псаммофильных инфузорий при разных пространственных масштабах исследования // Успехи совр. биол. 1996. Т. 116. № 2. С. 218–230.
6. *Бурковский И.В., Мазей Ю.А., Есаулов А.С.* Влияние локальных модификаций среды на формирование видовой структуры сообщества морских псаммофильных инфузорий // Биология моря. 2011. Т. 37. № 3. С. 168–175.
7. *Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю.* Пространственная гетерогенность структуры макробентоса песчано-илистой литорали Белого моря // Успехи совр. биол. 1997. Т. 117. № 4. С. 466–479.
8. *Колобов М.Ю., Бурковский И.В.* Микропространственная организация популяций *Priapulius caudatus* и *Halicriptus spinulosus* (Priapulida) в градиенте мареграфического уровня // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 12. С. 1439–1447.
9. *Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Мильников А.П.* Видовая структура сообщества и обилие гетеротрофных жгутиконосцев в малых пресных водоемах // Зоол. журн. 2005. Т. 84. № 9. С. 1027–1041.
10. *Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В.* Гетеротрофные жгутиконосцы сублиторали и литорали юго-восточной части Печорского моря // Океанология. 2006. Т. 46. № 3. С. 397–405.
11. *Сабурова М.А., Бурковский И.В., Поликарпов И.Г.* Пространственное распределение организмов микрофитобентоса на песчаной литорали Белого моря // Успехи совр. биол. 1991. Т. 111. № 6. С. 882–889.
12. *Столяров А.П., Бурковский И.В., Удалов А.А.* Пространственная структура и потоки биоэнергии в экосистеме песчано-илистой литорали Белого моря // Успехи совр. биол. 2005. Т. 125. № 3. С. 274–290.

13. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А. Распределение гетеротрофных жгутиконосцев на литорали эстуария реки Черной (Кандалакшский залив, Белое море) // Биология моря. 2006. № 5. С. 333–340.
14. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А. Пространственная структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в сфагновом болоте // Журн. общ. биол. 2009. Т. 70. № 1. С. 78–93.
15. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А. Распределение гетеротрофных жгутиконосцев вдоль градиента солености: соотношение активного и скрытого видового разнообразия в беломорском эстуарии // Успехи совр. биол. 2013. Т. 133. № 2. С. 178–190.
16. Тихоненков Д.В., Мазей Ю.А., Ембулаева Е.А. Деградационная сукцессия сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в микрокосмах // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 1. С. 57–64.
17. Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A. et al. The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists // J. Eukaryot. Microbiol. 2005. V. 52. P. 399–432.
18. Azam F., Fenchel T., Field J.G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. V. 10. P. 257–263.
19. Azovsky A.I. Species-area and species-sampling effort relationships: disentangling the effects // Ecography. 2011. V. 34. P. 18–30.
20. Azovsky A.I., Chertoproud E.S., Saburova M.A., Polikarpov I.G. Spatio-temporal variability of micro- and meiobenthic communities in a White Sea intertidal sandflat // Estuar. Coast. Shelf Sci. 2004. V. 60. P. 663–671.
21. Azovsky A.I., Saburova M.A., Tikhonenkov D.V. et al. Composition, diversity and distribution of microbenthos across the intertidal zones of the Ryazhkov Island (the White Sea) // Eur. J. Protistol. 2013. V. 49. P. 500–515.
22. Cavalier-Smith T. Flagellates megaevolution. The basis for eukaryote diversification // The flagellates: Unity, diversity and evolution. London & New-York: Taylor & Francis Ltd, 2000. P. 316–239.
23. Clarke K. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure // Australian Journal of Ecology. 1993. V. 18. P. 117–143.
24. Clarke K., Gorley R. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 2006.
25. Clarke K., Warwick R. Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis and Interpretation, 2nd ed. PRIMER-E, Plymouth, 2001.
26. Crist T., Veech J. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area // Ecol. Lett. 2006. V. 9. P. 923–932.
27. Crist T., Veech J., Gering J. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of alpha, beta, and gamma diversity // American Naturalist. 2003. V. 162. P. 734–743.
28. Domaizon I., Viboud S., Fontvieille D. Taxon-specific and seasonal variations in flagellates grazing on heterotrophic bacteria in the oligotrophic Lake Annecy – importance of mixotrophy // FEMS Microb. Ecol. 2003. V. 46. P. 317–329.
29. Fenchel T. Flagellate design and function // The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 7–19.
30. Fenchel T., Bernard C., Esteban G. et al. Microbial diversity and activity in a Danish fjord with anoxic deep water // Ophelia. 1995. V. 43. № 1. P. 45–100.
31. Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica electronica. 2001. V. 4. Iss. 1. Art. 4. 9 p. (<http://palaeo-electronica.org/2001-1/past/issue1-01.htm>).
32. Mazei Yu. Biodiversity patterns in protozoan communities: linking processes and scales // Protistology. 2008. V. 5. P. 268–280.
33. Saburova M.A., Polikarpov I.G., Burkovsky I.V. Spatial structure of an intertidal sandflat microphytobenthic community as related to different spatial scales // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 129. P. 214–232.
34. Tikhonenkov D.V., Mazei Yu.A., Mylnikov A.P. Species diversity of heterotrophic flagellates in the White Sea littoral sites // European J. Protistol. 2006. V. 42. P. 191–200.

Are There Relations between Distribution of Heterotrophic Flagellates and Zonality of Marine Intertidal Flat?

D. V. Tikhonenkov, I. V. Burkovsky, Yu. A. Mazei

Species distribution of heterotrophic flagellates was investigated in accordance with zonality of the White Sea silt-sandy intertidal flat. Sixty-four species and forms of flagellates were identified in the Gryaznaia inlet of Chernorechensky estuary (Kandalaksha Bay). Three species (*Ploetia tenuis*, *Salpingoeca tuba*, and *Thecamonas trahens*) are the new records for the White Sea. The species diversity, abundance and biomass of heterotrophic flagellates were highest in upper and lower littoral as compared with the middle littoral and transitional zones. The species composition and community structure of heterotrophic flagellates depend not so much on littoral zone and linked sediments, type and amount of organic material, but on local combinations of salinity and Eh. The heterotrophic flagellate community on littoral was divided into three groups: 1) species preferring biotopes of higher salinity at lower and upper bounds of mid-intertidal zone, 2) species gravitating to silt sediments of upper intertidal zone at lower salinity and Eh, 3) species preferring well aerate and low silt sands of the lower intertidal zone.