

*На правах рукописи*



МУХИН Иван Андреевич

**ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРИФИТОННЫХ  
ЦИЛИОСООБЩЕСТВ НА РАЗНОТИПНЫХ  
СУБСТРАТАХ**

03.02.08 - экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Борок-2014

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии  
Федерального государственного бюджетного образовательного  
учреждения высшего профессионального образования  
"Вологодский государственный педагогический университет"

Научный  
руководитель:

Доктор биологических наук, профессор  
**Болотова Наталья Львовна**

Официальные  
оппоненты:

**Кренева Софья Викторовна**, доктор биологических наук,  
Азовский филиал Федерального государственного  
бюджетного учреждения науки Мурманский морской  
биологический институт Кольского научного центра  
Российской академии наук (ММБИ КНЦ РАН), ведущий  
научный сотрудник.

**Станиславская Елена Владимировна**, кандидат  
биологических наук, Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки Институт озерадения  
Российской академии наук, старший научный сотрудник лаб.  
гидробиологии.

Ведущая  
организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего профессионального образования  
«Российский государственный педагогический университет  
им. А.И. Герцена».

Защита состоится «24» апреля 2014 г. в 14<sup>00</sup> часов на заседании  
диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Федеральном государственном  
бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И. Д.  
Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл.,  
Некоузский р-н, п. Борок.

Тел./факс: 8 (48547) 24042; e-mail: [dissovet@ibiw.yaroslavl.ru](mailto:dissovet@ibiw.yaroslavl.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального  
государственного бюджетного учреждения науки Институте биологии  
внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук  
(<http://www.ibiw.ru/>), с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ  
(<http://vak.ed.gov.ru/>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru/>).

Автореферат разослан «    » февраля 2014 г .

Учёный секретарь диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность исследования.** К одному из современных направлений в экологии водных экосистем относятся исследования перифитона, как экотопической группировки, играющей важную роль в функционировании сообществ (Скальская, 2002; Макаревич, 2003; Раилкин, 2008; Протасов, 2010; Шарапова и др., 2010 и др.). Специфика биотопа на разделе фаз «твёрдый субстрат – вода» определяет сложную пространственную и таксономическую структуру сообществ прикреплённых организмов с широким спектром биотических отношений, обусловленных топической конкуренцией.

Известна эдифицирующая роль прикреплённых организмов в формировании пространственной структуры перифитонных сообществ, включая её мозаичность и ярусность (Протасов, 1982; Комулайнен, 2004; Звягинцев, 2005; Кравцова и др., 2007; Vigs, 2000 и др.).

Зависимость прикреплённых форм от субстрата, являющегося основным элементом биотопа для перифитона, обуславливает необходимость изучения его особенностей (Шевцова, 1991; Хайлов и др., 1992; Протасов, 1994; Мощенко, 2006; Шарапова, 2010 и др.). Тем более, что формирование структуры сообществ зависит от характера субстрата и связано с его архитектурой. Сложность формирования прикреплённых сообществ – одна из основных причин недостаточной изученности тонких процессов, происходящих на разделе твёрдой и жидкой фаз.

Перспективной модельной группой для изучения колонизации субстратов в зависимости от особенностей архитектуры и комплекса морфоэкологических адаптаций организмов являются прикреплённые инфузории. Основные направления исследований перифитонных цилиосообществ связаны с биологией и экологией эпибионтных видов, изучением фауны естественных водоёмов и биоиндикационных возможностей инфузорий активного ила очистных систем (Мамаева, 1986, 1990; Довгаль, 2000; Жариков, 2000, 2001; Трифионов, 2011)

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. К тому же, быстрая смена поколений позволяет наблюдать сукцессию цилиосообществ в лабораторных условиях.

Практическая значимость изучения прикреплённых сообществ возрастает в связи с прогрессирующей антропогенной трансформацией водных экосистем. Так, наблюдающиеся процессы эвтрофирования, особенно выраженные в мелководных водоёмах исследуемого региона (Болотова, 2006; 2009) сопровождаются интенсивным зарастанием, что создаёт для перифитонных организмов обширные и разнообразные субстраты. Особого внимания заслуживает проблема появления в водных объектах новых по качеству субстратов и значительного роста их площади за счёт хозяйственной деятельности, в том числе захламления (Протасов, 2010).

**Цель работы** – установить особенности структуры и развития сообществ прикрепленных инфузорий в зависимости от архитектуры субстратов.

Для её реализации были поставлены следующие **задачи**:

1. Исследовать особенности структуры перифитонных цилиосообществ, формирующихся в разнотипных водных объектах.
2. Рассмотреть стратегии освоения разнотипных субстратов представителями разных морфоэкологических групп прикрепленных инфузорий.
3. Выявить особенности протекания первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ на модельных субстратах различной архитектуры.
4. Изучить структуру перифитонных цилиосообществ на природных, антропогенно-привнесённых и модельных субстратах различной архитектуры в естественных и лабораторных условиях.

**Научная новизна.** Впервые при сравнительном анализе структуры перифитонных цилиосообществ показано значение архитектуры как экологического фактора. В зависимости от показателей сложности пространства выделены три типа архитектуры субстрата, каждый из которых характеризуется формированием цилиосообществ, отличающихся по экологической структуре.

Предложена классификация прикрепленных форм инфузорий на четыре морфоэкологические группы, имеющие разные стратегии освоения субстрата.

Впервые в экспериментальных условиях изучена первичная сукцессия перифитонного цилиосообщества, установлено, что скорость и характер её протекания зависят от сложности архитектуры субстрата.

Предложено понятие *субстратного загрязнения*, под которым понимается антропогенная трансформация архитектуры природных поверхностей или внесение в водный объект субстратов, аналогов которым не существовало в природе.

Впервые в исследованиях перифитона проведена количественная оценка сложности архитектуры субстрата с применением меры SVR (*Surface – to – Volume Ratio*), модифицированной для точек пространства и ранее используемая в топологии биологических объектов (Гаврилов и др., 2012).

**Практическое значение.** Получены оригинальные материалы по фауне прикрепленных инфузорий водных объектов Вологодской области и обнаружено 27 новых видов. Разработан способ повышения точности биоиндикационных исследований, проводимых с использованием прикрепленных инфузорий.

Предложенное понятие субстратного загрязнения имеет значение для оценки антропогенного воздействия на водные экосистемы и прогнозов трансформации сообществ.

Практические рекомендации по результатам работы легли в основу НИОКР «Разработка оригинальной методики биотестирования с использованием перифитонных инфузорий» в рамках госбюджетной НИР «Разработка оригинальных технологий в области ресурсосбережения и контроля окружающей среды», результаты которой зарегистрированы в ВНИИЦ (№ 01.2.007 09598).

**Апробация работы.** Материалы и основные результаты исследования были представлены на научных мероприятиях разного уровня, включая заседания кафедры зоологии и экологии ВГПУ, четыре научно-практические конференции студентов и аспирантов ВГПУ (Вологда, 2007, 2008, 2009, 2010); международный молодёжный форум BIOS-2007 (Санкт-Петербург, 2007); региональную молодёжную конференцию «Интеллектуальное будущее Вологодского края» (Вологда, 2009); международную конференцию «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем» (Санкт-Петербург, 2011), симпозиум с международным участием «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти, 2011), всероссийскую конференцию с международным участием «Актуальные проблемы экологии и биологии» (Сыктывкар, 2012), международную конференцию «Protist-2012» (Осло, 2012), XV Школу-конференцию молодых учёных "Биология внутренних вод" (Борок, 2013).

Результаты исследований использовались в рамках выполнения НИР по тематическому плану Рособразования «Исследование трансформации водосборов таёжной зоны (рег. № 1.1.07; 2007-2009 гг.); государственного заказа «Комплексное пространственно-временное моделирование трансформации водосборов таёжной зоны на основе ГИС-технологий» (2012 г.).

Материалы, полученные в ходе исследования, внедрены в учебный процесс на естественно-географическом факультете ВГПУ в курсах: «Общая экология», «Экология водных экосистем», «Биоиндикация и биотестирование».

**Структура и объём диссертации.** Диссертация состоит из введения, 6 глав и выводов общим объёмом 137 страниц, проиллюстрирована 63 рисунками, 16 таблицами. Список литературы включает 252 работы, из которых 65 на иностранных языках.

**Публикации.** По теме работы опубликовано 15 работ, из них 3 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность за неоценимую помощь научному руководителю проф., д.б.н. Н.Л. Болотовой; за советы и методическую помощь благодарит г.н.с. лаборатории микробиологии ИБВВ РАН д.б.н. А.П. Мыльникова, с.н.с., к.б.н. Д.В. Тихоненкова, зам. директора Института зоологии НАН Украины, д.б.н. И.В. Довгалея, зав. лабораторией технической гидробиологии Института гидробиологии НАН Украины, д.б.н. А.А. Протасова; за обсуждение работы и неизменную поддержку сотрудников кафедры зоологии и экологии ВГПУ к.б.н. А.А. Шабунова, к.б.н. Ю.Н. Белову, к.б.н. М.Я. Борисова и др.

# СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## Глава 1. Перифитон как экотопическая группа организмов

В главе рассмотрены разные подходы к определению перифитона, как экотопической группы организмов и изложена точка зрения, которой автор придерживается в дискуссионных вопросах. Обсуждаются основные направления исследований сообществ перифитонных организмов под действием экологических факторов и особенностей субстрата. Это изучение разномасштабной пространственной структуры перифитонных сообществ, зависимость её от морфологии детерминанта, взаимоотношения эпибионт-носитель, влияние свойств субстрата на формирование сообществ обрастателей, включая его происхождение и химическую природу, ориентированность в пространстве. Сравняется степень изученности цилиосообществ на территории Вологодской области, европейской части России и сопредельных государств.

Проведённый обзор экологических исследований перифитона показал недостаточную изученность вопросов, связанных с влиянием архитектоники субстрата на формирование сообщества обрастателей.

## Глава 2. Материал и методика исследований

Материал для работы собирался в течение 2006-2013 годов. В общей сложности изучено 545 сообществ прикрепленных инфузорий, 52 % из которых составили модельные.

Для выявления особенностей структуры рассматривались цилиосообщества, отличающиеся по видовому составу из различных по гидрологическому режиму, размеру и происхождению водных объектов. Среди них были представлены: небольшой водоток, средняя и крупная река, водохранилище, а также небольшой пруд (табл. 1).

Таблица 1  
Разнообразие субстратов и водных объектов, в которых производился сбор материала

Субстрат	Тип и название водного объекта	Число изученных микросообществ инфузорий*
Укорененные макрофиты ( <i>Rorippa</i> sp., <i>Alisma</i> sp., <i>Ceratophyllum</i> sp.)	р. Вологда, р. Большой Пучкас, мелиоративная канава	96 / 0
Плейстофиты ( <i>Lemna</i> sp.) и фрагментированные плавающие стебли ( <i>Elodea</i> sp.)	Рыбинское вдхр., р. Большой Пучкас, мелиоративная канава, модельные аквариумы	16 / 42
Нитчатые водоросли ( <i>Cladophora</i> sp.)	Р. Вологда	50 / 0
Модельные субстраты (стекла обрастания)	р. Сухона, р. Вологда, мелиоративная канава, Барский пруд, модельные аквариумы	39 / 194
Модельные субстраты усложнённой архитектоники	Мелиоративная канава, модельные аквариумы	70 / 54

\* естественные условия / модельные условия

С целью проверки выдвинутого положения о значении архитектоники, как экологического фактора формирования структуры цилиосообществ, проводились

серии наблюдений на классических модельных (стёклах обрастания) и естественных субстратах. Сравнимые сообщества располагались в естественных водотоках компактно, в одинаковых условиях.

Для подтверждения выявленных закономерностей использовали модельные субстраты, которые по сложности структуры поверхности имитировали разнотипные природные в соответствии с выделенными тремя типами архитектоники субстратов (табл. 2).

Таблица 2

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			
Усложнённая двухмерная	Пазухи листьев	0.0029	6	Стекло, перевязанное нитью	0.0028	24
	Нитчатые водоросли	0.0526	40	Нить кручёная льняная	0.0034	60
Трёхмерная	Листья макрофитов	0.064	30	Вата хлопчатобумажная	0.340	40
	Войлокообразные заросли нитчатых водорослей	0.0452	20			

\* 1 – среднее значение показателя SVR. \* 2 – количество исследованных микросообществ.

Понятие архитектоники субстрата включает элементы, составляющие поверхность, их соотношение и взаиморасположение, а также ориентированность в пространстве и взаимодействие близлежащих поверхностей. Для количественной оценки сложности архитектоники субстрата применяли модифицированную для окрестности точки меру SVR (*Surface – to – Volume Ratio*), рассчитываемую как соотношение площади и объёма тела (Гаврилов и др., 2012). Поверхность субстрата изучалась с использованием сканирующего электронного микроскопа, вычисление меры сложности проводилось с учётом элементов размером до 1 мкм.

С поверхности макрофитов сбор обрастания проводился в вегетационный период в июне – июле; с аквариумных растений – круглогодично. Сбор субстратов проводился в прибрежной части водоёмов, на глубине от 10 до 30 см. Закладка модельных субстратов осуществлялась по стандартным методикам, с использованием специальных установок или нитей с грузилами (Довгаль, 1989; Жариков, 1995; Золотарёв, Косолапова, 2005).

Инфузории наблюдались непосредственно на субстратах, подсчёт особей проводили прямым способом, плотность прикрепления рассчитывалась на м<sup>2</sup>. Размеры клеток определяли с помощью измерительной линейки окуляра, биомассу – объёмным методом, либо по литературным данным (Мамаева, 1980; Жариков, 1996). Определение проводилось прижизненно, с помощью бинокулярного микроскопа с увеличением x150 – x600 по общепринятым определителям, при необходимости с использованием красителя – карминового красного (Kahl, 1935; Мажейкайте, 1977; Foissner, 1996; Довгаль, 1996).

Для выявления особенностей структуры сообщества анализировали основные показатели: видовое богатство и разнообразие (по индексу Шеннона), структуру доминирования, а также плотность заселения субстрата. Для сравнения экологической структуры сообществ был использован индекс присутствия, разработанный по рекомендациям А.И. Баканова (1987). Его значение определяли как среднее между долями представителей морфоэкологической группы в общей биомассе и в суммарной численности. Для оценки сходства сообществ использовали коэффициент Жаккара.

Исходя из концепции жизненной формы (Алеев, 1986) и ценоэкоморфы (Протасов, 1994), выделены морфоэкологические группы прикрепленных инфузорий по критериям, связанным с характером освоения поверхности (табл. 3). Целью этого методологического подхода было сравнение структуры цилиосообществ субстратов различной архитектуры, расположенных в разных водных объектах.

Таблица 3

Морфоэкологические группы прикрепленных инфузорий

Название морфоэкологической группы	Признаки			Типичный род
	стебелёк	Домик	размер	
Длинно-стебельковые	Длинный, сократимый	Отсутствует	Средний, до крупного	<i>Vorticella</i>
Коротко-стебельковые	Не более чем в два раза превышает длину тела или меньше.	Отсутствует	Мелкий	<i>Epistylis</i>
Сидячие безраковинные	Отсутствует	Отсутствует, или покрывает менее чем 1/3 тела	Крупный, очень большой	<i>Stentor</i>
Сидячие раковинные	Отсутствует	Присутствует	Мелкий реже средний	<i>Vaginicola</i>

Статистическая обработка проводилась с использованием программных пакетов MSExcel и Past; анализ микроснимков поверхности субстратов и построение картограмм проводили с использованием приложений Image-Pro Plus 6.0 и Surfer 9.1. Дендрограммы строились по коэффициенту Сёрсена-Чекановского методом средних расстояний в приложении Graphs.

### **Глава 3. Структура перифитонных цилиосообществ в разнотипных водоёмах на естественных и искусственных субстратах разной архитектуры**

В главе приводятся результаты исследований перифитонных цилиосообществ, формирующихся на разнотипных субстратах. Для оценки влияния особенностей водного объекта на структуру цилиосообществ наблюдения проводились на различных водотоках. В качестве стандартного модельного субстрата для сравнения с результатами, полученными в лабораторных условиях, использованы стекла обрастания.

Сравнение сообществ разнотипных субстратов, расположенных на однородных участках небольшой протяжённости (2-10 м), а также на отличающихся по



морфологии частях одного растения, позволило выявить закономерности формирования структуры цилиосообществ на поверхностях различной сложности архитектуры при одинаковых условиях.

**Цилиосообщества, формирующиеся на поверхности макрофитов в разных водотоках.** Приводятся результаты исследований цилиосообществ, формирующихся на поверхности ряски и роголистника в двух разнотипных водотоках: мелиоративной канаве на дачных участках в пригороде г. Вологда и речке Большой Пучкас с незначительной антропогенной нагрузкой. Установлено, что по таксономической структуре сообщества, формирующиеся на однотипных поверхностях в разных водных объектах, более сходны между собой, чем сообщества, формирующиеся в одном водотоке (рис. 1).

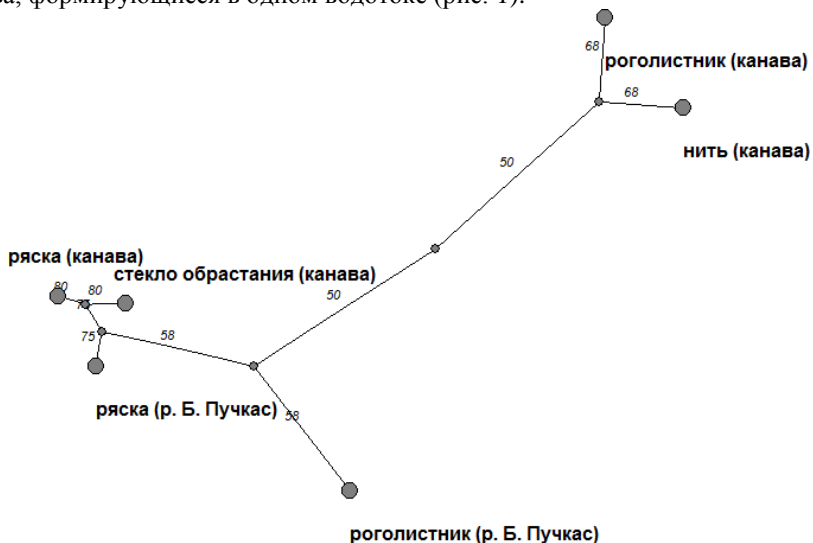


Рис. 1. Сходство видовой структуры цилиосообществ, формирующихся на различных субстратах в мелиоративной канаве и речке Б. Пучкас

Индекс сходства сообществ, формирующиеся на простой по архитектонике поверхности листецов ряски в искусственном и естественном водотоках, составляет 0.63. Средняя плотность инфузорий на растениях из мелиоративной канавы составляет 19.5 тыс. экз/м<sup>2</sup>, из реки – 56.9 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Отличия в значениях биомассы не так велики (4.8 и 6.0 мг/м<sup>2</sup> соответственно), что связано с различной представленностью в сообществе сидячих инфузорий, имеющих значительную биомассу (рис. 2).

Сообщества с усложненной поверхностью роголистника исследованных водотоков менее сходны (индекс Жаккара 0.55). Плотность прикрепленных инфузорий на этих растениях значительно выше, чем на ряске и составляет 112.4 и 47.5 тыс. экз/м<sup>2</sup> в искусственном и естественном водотоках соответственно. Однако, в отличие от сообществ обрастания ряски, различие в плотности пропорционально

различиям в биомассе (27.0 и 7.0 мг/м<sup>2</sup>), поскольку её увеличение происходит за счёт доли длинно-стебельковых инфузорий (рис. 2).

В искусственном водотоке на растениях роголистника, по сравнению с обращением ряски, доля длинно-стебельковых инфузорий повышается, наблюдается полное вытеснение мелких (коротко-стебельковых и раковинных) инфузорий, тогда как на растениях из реки различия экологической структуры не столь выражены. Увеличение представленности длинно-стебельковых инфузорий отражает благоприятную для них трофическую ситуацию, которая складывается в подвергающейся органическому загрязнению мелиоративной канаве. Однако условия для аккумуляции пищевых частиц не могут реализовываться на обращённых ко дну поверхностях листочков ряски, в отличие от вертикально ориентированных поверхностей побегов роголистника.

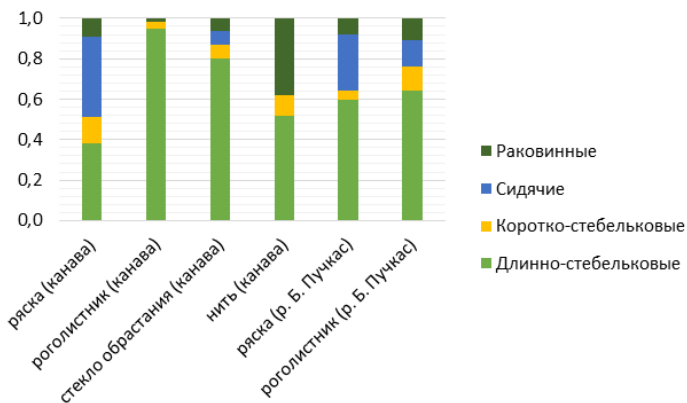


Рис. 2. Представленность экоморфологических групп в перифитонных цилиосообществах, формирующихся на различных субстратах в искусственном водотоке (мелиоративная канава) и речке Б. Пучкас

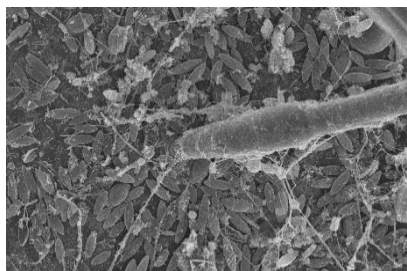


Рис. 3. Поверхность листочка ряски, покрытая диатомовыми водорослями, сканир. электр. микроскопия, x500

На поверхности ряски активно развивается фитоперифитон, конкурирующий с инфузориями за субстрат, увеличивает сходство в структуре сообществ (рис. 3). Поэтому меньший вклад представителей длинно-стебельковых форм в суммарную плотность на горизонтально-ориентированных листочках ряски наблюдается как в искусственном, так и в естественном водотоках. На различных субстратах в одном и том же водотоке формируются цилиосообщества,

которые в зависимости от ориентированности субстрата по-разному реагируют на увеличение его трофности.

Использование модельных субстратов с различной сложностью поверхности позволило ранжировать влияние топологии и ориентированности субстрата на формирование цилиосообществ. Таким образом, ориентированность и положение субстрата в пространстве определяют количественные показатели и представленность морфоэкологических групп. Таксономический состав в большей степени зависит от характера водотока, что связано с присутствием в нём отдельных видов-колонизаторов.

**Цилиосообщества нитчатых водорослей, формирующих микробиотопы с различной архитектурой в одном водотоке.** Анализируются результаты исследований обрастаний с субстратов, расположенных на небольшом участке р. Вологда с однородными абиотическими условиями. Они были представлены микробиотопами, формируемыми нитчатыми водорослями на разнообразных естественных и искусственных первичных субстратах. Это листья макрофитов (жерушник земноводный, частуха подорожниковая), поверхности кирпичей (строительный мусор) и деревянных свай. Для сравнения использованы модельные субстраты – стекла обрастания.

Полученное расположение цилиосообществ на дендрограмме, построенной по сходству видовой структуры, обусловлено сходством степени сложности архитектуры. Так, наиболее близки сообщества, формирующиеся в обрастаниях кирпичей и дна реки, тогда как сообщества растительного войлока со свай и листьев жерушника формируют другую ветвь (рис. 4). Отдельно на дендрограмме группируются сообщества стёкол обрастания и листьев частухи.



Рис. 4. Сходство видовой структуры сообществ прикреплённых инфузорий различных первичных субстратов в реке Вологда

Наибольшей биомассой характеризуются сообщества субстратов двумерной архитектуры – стёкол обрастания и листьев частухи (45.0 и 7.0 мг/м<sup>2</sup>)

соответственно), при этом они имеют меньшее разнообразие экологических форм (рис. 5).

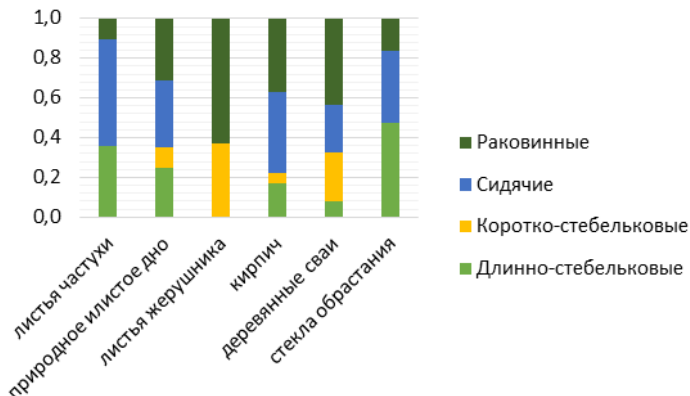


Рис. 5. Представленность морфоэкологических групп перифитонных инфузорий в обрастании различных первичных субстратов в реке Вологда

Наименьшие значения биомассы характерны для сообществ трёхмерной архитектуры ( $1.47 \text{ мг/м}^2$  в сообществах со свай и  $0.56 \text{ мг/м}^2$  – с листьев жерушника), что связано с преобладанием мелких раковинных форм. Таким образом, архитектура субстрата в значительной мере определяет экологическую структуру и количественные показатели перифитонного цилиосообщества.

**Цилиосообщества, формирующиеся в микроместообитаниях на одном растении.** Учитывая возможность химического влияния живых субстратов, сравнивались цилиосообщества, формирующиеся на одном растении, но на его разных частях, отличающихся сложностью архитектуры. Исследовались обрастания элодеи канадской, которая распространена в Рыбинском водохранилище, в отличие от других исследованных нами водоёмов. Для исключения влияния факторов, связанных с сезонной динамикой, результаты верифицировались по наблюдениям в модельном аквариуме со стабильными условиями.

На элодее из Рыбинского водохранилища было выявлено 7 видов сидячих инфузорий, плотность составляла  $120 \text{ тыс. экз/м}^2$ , половина из них приходится на два доминирующих вида. Суммарная биомасса составила более чем  $125 \text{ мг/м}^2$ , что является высоким показателем развития сообществ. Доминируют *Vorticella campanula* – плотность её составляла в среднем  $40 \text{ тыс. ос/м}^2$  и *Stentor polymorphus* –  $20 \text{ тыс. ос/м}^2$ , на долю этих двух видов приходится 96 % от общей биомассы цилиосообщества.

Более разнообразны по представленности морфоэкологических групп сообщества прикреплённых форм инфузорий, формирующиеся на поверхности листьев (рис. 6), однако они отличаются незначительной биомассой –  $1.86 \text{ мг/м}^2$ . Пазухи листа характеризуются более высокой плотностью и биомассой цилиосообществ –  $23.85 \text{ мг/м}^2$ . Большая часть крупных инфузорий отмечена на стеблях растения, поэтому наибольшая биомасса характерна для этого микроместообитания, которая в среднем составляет  $120.55 \text{ мг/м}^2$ .

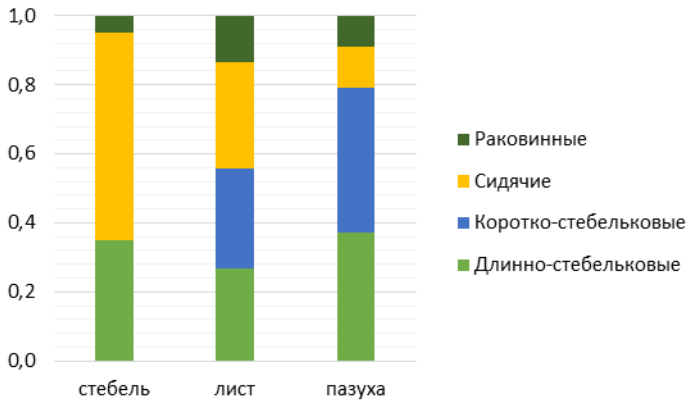


Рис. 6. Представленность морфоэкологических групп перифитонных инфузорий в различных микроместообитаниях на растении элодеи канадской из Рыбинского водохранилища

Установлено, что сообщества, формирующиеся на различных частях одного растения, имеют неодинаковую экологическую структуру.

#### Глава 4. Сукцессии перифитонных цилиосообществ на модельных субстратах различной архитектоники

Для изучения развития сообществ на разнотипных по архитектонике субстратах проведены наблюдения за сукцессиями перифитонных цилиосообществ в лабораторных условиях.

**Стадии первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ.** По динамике видового разнообразия цилиосообществ выделены три стадии сукцессии, которые отличаются скоростью и характером колонизации.

На начальном этапе происходит заселение модельного субстрата одним-двумя видами инфузорий. Средняя плотность населения инфузорий на этой стадии незначительна, например, на простых (двухмерных) субстратах она составляла в среднем 1.7 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Вторая стадия отличается ускорением процесса колонизации. Число видов инфузорий и одновременно плотность заселения субстрата возрастает в течении непродолжительного периода времени, что отражается на снижении индекса доминирования (рис. 7). Третья стадия сукцессионного процесса характеризуется стабилизацией видового состава и увеличением плотности населения инфузорий на субстрате. Фаза стабилизации видового состава и численности инфузорий отмечалась на одиннадцатый день наблюдений, и продолжалась до их окончания на двадцать второй день. Средняя плотность инфузорий на стёклах обрастания установилась на уровне 11.3 тыс. экз/м<sup>2</sup> (рис. 8).

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

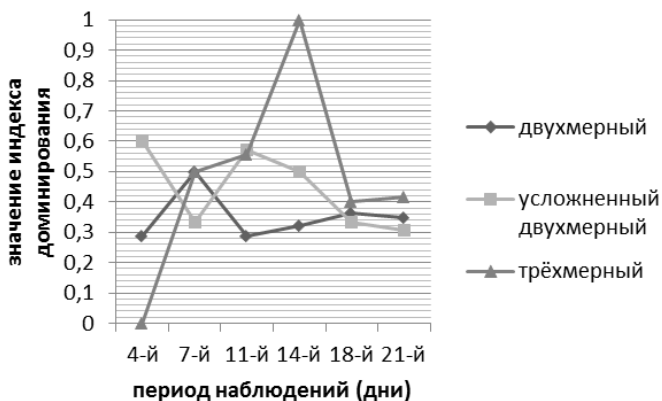


Рис. 7. Динамика индекса доминирования в сообществах, формирующихся на различных модельных субстратах

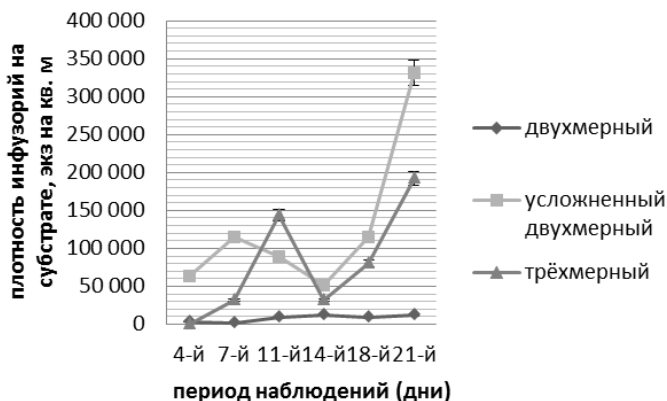


Рис. 8. Динамика средней плотности инфузорий на различных модельных субстратах

**Особенности первичной сукцессии перифитонных цилиосообществ на субстратах различной архитектуры.** Субстраты усложнённой двухмерной архитектуры характеризовались большей, по сравнению с простыми плотностью инфузорий. Так, на нити она составляла более 300 тыс. экз/м<sup>2</sup>, что объясняется малой поверхностью нити, но высоким потенциалом прикрепления из-за её цилиндрической формы. Потенциально, в идентичных условиях число особей инфузорий (следовательно, их биомасса), ассоциированное с нитчатым субстратом на один – два порядка могут превышать эти показатели для плоских субстратов.

Субстрат трёхмерной архитектуры (ватные волокна) заселялся прикреплёнными видами исключительно в окраинных участках, однако, средняя плотность инфузорий превышала 192 тыс. экз/м<sup>2</sup>.

Продолжительность стадий сукцессии также отличается на разнотипных по структуре субстратах. На более сложном по архитектонике субстрате каждая из стадий наблюдается позднее, чем на субстратах простой архитектоники. Задержка первой стадии на усложнённом субстрате составляет три дня, на сложном – до семи.

## **Глава 5. Структура цилиосообществ, формирующихся на модельных субстратах**

Глава посвящена результатам работ, выполненных с использованием только модельных субстратов. Закладка стандартизированных искусственных субстратов позволяет избежать влияния на результаты исследования их химической природы или выделений, в том числе разнообразные продукты жизнедеятельности или разложения. Использование модельных субстратов с однородной поверхностью позволило выявить значение их ориентированности (относительно дна водоёма и поверхности воды) для формирования пространственной структуры популяций и цилиосообществ.

**Цилиосообщества, формирующиеся в условиях пространственно-однородного местообитания.** Установлено, что на формирование перифитонных цилиосообществ оказывает влияние не только сложность топологии поверхности, но и ориентированность субстрата в пространстве. Наиболее отчётливо закономерности пространственной структуры сообществ инфузорий выявляются в условиях избыточного питания, когда плотность особей значительна и количественные отличия между отдельными кластерами становятся статистически достоверными. Поэтому особенности структуры цилиосообществ рассматривались на стёклах обрастания, экспонировавшихся в полисапробной воде. Это вода из реки, загрязнённая стоками, концентрация которых повышена в подлёдный период (р. Сухона) и из коллектора сточных вод (пос. Борок). Для сравнения стекла обрастания закладывались также в небольшой пруд (Барский) в пос. Борок и модельные аквариумы с сапробностью воды в пределах нормированных значений.

При вертикальной ориентированности стекла, расположенного верхним краем у поверхности воды, а нижним – у дна, выявлена неоднородность пространственной структуры популяций различных видов прикреплённых инфузорий. Так, в сообществах прикреплённых инфузорий стёкол обрастания, экспонировавшихся в водах из канализационного коллектора, доминировали представители *Podophrya fixa*, средняя плотность особей которой довольно была велика, более 30 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Распределение инфузорий по субстрату имеет неоднородный характер, на отдельных участках плотность колеблется от 14 до 60 тыс. экз/м<sup>2</sup> (рис. 9).

Наибольшая плотность особей зафиксирована в верхней краевой части стекла, на которую приходится более половины всех отмеченных инфузорий. Плотность особей в серединной трети стекла по своим значениям близка к средней по субстрату и составляет немного более 30 тыс. экз/м<sup>2</sup>. Отмеченная закономерность

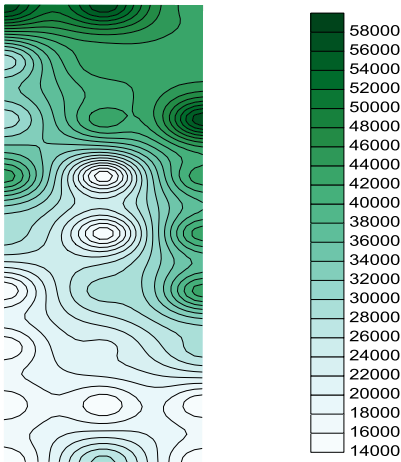


Рис. 9. Средняя плотность особей *Podophrya fixa*, экз/м<sup>2</sup>

меньшей плотности инфузорий в центральной части стекла особенно выражена на этих участках.

На нижнюю треть стекла приходится в среднем менее 20 % обнаруженных инфузорий, плотность на отдельных участках не превышает 40 тыс. экз/м<sup>2</sup> (рис. 9). Пространственная структура популяции представителей рода *Vorticella* на стёклах обрастания аналогична, что говорит об общем характере выявленных закономерностей.

В реке Сухона на стёклах обрастания после недельной экспозиции обнаружено лишь два вида прикрепленных инфузорий – *Vorticella* sp. и *Carchesium polypinum*.

Численность вортицелл достигала очень высоких значений (более 800 тыс. экз/м<sup>2</sup>). Уменьшение плотности инфузорий в нижней части стекла носит достоверный характер (рис. 10).

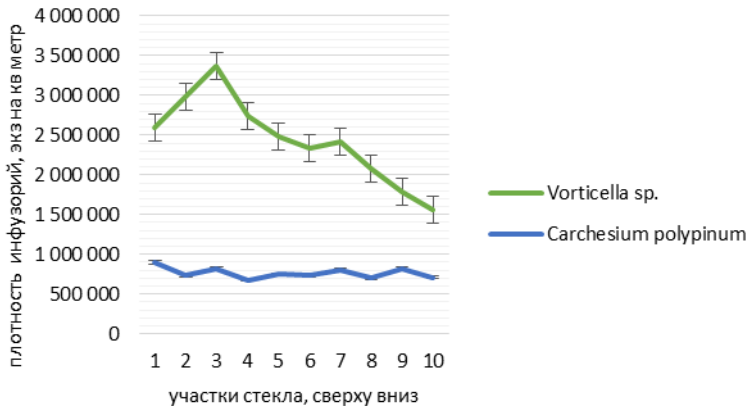


Рис. 10. Средняя плотность инфузорий (экз/м<sup>2</sup>) на различных участках стекол обрастания

Распределение особей *Carchesium polypinum* имеет иной характер, численность в четыре раза меньше, чем доминирующей *Vorticella* sp., и особи распределены по стеклу более равномерно. Средняя плотность в кластере колеблется от 160 до 315 тыс. экз/м<sup>2</sup>, то есть, менее чем в два раза (тогда как у вортицеллы – в 2,5 раза). В условиях перенаселения субстрата и обилия диатомовых водорослей этот вид не смог реализовать «верхний максимум», поэтому численность инфузорий в верхней части стекла не отличается от таковой в нижней его части.



На экспонированных около дна аквариума различно ориентированных стёклах средняя биомасса и плотность особей прикрепленных видов отличаются в четыре раза (табл. 5). Это объясняется соотношением площадей латеральных зон, для которых характерна повышенная численность инфузорий (рис. 11).

Таблица 5

Численность и биомасса прикрепленных инфузорий на различно ориентированных стёклах обрастания

Ориентированность субстрата	численность (экз/м <sup>2</sup> )	биомасса (мг/м <sup>2</sup> )
Горизонтальная	3 200	0.08
Вертикальная	10 399	1,29

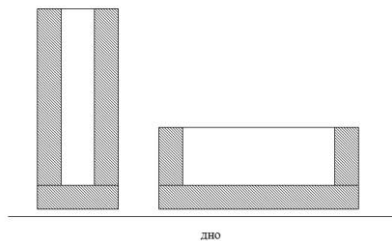


Рис. 11. Схема расположения латеральных зон высокой плотности (заштрихованы) на различно ориентированных стеклах обрастания

**Цилиосообщества, формирующиеся в условиях пространственно-неоднородного местообитания.** Влияние неоднородности субстрата на формирование пространственной структуры цилиосообщества выявлено в эксперименте с однородным субстратом,

часть поверхности которого была усложнена. Средняя плотность прикрепленных инфузорий на участках, примыкающих к нити, намотанной на стекло в 2 раза превышала среднюю плотность на других участках стекла.

## Глава 6. Сравнительный анализ формирования структуры сообществ прикрепленных инфузорий в зависимости от архитектуры субстрата

В заключительной главе приводится обобщение и анализ полученных данных об особенностях формирования перифитонных цилиосообществ в зависимости от архитектуры субстрата. Формулируются основные закономерности освоения субстрата различными морфоэкологическими группами прикрепленных инфузорий.

**Значение морфологических адаптаций перифитонных инфузорий для освоения ими различных типов субстратов.** Проанализированы основные морфологические адаптации для прикрепления инфузорий к субстрату, такие как наличие и строение стебелька и размер особи. По типу прикрепления к субстрату выделяются раковинные, стебельковые и бесстебельковые формы. Доля последних в видовом разнообразии перифитонных цилиосообществ невелика и составляет около от 9 до 20 % в разнотипных водоёмах (рис. 12).

Несмотря на низкую эффективность освоения пространства, сидячие инфузории часто доминируют по биомассе, благодаря значительным размерам. Они вытесняют другие формы с субстрата, что подтверждается данными, полученными в различных микробиотопах.

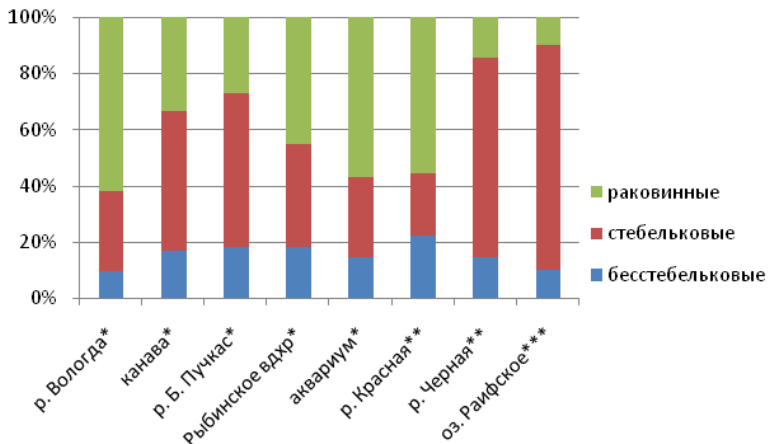


Рис. 12. Представленность различных морфоэкологических групп инфузорий в видовом богатстве обрастаний различных водных объектов

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

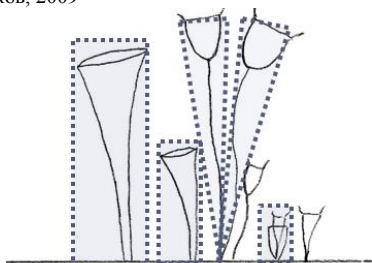


Рис. 13. Схема формирования ярусной структуры в перифитонных цилиосообществах

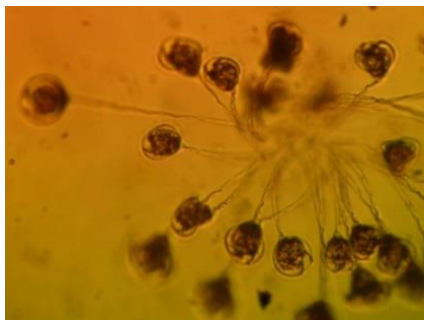


Рис. 14. Формирование суйками кустовой структуры (сближенное приращение на субстрате, но расхождение клеток в трехмерном пространстве)

Стебельковые виды отличаются наибольшим разнообразием и вносят значительный вклад в численность цилиосообществ. Стебелёк позволяет инфузориям формировать ярусную структуру с участием разноразмерных видов и более эффективно осваивать пространство образуя кустовые структуры (рис. 13, 14).

Доля инфузорий, обладающих небольшим стебельком, варьирует от 20 до 100 % (от общего числа стебельковых форм). Они имеют более широкие возможности прикрепления в пространстве сложной архитектуры, осваивая такие микроместообитания, как поверхности клеток диатомовых или стебельки крупных и колониальных инфузорий. Таким образом формируется ярусная структура перифитонного сообщества и уменьшается конкуренция за субстрат с другими

формами прикреплённых инфузорий.

Размер особи определяет успешность освоения микроместообитаний со сложной трёхмерной архитектурой. Это подтверждается увеличением представленности мелких видов прикреплённых инфузорий по мере усложнения архитектуры (рис. 15).

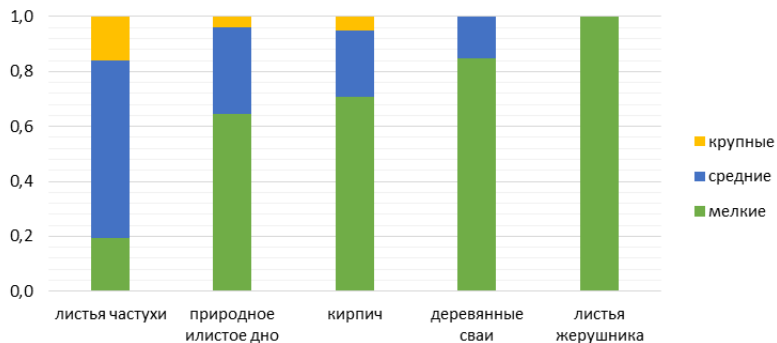


Рис. 15. Представленность размерных групп инфузорий на нитчатых водорослях, формирующих обрастания различной архитектуры в естественном водотоке (река Вологда)

Стратегия заселения субстрата, характерная для морфоэкологической группы, может быть реализована одним видом, либо комплексом доминирующих видов. Так, преобладание на субстрате длинно-стебельковых форм обусловлено доминированием одного вида – *Vorticella campanula*, или, в его отсутствие, формированием доминирующего комплекса из двух или нескольких видов, в число которых входят *V. lutea*, *V. natan*, *V. platysoma*, *V. Vestita* и др. Формирование доминирующего комплекса видов наблюдается в сообществах обрастания сложноорганизованных или разнородных по структуре субстратов, где существует выраженная дисперсия биотопа.

Установлена статистически значимая корреляция между долей отдельных морфоэкологических групп в сообществе и сложностью архитектуры субстрата. Наиболее выражена корреляция для длинно-стебельковых инфузорий:  $r = -0.67$  при значимости 0.95, для коротко-стебельковых  $r = 0.73$ . В тоже время представленность сидячих и раковинных форм ( $r = -0.34$  и  $r = 0.18$  соответственно) не связана со сложностью архитектуры

**Архитектура как фактор формирования структуры сообщества.** По особенностям формирования и структуры цилиосообществ выделено три типа архитектуры субстратов (табл. 6).

Таблица 6

Характер структуры доминирования на разнотипных по архитектуре субстратах

Тип архитектуры	Примеры исследованных микробиотопов	Отмеченные морфоэкологические группы и характер доминирования
Двухмерная	Поверхности листьев растений, стекла обрастания,	Выражено доминирование длинно-стебельковых форм. Как правило, выделяется один доминантный вид – <i>Vorticella campanula</i> или <i>Stentor polymorphus</i> . Кривая доминирования имеет наиболее крутой уклон.

Усложнённая двухмерная	Нитчатые водоросли, нить	Характерно наличие комплекса доминирующих видов, относящихся к одной или разным морфоэкологическим группам, таких как <i>Epistylis coronata</i> , <i>Vorticella platysoma</i> , <i>Vaganicola crystalline</i> и др.
Трёхмерная	Листья жерушника, вата	Доминирование одного вида, как правило не выражено, но комплекс доминирующих видов относится к одной морфоэкологической группе. Среди наиболее распространённых видов – <i>Cothurnia angusta</i> и <i>Epistylis coronata</i> .

В природных условиях наиболее сложная архитектура наблюдается при мозаичности субстратов, образованной комбинациями различных типов микробиотопов. 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 водоёме (табл. 7).

Таблица 7

Видовое разнообразие инфузорий на простых и сложных по структуре субстратах

Тип архитектуры Водоём	Двухмерный		Трёхмерный	
	Микробиотоп	Индекс Шеннона	Микробиотоп	Индекс Шеннона
Река Вологда	Лист частухи	1.95	Лист жерушника	1.33
			Сваи	3.31
Искусственный водоток (канавы)	Стебель роголистника	1.82	Кручёная нить	2.1
Рыбинское водохранилище	Лист элодеи	1.46	Пазуха листа	2.09
	Стебель элодеи	2.13		

Проведённые исследования структуры цилиосообществ разных типов субстратов показали, что внесение в водоём субстрата нетипичной архитектуры приводит к формированию на нем сообщества, структура которого также будет отличаться от естественных. 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.

Учитывая высокую степень захламлённости водных объектов, включая разнообразие и нетипичность антропогенно привнесённых субстратов, целесообразно ввести понятие субстратного загрязнения в отношении структуры погруженных поверхностей. Под субстратным загрязнением понимается антропогенная трансформация архитектуры природных поверхностей или внесение в водный объект субстратов, аналогов которых не существовало в природе.

## Выводы.

1. На основании исследований в 2006 – 2013 гг. и литературных данных установлено, что в составе перифитонных инфузорий Вологодской области насчитывается 91 вид, из них 27 отмечены впервые для региона.

2. По стратегии освоения субстрата выделено четыре морфоэкологические группы инфузорий: длинно-стебельковые, коротко-стебельковые, сидячие безраковинные и сидячие раковинные. Наиболее успешно осваивают субстрат стебельковые формы, составляющие значительную долю численности и биомассы цилиосообществ. Они отличаются наибольшим таксономическим разнообразием, большинство представителей относится к роду *Vorticella*, среди доминирующих видов распространены *V. campanula* и *V. microstoma*.
3. На основании расчёта меры сложности пространства выделены три типа архитектоники субстрата: двухмерная, усложнённая двухмерная, трёхмерная. Выявлено, что на субстратах разной сложности формируются цилиосообщества, отличающиеся различным соотношением морфоэкологических групп, т.е. структура перифитонных цилиосообществ в значительной мере определяется особенностями архитектоники.
4. Выявлена зависимость между представленностью морфоэкологических групп стебельковых инфузорий в сообществе и сложностью архитектоники субстрата: положительная ( $r=0.73$ ,  $p>0.95$ ) для мелких форм, отрицательная ( $-0.67$ ) — для крупных.
5. В сообществе обрастаний просто организованных субстратов доминировал представитель одного вида стебельковых инфузорий, тогда как на усложнённых и сложных субстратах преобладающая морфоэкологическая группа всегда представлена комплексом из двух – четырёх доминирующих видов. Как следствие, видовое разнообразие перифитонных цилиосообществ увеличивалось по мере усложнения архитектоники субстрата, что выражалось в изменении значений индекса Шеннона: от 1.9 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.
6. В зависимости от скорости изменения видового богатства и разнообразия выделено три стадии формирования устойчивого сообщества в ходе первичной сукцессии на модельных субстратах. На сложных субстратах скорость изменения этих показателей была ниже, чем на простых.
7. Изменение количества и архитектоники погруженных в воду поверхностей в ходе хозяйственной деятельности влечёт изменение структуры сообществ перифитона, что может рассматриваться как особая форма антропогенного влияния на водные объекты — субстратное загрязнение.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### **статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК РФ:**

1. Мухин И.А., Болотова Н.Л. Особенности первичной сукцессии перифитонного цилиосообщества на модельных субстратах // Проблемы региональной экологии. 2013. № 3. С. 104-107.
2. Мухин И.А. Экологическая структура сообществ перифитонных инфузорий на различных субстратах в естественном и искусственном водотоках // Вода: Химия и экология. 2013. № 12 С. 64-70.
3. Мухин И.А. Освоение субстратов разной архитектуры экоморфологическими группами прикрепленных инфузорий // Фундаментальные исследования. 2013. № 10 (14) С. 3115-3119.

### **статьи в прочих изданиях:**

4. Мухин И. Зависимость видового разнообразия перифитонных инфузорий р. Вологда от типа подстилающего субстрата // Интеллектуальное будущее вологодского края. Тезисы межвузовской научной студенческой конференции. Вологда: Русь, 2006. С. 181-182.
5. Мухин И.А. Локальные антропогенные сукцессии в водотоках при формировании сообществ инфузорий // Антропогенные сукцессии водосборов таежной зоны: модификация и мониторинг сборник статей. Вологда: 2007. С. 138-141.
6. Мухин И.А. Особенности пространственного распределения перифитонных инфузорий в зарослях элодеи канадской на примере Моложского плеса Рыбинского водохранилища // Вестник НСО серия физико-математические и естественнонаучные дисциплины выпуск V Вологда: 2008. С. 66-70.
7. Мухин И.А. Методологические особенности использования перифитонных инфузорий в качестве тест-объектов биотестирования // сборник статей по итогам Второй межвузовской студенческой конференции «Интеллектуальное будущее вологодского края» Вологда: 2009. с 29-35.
8. Мухин И.А., Пазгалова Е. А. Анализ изменения гидрохимических показателей рек Содимы и Пельшмы в районе сброса сточных вод // Успехи современного естествознания. 2010. № 8 С. 17.
9. Мухин И.А. Перспективы использования перифитонных инфузорий в качестве тест-объектов биоиндикации // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сборник тезисов докладов II Международной конференции. СПб.: 2011. С. 114.
10. Мухин И.А. Особенности микропространственной структуры перифитонных инфузорий, формирующихся на разнотипных субстратах // Сборник трудов международного симпозиума «Экология свободноживущих простейших». Тольятти: 2011. С. 122.
11. Мухин И.А. Нетипичные погруженные поверхности как форма антропогенной трансформации водных перифитонных сообществ // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов XIX Всероссийской молодежной научной конференции Сыктывкар: 2012. С 251-253.

12. Mukhin I. The community of ciliates forming on different substrates // Protist 2012. Oslo: 2012. P. 7112.
13. Мухин И.А. Применение пространственного анализа к изучению популяций простейших организмов // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 2013. № 8-3. С. 172-173.
14. Мухин И.А. Структура сообществ инфузорий, формирующихся на разнотипных субстратах в водоёмах // Материалы XV школы-конференции молодых учёных «Биология внутренних вод». Борок: 2013 С. 279-283.

---

Подписано к печати 13.02.2014. формат 60x84/16. Печать офсетная.  
Бумага офсетная. Гарнитура «таймс». Усл. печ. л. 1.0  
Заказ №. Тираж 100 экз.

---

Отпечатано в НП «НЦЭИ». 160024, г. Вологда, ул. Дальняя, 20-Г – 151.