

УДК 593.16(06)(285.2)

РАЗНООБРАЗИЕ И ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ГЕТЕРТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ В ЛИТОРАЛИ КРУПНОГО РАВНИННОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2022 г. Н. Г. Косолапова^{*,@}, Е. В. Кузнецова^{*}, Д. Б. Косолапов^{*, **}

^{*}Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, 109,
Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

^{**}Череповецкий государственный университет, просп. Луначарского, 5, Вологодская обл., Череповец, 162600 Россия

[@]E-mail: kng@ibiw.ru

Поступила в редакцию 02.02.2021 г.

После доработки 29.04.2021 г.

Принята к публикации 30.04.2021 г.

В течение 4-х лет в весенне-летний период изучали видовой состав и структуру сообществ планктонных гетеротрофных жгутиконосцев (нанофлагеллят, ГНФ) разнотипных прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга), в том числе, испытывающих влияние жизнедеятельности колониальных птиц. Идентифицированы 105 видов и форм ГНФ из 13 крупных таксонов и группы неопределенного систематического положения. На всех исследованных участках наибольшим числом видом были представлены таксоны Choanoflagellida и Chrysomonadida. В прибрежных мелководьях, испытывающих влияние колониальных поселений птиц, встречалось меньше видов ГНФ, чем на участках вне зон этого влияния. Общими для всех участков литорали были 35 видов, из них 3 вида (*Bodo designis*, *Paraphysomonas imperforata* и *Spumella* sp. 1) имели высокую частоту встречаемости ($\geq 50\%$). Однако основу разнообразия ГНФ составляли виды, частота встречаемости которых была $\leq 20\%$, и которые занимали более половины списка видов во всех биотопах.

Ключевые слова: гетеротрофные жгутиконосцы, видовое разнообразие, литораль водохранилища, влияние колоний птиц

DOI: 10.31857/S1026347022050110

Понимание структурно-функциональной организации экосистемы во многом основано на знаниях о взаимодействии видов в ее трофических сетях, в процессе которых осуществляются круговороты веществ и энергии (Pomeroy, 1974). С появлением концепции “микробной петли” или “микробной трофической сети” (Azam *et al.*, 1983; Sherr, Sherr, 1988), исследования межмикробных взаимодействий лежат в основе понимания структуры и функций всей трофической сети, поскольку микроорганизмы играют ведущие роли в минерализации органических веществ, круговоротах биогенных элементов, формировании биомассы и продуктивности водных экосистем. Гетеротрофные жгутиконосцы (нанофлагелляты, ГНФ) являются постоянными компонентами микробной трофической сети, главными потребителями пикопланктона и важными пищевыми объектами для инфузорий и многоклеточного зоопланктона (Laybourn-Parry, Parry 2000; Weisse, 2002; Auer *et al.*, 2004).

Исследования ГНФ Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) имеют многолетнюю исто-

рию, однако, в основном, они ограничивались глубоководной частью водоема и редко затрагивали прибрежно-мелководные участки (Жуков, 1989, 2001; Косолапова, 2018). Вместе с тем литоральная зона занимает значительную часть акватории водохранилища, служит местом нереста рыб и гнездования птиц, отличается резкими колебаниями физико-химических условий и своеобразием биологических сообществ (Рыбинское водохранилище..., 1972). Находясь на границе водной и наземной сред, прибрежные мелководья водохранилищ характеризуются открытостью и по сравнению с мелководьями озер обладают специфическими чертами, обусловленными, в первую очередь, нестабильностью уровня режима (Буторин, 1984). Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы ГНФ на разнотипных участках литорали Рыбинского водохранилища описана нами ранее (Румянцева и др., 2013, 2015, 2016).

Цель настоящей работы – изучить динамику разнообразия и структуры сообщества ГНФ в прибрежных мелководьях Рыбинского водохра-

нилища, в том числе испытывающих влияние колониальных поселений птиц.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2009–2011 и 2013 гг. на прибрежно-мелководных участках Рыбинского водохранилища вблизи поселений колониальных птиц: в защищенной зарастающей литорали среди гнездовий птиц сем. Чайковых (Laridae) и сем. Крачковых (Sternidae) (ст. Ч) и в открытой литорали около колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) (ст. Ц). Одновременно отбор проб воды производили на фоновых участках, расположенных на расстоянии 200–500 м от соответствующих птичьих колоний (ст. ФЧ и ФЦ), где гидрологические параметры были примерно такими же, как на станциях Ч и Ц. Сроки и периодичность отбора проб были выбраны в связи с особенностями биологии птиц, в первую очередь, с учетом сроков их гнездования. С середины мая до середины июля, в период максимальной орнитогенной нагрузки, когда вылуплялись и активно выкармливались птенцы, отбор проб производили еженедельно. До и после этого периода периодичность отбора составляла 1 раз в две недели.

Определение видового состава бесцветных жгутиконосцев проводили с помощью фазово-контрастной микроскопии в нефиксированных пробах с использованием микроскопа AxioScope A1 (“Carl Zeiss”, Германия). Пробы воды просматривали в течение недели для более полного изучения видового состава жгутиконосцев (Методика изучения ..., 1975; Vørs, 1992). Для идентификации жгутиконосцев использовали известные руководства (Ветрова, 1980; Жуков, 1993; Lee, Paterson, 2000; Lee, 2015).

Анализ полученных данных проводили, используя принятые в гидробиологии показатели: число видов (S), частота встречаемости (P, %), альфа-разнообразие, т.е. среднее число видов в пробе. Бета-разнообразие (β) сообществ гетеротрофных нанофлагеллят рассчитывали по формуле Р. Уиттекера:

$\beta = (S/\alpha) - 1$, где S — общее число видов, α — среднее количество видов в сообществах (Уиттекер, 1980).

В местах отбора проб измеряли температуру воды, концентрацию растворенного кислорода и биохимическое потребление кислорода (БПК₅). Условия обитания литоральных микробных сообществ описаны нами ранее (Румянцева и др., 2015).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За весь период исследований в литорали Рыбинского водохранилища идентифицировано

105 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев, относящихся к 13 крупным таксонам и группе неопределенного систематического положения. Основу разнообразия на всех исследованных биотопах составляли представители Choanoflagellida (22 вида) и Chrysomonadida (16 видов) (табл. 1). Остальные таксономические группы содержали в своем составе от 1 до 14 видов. Максимальное число видов зарегистрировано на ст. ФЧ (81), минимальное — на ст. Ц (48 видов). Общими для всех исследованных сообществ были 35 видов, что составляет 33% общего количества определенных видов, из которых 3 вида (*Bodo designis*, *Paraphysomonas imperforata* и *Spumella* sp.1) имели высокую частоту встречаемости ($P \geq 50\%$). Наибольшее число постоянных видов (7) обнаружено на ст. Ч, а наименьшее — на ст. Ц (3 вида). На фоновых участках зарегистрировано 6 (ст. ФЧ) и 5 (ст. ФЦ) постоянных видов. Некоторые виды имели высокую частоту встречаемости только на одном из исследованных участков: это *Paraphysomonas vestita* на ст. ФЧ, *Codosiga botritis* на ст. Ч и *Ancyromonas sigmoides* на ст. ФЦ. На ст. Ц таких видов не обнаружено. Некоторые виды ГНФ были приурочены лишь к одному биотопу. Наибольшее число таких специфических видов (по 11) зарегистрировано в закрытой литорали (ст. ФЧ и Ч), наименьшее (1 вид) — на ст. Ц, на ст. ФЦ таких видов было 6. Межгодовые исследования фауны ГНФ показали, что наибольшее число видов обнаружено в 2011 г. на ст. ФЧ (65 видов), а наименьшее (31 вид) — в 2009 г. на ст. Ц (рис. 1). Причем на фоновых участках количество видов было больше, чем на участках, заселенных птицами. Исключение составил 2013 г., когда число видов на ст. Ч было выше, чем на ст. ФЧ.

Наибольшим видовым разнообразием в сообществе ГНФ защищенной литорали во все годы наблюдений характеризовались хризифитовые. Больше всего представителей этой группы обнаружено на станциях Ч и ФЧ в 2011 г.: 14 и 13 видов соответственно. В представленности других эколого-таксономических групп в закрытой литорали наблюдались некоторые различия. Так, в составе сообщества ГНФ в 2009 г. на ст. ФЧ преобладали три группы: хоанофлагелляты, кинетопластиды и церкомонадины, а на ст. Ч только кинетопластиды (рис. 2а). В 2010 г. в этих биотопах содоминирующей группой были кинетопластиды, а в 2011 — хоанофлагелляты. В 2013 г. на станциях ФЧ и Ч часто встречались церкомонады, а на ст. ФЧ еще и эвгленовые.

В открытой литорали в 2009 г. на ст. ФЦ по числу видов доминировали кинетопластиды, а на ст. Ц — хризомонадины (рис. 2б). В 2010 г. на ст. ФЦ наибольшим разнообразием отличались хоанофлагелляты и хризифитовые, а на ст. Ц — хризифитовые и кинетопластиды. Меньше всего за весь период исследований как в закрытой, так в от-

Таблица 1. Видовой состав и частота встречаемости ГНФ на разных участках прибрежных мелководий Рыбинского водохранилища

Вид	2009–2011, 2013 гг.		2009–2010 гг.	
	ФЧ	Ч	ФЦ	Ц
Mastigamoebidae Goldschmidt, 1907				
<i>Mastigomaeba limax</i> Moroff, 1904	—	2	—	—
Choanomonada Kent, 1880				
<i>Aulomonas purdyi</i> Lackey, 1942	—	—	5	—
<i>Codosiga botritis</i> Kent, 1880	43	53	32	27
<i>Codonosiga</i> sp.	—	—	5	—
<i>Codonosigopsis robini</i> Senn, 1900	—	7	—	—
<i>Desmarella irregularis</i> Stokes, 1888	—	2	—	—
<i>Diplosiga socialis</i> Frenzel, 1892	—	—	5	—
<i>Kentrosiga setifera</i> Schiller, 1953	2	—	—	—
<i>Lagenoecca globulosa</i> France 1897	2	—	5	—
<i>L. ruttneri</i> Bourrelly, 1952	4	2	—	—
<i>Monosiga ovata</i> Kent, 1880	45	33	41	36
<i>Monosiga</i> sp.	—	5	5	5
<i>Protospongia haeckeli</i> Kent, 1880	7	5	—	—
<i>Salpingoecca amphoridium</i> Clark, 1868	2	—	—	5
<i>S. convallaria</i> Stein, 1878	—	—	5	—
<i>S. globulosa</i> Zhukov, 1978	4	—	—	—
<i>S. gracilis</i> Clark, 1868	7	7	—	—
<i>S. minor</i> Dangeard, 1910	24	28	18	5
<i>S. minuta</i> Kent, 1880	20	9	5	—
<i>S. oblonga</i> Stein, 1878	2	—	—	—
<i>S. pixidium</i> Kent, 1880	4	2	—	—
<i>S. urnula</i> Skuja, 1948	7	5	—	5
<i>S. vagenicola</i> Stein, 1878	—	2	—	—
Bicosoecida Grassé and Deflandre, 1952				
<i>Bicosoeca crystallina</i> (Lackey) Skuja, 1956	4	—	—	—
<i>B. conica</i> Lemmerman, 1914	4	5	5	5
<i>B. cylindrica</i> (Lackey) Bourrelly, 1951	4	2	—	—
<i>B. exilis</i> Penard, 1921	20	5	9	5
<i>B. fotti</i> Bourrelly, 1951	—	—	5	—
<i>B. lacustris</i> Skuja, 1948	27	16	14	9
<i>B. ovata</i> Lemmerman, 1914	—	2	—	—
<i>B. planctonica</i> Kisselew, 1931	9	—	—	—
<i>Cafeteria roenbergensis</i> Fenchel and Patterson, 1990	4	5	—	—
<i>Cyathobodo</i> sp.	2	—	—	—
<i>Pseudodendromonas vlkii</i> (Vlk, 1938) Bourrelly, 1953	—	2	—	—
Chrysophyceae Pascher, 1914				
<i>Anthophisa vegetans</i> (O.F.M.) Stein, 1878	7	23	—	—
<i>Cladomonas fruticulosa</i> Stein, 1878	—	5	—	—
<i>Dendromonas cryptostilus</i> Skuja, 1948	—	2	—	—
<i>Paraphisomonas imperforata</i> Lucas, 1967	51	60	68	55
<i>P. vestita</i> (Stokes) De Saedeleer, 1929	53	40	23	9

Таблица 1. Продолжение

Вид	2009–2011, 2013 гг.		2009–2010 гг.	
	ФЧ	Ч	ФЦ	Ц
<i>Siphomonas fritschii</i> Pringheim, 1946	16	5	5	14
<i>Stokesiella longipes</i> (Stokes, 1888) Lemmermann, 1910	4	2	—	—
<i>Spumella coronifera</i> Skuja, 1948	9	5	—	5
<i>Spumella cylindrica</i> Skuja, 1956	11	14	18	9
<i>S. neglecta</i> Skuja, 1956	2	—	—	—
<i>S. major</i> Skuja, 1956	4	7	—	5
<i>S. (Monas) sochiabilis</i> (Meyer, 1897)	4	12	—	—
<i>Spumella vivipara</i>	27	26	23	14
<i>Spumella</i> sp. 1	69	74	50	55
<i>Spumella</i> sp. 2	31	37	41	14
<i>Spumella</i> sp. 3	42	30	18	41
Histionidae Flavin and Nerad, 1993				
<i>Reclinomonas americana</i> Flavin and Nerad, 1993	22	14	—	—
Euglenida Bütschli, 1884, emend. Simpson, 1997				
<i>Entosiphon sulcatum</i> (Duj.) Stein, 1878	16	16	9	5
<i>Petalomonas angusta</i> (Klebs) Lemmerman, 1910	—	2	—	—
<i>P. minuta</i> Hollande, 1942	2	7	5	9
<i>P. steini</i> Klebs, 1893	7	9	9	5
<i>P. pusilla</i> Skuja, 1948	50	52	32	23
<i>Petalomonas</i> sp.	4	—	—	—
<i>Pseudoperanema fusiforme</i> (Larsen, 1987) Larsen and Patterson, 1990	9	7	—	—
<i>Ploeotia discoides</i> Larsen and Patterson, 1990	33	12	9	—
Kinetoplastea Honigberg, 1963				
<i>Bodo curvifilus</i> Griessmann, 1913	4	7	23	23
<i>B. designis</i> Skuja, 1948	73	70	73	64
<i>B. edax</i> Klebs, 1893	2	5	—	—
<i>B. globosus</i> Stein, 1878	—	2	—	—
<i>B. minimus</i> Klebs, 1893	13	14	9	9
<i>B. repens</i> Klebs, 1893	4	2	9	14
<i>B. rostratus</i> (Kent) Klebs, 1893	2	9	5	5
<i>B. saltans</i> Ehrenberg, 1832	31	26	32	27
<i>B. saliens</i> Larsen et Patterson, 1990	4	7	9	5
<i>B. spora</i> Skuja, 1956	4	5	5	—
<i>Rhynchomonas nasuta</i> (Stokes, 1888) Klebs, 1892	31	53	55	36
<i>Parabodo nitrophilus</i> Skuja, 1948	—	—	9	—
<i>Phyllomitrus apiculatus</i> Skuja, 1948	44	44	—	23
Cryptophyceae Pascher, 1913				
<i>Goniomonas truncata</i> (Fresenius) Stein, 1887	62	60	41	32
Cercomonadida (Poche, 1913), emend. Vickerman, 1983, emend. Mylnikov, 1986				
<i>Allantion tachyploon</i> Sandon, 1924	18	12	—	—
<i>Cercomonas amoibinus</i> Mylnikov, 1985	2	—	—	—
<i>C. crassicauda</i> Dujardin, 1841	13	9	5	5
<i>C. granulifera</i> Hollande, 1942	7	9	5	—

Таблица 1. Окончание

Вид	2009–2011, 2013 гг.		2009–2010 гг.	
	ФЧ	Ч	ФЦ	Ц
<i>C. levis</i> Skuja, 1939	2	—	—	—
<i>C. longicauda</i> Dujardin, 1841	27	19	9	9
<i>C. minimus</i> Mylnikov, 1992	2	—	—	14
<i>Cercomonas</i> sp.1	7	7	5	9
<i>Cercomonas</i> sp.2	4	2	—	—
<i>Heteromita minima</i> (Hollande, 1942), Mylnikov, 2000	20	19	23	9
<i>H. reniformis</i> (Zhukov, 1978) Mylnikov et Karpov, 2004	33	30	18	5
<i>Helkesimastix faccicola</i> Woodcock et Lapage, 1914	—	2	—	—
<i>Protaspis gemmifera</i> Larsen and Patterson, 1990	13	19	—	5
<i>P. simplex</i> Vørs, 1992	18	21	9	—
Silicofilosea Adl et al., 2005				
<i>Thaumatomonas lauterborni</i> De Saedeleer, 1931	2	—	5	5
Dictyochophyceae Silva, 1980				
<i>Actinomonas mirabilis</i> Kent, 1880	7	5	5	5
<i>Pteridomonas pulex</i> Penard, 1890	4	12	—	—
Colpodellida Cavalier-Smith, 1993, emend. Adl et al., 2005				
<i>Colpodella angusta</i> (Duj.) Simpson et Patterson, 1996	4	2	23	5
Spongomonadida (Hibberd, 1983), emend. Karpov, 1990				
<i>Spongomonas uvella</i> Stein, 1878	4	—	9	—
Protista incertae sedis				
<i>Ancyromonas contorta</i> (Klebs) Lemmermann, 1910	13	2	—	5
<i>A. sigmoides</i> Kent, 1880	49	42	50	36
<i>Amastigomonas depriney</i> De Saedeleer, 1931	2	2	9	—
<i>A. caudata</i> Zhukov, 1975	2	—	—	—
<i>Aulacomonas hyalina</i> Skuja, 1956	7	2	9	5
<i>Colponema loxodes</i> Stein, 1878	13	9	—	—
<i>Metromonas</i> sp.	—	—	—	5
<i>Katablepharis</i> sp.	24	12	18	23
Всего видов: 105	81	77	53	48

крытой литорали встречалось представителей би-козоеид.

Число видов ГНФ в литорали водохранилища испытывало резкие сезонные колебания. Амплитуды сезонных изменений этого показателя обычно имели сходный характер на всех исследованных биотопах. Как правило, за пиком числа видов шел его резкий спад (рис. 3). На ст. ФЧ в 2009 г. обнаруживалось от 1 до 21 вида ГНФ (в среднем за сезон 9.6 видов), максимальные значения регистрировались в конце мая, в конце июня и в первой декаде августа. На ст. Ч число видов изменялось в пределах 2–22, а в среднем, за сезон составило 9.4. Здесь наблюдался только один ярко выраженный пик числа видов (в конце июня) (рис. 3а). Минимальное количество видов на обоих биото-

пах было в конце августа. В 2010 г. на станциях ФЧ и Ч число видов ГНФ изменялось от 5 до 19 (в среднем, за сезон 9.9) и от 4 до 16 (в среднем, 7.7) соответственно. Увеличение числа видов ГНФ на ст. Ч отмечалось в конце мая и в середине августа, а на ст. ФЧ — в середине июня. Меньше всего ГНФ на этих участках закрытой литорали регистрировалось в начале (ст. Ч) и в конце июня (ст. ФЧ) (рис. 3б).

На станциях ФЦ и Ц открытой литорали в 2009 г. среднее за сезон число видов ГНФ составляло 10 и 6 соответственно. Максимум видов ГНФ регистрировался на фоновой станции в первой декаде июня, а также на обоих участках в начале августа. Меньше всего видов было в начале июня, а на ст. Ц еще и в начале июля (рис. 3в). В 2010 г. в среднем

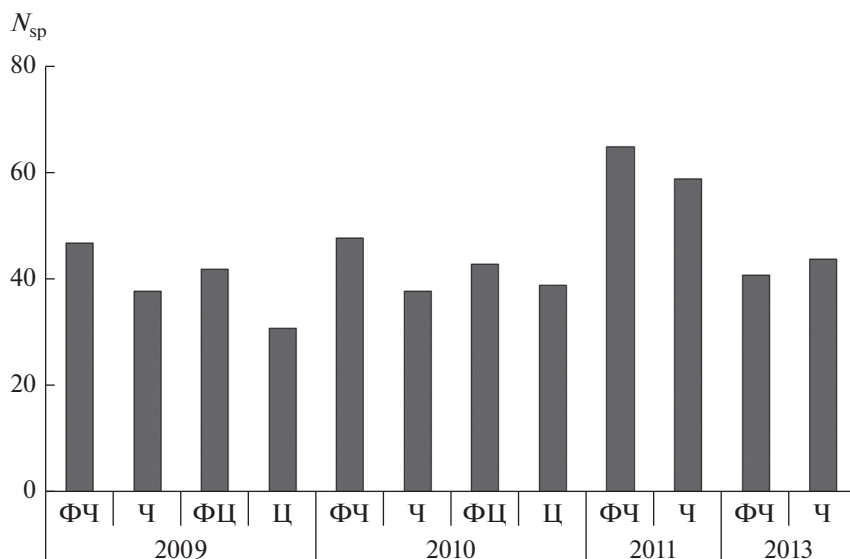


Рис. 1. Число видов ГНФ (N_{sp}) в защищенной зарастающей литорали Рыбинского водохранилища на заселенном чайками и крачками (ст. Ч) и фоновом (ст. ФЧ) участках и в открытой литорали вблизи колониальных поселений цапель (ст. Ц) и на фоновом участке (ст. ФЦ) в 2009, 2010, 2011 и 2013 гг.

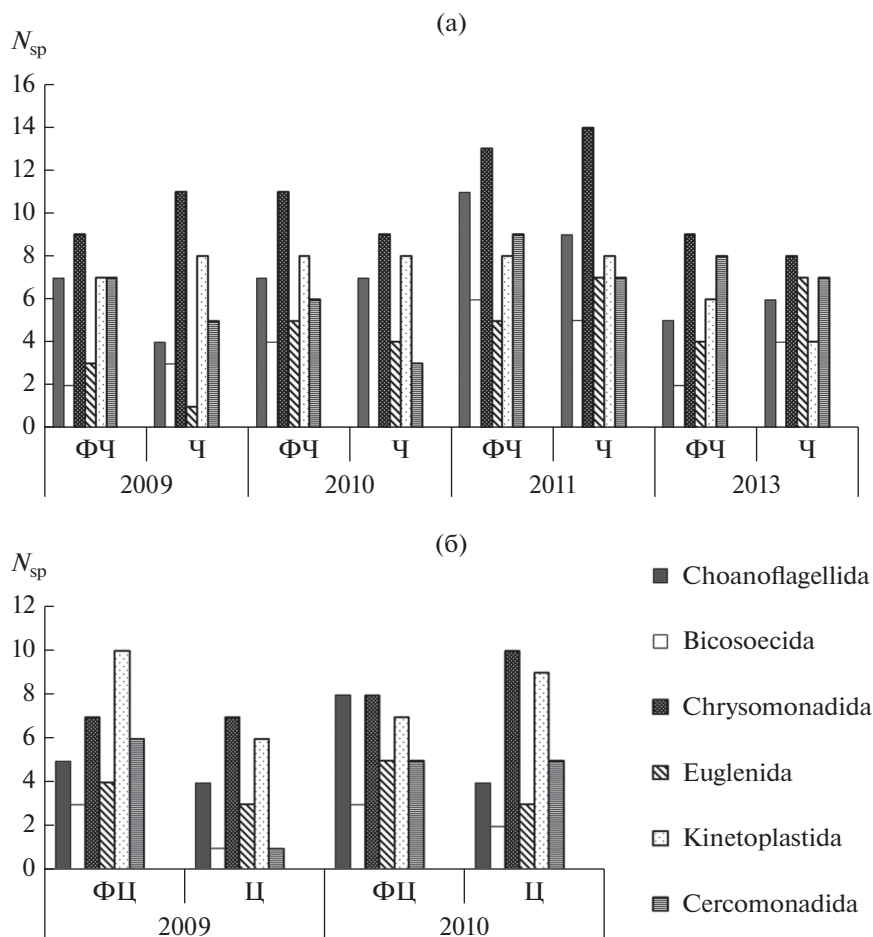


Рис. 2. Таксономическая структура сообществ ГНФ на станциях Ч и ФЧ (а) и станциях Ц и ФЦ (б) в разные годы проведения исследований.

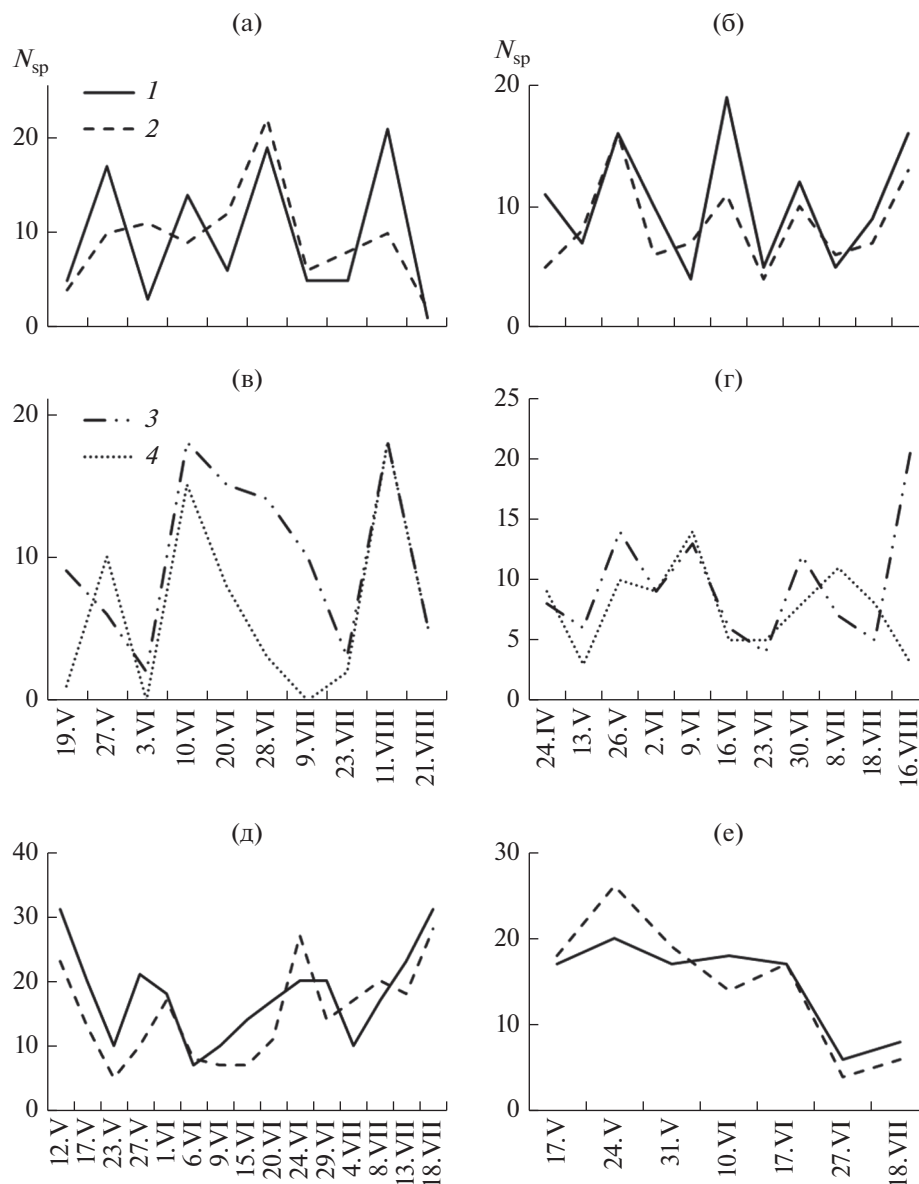


Рис. 3. Число видов ГНФ в 2009 (а, в), 2010 (б, г), 2011 (д) и 2013 (е) гг. на разных участках литорали водохранилища: 1 – ст. ФЧ, 2 – ст. Ч, 3 – ст. ФЦ, 4 – ст. Ц.

за сезон обнаруживалось 8 (на ст. Ц) и 10 (на ст. ФЦ) видов ГНФ. Наибольшее число видов на ст. ФЦ регистрировалось в середине августа, а на ст. Ц – в начале июня. Меньше всего видов ГНФ на ст. ФЦ было в начале третьей декады июня, а на ст. Ц в середине мая и августа (рис. 3г).

В 2011 и 2013 гг. в закрытой литорали отмечаются наиболее высокий уровень альфа-разнообразия: на станциях ФЧ и Ч, в среднем, за сезон обнаруживалось 17 и 15 видов соответственно. Число видов ГНФ было максимальным в середине мая и в середине августа, а минимальным – в начале июня (рис. 3д). В 2013 г. наблюдались отличия в сезонной динамике числа видов, а имен-

но: увеличение числа видов в конце мая и дальнейшее их постепенное снижение (рис. 3е).

Для понимания видового разнообразия сообществ ГНФ участков литорали проведен анализ их бета-разнообразия. Считается, что чем меньше общих видов в сообществах, тем этот показатель выше (Уиттекер, 1980). Бета-разнообразие сообществ ГНФ фоновых участков было сравнительно высоким в 2009 и 2010 гг. и низким – в 2011 и 2013 гг. (рис. 4а). В биотопах, заселенных птицами, сообщества ГНФ отличалось большим постоянством. Бета-разнообразие сообщества на ст. Ц было выше, чем на ст. ФЦ, что свидетельствует о

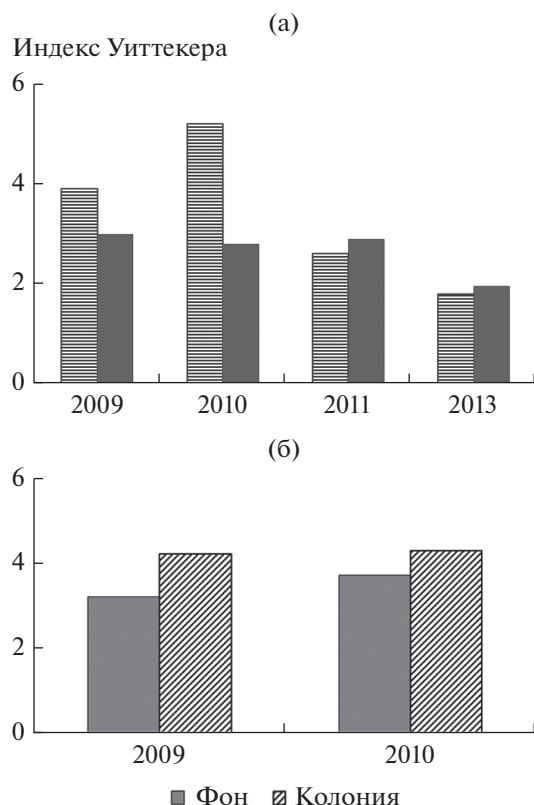


Рис. 4. Бета-разнообразие сообществ ГНФ на станциях Ч и ФЧ (а), Ц и ФЦ (б).

меньшей гетерогенности сообщества на участке вблизи колонии цапель (рис 4б).

Анализ распределения видов ГНФ по частоте встречаемости показал, что постоянные виды ($P \geq 50\%$) составляли меньшую часть (3–22%) общего числа видов во всех литоральных биотопах (рис. 5). Основу разнообразия сообществ ГНФ определяли редкие виды ($P \leq 20\%$), на долю которых приходилось более половины видов. В 2013 г. в закрытой литорали, особенно вблизи колонии чаек, наблюдалось снижение доли редких видов и увеличение доли постоянных видов.

Для определения сходства сообществ ГНФ разных участков литорали водохранилища использовали диаграммы Венна. В 2009 г. общими для всех четырех биотопов были 18 видов, что составляло 28% общего числа видов, в 2010 г. сходство сообществ было выше: общими были 35% видов (рис 6а и 6б). В 2009 г. сообщества ГНФ фоновых участков были более сходными (65%) по сравнению с сообществами участков, заселенных птицами (43%). В 2010 г., сходство сообществ между ст. Ц и ФЦ составляло 69%, а между ст. Ч и ФЧ — 51%. В 2011 и 2013 гг. сходство между сообществами фоновых и заселенными птицами участков оказалось равным 66% и 60% общего числа видов соответственно (рис. 6в, г). В 2009 и 2010 гг. сход-

ство сообществ было выше на фоновых (65 и 43% соответственно), чем заселенных птицами участках (58 и 52% соответственно).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сообщества ГНФ разных водных местообитаний при некоторой степени структурной общности, которую определяют эврибионтные виды, имеют существенные отличия. Пока до конца не выяснено, какие факторы являются определяющими при формировании тех или иных типов сообществ ГНФ, какие изменения их структурной организации происходят при изменении условий окружающей среды. Известно, что для каждого пресного водоема характерен определенный комплекс видов ГНФ, отражающий его тип, уровень трофии, степень и характер загрязнения и др. Богаче всего фауна ГНФ мезосапробных водоемов. В олигосапробных водоемах доминируют прикрепленные одноклеточные формы: фильтраторы или седиментаторы (роды *Salpingoeca*, *Bicosoecida*). Мезосапробные водоемы характеризуются массовым развитием неприкрепленных жгутиконосцев, питающихся путем активной охоты (бодониды, бесцветные эвгленовые), однако максимальной плотности здесь достигают прикрепленные колониальные организмы (род *Codonosiga*). В полисапробных водах доминируют неприкрепленные формы (Золотарев, 1987).

Большинство ГНФ из отрядов Chrysomonadida и Kinetoplastida является эврибионтными и повсеместно распространено в пресных водоемах (Mathes, Arndt, 1994; Arndt *et al.*, 2000; Auer, Arndt, 2001; Weitere, Arndt, 2003; Косолапова, 2005). Со-доминантами могут быть хоанофлагелляты, бикозоециды, эвглениды и катаблефариды. В литорали Рыбинского водохранилища лидирующей группой в сообществе ГНФ были воротничковые жгутиконосцы (хоанофлагелляты), тогда как эвглениды не достигали значительного развития. С другой стороны, нами обнаружено значительное разнообразие церкомонад и бикозоецид, которые, однако, в сообществах исследованных биотопов в большинстве случаев были редкими представителями.

При эвтрофировании водоемов могут исчезать некоторые виды ГНФ. Вероятно, этим можно объяснить меньшее число видов ГНФ на участках литорали Рыбинского водохранилища, испытывающих влияние колониальных поселений птиц. Ранее в результате исследования малой реки, впадающей в Рыбинское водохранилище, было установлено, что на ее участках, испытывающих антропогенное (сточные воды сырзавода) и зоогенное (жизнедеятельность бобров) влияние, видовое богатство ГНФ было ниже, чем на быстротекущих и медленно текущих, зарастающих макрофитами участках (Косолапова, 2002). В работах А.В. Крылова с соавт. (Кры-

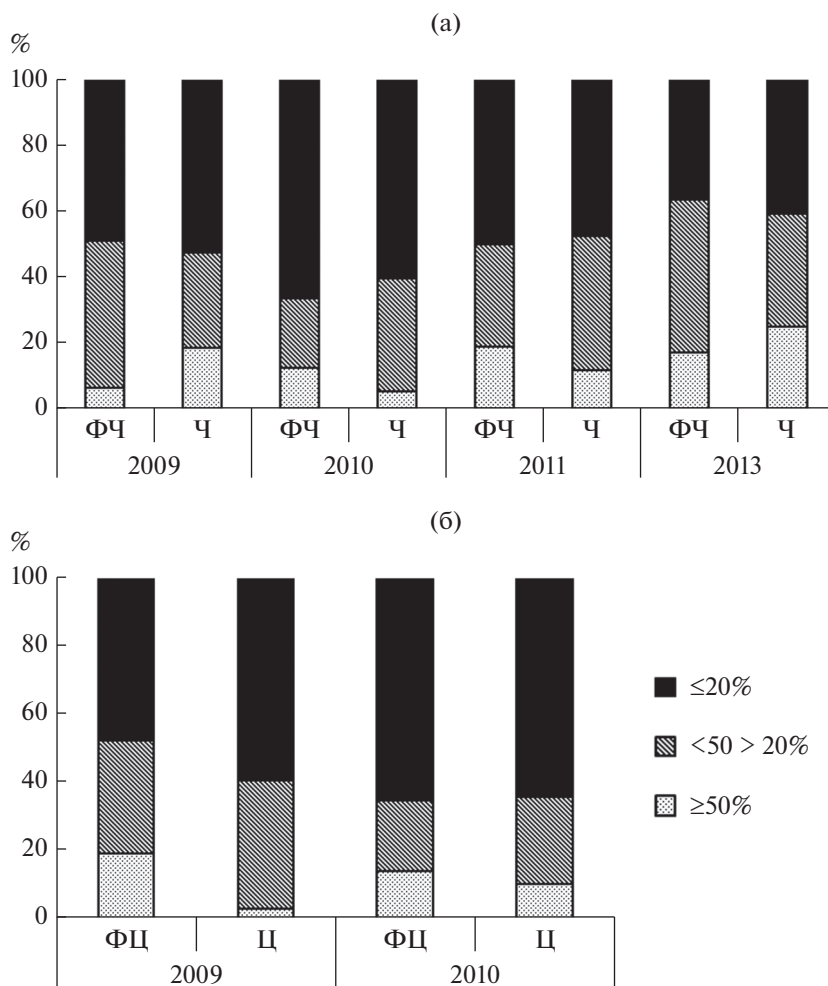


Рис. 5. Распределение видов ГНФ по частоте их встречаемости на станциях Ч и ФЧ (а), Ц и ФЦ (б).

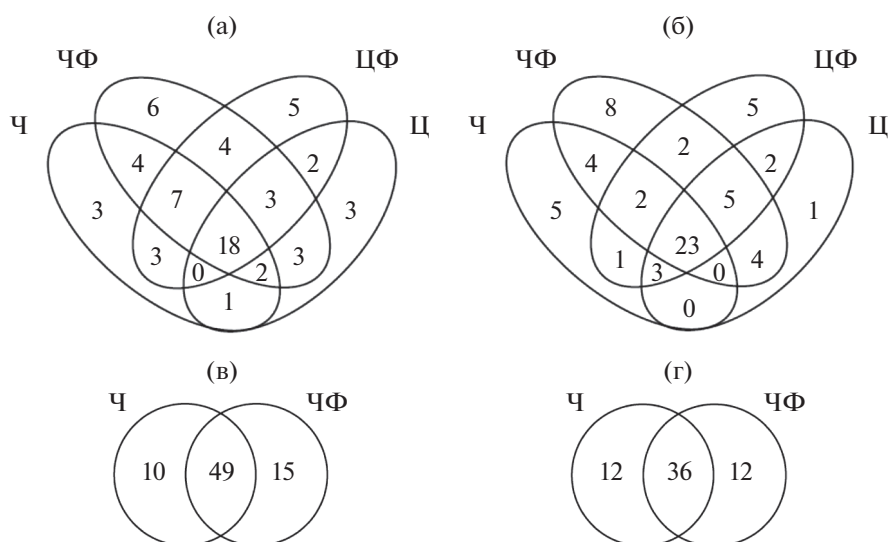


Рис. 6. Диаграммы Венна биоценотического сходства литоральных сообществ ГНФ в 2009 (а), 2010 (б), 2011 (в) и 2013 (г).

лов и др., 2012) было также показано уменьшение видового богатства и числа доминирующих видов зоопланктона в местах колониальных поселений птиц, вызванное поступлением больших количеств органических веществ и соединений биогенных элементов в результате жизнедеятельности птиц. По нашим данным, в литорали Рыбинского водохранилища значения БПК₅, отражающие содержание в воде легкоокисляемых органических веществ, в местах колониальных поселений птиц были, в среднем, в 3 раза выше, чем на фоновых участках.

В литорали по сравнению с пелагиалью Рыбинского водохранилища, нами было обнаружено большее число видов ГНФ. Исследования, проведенные в глубоководной части водохранилища в 2007–2009 гг., выявили 73 вида и формы ГНФ из 12 крупных таксонов и группы неопределенного систематического положения (Косолапова, 2018). Основу разнообразия пелагиальных сообществ составляли представители Kinetoplastida, Cercomonadida, Chrysomonadida и Choanomonada. В прибрежно-мелководной зоне обнаружено 39 видов, которые не встречались в глубоководной части водохранилища, и только 6 видов, идентифицированных в пелагиали, не были отмечены в литорали.

Доминирующий комплекс сообществ ГНФ в литорали водохранилища состоял из 19 видов. Это *Codonosiga botritis*, *Monosiga ovata*, *Bicosiella lacustris*, *Anthophysa vegetans*, *Spumella* sp. 1, *S.* sp. 2, *S.* sp. 3, *Paraphisomonas imperforata*, *P. vestita*, *B. designis*, *Bodo saltans*, *Rhynchomonas nasuta*, *Phyllomitus apiculatus*, *Petalomonas pusilla*, *Goniomonas truncata*, *A. sigmoides*, *Reclinomonas americana*, *Protaspis simplex* и *Heteromita reniformis*. Большинство этих видов обладает широкой экологической валентностью, и населяет разнотипные водоемы с большим диапазоном варьирования экологических факторов.

Интересно отметить, что некоторые виды ГНФ постоянно встречались только в прибрежных мелководьях, не испытывающих влияние жизнедеятельности колониальных птиц, — это *M. ovata*, *B. lacustris*, *B. saltans* и *H. reniformis*. На участках, заселенных птицами, только два вида флаголлат (*A. vegetans* и *P. simplex*) имели высокую частоту встречаемости. *B. designis* постоянно регистрировался во всех литоральных биотопах все четыре года исследований.

Десять видов, обнаруженных в прибрежных мелководьях водохранилища (*Actinomonas mirabilis*, *Ancyromonas sigmoides*, *Amastigomonas debriney*, *B. designis*, *B. saltans*, *Bodo saliens*, *Cafeteria roenbergensis*, *P. pusilla*, *Petalomonas minuta* и *Rh. nasuta*) входят в число 20 наиболее часто встречающихся в мировой фауне ГНФ (Patterson, Lee, 2000).

Большую часть сообщества ГНФ литорали водохранилища составляли редкие виды ($P \leq 20\%$),

которые, как правило, и определяли различия видового состава между биотопами. Эта закономерность наблюдается в большинстве водоемов и водотоков (Косолапова, 2002, 2005).

Характер сезонных колебаний числа видов ГНФ на разных участках прибрежных мелководий водохранилища имел свои особенности, причем влияние на него колониальных поселений птиц проявлялось слабо. Практически на всех участках наблюдалось 4 основных пика числа видов ГНФ: в конце мая, в середине июня, в конце июня и в середине августа. Исключением был 2013 г., когда в защищенной литорали регистрировался один пик в конце мая, и в дальнейшем происходило постепенное снижение числа видов. Вероятно, это связано с тем, что в 2013 г. наблюдались резкие колебания уровня воды водохранилища. В этот год в защищенной литорали птицы не смогли сформировать гнездовую колонию высокой плотности, как в предыдущие годы, поэтому их влияние на ГНФ было менее выражено.

Важными факторами, определяющими развитие ГНФ в пресных водоемах, являются уровень количество, активность и структура сообщества их основных пищевых объектов — бактерий, а также их основных консументов: инфузорий и многоклеточного зоопланктона (Arndt *et al.*, 2000; Auer, Arndt, 2001). В водохранилищах, особенно в их литоральной зоне, на структурно-функциональную организацию сообществ гидробионтов решающее влияние оказывает уровневый режим, регулируемый человеком. Взаимодействие всех этих и других факторов объясняет высокую вариабельность численности, биомассы (Румянцева и др., 2016), а также числа видов ГНФ в литорали Рыбинского водохранилища в течение вегетационного сезона (с мая до обмеления и пересыхания прибрежно-мелководных участков в августе). При этом состав таксонов высокого ранга, особенно доминирующих, оставался сравнительно постоянным.

Таким образом, в литорали Рыбинского водохранилища идентифицировано 105 видов и форм ГНФ из 13 крупных таксонов и группы неопределенного систематического положения. Фауна ГНФ в литоральной зоне водохранилища представлена большим числом видов, чем в пелагиали. По видовому богатству доминировали хоанофлаголлаты и хризифитовые. В прибрежных мелководьях, заселенных колониальными птицами, число видов ГНФ было обычно ниже, чем в фоновых биотопах. Большинство часто встречающихся в литорали водохранилища видов относится к эврибионтам. В литорали водохранилища обнаружено 10 видов, входящих в состав 20 наиболее часто встречающихся видов в мировой фауне ГНФ. Основу раз-

нообразия литоральных сообществ ГНФ составляли редкие виды, которые чаще всего и определяли различие между биотопами.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буторин Н.В. Значение мелководий в биологической продуктивности водохранилищ / Н.В. Буторин, С.М. Успенский // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 23–41.
- Ветрова З.И. Бесцветные эвгленовые водоросли Украины // Киев: Наукова Думка, 1980. 184 с.
- Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне некоторых волжских водохранилищ // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 83. С. 28–31.
- Жуков Б.Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика). Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод, 1993. 160 с.
- Жуков Б.Ф. Гетеротрофные жгутиконосцы // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 117–120.
- Золотарев В.А. Простейшие водоемов различной сапробности. // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 108–119.
- Косолапова Н.Г. Фауна гетеротрофных жгутиконосцев малой реки Латка // Биол. внутр. вод. 2002. № 4. С. 14–18.
- Косолапова Н.Г. Сообщества планктонных гетеротрофных жгутиконосцев в малых водных объектах Автореф. дис. канд. биол. наук. Борок, 2005. 24 с.
- Косолапова Н.Г. Гетеротрофные жгутиконосцы в планктоне водохранилища // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI в. / ред. В.И. Лазарева. М.: РАН, 2018. С. 208–212.
- Крылов А.В., Кулаков Д.В., Чалова И.В., Папченко В.Г. Зоопланктон пресных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц // Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. 204 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Румянцева Е.В., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Кулаков Д.В. Динамика планктонных микроорганизмов и вирусов в литорали Рыбинского водохранилища: влияние колониальных поселений птиц // Биол. внутр. вод. 2013. № 4. С. 21–29.
- Румянцева Е.В., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Леванова Ю.В. Бактериопланктон Рыбинского водохранилища в зоне колониальных поселений птиц сем. Чайковых (Laridae) // Биол. внутр. вод. 2015. № 2. С. 39–49.
- Румянцева Е.В., Косолапова Н.Г., Косолапов Д.Б. Взаимоотношения бактериопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят и вириопланктона в литорали крупного равнинного водохранилища: влияние колониальных птиц // Микробиология. 2016. Т. 85. № 5. С. 588–597.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Изд-во “Наука”, 1972. 364 с.
- Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Изд-во Прогресс, 1980. 328 с.
- Arndt H., Dietrich D., Auer B., Cleven E.-J., Grafenhan T., Wietere M., Mylnikov A. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems // The flagellates: Unity, diversity and evolution. (Eds: Leadbeater B.S.C.; Green J.C.). London and N.Y.: Taylor and Francis, 2000. P. 240–268.
- Auer B., Arndt H. Taxonomic composition and biomass of heterotrophic flagellates in relation to lake trophy and season // Freshwater Biol. 2001. V. 46. P. 959–972.
- Auer B., Elzer U., Arndt H. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation // J. Plankton Res. 2004. V. 26. № 6. P. 697–709.
- Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A., Thingstad T.F. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. V. 10. P. 257–263.
- Laybourn-Parry J., Parry J. Flagellates and the microbial loop // The Systematics Association Special Volume Series 59. The Flagellates, Unity, Diversity and Evolution. London, N.Y.: Taylor & Francis, 2000. P. 216–239.
- Lee W. Small free-living heterotrophic flagellates from marine sediments of Gippsland Basin, South-Eastern Australia // Acta Protozool. 2015. V. 54. P. 53–76.
- Lee W., Patterson D. Heterotrophic flagellates (Protista) from marine sediments of Botany Bay // Austr. J. Nat. History. 2000. V. 34. P. 483–562.
- Mathes J., Arndt H. Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in North German lakes // Mar. Microb. Food Webs. 1994. V. 4. P. 357–375.
- Patterson D.J., Lee W.J. Geographic distribution and diversity of free-living heterotrophic flagellates // The flagellates: Unity, diversity and evolution. (Eds: Leadbeater BSC; Green JC). London and N.Y.: Taylor and Francis, 2000. P. 259–287.
- Pomeroy L. The ocean’s food web, a changing paradigm // BioScience. 1974. V. 24. P. 499–504.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept // Limnol. Oceanogr. 1988. V. 33. P. 1225–1226.
- Tikhonenkov D.V., Mylnikov A.P., Gong Y.C., Feng W.S., Mazei Y. Heterotrophic Flagellates from Freshwater and Soil Habitats in Subtropical China (Wuhan Area, Hubei Province) // Acta Protozool. 2012. V. 51. P. 63–77.
- Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvarminne Area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // Ophelia. 1992. V. 36. № 1. P. 1–109.
- Weitere M., Arndt H. Structure of the heterotrophic flagellate community in the water column of the River Rhine (Germany) // Eur. J. Protistol. 2003. V. 39. P. 287–300.
- Weisse T. The significance of inter- and intraspecific variation in bacterivorous and herbivorous protists // Antonie van Leeuwenhoek. 2002. V. 81. P. 327–341.

Diversity and Community Dynamics of Heterotrophic Flagellates in the Littoral of a Large Plain Reservoir

N. G. Kosolapova^{1, #}, E. V. Kuznetsova¹, and D. B. Kosolapov^{1, 2}

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Waters of RAS, pos. Borok, 109, Nekouz r-n, Yaroslavl obl., 152742 Russia

² Cherepovets State University, prosp. Lunacharskogo, 5, Cherepovets, Vologodskaya obl., 162600 Russia

[#]e-mail: kng@ibw.ru

The species composition and community structure of planktonic heterotrophic nanoflagellates (HNF) were studied for 4 years in the spring-summer period in the different types of littoral waters of the Rybinsk Reservoir (Upper Volga), incl. on sites, influenced by the vital activity of colonial birds. 105 species and forms of HNF from 13 large taxa and a group of uncertain taxonomic position were identified. The taxa Choanoflagellida and Chrysomonadida were represented by the largest number of species in all littoral zones studied. Fewer species of HNF were recorded in the littoral zone affected by colonial bird settlements than in areas not affected. The maximum number of species (81) was recorded in the protected overgrown littoral zone, the minimum (48 species) – in the open littoral zone near the heron colony. 35 species were common for the all littoral sites. Among them, 3 species (*Bodo designis*, *Paraphysomonas imperforata* and *Spumella* sp. 1) had a high frequency of occurrence ($\geq 50\%$). However, the species, the frequency of which was $\leq 20\%$, were the basis for the diversity of HNF. They made up more than a half of the species list in all biotopes. The dominant complex of littoral communities of the reservoir was represented by 19 species.

Keywords: heterotrophic flagellates, species diversity, community structure, Rybinsk reservoir, littoral zone, bird colonies