### ПОТАПСКАЯ Надежда Викторовна

# Экология планктонных малоресничных инфузорий (п/кл Oligotrichia, Ciliophora) озера Байкал

03.02.08 – экология (биологические науки)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук Работа выполнена в лаборатории биологии водных беспозвоночных Учреждения Российской Академии наук Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, Иркутск.

Научный руководитель: кандидат биологических наук Л.А. Оболкина

Официальные оппоненты: доктор биологических наук

**Василий Васильевич Смирнов** кандидат биологических наук

Ольга Геронимовна Пенькова

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук

Институт экологии Волжского бассейна РАН

Защита состоится «15» марта 2012 г. в 16.00 на заседании совета Д 212.074.07 при ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664003 г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, Байкальский музей им. проф. М.М. Кожова (ауд. 219).

Отзывы просим направлять ученому секретарю диссертационного совета по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ. Тел./факс: (3952) 241855; e-mail: dissovet07@gmail.com. Автореферат разослан февраля 2012 года.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО «ИГУ» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Бульвар Гагарина, 24.

Ученый секретарь диссертационного совета к.б.н., доцент

/А.А. Приставка/

### ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Малоресничные инфузории Oligotrichia Bütschli, 1887) – одна из основных групп пресноводного и морского протозоопланктона (Beaver, Crisman 1989; Macek et al. 1996, 2006; Carrick, 2005; и мн. др.). В видовом богатстве цилиопланктона пресных водоемов на малоресничных инфузорий приходится 18% (Foissner at al., 1999). В морских водах эта доля значительно выше за счет тинтиннид (подкласс Oligotrichia, отр. Tintinnida), которые считаются наиболее многочисленной и разнообразной группой морских простейших (Dolan et al., 2006, Скрябин и др., 2006, Sitran et al., 2009). В олиготрофных водоемах численность и биомасса олиготрих часто превышает численность других инфузорий в течение всего года, кроме того в отдельные сезоны олиготрихи являются основой пиков развития цилиопланктона (Лаврентьев, 1991; Yasindi, Taylor, 2003 и мн. др.). Во время таких пиков могут массово развиваться симбиотрофные виды, которые вносят значительный вклад в первичную продукцию водоемов (Hecky, King, 1981, Dale et. al., 1987, Sitran et al., 2009 и др.). Инфузории являются важным пищевым ресурсом для личинок рыб и метазойного зоопланктона (Dolan at al., 2006). Как промежуточное звено между первичными продуцентами (водоросли и бактерии), они участвуют в круговороте органического вещества и вносят значительный вклад в первичную и вторичную продукцию планктонных сообществ (Sherr, Sherr, 1988; Corliss, 2002; Kujawinski et al., 2002 и др.).

Планктонные инфузории играют важную роль и в озере Байкал: их биомасса сопоставима с биомассой метазойного планктона, а в весенний период может превышать последнюю (Эггерт, 1967, 1971; Оболкина, 2003; Obolkina, 2006). Значительный вклад в общую численность и биомассу планктонных инфузорий озера в разные сезоны года вносят олиготрихи (Оболкина, 2003). Однако после работы Н.С. Гаевской (Gajewskaja, 1933) вплоть до настоящего времени специальных исследований малоресничных инфузорий озера Байкал не проводилось.

**Цель исследования** — изучение видовой структуры таксоценозов и пространственно-временной динамики малоресничных инфузорий в озере Байкал. В рамках цели были поставлены следующие задачи:

- 1. Исследовать видовой состав планктонных малоресничных инфузорий озера Байкал.
- 2. Изучить сезонную и межгодовую динамику численности и биомассы малоресничных инфузорий озера Байкал в зоне открытой литорали и в пелагиали в разные по продуктивности фитопланктона годы.
- 3. Изучить особенности пространственного распределения малоресничных инфузорий по акватории озера Байкал.

- 4. Изучить особенности вертикального распределения малоресничных инфузорий.
- 5. Оценить соотношение малоресничных инфузорий и других компонентов зоопланктона озера Байкал.

Научная новизна. Впервые с помощью современных методов проведена точная идентификация видов подкласса Oligotrichia Bütschli, 1887 в озере Байкал. Уточнен и дополнен список малоресничных инфузорий, выявлены четыре новых для науки вида. Впервые проведены подробные исследования сезонного и межгодового развития байкальских олиготрих, их распределение по акватории озера, включая зону открытой литорали, и вертикального распределения в разные сезоны года. Установлено, что малоресничные инфузории являются доминирующей группой цилиопланктона в пелагиали озера в течение всего года (их среднегодовой вклад составляет 60% общей численности и биомассы планктонных инфузорий). Впервые обнаружена приуроченность отдельных видов к мелководной прибрежной зоне открытой литорали.

Практическое значение. Полученные данные могут быть использованы в качестве базовой информации при проведении мониторинга экосистемы Байкала; для экспресс-анализа при оценке санитарного состояния водоема или локальных антропогенного загрязнений и влияния; при составлении справочников определителей ресничных простейших, а также в качестве учебных пособий при «Экология», «Гидробиология», чтении курсов «Зоология беспозвоночных», «Байкаловедение».

### Основные положения, выносимые на защиту:

- 1. Малоресничные инфузории (подкласс Oligotrichia Bütschli, 1887) играют основную роль в цилиопланктоне озера Байкал в течение года, за исключением периода летнего максимума развития инфузорий в теплые годы.
- 2. Сезонные и межгодовые сукцессии малоресничных инфузорий определяются урожайностью фитопланктона и температурой воды в летнее время.
- 3. Существует пространственная неоднородность распределения малоресничных инфузорий в пелагиали разных котловин озера и в прибрежной зоне открытой литорали.

Апробация работы и публикации. По теме диссертации опубликовано 11 работ, в том числе две статьи – в ведущих рецензируемых журналах из перечня ВАК РФ. Материалы работы были представлены на Всероссийской конференции молодых учёных «Экология в современном мире: взгляд научной молодёжи» (Улан–Удэ, 2007), на V Европейском протозоологическом конгрессе (Санкт-Петербург, 2007), на молодёжной научной конференции «Молодёжь и наука Забайкалья» (Чита, 2008), на Всероссийской конференции «Проблемы биологии и экологии Байкальского региона»

(Иркутск, 2009), на X съезде гидробиологического общества РАН (Владивосток, 2009), на XVIII Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2011» (Москва, 2011), IV международном симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Тольятти).

**Декларация личного вклада автора**. Автор лично участвовал в сборе, обработке и анализе материала. В совместных публикациях вклад автора составил 50—70%.

Структура и объём работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка литературы. Работа изложена на 149 страницах, включает 14 таблиц, 44 рисунка. Библиографический список состоит из 193 источников, 96 из которых иностранные.

**Благодарности**. Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю и организатору многолетних исследований инфузорий озера Байкал к.б.н. Оболкиной Л.А. за помощь в подготовке и написании работы, д.б.н. Бондаренко Н.А. и д.б.н. Тимошкину О.А. за постоянный интерес, внимание и всестороннюю помощь, к.б.н. Мельник Н.Г. за помощь в организации исследований, проф. Н. Вильберту (Prof. N. Wilbert, Bonn) за ценные методические указания, к.б.н. Белых О.И. и к.г.н. Блинову В.В. за предоставленные данные, а также всем коллегам, оказавшим помощь на разных этапах выполнения работы.

### ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

# Глава 1. Значение малоресничных инфузорий (п/кл Oligotrichia Bütschli, 1887) в планктоне пресных водоёмов (литературный обзор)

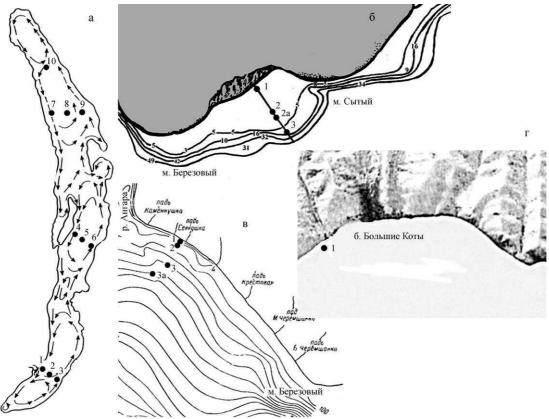
В главе приводится характеристика малоресничных инфузорий, история появления этого таксона и его систематическое положение на сегодняшний день. Обсуждается значение малоресничных инфузорий в пресных водоёмах и морских экосистемах, рассмотрены факторы, влияющие на их распределение и развитие. Изложена история изучения планктонных инфузорий Байкала, малоресничных в том числе.

### Глава 2. Материал и методы исследования

В главе приводится краткая физико-географическая характеристика озера Байкал и трех районов открытой литорали Южного Байкала, где проводился сбор материала.

1. В пелагиали на центральной станции поперечного разреза пос. Листвянка – пос. Танхой (ст. 2) в марте 2004 г., ежемесячно в период с февраля по октябрь 2005 г. и с июня по ноябрь 2006 г. На станции 2,5 км от м. Березовый (ст. 1) – в марте 2007 и 2008 гг. (рис. 1а);

- 2. На полигоне «Берёзовый», довольно обширном мелководье (рифе) шириной около 650 м и длиной более 4 км с глубинами менее 5 м (Лоция озера Байкал, 1993), расположенном на востоке-северо-востоке от м. Березовый (3–4 станции) весной 2004–2007 гг. (рис. 16);
- 3. В зал. Лиственичный на участке с узкой подводной террасой (3 станции над глубинами 3 м, 30 м и 300 м) весной 2004 г. и на дополнительной ст. За весной 2008 г. (рис. 1в);
- 4. На одной станции над свалом (глубина 10 м) трансекты в б. Большие Коты летом 2008 г. во второй декаде каждого месяца (рис. 1г);
- 5. По акватории всего Байкала в июне 2007 и 2008 гг. в экспедиции на НИС «Академик Коптюг» (10 станций) (см. рис. 1а);



**Рис. 1.** Схема расположения станций: а — по акватории Байкала. Стрелками показаны преобладающие течения (Верболов, 1996); б — на полигоне у м. Березовый (Тимошкин, 2009); в — в зал. Лиственничный (Сокольников, 1964);  $\Gamma$  — б. Большие Коты.

Параллельно проводили определение гидрофизических и гидрохимических параметров среды (Тимошкин и др., 2009; Голобокова и др., 2009). Пробы протозоопланктона объемом 1–1,5 л отбирались батометрами объемом 0,5 или 5 л., фиксировали раствором Утермеля с последующей дофиксацией формалином (1–2% конечной концентрации). Концентрировали отстойным методом (Киселев, 1956). 0,05–0,1 часть осадка просчитывали при увеличении ×100 под инвертированным микроскопом БИОЛАМ (Россия) в специальной камере с нанесённой на дно сеткой и световым микроскопом БИОМЕД (Россия) при увеличении ×200–400 в камере

Нажотта, объёмом 0,1 мл. Всего собрано и обработано 485 количественных проб и около 200 качественных (сетных) проб. Объёмно-весовые характеристики инфузорий определены методом геометрического подобия при допущении, что удельная масса тела равна 1. Для идентификации инфузорий применялась окраска протарголом (Алекперов, 1992; Wilbert, 1975). Классификация инфузорий приводится по А.В. Янковскому (2007).

Для интегральной характеристики группы использовали следующие показатели: численность (кл/л), биомасса (мг/м³), видовое богатство (число видов) малоресничных инфузорий и всех планктонных инфузорий. Для оценки видового разнообразия использовался индекс Шеннона, для оценки сходства вариантов сообщества по видовому разнообразию – индекс Серенсена (Лакин, 1990, Гавриков, 2002). Для сравнения количественных показателей инфузорий на разных станциях использовались средневзвешенные значения в слое воды 0–25 м. Все расчёты и рисунки сделаны при помощи пакетов программ МS Excel 2007, Grapher 7.

В конце главы приведены характеристики ледового, температурного, гидрохимического режимов, сведения о составе и уровне развития фитопланктона в исследуемых районах в период 2004–2008 гг. по результатам совместных комплексных работ.

# Глава 3. Эколого-морфологическая характеристика доминирующих видов малоресничных инфузорий Байкала

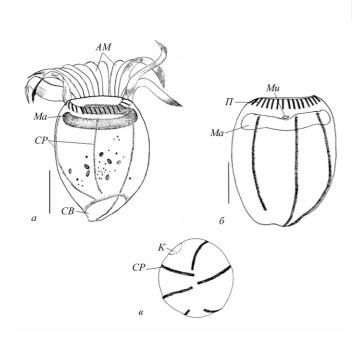
За период исследования зарегистрировано 15 видов малоресничных инфузорий, четыре из них являются новыми для науки, пять видов впервые указываются для Байкала. Список малоресничных инфузорий оз. Байкал включает к настоящему времени 27 видов и подвидов, хотя видовая принадлежность некоторых тинтиннид, отнесенных Н.С. Гаевской к морским видам, вызывает сомнение. В главе представлены данные по морфологии и экологии малоресничных инфузорий, занимающих ведущее положение в планктоне озера. Приведены описания новых видов *Strombidium* sp. nov. 1, *Strombidium* sp. nov. 2, *Rimostrombidium* sp. nov. 1 Potapskaja et Obolkina, 2012, *Rimostrombidium* sp. nov. 2 Potapskaja et Obolkina, 2012; уточнен и дополнен диагноз *Tintinnidium fluviatile cylindrica* (Gajewskaja, 1933); приведены морфометрические данные и сведения по экологии байкальских популяций видов *Limnostrombidium viride* (Stein, 1867) Krainer, 1995, *L.* cf. *pelagicum* Krainer, 1995, *Rimostrombidium* cf. *humile* (Penard, 1922) Petz et Foissner, 1992, *R.* cf. *hyalinum* (Mirabdullaev, 1985) Petz et Foissner, 1992.

### Rimostrombidium sp. nov. 1 Potapskaja et Obolkina, 2012

Прозрачные, бесцветные инфузории размером 60–90 мкм живом состоянии. Округлое расширенное впереди тело сужается в задней половине и заканчивается

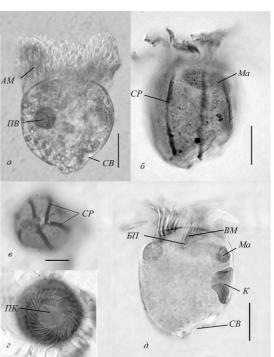
тупо заостренным задним концом. С-образный макронуклеус лежит в передней части клетки.

Сократительная вакуоль терминальная. Оральный аппарат состоит из 36–38 адоральных и 6–8 буккальных мембранелл. Шесть прямых продольных соматических рядов коротких ресничек начинаются ниже адоральных мембранелл. Четыре из них сходятся на заднем конце тела, но не формируют каудальной спирали. Два более коротких ряда не достигают заднего полюса клетки (рис. 2, 3). Формой тела, размерами байкальский вид близок к *R. lacustris* (Foissner, Scogstad, Pratt, 1988) Petz, Foissner, 1992. Отличается от него меньшим количеством соматических рядов (6 vs. 8–12) и их расположением. У *R. lacustris* все ряды немного спирализованы и заканчиваются перед терминальной сократительной вакуолью, не доходя до заднего полюса клетки.



**Рис. 2.** *Rimostrombidium* sp. n. 1 (после окраски протарголом):  $a, \ \sigma$  — общий вид с разных сторон;  $\epsilon$  — вид сзади. Масштаб 20 мкм.

Обозначения: AM — адоральные мембранеллы;  $B\Pi$  — буккальная полость; K — карман; Ma — макронуклеус; Mu — микронуклеус;  $\Pi$  — поликинеты, лежащие в основании мембранелл;  $\Pi B$  — пищеварительная вакуоль;  $\Pi K$  — пароральная кинета; CB — сократительная вакуоль; CP — соматические ресничные ряды.



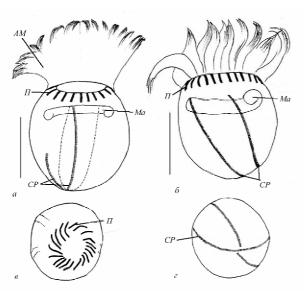
**Рис. 3**. *Rimostrombidium* sp. n. 1: a,  $\delta$  — общий вид;  $\epsilon$  — расположение ресничных рядов на заднем полюсе клетки, вид сзади;  $\epsilon$  — зона адоральных мембранелл, вид сверху;  $\delta$  — деление клетки (a — после фиксации раствором Люголя,  $\delta$ — $\delta$  — после окраски протарголом). Масштаб и обозначения те же.

**Экология.** Встречается в прибрежном планктоне, редко в пелагиали. Температурный оптимум 0–4°C. Может формировать локальные "рои" высокой плотности (более 30 тыс. кл/л) в старых прибрежных прорубях весной.

Rimostrombidium sp. nov. 2 Potapskaja et Obolkina, 2012

Описание. Тело округлое или удлиненно-овальное, 20-40 мкм. Цитоплазма

прозрачная, бесцветная. С-образный макронуклеус находится в передней части клетки. Палочковидные экструсомы, 4–5 мкм длиной, заметные только после окраски протарголом, распределены по всему телу и плотными рядами вдоль соматических кинет. Оральный аппарат из 20–22 адоральных мембранелл. Три продольных соматических ряда редуцированных ресничек начинаются ниже зоны мембранелл. Самый длинный ряд пересекает задний конец клетки и продолжается до середины противоположной стороны. Два остальных ряда упираются в него на заднем полюсе клетки (рис. 4, 5). Вид отличается от всех известных стробилидиид своеобразным расположением соматических кинет.



 $\begin{array}{c} AM \\ Ma \\ \\ CP \\ \Rightarrow RC \\ \\ a \\ \Rightarrow RC \\ \end{array}$ 

**Рис. 4.** *Rimostrombidium* sp. n. 2 (после окраски протарголом): a,  $\delta$  — общий вид с разных сторон;  $\epsilon$  — зона адоральных мембранелл, вид сверху;  $\epsilon$  — пересечение ресничных рядов на заднем полюсе клетки, вид сзади; Масштаб и обозначения см. рис. 2.

**Рис. 5.** *Rimostrombidium* sp. n. 2 (после окраски протарголом): a — общий вид. Стрелки указывают на слабо заметные ресничные ряды, параллельные выпуклым рядам плотно сидящих экструсом;  $\delta$  — зона адоральных мембранелл, вид сверху;  $\epsilon$  — вид сзади. Масштаб и обозначения см. рис. 2; 3KC — экструсомы.

**Экология.** Эвритермный вид. Максимального развития достигает весной и в конце лета – осенью. Наибольшая численность 1,5–2,5 тыс. кл/л отмечена на глубине 5–15 м.

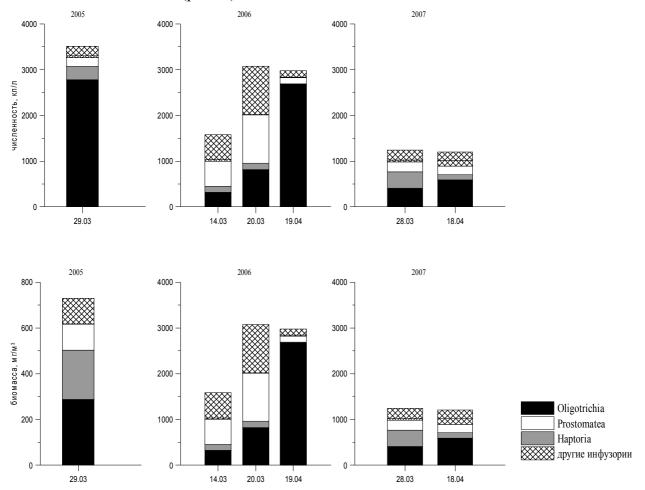
### Глава 4. Сезонная и межгодовая динамика малоресничных инфузорий в Южном Байкале

# 4.1. Сезонная динамика инфузорий в прибрежной зоне над открытой литоралью

В сезонном развитии фитопланктона разных водоёмов выделяются периодические колебания численности, за которыми следуют инфузории и зоопланктон (Мажейкайте, 1971; Мыльникова, 2005; Sonntag et al., 2002, 2006, и мн. др.). Для Байкала характерны два пика сезонного развития фитопланктона и инфузорий: подледный весенний и летне-осенний, а уровень подледного развития

фитопланктона определяет продуктивность года (Антипова, 1963; Каплин, 1970; Эггерт, 1971; Вотинцев и др., 1975; Оболкина, 2003).

В подледный период в малопродуктивные по фитопланктону 2004–2006 гг. олиготрихи доминировали по численности и биомассе в планктоне открытой литорали. Для продуктивных (2007) лет характерно бурное развитие инфузорий байкальского весеннего комплекса, формирующего полидоминантное сообщество. Вклад малоресничных инфузорий в общую численность и биомассу при этом значительно снижался (рис. 6).

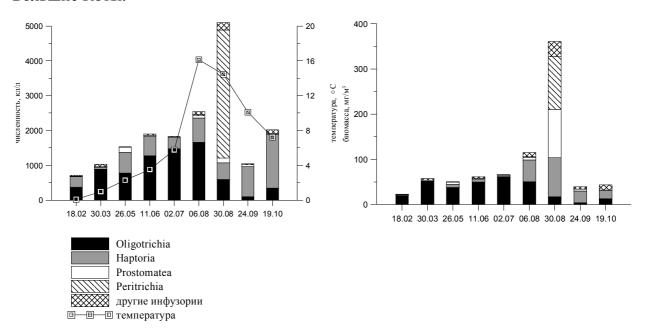


**Рис. 6.** Весенняя динамика численности и биомассы инфузорий на ст. 2 полигона «Берёзовый» в 2005-2007 гг.

### 4.2. Сезонная динамика малоресничных инфузорий в пелагиали

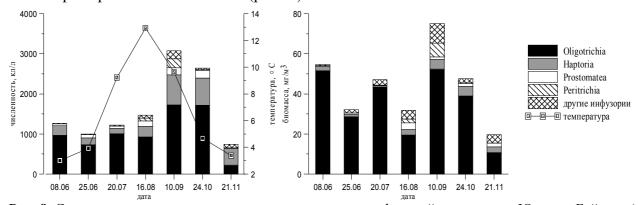
В пелагиали в 2005 г. малоресничные инфузории оставались доминирующей группой в течение всего подлёдного периода и до июля. Преобладали *Strombidium* sp. nov. 1, *L. pelagicum*, в небольшом количестве встречались римостромбидиумы и тинтинниды *Tintinnopsis* cf. *meunieri minima* Gajewskaja, 1933 и *Tintinnopsis* sp. В начале августа состав доминирующей группы изменился. Доминировал *L. viride* вместе с мелкими римостромбидиумами. Исчезли весенние тинтинниды, вместо них появились *Tintinnidium fluviatile* и *Codonella cratera*. В конце августа отмечено

быстрое развитие инфузорий п/кл Peritrichia, а в сентябре — мелких гапторид р. *Меsodinium*. Малоресничные инфузории утратили доминирующее положение, их состав осенью представлял собой комплекс из остатков летних и круглогодичных видов (рис. 7). Подобная ситуация (доминирование олиготрих в начале лета и быстрая смена доминирующей группы с середины августа) наблюдалась и в 2008 г. в б. Большие Коты.



**Рис. 7.** Температура воды (0 м) и сезонная динамика планктонных инфузорий на ст. 2 в пелагиали Южного Байкала в 2005 г.

Лето 2006 г. было более прохладным, год был малопродуктивным по фитопланктону, несмотря на довольно богатый видовой состав водорослей. Малоресничные инфузории доминировали в течение лета и осени. Перитрихи появились с середины августа, но не преобладали, как это было в предыдущем году, и к октябрю практически исчезли (рис. 8).



**Рис. 8.** Сезонная динамика температуры и планктонных инфузорий в пелагиали Южного Байкала (ст. 2) в 2006 г.

Время наступления весеннего пика малоресничных инфузорий на мелководье и в пелагиали совпадало и приходилось на конец марта—начало апреля. Однако состав

инфузорий планктоне литорали в малопродуктивные по фитопланктону годы был богаче, чем в пелагиали, где весенний пик может быть представлен лишь небольшим увеличением численности круглогодичных видов олиготрих (Потапская и др., 2009). Летний пик развития малоресничных инфузорий в период исследований был мощнее весеннего. Как на литорали, так и в пелагиали он наступает в конце июля — начале августа и почти на месяц опережает летний пик развития других инфузорий.

Во время развития летнего комплекса из представителей других классов и отрядов численность олиготрих снижается, либо остаётся на прежнем уровне, но при этом снижается их вклад в общую численность и биомассу инфузорий.

### 4.3. Сезонные комплексы малоресничных инфузорий.

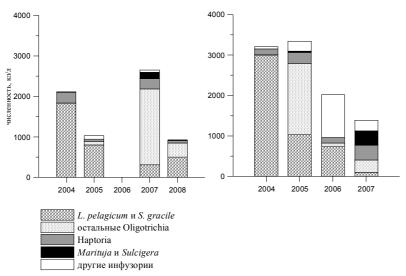
Байкальских малоресничных инфузорий можно отнести по степени встречаемости к разным сезонным комплексам.

- I. Strombidium sp. nov. 1 и Limnostrombidium pelagicum являются круглогодичными видами, так как они присутствовали в планктоне озера в течение всего года. Численность их резко снижалась, или они покидали верхний горизонт только в летнее время, когда температура воды превышала  $12-14^{\circ}$ C. Эти виды отличает умеренно отрицательная корреляционная связь или ее отсутствие с температурой (r=-0,33--0,16) и фитопланктоном (r=-0,41--0,19).
- II. К видам весеннего комплекса относятся *Strombidium* sp. nov. 2, *Pelagostrombidium fallax*, *Rimostrombidium* sp. nov. 1, тинтинниды *Tintinnidium fluviatile cylindrica*, *Tinntinnopsis* spp., которые встречались с февраля марта до июня июля. *T. fl. cylindrica* появлялся только при развитии диатомовых водорослей, т.е. в продуктивные годы. Виды этой группы имеют отрицательную корреляционную связь с температурой воды (r=-0,76) и тесную положительную связь с биомассой фитопланктона, диатомовых водорослей и жгутиковых (r=0,78).
- III. Limnostrombidium viride, тинтинниды Tintinnidium fluviatile и Codonella cratera зарегистрированы в летнем планктоне, что объясняет их положительную связь (r=0,39-0,77) с температурой и таксонами фитопланктона, развивающимися в летнем планктоне.
- IV. Межсезонный комплекс. *Rimostrombidium* sp. nov. 2., *Rimostrombidium* cf. *hyalinum* (25–40 мкм), *Rimostrombidium* cf. *humile* (30–40 мкм), *Rimostrombidium* cf. *lacustris* встречаются в планктоне с весны до осени. Их отношение к температуре индифферентно (r=0,21), но существует тесная связь с биомассой фитопланктона (r=0,76).

### 4.4. Межгодовая динамика малоресничных инфузорий в Южном Байкале

В малопродуктивные по фитопланктону годы (2004–2006 гг.) два круглогодичных вида: *Strombidium* sp. nov. 1 и L. *pelagicum*, вносили основной вклад

в общую численность и биомассу инфузорий в подлёдный период. Субдоминантной группой были гапториды. В продуктивные годы, при массовом развитии диатомовых водорослей (2007–2008 гг.), видовой состав и численность малоресничных инфузорий увеличивались за счёт мелких олиготрих рода *Rimostrombidium* и тинтиннид. Доля олиготрих в цилиопланктоне снижалась, хотя они оставались доминирующей группой в пелагиали (рис. 9).



**Рис. 9.** Межгодовая динамика инфузорий в зоне открытой литорали (справа) и пелагиали (слева) в подледный период в 2004–2008 гг.

Летний сезонной пик инфузорий динамике обилием обеспечивается пикопланктона (включая бактерий), мелких водорослей флагеллят (Бондаренко, Гусельникова, 1989; Nagata et al., 1994; и др.). В этот период интенсивно развиваются наноолиготрихи и

представители других групп: перитрихи, мелкие уротрихи, скутикоцилиатиды и др.

Поскольку в летнем планктоне преобладают широко распространенные виды, значительное влияние на их развитие оказывает прогрев воды. В годы со слабым прогревом воды ( $\leq 14^{\circ}$ C) (2006 г.) олиготрихи доминировали по численности и биомассе (см. рис. 8). Преобладали мелкие олиготрихи *Rimostrombidium* spp., симбиотроф *L. viride* и круглогодичные виды *L. pelagicum*, *Strombidium* sp. nov. 1. В годы с более высокой летней температурой (2005 г.) доля круглогодичных видов олиготрих снижалась, но появлялись «летние» тинтинниды *T. fluviatile* и *Codonella cratera* (см. рис. 7).

Глава 5. Пространственное распределение малоресничных инфузорий в озере Байкал.

## 5.1. Пространственное распределение малоресничных инфузорий в зоне открытой литорали и пелагиали Южного Байкала в весенний период

Пространственная неоднородность распределения инфузорий характерна для водоемов с хорошо выраженными зонами литорали и пелагиали (Лиепа, 1984). В Байкале пространственная неоднородность в распределении известна для доминирующих видов планктонных водорослей: максимальные концентрации одних видов приурочены к шельфовой зоне, других — глубоководной части (Кожова, 1956; Кожова и др., 1992; Поповская, 1991). На мелководье из-за близости дна прогрев воды

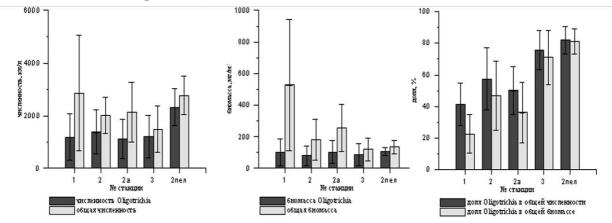
происходит быстрее, чем в пелагиали, а для фитопланктона характерно присутствие бентосных водорослей (Тимошкин и др., 2009; Бондаренко, Логачева, 2009).

На полигоне «Березовый» по мере удаления от берега доля олиготрих в общей численности и биомассе инфузорий увеличивалась (рис.10), хотя их численность и биомасса на разных станциях мало различалась. На самой близкой к берегу ст. 1 чаще встречались виды весеннего комплекса (крупные простоматы, пеникулина *Marituja pelagica*) и бентосные инфузории. Из олиготрих часто доминировали крупные «прибрежные» виды *Rimostrombidium* sp. nov. 1, *Strombidium* sp. nov. 2, *P. fallax*. На самой удалённой от берега ст. 3 «прибрежные» виды отсутствовали, но встречались «пелагические» тинтинниды. Состав инфузорий на этой станции ближе к составу протозоопланктона пелагиали. Хотя в продуктивные годы тинтинниды (за исключением *T. fl. cylindrica*) встречались на всех станциях, кроме ст. 1. Наибольшее видовое разнообразие отмечено на самых близких к берегу станциях 1 и 2 и пелагической станции (табл. 1), довольно велико было и сходство их видового состава (коэффициент Серенсена70–100%).

**Таблица 1.** Видовое разнообразие (индекс Шеннона, бит/экз.) п/кл Oligotrichia весной на полигоне в 2004–2007 гг. и в пелагиали (ст. 2пел) в 2004–2008 гг.

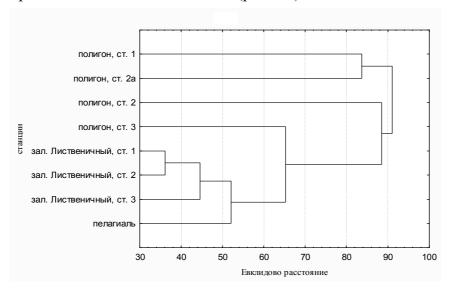
Номер станции	1	2	2a	3	2пел
среднее	1,51	1,18	0,91	1,07	1,15
минимум – максимум	0,64 - 3,0	0,50-1,70	0,57-1,14	0,69-1,56	0,70-1,73

Еще большее сходство (коэффициент Серенсена 82%–100%) между станциями проявлялось в малопродуктивный по фитопланктону год на узкой прибрежной террасе (зал. Лиственичный). Различие на этом участке состояло лишь в скачкообразном характере сезонной динамики инфузорий на мелководной береговой ст. 1 (Потапская и др., 2009).



**Рис.10.** Численность, биомасса и вклад олиготрих в общую численность и биомассу инфузорий в период с марта по май 2004–2008 гг. (средние значения по данным станций 1–3 полигона и пелагической станции 2пел).

По вкладу олиготрих в общую численность инфузорий в отдельный кластер объединяются ст. 1 и 2а полигона, где их доля была ниже всего. А все три станции зал. Лиственичный объединены в один кластер с пелагической станцией 2пел. К ним примыкают ст. 2 и 3 полигона (рис. 11).



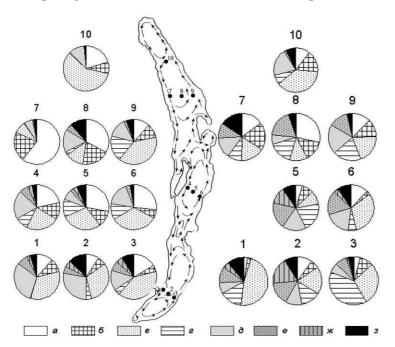
**Рис. 11.** Результаты кластерного анализа вклада олиготрих в общую численность инфузорий на станциях, расположенных на разной глубине и удаленности от берега.

### 5.2. Распределение по акватории Байкала.

Малоресничные инфузории доминировали по всей пелагиали оз. Байкал в 2007 и в 2008 гг. (рис 12). Мелкие виды *Rimostrombidium* sp. nov. 2, *R. humile*, *R. hyalinum* доминировали у восточного берега, в поверхностном слое на ст. 3 и на ст. 10 Северного Байкала. Тинтинниды, характерный элемент весеннего байкальского планктона в продуктивные годы, к июню в верхнем 0–100 м слое в Южном Байкале уже не встречались, но сохранились в Среднем и Северном Байкале, хотя заметной роли не играли.

Неравномерность распределения инфузорий была обусловлена, вероятно, гидродинамикой. Ст. 3 расположена в зоне течений общей циклонической циркуляции южной котловины и на периферии вторичной циркуляционной ячейки. Благодаря первой с юга на северо-восток проникают воды слабоминерализованных притоков южного побережья котловины. За счет второй поверхностные воды с северо-запада могут достигать восточного берега в районе пос. Танхой (Верболов, 1996). Ст. 10 также находится на границе двух циркуляционных ячеек Северного Байкала — центральной и северной. Давно отмечено, что содержание биогенных элементов, а также первичная продукция выше в самой северной оконечности Байкала из-за впадения крупных рек (Вотинцев, 1969; Bondarenko et. al., 1996), в то время как южнее (ст. 7–9) находится типичный участок Северного Байкала с низкой температурой воды и недостатком биогенов. Помимо абиотических факторов среды

на состав и обилие весеннего комплекса инфузорий Байкала влияли состав и обилие фитопланктона (Gajewskaja, 1933; Каплин, 1970; Obolkina, 2006). В 2007 г. в южной и центральной котловинах преобладали диатомовые водоросли рода *Aulacoseira*, *Synedra acus* (Kütz.) Skabitsch., *Stephanodiscus meyeri* Genkal et Popovskaya (Поповская и др., 2008). Видовое богатство инфузорий здесь было больше, отмечены виды, характерные для весеннего комплекса инфузорий в высокопродуктивные годы: *М. pelagica*, *S. comosa*, тинтинниды и др.



**Рис. 12.** Схема расположения станций и видовая структура инфузорий в 2007 г. (слева) и 2008 г. (справа). Цифрами показаны номера станций, стрелками — преобладающие течения (Верболов, 1996). Доля в общей численности: a-Strombidium sp. nov. 1,  $\delta-Limnostrombidium$  spp.,  $\varepsilon-Rimostrombidium$  spp.,  $\varepsilon-Tintinnida$ ,  $\partial-Mелкие$  (до 50 мкм) Haptoria, e-Sulcigera comosa,  $\varkappa c-Marituja$  spp., s-Citan остальные инфузории.

Ha северном разрезе развития уровень сетного фитопланктона был низким. Среди инфузорий доминировали круглогодичные виды малоресничных инфузорий, что типично для малопродуктивных лет.

Доминирование римостромбидиумов на самой северной станции и на юге у Танхоя в 2007 г. может быть вызвано преобладанием

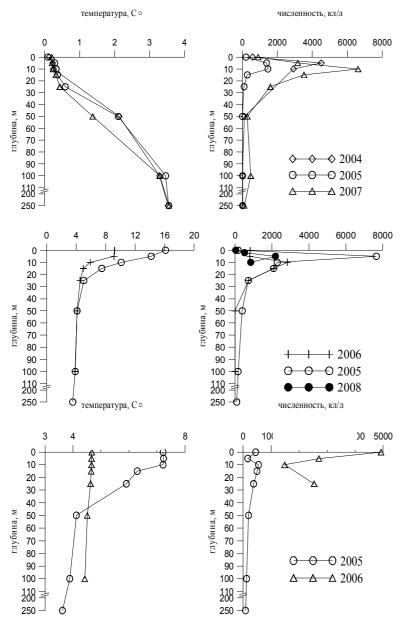
мелкоклеточного фитопланктона—предпочитаемого ими корма. Межгодовые различия в распределении видов инфузорий по акватории Байкала в большей мере были связаны с различиями в развитии фитопланктона.

Оба исследуемых года были продуктивными по фитопланктону (Поповская и др., 2008). Тем не менее, количественные показатели малоресничных инфузорий в 2007 г. были ниже, чем в 2008 г. В 2008 г. развивался комплекс инфузорий, типичный для среднего по продуктивности фитопланктона года. В оба года доминировали олиготрихи, но в 2008 г. их доля была меньше, а общее количество видов инфузорий больше. Сопутствующей группой в 2007 г. были инфузории п/кл Нарtoria, а в 2008 – п/кл Репісиіа и Нутепоstотаtіа. Количественные и качественные показатели в 2008 г. в целом по Байкалу были выше, чем в 2007 г., при этом сходство видового состава планктонных инфузорий в оба года было высоким (индекс Серенсена 84%). В оба года в весеннем планктоне пелагиали развивались варианты одного сообщества с

доминированием олиготрих, но разными субдоминантами. В 2008 г. оно было хорошо развито в пелагиали всех котловин, а в 2007 г. преимущественно в южной котловине и в меньшей степени в средней.

### 5.3. Вертикальное распределение малоресничных инфузорий в пелагиали в период прямой и обратной стратификации.

В периоды прямой (лето) и обратной (зима — весна) стратификации малоресничные инфузории концентрировались в верхнем слое над термоклином (выше 25–30 м). Мелкие римостромбидиумы и тинтинниды встречались в небольших



количествах и ниже 100 м. В весеннего осеннего период перемешивания происходит выравнивание температуры воды (период гомотермии) по толще. В это же время оседают весенние (май-июнь) или летние (октябрь-ноябрь) инфузории. Они распределяются в слое 0-250 м и ниже с небольшим повышением численности на разных горизонтах (рис. 13).

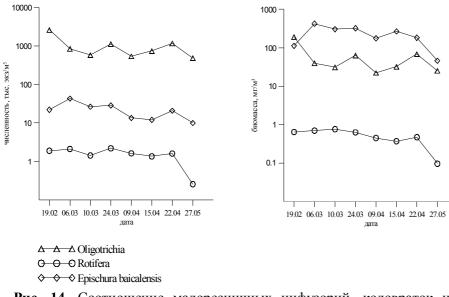
Рис. 13. Вертикальное распределение температуры и малоресничных инфузорий в пелагиали Южного Байкала в марте 2004, 2005, 2007 гг. (верхний ряд); в пелагиали в конце июля – начале августа 2005–2006 гг. и на мелководье (бухта Большие Коты) в 2008 (средний ряд); в пелагиали Южного Байкала в октябре 2005 и 2006 гг. (нижний ряд).

Основным фактором, влияющим на вертикальное распределение инфузорий в периоды стратификации, служит

пища, фитопланктон и связанные с его жизнедеятельностью бактерии, жгутиковые и др. В Байкале развитие фитопланктона в поверхностном слое воды угнетает слишком высокая солнечная радиация. Инфузории в период открытой воды также предпочитают горизонты 2–5–10–15 м.

# Глава 6. Соотношение малоресничных инфузорий с другими таксонами зоопланктона озера Байкал.

В малопродуктивном по фитопланктону 2004 г. развитие коловраток и эпишуры совпадало с развитием инфузорий (r<0,6 при P=0,05) как в зал. Лиственичный, так и в прибрежной зоне у м. Березовый (Melnik et. al., 2008). Однако концентрация малоресничных инфузорий на три порядка превышала таковую коловраток по численности и по биомассе. Низкая численность коловраток весной 2004 г. и достаточно крупный (>20 мкм) размер инфузорий исключают пресс коловраток на них в этот период. Более того, в силу своей малочисленности коловратки вряд ли могли составлять конкуренцию инфузориям. Гораздо большее влияние, как конкуренты, могли оказывать науплиусы эпишуры, доминировавшие в



**Рис. 14.** Соотношение малоресничных инфузорий, коловраток и эпишуры в зал. Лиственичный, 2004 г. (среднее значение по результатам на трех станциях).

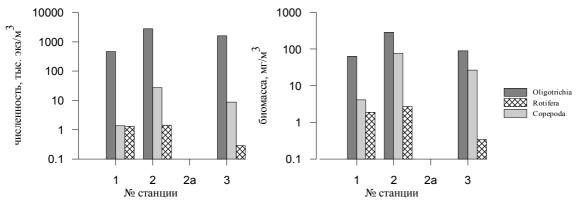
это время в планктоне. Хотя доля малоресничных инфузорий в общей биомассе зоопланктона в течение зимы-весны составляла от 5 до 60% (рис. 14).

олиготрих в зоопланктоне наблюдалось и в конце марта 2005 г. (года с

Доминирование

более богатым прибрежным фитопланктоном, чем предыдущий) Но их вклад в общую биомассу зоопланктона составлял 30–40% (рис. 15). В подледный период основным источником пищи байкальских инфузорий является фитопланктон. Большая часть инфузорий весеннего комплекса, включая олиготрих, альгофаги (Оболкина, 2003). Конкурентами инфузорий в это время могут быть коловратки и эпишура, остальные группы (кладоцеры, циклопы) в этот период в зоопланктоне не встречаются или их очень мало (гетеротрофные жгутиковые) (Secino et al., 2007). Может иметь место и хищничество коловраток, т.к. в их рацион входят автотрофные и гетеротрофные протисты размерного ранга 4–17 мкм (Stenson, Svensson, 1995; Weisse, Frahm, 2002; Воёсhat, Adrian, 2006 и др.). С другой стороны известно, что

олиготрихи более эффективно избегают потребления коловратками, чем другие инфузории (Gilbert, Jack, 1993).



**Рис. 15.** Соотношение малоресничных инфузорий и остального зоопланктона на полигоне «Берёзовый» 29 марта 2005 г.

Мы не учитывали в своих исследованиях выедание фитопланктона, инфузорий и зоопланктона личинками рыб и макрогектопусом. Как известно, инфузории для личинок рыб прекрасный стартовый корм, возможно, они входят и в рацион макрогектопуса, что также неизвестно. Тем не менее, малоресничных инфузорий, как и остальных инфузорий, можно отнести к основным потребителям первичной продукции в весенний период в озере Байкал: коловратки и эпишура в силу своей малочисленности не представляют для них конкуренции. В «эпишурные» годы, когда основной вклад в биомассу весеннего зоопланктона вносят науплиусы эпишуры, она выступает главным конкурентом малоресничных инфузорий в подледный период. И все-таки, однозначный вывод о конкурентной способности обеих групп сделать трудно. Возможно, в продуктивные по фитопланктону годы обе группы расходятся по разным пищевым нишам: инфузории поедают крупноразмерный фитопланктон, эпишура – нано- и пикопланктон.

Согласно нашим наблюдениям в конце лета — осенью роль малоресничных инфузорий снижается. Из-за перестройки инфузорных комплексов их вклад в общую численность инфузорий в этот период сокращался до 10–40%. Согласно литературным данным на этот же период приходится резкое снижение доли инфузорий в суммарной (инфузории, коловратки, копеподы, кладоцеры) биомассе зоопланктона и усиление пресса хищников (Оболкина, 2003; Sekino et al., 2007).

Среднегодовой вклад малоресничных инфузорий в общую численность инфузорий за период исследования составлял около 70%, а в биомассу — 60%. Они являются доминантами среди планктонных инфузорий озера Байкал и входят в группу основных потребителей первичной продукции в первую половину года наряду с эпишурой. В период летне-осеннего максимума планктона, вклад и роль малоресничных инфузорий снижается, как и общая доля инфузорий в летне-осеннем зоопланктоне.

### **ВЫВОДЫ**

- 1. За период исследования (2004–2008 гг.) в планктоне озера Байкал зарегистрировано 15 видов малоресничных инфузорий (подкласс Oligotrichia Bütschli, 1887, отряды Strombidiida Jankowski, 1980, Strobilidiida Jankowski, 1980, Tintinnida Kofoid et Campbell, 1929). Из них четыре вида, *Strombidium* sp. nov. 2, *Strombidium* sp. nov. 1, *Rimostrombidium* sp. nov. 1 Potapskaja et Obolkina, 2012, *Rimostrombidium* sp. nov. 2 Potapskaja et Obolkina, 2012, являются новыми для науки, четыре указываются для Байкала впервые, статус остальных уточняется. Общий список малоресничных инфузорий Байкала расширен до 27 видов.
- 2. Выделены сезонные комплексы малоресничных инфузорий: Strombidium sp. nov. 1, Limnostrombidium pelagicum встречаются круглогодично; в весенний комплекс входят Tintinnidium fluviatile cylindrica, Tintinnopsis sp.1 и прибрежные виды Strombidium sp. nov. 2, Rimostrombidium sp. nov. 1; к видам летнего комплекса отнесены симбиотрофный Limnostrombidium viride, Tintinnidium fluviatile; эвритермные виды рода Rimostrombidium встречаются весной и летом и отнесены к межсезонному комплексу видов.
- 3. Сезонная динамика малоресничных инфузорий в озере Байкал характеризуется двумя, весенним и летне-осенним, пиками. Весенний пик планктонных инфузорий в малопродуктивные годы обеспечивается массовым развитием круглогодичных видов олиготрих (до 98% общей численности инфузорий). В продуктивные годы, в пелагиали развиваются «весенние» тинтинниды И межсезонные римостромбидиумы, но доля олиготрих в общей численности и биомассе инфузорий снижается до 10-40%. В летнем планктоне преобладают «летние» и межсезонные эвритермные виды. Весенний пик развития малоресничных инфузорий совпадает с пиком развития фитопланктона и остальных инфузорий. Летний пик малоресничных инфузорий не совпадает с пиком развития фитопланктона и остальных инфузорий, и наступает на 2-4 недели раньше, а в холодное лето и позже.
- 4. Сезонное развитие малоресничных инфузорий в прибрежной зоне открытой литорали озера Байкал совпадает по времени с их развитием в пелагиали, но отличается видовой структурой таксоценозов и их обилием. Доля олиготрих растет по мере удаления от берега и увеличения глубины.
- 5. Выявлены особенности распределения малоресничных инфузорий по акватории озера после вскрытия льда. Показано, что малоресничные инфузории доминируют по численности по всему озеру, но состав руководящих видов, обилие и вклад этой группы в общую численность и биомассу инфузорий в разных котловинах и внутри котловин различаются. Определяющую роль в распределении инфузорий

- по акватории озера играют сложная гидродинамика и уровень развития фитопланктона.
- 6. Изучены особенности вертикального распределения малоресничных инфузорий. Основная их масса обитает в слое воды 5–25 м. Прибрежные *Strombidium* sp. nov. 2, *Pelagostrombidium fallax* и *Rimostrombidium* sp. nov. 1 предпочитают поверхностный слой воды; остальные виды рода *Rimostrombidium*, как в открытой пелагиали, так и в прибрежной зоне открытой литорали формируют скопления на горизонте 0–5 м; предпочитаемая зона обитания тинтиннид 0–25 м. В период гомотермии олиготрихи распределяются в слоях 0–100, 0–250 м и ниже, при этом

мелкие виды рода Rimostrombidium и тинтинниды являются единственными

представителями инфузорий в слое 250–1400 м.

7. Выявлено, что малоресничные инфузории являются доминантами среди планктонных инфузорий озера Байкал. Их среднегодовой вклад в общую численность и биомассу инфузорий составляет 70 и 60%, а вклад в суммарную биомассу подледного зоопланктона в разные годы равен 19–37%. Малоресничные инфузории, наряду с эпишурой, являются основными потребителями первичной продукции в первую половину года. В период летне-осеннего максимума планктона, доля и роль малоресничных инфузорий снижается, как и общая доля инфузорий в летне-осеннем зоопланктоне.

### СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- \* публикации в печатном издании перечня ВАК РФ
- 1. \*Potapskaya N.V. Spatial Distribution of Plankton Ciliata in Lake Baikal in Spring under Conditions of the Open Water / N.V. Potapskaya, L.A. Obolkina, V.V. Blinov // Hydrobiological Journal. 2011. Vol. 47, N 1. P. 41–50.
- Потапская Н.В. Зимне-весенний микрозоопланктон открытой литорали Байкала / Н.В. Потапская, М.И. Лазарев, Л.А. Оболкина и др. // Известия Иркутского Государственного университета. Серия «Биология. Экология». – 2009. – № 2. – С. 14–17.
- 3. Потапская Н.В. Подледный планктон открытой литорали озера Байкал / Л.А. Оболкина, Н.А. Бондаренко, Н.В. Потапская и др. // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука, 2009. Т. II, ч.2. С. 796–810.
- 4. \*Потапская Н.В. О нетипичности количественных соотношений инфузорий и коловраток в условиях оз. Байкал / С.В. Кренёва, М.И. Лазарев, Н.В. Потапская, Н.Г. Мельник // Вестн. Южного научного центра РАН. 2008. Т. 4, № 4. С. 57–62.

- 5. Потапская Н.В. Сезонная динамика планктонных инфузорий озера Байкал / Л.А. Оболкина, Н.В. Потапская // Тезисы IY международного симпозиума «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем». 17–21 окт. 2011 г. Тольятти, 2011. С. 52.
- 6. Потапская Н.В. Развитие малоресничных инфузорий (Oligotrichia, Ciliophora) в летне-осенний период в озере Байкал / Н.В. Потапская // Тезисы докладов XVIII Международной науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов 2011», секция «Биология». 11–15 апр. 2011 г. Москва, 2011. С. 107.
- 7. Потапская Н.В. Структура и динамика микрозоопланктона мелководной зона Южного Байкала / Е.П. Тереза, Н.В. Потапская, Н.А. Бондаренко и др.// Тезисы докладов X Съезда Гидробиологического общества при РАН. 28 сен.—2 окт. 2009 г. Владивосток, 2009. С. 396—397.
- 8. Потапская Н.В. Зимне-весенний микрозоопланктон открытой литорали Байкала / Н.В. Потапская, М.И. Лазарев, Л.А. Оболкина и др. // Тезисы Всероссийской конф. «Проблемы биологии и экологии Байкальского региона». 23–25 сен. 2009 г., Иркутск.
- 9. Потапская Н.В. Планктонные инфузории Байкала после разрушения льда / Н.В. Потапская // Тезисы молодёжной науч. конф. «Молодёжь и наука Забайкалья». 9—11 декабря. 2008 г. Чита, 2008. С. 43–45.
- 10. Potapskaya N.V. Diversity of free-living Baikalian ciliates with some ecological comments / L.A. Obolkina, N.V. Potapskaya // Protistology. Abstracts of V European Congress of Protistology and XI European Conference on Ciliate Biology. 2007. Vol. 5, N 1 P. 58.
- 11. Потапская Н.В. Динамика зимне-весеннего протозоопланктона зал. Лиственичный / Н.В. Потапская // Тезисы Всероссийской конф. молодых учёных «Экология в современном мире: взгляд научной молодёжи». 24–27 апреля 2007 г. Улан-Удэ, 2007. С. 206–208.