

КЛАСТЕРНЫЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВ ИНFUЗОРИЙ ПЛАНКТОНА МАЛЫХ ВОДОЕМОВ САМАРСКОЙ ЛУКИ И ПРИЛЕГАЮЩЕГО УЧАСТКА САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2016 М.Ю. Горбунов, С.В. Быкова, В.В. Жариков, М.В. Уманская

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Статья поступила в редакцию 24.11.2016

С помощью кластерного анализа данных о таксономическом составе и структуре сообществ инфузорий 14 малых водоемов и участка Саратовского водохранилища выделены 5 типов сообществ планктонных инфузорий. Для водохранилища и прилегающих пойменных водоемов характерны сообщества инфузорий с доминированием р. *Tintinnidium* и других представителей п/кл. *Choreotrichia* класса *Spirotrichea*. В мелководных водоемах надпойменной террасы р. Волга и Жигулевской возвышенности преобладают сообщества, характерными видами которых являются представители п/кл. *Oligotrichia* того же класса. Характерными видами сообществ высокопродуктивных стратифицируемых водоемов с анаэробным гипolimнионом являются миксотрофные и гетеротрофные представители классов *Prostomatea* и *Olygohymenophorea*. Дана характеристика количественного развития и разнообразия сообществ инфузорий разных типов, показан диапазон условий внешней среды, в которых происходит развитие тех или иных типов сообществ.

Ключевые слова: инфузории, сообщества, кластерный анализ, озера

ВВЕДЕНИЕ

Инфузории – обязательный и экологически важный компонент планктонных сообществ пресноводных озер и прудов [1-3]. Они являются не только частью пастбищной пищевой цепи, как один из компонентов микрозоопланктона, но и входят в состав микробной петли [4-5]. Фактически, потребляя и первичную и бактериальную продукцию, различные виды и таксономические группы инфузорий в той или иной степени вносят вклад и в микробную петлю и в пастбищную пищевую цепь. В целом, можно считать, что инфузории, как группа находятся на пересечении этих двух основных путей трансформации органического вещества и энергии в водных сообществах [6].

Многочисленные работы по исследованию как морских, так и пресноводных сообществ протозойного планктона дали четкие доказательства высокой изменчивости сообществ инфузорий, обитающих в разных водоемах и, особенно, в небольших пресноводных водоемах [7-10 и др.]. Это позволяет использовать инфузорий в качестве индикаторов экологических условий,

Горбунов Михаил Юрьевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник.

E-mail: tuigor1960@gmail.com

Быкова Светлана Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник.

E-mail: svbykova@rambler.ru

Жариков Владимир Васильевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией.

E-mail: VVZharikov@mail.ru

Уманская Марина Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник.

E-mail: mvumansk67@gmail.com

например, для оценки сапробности в прикладной гидробиологии. W. Foissner и H. Berger [11] указывают, что более 300 видов планктонных инфузорий могут быть биоиндикаторами в реках, озерах и сточных водах; также они выделили несколько «типичных сообществ инфузорий» для естественных и загрязненных местообитаний. Однако большое число видов, которое входит в состав естественных сообществ, делает любые данные о них внутренне сложными. Без применения аналитических методов, любые выводы о связи структуры, таксономического состава, видового богатства сообществ инфузорий с различными условиями окружающей среды остаются в значительной степени интуитивными, а сами описание сообществ инфузорий в целом – феноменологическим.

Одним из возможных решений данной проблемы является разделение природного разнообразия сообществ инфузорий на некоторое ограниченное количество типов (возможно, и несколько формальное). Подходы к анализу сообществ как целостных единиц были первоначально разработаны в «фитосоциологии» [12] и в настоящее время используются для синтаксономической классификации сообществ высших наземных растений. Эти подходы и методы оказали свою эффективность для анализа сообществ фитопланктона и позволили сформировать определенную концептуальную базу для анализа и прогноза динамики сообществ этой группы организмов (например, [13]). Однако сообщества других групп планктонных организмов исследованы в этом плане в намного меньшей степени, что, отчасти, объясняется меньшим объемом количественных данных для этих групп.

Кластерный анализ является одним из инструментов, используемых для анализа связей в многомерных массивах данных. Основой данной работы послужил значительный массив количественных данных о сообществах инфузорий 15 водоемов с достаточно разнородными условиями внешней среды, который был применен для проведения Q-анализа, т.е. для выделения дискретных групп проб, представляющих сообщества инфузорий, сходных по видовой структуре.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Отбор проб проводился в 1999-2002 годах в 14 озерах, расположенных в различных ландшафтах в пределах НП Самарская Лука (Самарская обл.) и в протоке Саратовского водохранилища вблизи одного из исследованных озер (пойменного оз. Б.Шелехметское). Характеристика озер опубликована ранее [14, 15]. Озера имеют малую площадь (за одним исключением, менее 0,1 км²), эвтрофные и гиперэвтрофные по концентрации хлорофилла *a* и прозрачности. Абсолютная глубина озер – от 0,5 до 8 м, относительная глубина варьирует в более широких пределах, от менее 0,2% до 15%. Наиболее мелководные озера зарастают макрофитами (степень зарастания, по визуальным оценкам, 30-70%), а глубокие, напротив, практически их лишены. В большинстве озер глубиной более 2 м наблюдается стабильная летняя стратификация с анокисческим гипolimнионом. Каждое из озер исследовалось в течение, по крайней мере, одного полевого сезона, ежемесячно с апреля по октябрь. Кроме того, в части озер были отобраны пробы в зимний период, в декабре 2001 г. В мелководных озерах пробы отбирались только из поверхностного и придонного горизонтов; в более глубоких озерах, кроме того, на одном или нескольких промежуточных горизонтах.

Для определения численности инфузорий пробы воды концентрировали фильтрованием без давления через мембранные фильтры с диаметром пор 2,5-4 мкм и фиксировали сулемой [16]. Подсчет проводили на тотальных глицериновых препаратах. Точную видовую идентификацию проводили с учетом микроскопирования живых организмов, а также после импрегнации серебром и окраски ядер по Фельгену [17] с использованием определителей и монографий [3, 18-20 и др.]. Используемое в работе таксономическое деление соответствует системе D.H.Lynn [21].

Для оценки разнообразия фауны инфузорий использовали абсолютное видовое богатство (число видов в пробе), индекс разнообразия Шеннона и индекс видового разнообразия $d = (N-1)/\ln(n)$, где *N* – число обнаруженных видов, *n* – число учтенных организмов [22].

Исходными данными для кластеризации служили численности видов инфузорий в каждой из отобранных проб, без усреднения по датам и

горизонтам. Считали, что каждая из проб характеризует состав сообщества инфузорий в данной точке пространства в данный момент времени; поэтому далее слова «проба» и «сообщество» используются как синонимы. Пробы, содержавшие менее 5 видов, были исключены из анализа. Как правило, в счетном объеме исключенных проб были зарегистрированы единичные клетки инфузорий, то есть информация об их численности и видовом составе была малодостоверной.

Входными данными служили значения $A_{ij} = \sqrt{n_{ij} / N_j}$, где *n_{ij}* – численность *i*-го вида в *j*-й пробе, *N_j* –общая численность инфузорий в *j*-й пробе. В качестве меры различия проб использовали угол между векторами **A_{in}** и **A_{jm}** в многомерном пространстве, в качестве алгоритма кластеризации был использован метод Варда [23, 24].

Для характеристики выделенных групп сообществ (кластеров) использовали подход, предложенный в работе [25], основанный на определении величин «индикаторной значимости» видов (indicator value, IndVal) в заданном разбиении проб. В каждом из кластеров для каждого вида были вычислены значения «специфичности» $SP_{j,s} = N_{j,s} / N_{+j}$ (где *N_{j,s}* – средняя численность вида *s* в кластере *j*, $N_{+j} = \sum_j N_{js}$ – сумма средних численностей вида *s* по всем кластерам) и встречаемости вида *s* в кластере *j* $FI_{j,s}$. Произведение этих значений дает индекс индикаторной значимости, который изменяется от 0 (при полном отсутствии вида в данном кластере) до 1 (при присутствии вида во всех пробах данного кластера и отсутствии во всех остальных). Характеристическими (индикаторными) видами (\approx эдификаторами) данной группы сообществ считали виды инфузорий, индикаторная значимость которых превышала 0,25.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Общая характеристика выделенных кластеров

Дендрограмма, полученная в результате анализа, показана на рис.1. На ее основе мы выделили пять крупных кластеров, объединяющих комплексы инфузорий, сходные по видовому составу. Выделение именно пяти, а не другого числа кластеров, произвольно; тем не менее, такое деление представляется нам наиболее пригодным для дальнейшей интерпретации. Каждый из кластеров имеет, по крайней мере, один характеристический вид с высокой (>0,5) индикаторной значимостью. Как видно из табл. 1, характеристические виды в разных кластерах принадлежат к разным классам инфузорий; если в кластерах 4 и 5 – это исключительно представители кл. Spirotrichea, то в кластерах 1 и 2

характеристические виды в подавляющем большинстве принадлежат к кл. Oligohymenophorea. Анализ таксономической структуры сообществ выделенных кластеров показывает, что не только состав характеристических видов, но и таксономическая структура сообществ в целом различна в разных кластерах (табл. 2). Так, по биомассе в кластерах 1-3 преобладают представители Oligohymenophorea, а в кластерах 4 и 5 – соответственно, п/кл Oligotrichia и Choreotrichia из кл. Spirotrichea. По численности в кластерах 1 и 3 доминируют, соответственно, представители кл. Prostomatea и п/кл Olygotrichia кл. Spirotrichea. В биомассу сообществ кластеров 2-4 вносят заметный вклад представители кл. Heterotrichea и (особенно в кластере 4) хищные формы из кл. Litostomatea. Доли остальных таксономических групп редко превышают несколько процентов общей численности и биомассы.

Основное ядро видового состава сообществ инфузорий во всех кластерах составляют представители 4 классов: Litostomatea, Oligohymenophorea, Prostomatea и Spirotrichea. Однако если в сообществах, отнесенным к кластерам 1-3 виды Oligohymenophorea составляют около 30% всех видов, Prostomatea и Spirotrichea

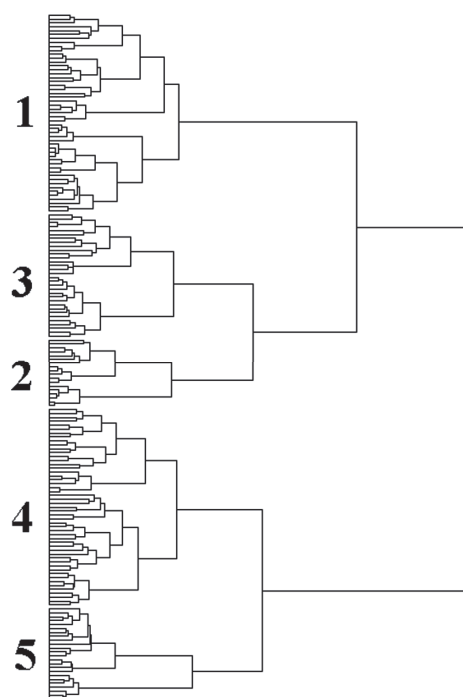


Рис. 1. Дендрограмма, полученная в результате иерархического кластерного анализа проб планктонных инфузорий (1 – 5 – номера выделенных кластеров)

Таблица 1. Характеристические виды групп сообществ 1-5, выделенных в результате кластерного анализа

Вид	Класс	Тип питания	Миксотрофия	Ind.Val
Кластер 1				
<i>Pelagothrix plancticola</i> Foissner et al., 1997	Prostomatea	X	+	0,78
<i>Frontonia leucas</i> (Ehrb., 1833) Ehrb., 1838	Oligohymenophorea	A	±	0,37
<i>Disematostoma butschlii</i> Lauteborn, 1894	Oligohymenophorea	A	±	0,37
<i>Histiobalantium natans</i> Clap.et Lachm., 1858	Oligohymenophorea	Б	+	0,31
<i>Strongylidium</i> sp.	Spirotrichea	H	±	0,30
<i>Paramecium</i> sp.	Oligohymenophorea	Б	-	0,28
<i>Dexiotricha plagius</i> Stokes, 1885	Oligohymenophorea	Б	-	0,28
Кластер 2				
<i>Urotricha apsheronica</i> Alekperov, 1984	Prostomatea	H	-	0,73
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i> Stokes, 1884	Oligohymenophorea	Б	-	0,61
<i>Pelagovorticella natans</i> (Faure -Fremiet, 1924)	Oligohymenophorea	Б	-	0,58
<i>Cyclidium terricola</i> Kahl, 1931	Oligohymenophorea	Б	-	0,33
<i>Litonotus varsaviensis f. polysaprobica</i> Sr.-H., 1954	Litostomatea	Б	-	0,33
<i>Linostomella vorticella</i> (Ehrb., 1833) Jankowski, 1978	Heterotrichea	A	-	0,30
<i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922)	Spirotrichea	A	-	0,29
Кластер 3				
<i>Halteria grandinella</i> (O.F.M, 1773) Dujardin, 1841	Spirotrichea	Б	-	0,56
Кластер 4				
<i>Limnostrombidium viride</i> (Stein, 1867)	Spirotrichea	A	+	0,67
<i>L. pelagicum</i> (Kahl, 1932)	Spirotrichea	A	-	0,27
Кластер 5				
<i>Codonella cratera</i> (Leidy, 1887)	Spirotrichea	Б	-	0,86
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stein, 1833) Kent, 1881	Spirotrichea	H	-	0,80
<i>Rimostrombidium velox</i> (Faure - Fr., 1924)	Spirotrichea	H	-	0,55
<i>Tintinnidium</i> sp.	Spirotrichea	H	-	0,33
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. et Cam., 1929	Spirotrichea	H	-	0,30

Примечание: Тип питания: А – альгофаги, Б – бактерио-детритофаги, Н – неселективные по питанию. Гистофаги (*Coleps* spp.) не вошли в состав характеристических видов, + – облигатные, ± – факультативные миксотрофы, – – не способны к миксотрофии

– 20-25%, и Litostomatea – около 20%, то в сообществах кластеров 4 и особенно 5, вклад видов кл. Spirotrichea возрастает до 35 и 48%, соответственно, за счет снижения доли трех остальных классов, в первую очередь, кл. Litostomatea.

На рис. 2 показаны распределения некоторых характеристик обилия и разнообразия инфузорий в пределах кластеров 1-5. Из рисунка видно, что среднее число видов в пробе и диапазон его варьирования, несмотря на значительные разли-

Таблица 2. Средние доли биомасс различных классов инфузорий в выделенных группах сообществ (кластерах, Кл.)

Класс (:подкласс)	Кластеры				
	Кл.1	Кл.2	Кл.3	Кл.4	Кл.5
Численности					
Karyorelictea	0,011	0	5E-05	0	0
Heterotrichea	0,021	0,014	0,073	0,01	0,0005
Spirotrichea: Choreotrichia	0,123	0,087	0,041	0,076	0,589
Spirotrichea: Hypotrichia	0,009	0,0001	0,007	0,001	0
Spirotrichea: Oligotrichia	0,037	0,072	0,411	0,370	0,164
Spirotrichea: Stichotrichia	0,135	0,079	0,017	0,012	0,0001
Armophorea	0,001	0,002	0,0001	0,0007	0,001
Litostomatea	0,09	0,038	0,073	0,092	0,041
Phyllopharyngea	0,003	0,016	0,005	0,014	0,003
Nassophorea	0,002	0,0001	0,011	0,021	0,0005
Colpodea	0,021	0,0002	0,004	0,007	0
Prostomatea	0,405	0,222	0,184	0,166	0,122
Oligohymenophorea	0,251	0,529	0,179	0,234	0,078
Биомассы					
Karyorelictea	0,005	0,004	0,0005	0,0007	0
Heterotrichea	0,048	0,095	0,161	0,057	0,007
Spirotrichea: Choreotrichia	0,083	0,065	0,03	0,046	0,426
Spirotrichea: Hypotrichia	0,011	0,0002	0,002	0,005	0
Spirotrichea: Oligotrichia	0,006	0,020	0,187	0,345	0,257
Spirotrichea: Stichotrichia	0,09	0,071	0,021	0,009	0,0001
Armophorea	0,001	0,004	0,0006	0,001	0,004
Litostomatea	0,061	0,077	0,145	0,164	0,073
Phyllopharyngea	0,004	0,026	0,0007	0,008	0,005
Nassophorea	0,0007	0,0001	0,012	0,006	0,002
Colpodea	0,076	0	0,059	0,024	0
Prostomatea	0,322	0,187	0,121	0,087	0,077
Oligohymenophorea	0,373	0,508	0,273	0,25	0,15

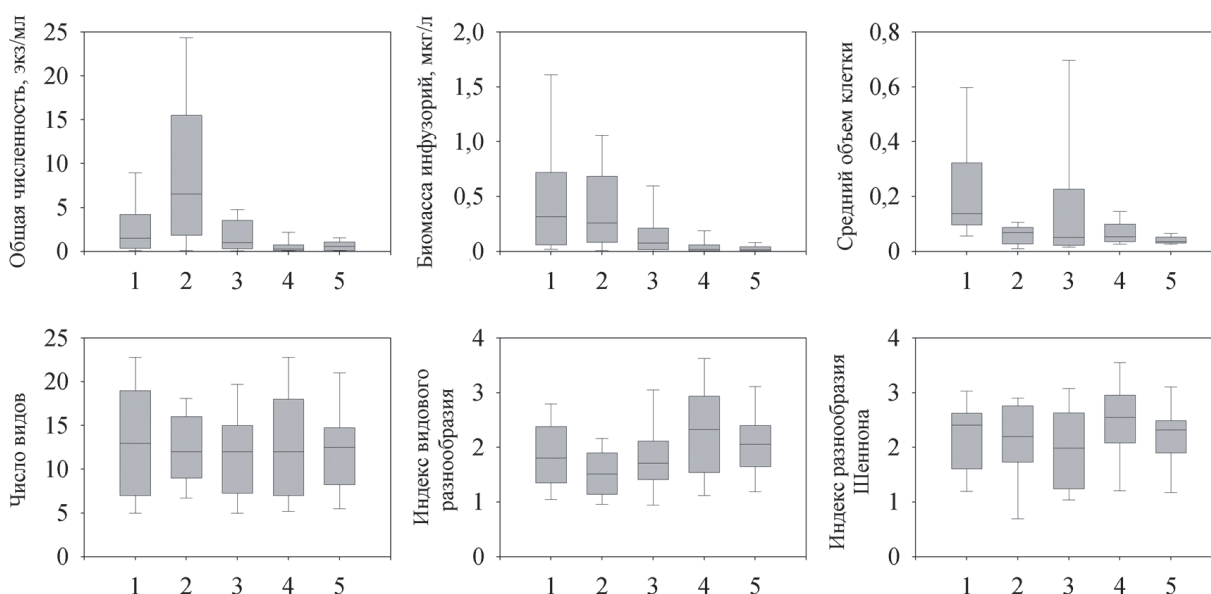


Рис. 2. Распределение показателей количественного развития и разнообразия сообществ инфузорий в выделенных кластерах. Линиями с отсечками показан 90% диапазон варьирования, прямоугольниками – интервалы от верхнего до нижнего квартиля; поперечной линией в прямоугольниках обозначена медиана распределения. По оси абсцисс – номера кластеров

чия в величинах численности, почти одинаковы во всех кластерах. Надо отметить также снижение среднего размера клетки инфузорий от 1 кластера к 5-му. Как индекс Шеннона, так и индекс видового разнообразия d максимальны в кластере 4; последний высок также и в кластерах 1 и 5, что указывает на относительно большое число малочисленных видов в сообществах этих кластеров.

Пространственная и временная приуроченность кластеров

При анализе выделенных кластеров в первую очередь видна их приуроченность к определенным водоемам (табл. 3). Из 14 исследованных водоемов в четырех обнаруживаются сообщества, относимые только к одному из выделенных кластеров; в большинстве озер пробы, относимые к одному из кластеров, составляют более 2/3 всех проанализированных проб. Исключениями являются три карстовых озера с отчетливой и стабильной летней стратификацией, что обусловило развитие на разных горизонтах водной толщи этих озер сообществ, относимых к разным кластерам.

Более 70% сообществ, отнесенных к кластеру 2, зарегистрировано в течение двух месяцев, в августе и сентябре, а более 30% проб кластера 3 приурочено к июлю. Однако в большинстве озер, в которых зарегистрированы сообщества, принадлежащие к кластеру 3, они наблюдаются на протяжении всего периода наблюдений, а в июле они отмечаются и в эпилимнионе карстовых озер Бездонное и М.Карстовое, для которых в остальной период не характерны. Сообщества, относимые к остальным кластерам, встречаются в течение почти всего безледного периода.

Характеристика сообществ инфузорий отдельных кластеров

Кластеры 1-3 объединяют сообщества, локализованные, в подавляющем большинстве, в близкорасположенных карстовых озерах, а также в оз. Харовое некарстового происхождения на центральной возвышенной части Самарской Луки (табл. 1 и 3). В озерах юго-восточной части Самарской Луки они встречаются только в эпизодически стратифицируемом оз. Подгорское, в основном, в его придонном горизонте, и спорадически – в мелководном (глубиной не более 1,5 м) гиперэвтрофном оз. Клюквенное.

Сообщества **кластера 1** преобладают в стратифицируемых карстовых озерах Бездонное и М. Карстовое с анаэробным гиполимнионом; они обнаружены в более 3/4 всех проб из «афотического» слоя этих озер (с глубиной более утроенной прозрачности по диску Секки). Кроме того, к этому же кластеру относятся сообщества придонного слоя оз. Подгорское, где также наблюдались гипоксические явления. Однако они не строго приурочены к периоду стратификации, поскольку отмечались и в октябре, в период полного перемешивания. Сообщества, входящие в первый кластер, оказались мало характерны для оз. Золотянка, где летом также формировался анаэробный гиполимнион. Однако значительная часть проб из придонных слоев этого озера было исключена из анализа из-за малого (менее 5) числа видов в пробах.

Большинство характеристических видов этого кластера – миксотрофные инфузории (табл. 1). Почти все они характерны только для малых бессточных эвтрофных и гиперэвтрофных

Таблица 3. Распределение проб, вошедших в те или иные кластеры, в исследованных водоемах

	Водоем	Кл.1	Кл.2	Кл.3	Кл.4	Кл.5
Водохранилище и пойменное озеро	Водохранилище	–	–	–	–	100%
	Б. Шелехметское	–	–	–	33%	67%
Мелководные зарастающие озера надпойменной террасы	Клюквенное	–	–	8%	92%	–
	Лизинка	–	–	–	100%	–
	Опкан	–	–	–	100%	–
Мелководные озера и пруды возвышенности	Пруд Верхний	–	–	–	100%	–
	Солонецкий пруд	–	–	–	25%	75%
	Подгорское (0-1 м)	15%	–	8%	77%	–
	Подгорское (дно)	86%	–	–	14%	–
	Ужиное	–	–	75%	25%	–
	Харовое	25%	–	67%	8%	–
	Серебрянка	–	–	86%	14%	–
Стратифицируемые карстовые озера	Золотянка	14%	14%	43%	29%	–
	М.Карстовое	64%	16%	20%	–	–
	Бездонное	51%	30%	14%	5%	–

водоемов; лишь *Frontonia leucas* и *Disematostoma butschlii* встречаются в водохранилище, однако в небольших количествах и исключительно без симбионтов. В период стратификации максимум развития миксотрофных инфузорий располагается на границе металимниона с гиполимнионом, а в период гомотермии – у дна, то есть приурочен к микроаэробной зоне исследованных озер. Наиболее выраженным характеристическим видом кластера 1 является *Pelagothrix plancticola* (Prostomatea). Наряду с пробами кластера 1, этот вид встречен в 70% проб кластера 2, но имеет в них меньшую численность. Максимальная численность этого вида (48,8 млн.экз./м³) была зарегистрирована в озере Бездонное в июне 2002 г. на глубине 1,5 м. Его вклад в общую численность инфузорий достигает 67% – 90%.

Наряду с сообществами кластера 1 в карстовых озерах Бездонное, М.Карстовое и Золотянка встречены также сообщества, объединяемые в **кластер 2**. Ни в одном из этих озер эти сообщества не являются преобладающими, а в других водоемах они не встречены вовсе. Характерна их сезонная приуроченность к концу лета и осени. В этом кластере, несмотря на его малую мощность (18 проб), выделены три характеристических вида с индикаторной значимостью более 0,5.

Главным индикатором сообществ кластера 2 является *Urotricha apsheronica* (табл. 1). Так же, как и другой характеристический вид этого кластера, *Ctedoctema acanthocrypta*, этот вид обычен в пробах кластеров 1-3 и редок в кластерах 4 и 5. Еще один вид с высокой индикаторной значимостью, *Pelagovorticella natans* (п/кл. Peritrichia: кл. Oligohymenophorea) является вторым (после *Halteria grandinella*) видом по частоте встречаемости во всей выборке в исследованных нами водоемах, и часто встречается в пробах из всех других кластеров.

Для остальных водоемов Центральной части возвышенности, как бессточных, слабоминерализованных карстовых озер, так и среднеминерализованных проточных озер Харовое и Ужиное, характерны сообщества, объединяемые в **кластер 3**. Единственным характеристическим видом этого кластера является *Halteria grandinella* (кл. Spirotrichea: п/кл. Olygotrichia). Однако этот вид – “плохой” индикатор, поскольку он имеет наибольшую частоту встречаемости (71.6%) во всей совокупности данных. Тем не менее, в наибольших количествах он встречается именно в сообществах, объединенных в кластер 3, и в несколько меньших – в кластерах 1 и 2. В пробах из кластера 3 численность *H. grandinella* может достигать 12,5 млн.экз./м³ при высоком доминировании (99% от общей численности инфузорий в оз. Серебрянка).

Кластер 4, в основном, объединяет пробы из водоемов надпойменной террасы и близлежащих водоемов возвышенности – пруда Верхнего и

оз. Подгорское, за исключением его придонного слоя (табл. 1 и 3). Кроме того, сообщества, включаемые в кластер 4, спорадически встречаются в большинстве других водоемов. Главный характеристический вид данного кластера, *Limnostrombidium viride*, обычен, хотя и имеет более низкую численность, и в пробах кластера 5. Он достигает максимальной численности (1,1 млн.экз./м³) в озере Подгорское, а наибольшей степени доминирования (76%) в пруду Верхнем. Кроме этого вида, для кластера 4 типичны другие представители р. *Limnostrombidium*, в первую очередь, *L. viride*, и *L. pelagicum*, однако индикаторная значимость первого из них лишь немного превышает, а второго – несколько ниже 0,25, в частности, из-за встречаемости и в кластерах 1-3.

Сообщества, объединенные в **кластер 5**, приурочены только к трем водоемам: водохранилищу, оз. Б. Шелехметскому и Б. Сосново-Солонецкому пруду, и преобладают в них. Сходство сообществ пойменного оз. Б. Шелехметского и водохранилища может объясняться их связью, хотя бы в период паводка (табл. 3). Но пруд удален от этих водоемов и не имеет с ними гидрологической связи. Всех их объединяет относительно слабое развитие макрофитного пояса, большая, в сравнении с другими водоемами, площадь зеркала, заметная проточность и средний уровень минерализации (около 300 мг/л). Характеристические виды кластера 5 специфичны (за исключением *Rimostrombidium velox*, который в равной степени встречается и в пробах из кластера 4) (табл. 1), и их можно считать приуроченными к водохранилищу и пойменным водоемам. Вид с наибольшей индикаторной значимостью (0,86) – *Codonella cratera*, в особенности характерен для сообществ Сосново-Солонецкого пруда, и достигает в нем максимальной численности (0,47 млн.экз./м³, 87% от общей численности). Другой характеристический вид, *Tintinnidium fluviatile*, почти всегда является доминирующим в водохранилище и в пойменных водоемах (до 88% от общей численности и 92% от биомассы) (табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Поскольку в наши цели входило выделить группы сообществ инфузорий, сходные по их видовой структуре, независимо от абсолютного обилия, исходные данные по численностям должны были быть тем или иным образом нормированы, чтобы исключить влияние суммарных численностей. Использованная нами нормировка данных эквивалентна применению расстояния Хеллингера [26, 27]. Поскольку она приводит к формированию векторов единичной длины, в качестве меры различия проб мы использовали не само расстояние $D_{H(n,m)} = \sqrt{\sum_i (A_{in} - A_{im})^2}$,

а угол между векторами A_{jn} и A_{jm} в многомерном пространстве, равный $\varphi_{nm} = 2 \arcsin\left(\frac{D_{H(n,m)}}{2}\right)$.

Выбор в качестве меры различия не расстояния, а угла между векторами используется также в работах [28, 29], но в применении к хордовому расстоянию [23, 27]. Надо заметить, однако, что наши результаты показали только незначительные различия дендрограмм, полученных при использовании описываемой угловой меры и самого расстояния Хеллингера. Фактически, эти метрики практически совпадают для близких объектов, и только для удаленных (с сильным доминированием разных видов) угловая мера, т.е. расстояние на сфере, несколько выше, чем расстояние Хеллингера.

По сравнению с другими аналогичными метриками [27], использование расстояния Хеллингера позволяет, на наш взгляд, сбалансировать требования устойчивости к помехам (ошибкам определения численностей редких видов), с одной стороны, и чувствительности анализа для малочисленных видов, с другой. Поэтому в результате кластерного анализа была получена дендрограмма, которая позволила выделить сообщества, имеющие значительное общее сходство, не ограничивающееся доминированием одного из массовых и многочисленных видов

выборки. Это подтверждается выделением в трех из пяти кластеров пяти и более характеристических видов, в том числе видов, не входящих в доминирующий комплекс.

Выделенные группы сообществ заметно различаются и по экологическим спектрам. Из распределений содержания кислорода, температуры и глубины, выраженной в долях прозрачности по диску Секки, показанных на рис. 3, видно, что сообщества, входящие в первый и, в меньшей степени, второй кластеры, обычны в «афотической» зоне озер с низкой концентрацией кислорода. Остальные кластеры приурочены в основном к поверхностным слоям с содержанием кислорода, близким или превышающем его насыщение. Особенно ярко приуроченность к поверхностному слою проявляется в кластере 3, менее 25 % проб которого отобрано в нижележащих слоях воды.

При переходе от сообществ кластера 5 к кластерам 1 и 2 происходит увеличение трофического статуса местообитаний, выражающееся в увеличении концентраций биогенных элементов, содержания хлорофилла, общей численности бактерий и т.д. (рис.3). Считается, что увеличение продуктивности приводит к доминированию более мелкоклеточных форм с относительно более высокой скоростью деления [30]. Наши данные (рис. 2) не вполне согласуются с этой схемой. Анализ трофической специализации видов в

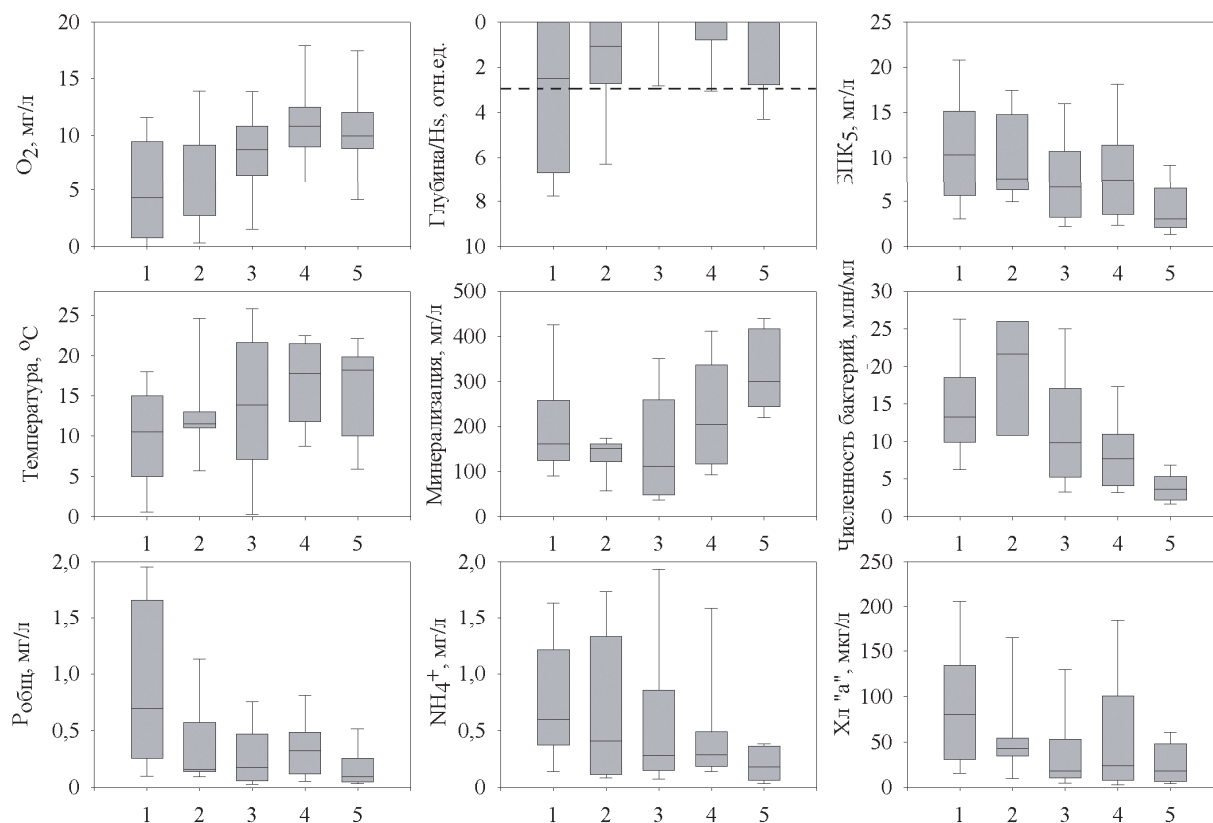


Рис. 3. Распределение характеристик среды обитания в выделенных кластерах.

Горизонтальной пунктирной линией на графике относительной глубины (в долях прозрачности Hs) обозначена граница фотической зоны. Остальные обозначения – как на рис. 2

выделенных кластерах показывает, что по мере роста продуктивности происходит перестройка сообщества инфузорий от очевидного доминирования мелких планктонных фильтраторов-спиротрих в кластерах 4 и 5 к все большему доминированию активно ловащих добычу подвижных видов (raptors) в кластерах 1 и 2. Среди самих фильтраторов происходит сдвиг от спиротрих в сторону более крупных фильтраторов из кл. *Olygohymenophorea*. По-видимому, наблюдаемое увеличение среднего объема организмов от кластера 5 к кластеру 1 объясняется именно этой перестройкой структуры сообщества по трофической специализации, хотя сами причины такой перестройки не вполне ясны. Вероятно, она связана с адаптацией сообществ кластеров 1-2 к пониженному содержанию кислорода, поскольку все характеристические виды кластеров 4 и 5 – типичные организмы эпилимниона, предпочитающие условия с высоким содержанием кислорода [3].

Две из выделенных в данной работе пяти специфических групп сообществ, которые в нашем случае можно называть, соответственно, «мелководными» (кластер 4) и «пойменно-водохранилищными» (кластер 5) сообществами, наиболее близки к сообществам, типичным для большинства крупных пресных водоемов умеренной зоны: Онежского озера [31, 32], водохранилищ волжского каскада [16]. Они характеризуются доминированием планктонных фильтраторов – соответственно, стромбидид и тинтинид, с заметным вкладом представителей кл. *Olygohymenophorea*, хищных видов кл. *Litostomatea* и мелких простоматид (в первую очередь, р. *Urotricha*). В исследованных нами озерах сообщества «мелководного» кластера развивались в условиях значительно большей продуктивности, при намного более высоких концентрациях биогенных элементов и органического вещества и численности бактерий, чем в водоемах, в которых подобные сообщества наблюдались другими авторами.

К этому же ряду можно причислить и сообщества, объединенные в кластер 3, в котором также доминирует наиболее часто встречающийся в нашей выборке вид, *Halteria grandinella*, которая питается преимущественно бактериями и доминирует во многих водоемах с высокой продуктивностью [9], замещая в них других представителей класса *Spirotrichea* с более широкой трофической специализацией. В нашей выборке сообщества этого кластера приурочены к мелким высокоэвтрофным водоемам Жигулевской возвышенности. Однако по результатам анализа кластер 3 объединяется с кластерами 2 и 1, а не с более сходными с ним функционально кластерами 4 и 5 (рис. 1). Очевидно, при переходе от сообществ кластеров 4 и 5 к сообществам, объединяемым в кластер 3, происходит глубокая перестройка

видовой структуры в части видов инфузорий с малой и средней численностью.

Для стратифицированных водоемов возвышенности характерны сообщества, объединяемые в кластеры 1 и 2. И те, и другие, наряду с поверхностными горизонтами, обнаруживаются в гиполимнионе, который в этих озерах анаэробен и содержит сероводород [14]. Сообщества, входящие в первый и второй кластеры, были мало характерны для одного из карстовых стратифицируемых озер, оз. Золотянка, где летом также формировался анаэробный гиполимнион. Однако это озеро отличается от остальных исследованных стратифицируемых водоемов рядом особенностей химического состава воды и биотических компонентов экосистемы [14]. Редкость в этом озере сообществ кластеров 1-2, видимо, объясняется этими особенностями. Кроме того, инфузории в этом озере были немногочисленны и представлены небольшим числом видов в пробах.

Хотя в сообществах инфузорий обоих кластеров доминируют представители кл. *Olygohymenophorea* и *Prostomatea*, их видовой состав различен. В первом кластере объединены сообщества с ярким доминированием миксотрофных организмов. Наибольшей численности они достигают в микроаэробном металимнионе стратифицированных озер, и, по-видимому, являются здесь автогенными. Их присутствие в более высоко- и низлежащих слоях воды, на наш взгляд, объясняется их миграцией в эти слои из области наибольшего распространения. Доминирование миксотрофных видов инфузорий в микроаэробных слоях воды стратифицированных озер отмечается многими авторами [33, 34, 35, 36, 10, 37], но в качестве доминирующих видов чаще упоминаются *Coleps hirtius viridis* и *Euplotes diademos*, а не характерный для нашей выборки *Prorodon viridis* (= *Pelagothrix plancticola*).

Наиболее яркой чертой сообществ кластера 2, связывающей их с сообществами кластера 1 является массовое присутствие активно ловащих добычу простоматид, в отличие от других кластеров, где среди активно ловащих добычу форм доминируют высокоспециализированные хищники из сем. *Didiniidae* (п/кл *Haptoria*: кл. *Litostomatea*). Но если в кластере 1 доминирует всеядный и даже хищный *Pelagothrix plancticola*, то здесь – специализирующиеся на пищевых объектах несколько меньшего размера *Urotricha apsheronica*. Уротрихи, наряду с олиготрихами и тинтиннидами, считаются наиболее типичными и распространенными пресноводными эупланктонными инфузориями [3], и их доминирование отмечалось как в пелагиали больших озер [38, 39], так и в мелководных водоемах [8]. В исследованных нами водоемах развитие *Urotricha apsheronica* было приурочено к периоду осеннего перемешивания в стратифицируемых озерах, причем она встречалась вместе с рядом видов – бактерио-детритофагов

из кл. Oligohymenophorea. Характерно, что в местах обитания этого типа сообществ отмечаются наибольшие численности бактерий (рис.3). Возможно, максимальное развитие *U. apsheronica* в этих условиях обусловлено осенним максимумом развития диатомей, но всеядность этого вида (как и других уротрих) не исключает и его развития за счет преимущественного питания бактериями. Другие представители этого рода не являются массовыми и частыми ни в одном из кластеров, хотя такие виды, как *U. pelagica* и *U. globosa*, достигают наибольшего развития в сообществах кластера 4, а *U. farcta* и *U. furcata* – в кластере 3.

Характерно, что в составе сообществ кластера 1 исследованных озер зарегистрированы только единичные находки анаэробных видов, таких, как представители родов *Metopus*, *Caenomorpha* и *Plagiopyla*, заметные численности которых отмечены в других озерах с сульфид-содержащим гиполимнионом [34, 40]. Другая экологическая группа инфузорий, более приуроченная к микроаэробным условиям, т.н. бентосные мигранты, включающая крупных инфузорий, мигрирующих в зону оксиклина после формирования анаэробного гиполимниона [41], представлена в составе сообществ кластеров 1 и 2, но, за исключением *Frontonia leucas*, виды этой группы являются минорными. Впрочем, при дальнейшем дроблении кластера 1 выделяется группа сообществ (22 пробы), характеристическими видами которой являются именно бентосные мигранты, *F. leucas*, *Dexiortricha plagius*, *Loxodes rostrum* и *Spirostomium teres* Cl. et Lachm., 1858. Эта группа приурочена к придонным слоям озер М. Карстового и Подгорского, а также к зимнему (подледному) периоду в карстовых озерах, когда вся их водная толща анаэробна. В этих сообществах *Pelagotherix plancticola* не достигает высокой численности, но все же остается, по крайней мере, в числе субдоминантов.

Доминирование тех или иных групп в анаэробном гиполимнионе стратифицируемых озер объясняется, по-видимому, соотношением скоростей их колонизации эупланктонными микроаэробными миксотрофными видами (*P. plancticola* и возможно, *Euplotes diadema* Diller & Kounaris, 1966 и *Coleps hirtus viridis*) сверху и факультативно планктонными, преимущественно бентосными формами, снизу. Очевидно, условия среды в гиполимнионе наших озер, в частности, низкая концентрация сероводорода, неблагоприятны для облигатно анаэробных видов, но делают возможной, по крайней мере, временную массовую миграцию в гиполимнион миксотрофных видов, приуроченных к зоне оксиклина.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный кластерный анализ позволил разделить все разнообразие сообществ инфузорий, зарегистрированное в 1999-2002 г. в малых

озерах Самарской Луки и на станции в прилегающей части Саратовского водохранилища, на пять групп, хорошо различаемых по присутствию тех или иных характеристических видов инфузорий. Выделенные группы приурочены к определенному диапазону абиотических и биотических факторов, в частности, активной реакции среды, окислительно-восстановительным условиям, численности и биомассе пищевых объектов инфузорий. Особый интерес представляет выделение в отдельный кластер сообществ металимниона стратифицированных водоемов с доминированием миксотрофных инфузорий, содержащих зоохлореллы.

Тот факт, что проведенный анализ оказался успешным, несмотря на использование небольшой и географически ограниченной выборки, лишней раз подтверждает значительную неоднородность (даже на небольшой территории) планктонных местообитаний и, соответственно, высокое бета-разнообразие населяющих их сообществ (в том числе и инфузорий). Ясно, тем не менее, что выделенные типы сообществ далеко не охватывают всего диапазона этого разнообразия. Поэтому представляется перспективным в дальнейшем расширить диапазон анализа за счет водоемов других климатических зон, меньшей продуктивности, а также включить в них данные об инфузориях не только пелагической, но и литоральной, включая зарослевую, зон озер. Кроме того, значительную дополнительную информацию об экологических особенностях инфузорий можно получить при сравнении результатов примененного в данной работе Q-анализа, т.е. ординации сообществ по сходству их видового состава, с результатами R-анализа, т.е. ординации отдельных видов по их встречаемости в тех или иных сообществах или местах обитания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. Л.: Наука, 1979. 150 с.
2. Finlay B. J., Fenchel T. Ecology: Role of Ciliates in the Natural Environment // Ciliates: Cells as Organisms (Ed. K. Hausmann, P.C. Bradbury). Stuttgart: Gustav Fischer Verlag, 1996. P. 417-440.
3. Foissner W., Berger H., Schaumburg J. Identification and ecology of limnetic plankton ciliates. – Informationsberichte des Bayerischen Landesamtes für Wasserwirtschaft, Bnd. 3/99, 1999. 793 pp.
4. Микробиальная «петля» в трофической цепи озера. Микробиальная «петля» в трофической цепи озера / В.В. Бульон, В.Н. Никулина, Е.Б. Павельева, Л.А. Степанова, Т.В. Хлебович // Журн. общ. биол. 1999. Т.60, № 4. С.431-444.
5. Laybourn-Parry J. Protozoa plankton ecology. London: Chapman and Hall, 1992. 231 с.
6. Weisse, T. Pelagic Microbes – Protozoa and the Microbial Food Web. // The lakes handbook: limnology and limnetic ecology. Eds. P.E. O'Sullivan & C.S.

- Reynolds. 2008. Vol.1. P. 417-460.
7. *Локоть Л.И.* Видовое разнообразие свободноживущих планктонных инфузорий в озерах сухих и равнинных степей (Забайкалье, Монголия) // Гидробиол. журн. 2000. Т.36, №2. С.31-40.
 8. *Jürgens K., Skibbe O., Jeppesen E.* Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake // *Aquat Microb Ecol.* 1999. V.17. P.61-75.
 9. *Šimek K., Jürgens K., Nedoma J., Comerma M., Armengol J.* Ecological role and bacterial grazing of *Halteria* spp.: small freshwater oligotrichs as dominant pelagic ciliate bacterivores // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V.22. P.43-56.
 10. *Zingel P., Ott I.* Vertical distribution of planktonic ciliates in strongly stratified temperate lakes // *Hydrobiologia.* 2000. V.435, No.1. P.19-26.
 11. *Foissner W., Berger H.* A user-friendly guide to the ciliates (Protozoa, Ciliophora) commonly used by hydrobiologists as bioindicators in rivers, lakes, and waste waters, with notes on their ecology // *Freshwat. Biol.* 1996. V.35. P.375-482.
 12. *Braun-Blanquet J.* Plant sociology: the study of plant communities. New York: McGraw Hill Book Co, 1932.
 13. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton / C.S. Reynolds, V.L.M. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores, S. Melo // *J. Plankton Res.* 2002. V.24. P.417-428.
 14. *Горбунов М.Ю., Уманская М.В.* Абиотические условия в водной толще озер. // Экология сообществ бактерий и свободноживущих инфузорий малых водоемов Самарской Луки (Под ред. В.В. Жарикова). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. С. 17-41.
 15. Характеристика гидрохимического режима водоемов Самарской Луки / А.П. Поспелов, Ю.М. Горбунов, М.В. Уманская, М.Д. Поспелова // *Изв. Самар. НЦ РАН.* 2000. Т.2, № 2. С. 216-223.
 16. *Ротарь Ю.М.* Планктонные инфузории Куйбышевского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. –161 с.
 17. *Жариков В.В.* Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги. Тольятти, 1996.
 18. *Curds C.R.* British and other freshwater ciliated protozoa. Keys and notes for the identification of the free-living genera. Part I Ciliophora: Kinetofragminophora. Cambridge University, 1982. 387 pp.
 19. *Curds C.R., Gates M.A., Roberts D.* British and other freshwater ciliated protozoa. Keys and notes for the identification of the free-living genera. Part II. Ciliophora: Oligohymenophora and Polyhymenophora. Cambridge University, 1983. 473 pp.
 20. *Kahl A.* Urtiere oder Protozoa. 1. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria) // *Die Tierwelt Deutschlands.* Teil. 18, 21, 25, 30. Jena, 1930-1935. S. 1-886.
 21. *Lynn D.H.* 2003. The Ciliate Resource Archive. <http://www.uoguelph.ca/~ciliates>. Accessed on Oct, 2, 2006.
 22. *Margalef R.* Correlations entre certain caracteres des populations de phytoplankton // *Hydrobiologia.* 1961. V.18, No. 1-2. P.155-164.
 23. *Orloci L.* An agglomerative method for classification of plant communities // *J. Ecol.* 1967. V.55. P.193-206.
 24. *Cao Y., Bark A.W., Williams W.P.* A comparison of clustering methods for river benthic community analysis // *Hydrobiologia.* 1997. V. 347. P.25-40.
 25. *Dufréne M., Legendre P.* Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetric approach // *Ecological Monographs.* 1997. V.67, No.3. P. 345-366.
 26. *Rao C.R.* A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance // *Questiio.* 1995. V.19. P.23-63.
 27. *Legendre P., Gallagher E.D.* Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // *Oecologia.* 2001. V.129. P. 271-280.
 28. Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа / В.В. Черепенников Г.В. Шурганова, Д.Б. Гелашвили, Е.В. Артельный // *Известия Самарского научного центра РАН,* 2004. Т.6. №2. С. 328-333.
 29. *Шурганова Г.В., Черепенников В.В.* Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги // *Известия Самарского научного центра РАН.* 2006. Т.8, №1. С. 241-247.
 30. *Beaver J.R., Crisman T.L.* The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems // *Microb. Ecol.* 1989. V.17. P.111-136.
 31. *Куликова Т.П., Кустовлянкина Н.Б., Сярки М.Т.* Зоопланктон как компонент экосистемы Онежского озера. Петрозаводск, КНЦ РАН, 1997. 112 с.
 32. *Лазарева Н.Б.* Протозойный планктон залива Большое Онего и оценка его продуктивности // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего [под ред. Г.Г. Винберга]. Л., ЗИН, 1982. С. 117-129.
 33. *Esteban G.F., Finlay B.J.* Morphology and Ecology of the Cosmopolitan Ciliate *Prorodon viridis* // *Arch. Protistenkd.* 1996. V.147. P.181-188.
 34. Anaerobic ciliates from a sulphide-rich solution lake in Spain / B.J. Finlay, K.J. Clarke, E. Vincente, M.R. Miracle // *Eur. J. Protistol.* 1991. V. 27. P. 148-159.
 35. *Finlay B.J., Maberly S.C., Esteban G.F.* Spectacular abundance of ciliates in anoxic pond water: contribution of symbiont photosynthesis to host respiratory oxygen requirements // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1996. V. 20. P. 229-235.
 36. *Kalytė D., Žvikas A., Paškauskas R.* Spatial and temporal changes of microplankton structure in north Lithuanian karst lakes // *Botanica Lithuanica.* 2002. V.8. P.333-347.
 37. *Gribben D.L., Rees G.N., Croome R.L.* Anoxygenic phototrophic bacteria and aerobic phototrophs in Normans Lagoon, a 'billabong' adjacent to the Murray River, south-eastern Australia // *Lakes & Reservoirs: Research and Management.* 2003. V.8. P. 95-104.
 38. *Müller H.* The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance // *Microb. Ecol.* 1989. V.18. P.261-274.
 39. Growth rates of dominant planktonic ciliates in two freshwater bodies of different trophic degree / M. Macek, K. Šimek, J. Pernthaler, V. Vyhnalek, R. Psenner // *J. Plankton Res.* 1996. V.18. P.463-481.

40. Massana R., Pedros-Alio C. Role of anaerobic ciliates in planktonic food webs: Abundance, feeding, and impact of bacteria in the field // Appl. Environ. Microbiol. 1994. V.60, No.4. P. 1325-1334.
41. Bark A.W. The temporal and spatial distribution of planktonic and benthic protozoan communities in small productive lake // Hydrobiologia. 1981. V.85. P.239-255.

**CLUSTER ANALYSIS OF CILIATES COMMUNITIES
OF EUTROPHIC PONDS IN SARATOV RESERVOIR BASIN.**

© 2016 M.Yu. Gorbunov, S.V. Bykova, V.V. Zharikov, M.V. Umanskaya

Institute of Ecology of Volga Basin RAS, Togliatti

Five distinct types of ciliates communities were resolved on the basis of cluster analysis of the data on ciliates community structure of 13 small water bodies and neighboring site of the Saratov reservoir. Communities with dominance of *Tintinnidium fluviatile* and other representatives of Choreotrichia (Spirotrichea) are characteristic for the reservoir and adjacent oxbow lakes. Characteristic species of ciliates communities of shallow ponds of Volga terrace and Zhiguli heights are representatives of subclass Oligotrichia (*Strombidium spp.*). High abundance of myxotrophic and heterotrophic species of Prostomatea and Olygohymenophorea is the main feature of deeper lakes of Zhiguli heights with an anaerobic summer hypolimnion. We discuss the possible relationships between the characteristics of resolved ciliate communities with environmental variables.

Keywords: ciliata, communities, cluster analysis, lakes.

Mikhail Gorbunov, Candidate of Biology, Senior Research Fellow. E-mail: myu-gor1960@gmail.com

Svetlana Bykova, Candidate of Biology, Senior Research Fellow. E-mail: svbyko-va@rambler.ru

Vladimir Zharikov, Doctor of Biology, Head of Laboratory. E-mail: VVZharikov@mail.ru

Marina Umanskaya, Candidate of Biology, Senior Research Fellow. E-mail: mvu-mansk67@gmail.com