

Сообщества свободноживущих инфузорий в пресных водоёмах с доминированием разных видов цианобактерий

© 2025. С. В. Быкова, к. б. н., с. н. с.,

М. В. Уманская, к. б. н., с. н. с.,

М. Ю. Горбунов, к. б. н., с. н. с.,

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10,

e-mail: svbykova514@gmail.com, mvumansk67@gmail.com,
myugor1960@gmail.com

Представлены первые результаты исследования зависимости количественных и структурных показателей сообщества инфузорий от состава доминирующих видов цианобактерий в водоёмах Самарской области. По итогам проведённого скрининга водоёмов с разным уровнем «цветения» воды и структурой доминирования цианобактерий было выявлено 123 вида свободноживущих инфузорий. Показано, что максимальные количественные характеристики сообщества инфузорий совпадают с явным доминированием в сообществе фитопланктона *Planktothrix agardii* Gomont и *Raphidiopsis rachiborskii* (Woloszynska). Трофическая структура более разнообразна в сообществах с доминированием *P. agardii* и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs. Напротив, в пробах с преобладанием эукариотических водорослей или с доминированием *R. rachiborskii* из трофической структуры выпадает целая трофическая группа – гистофаги. В сообществе инфузорий преобладают альгофаги в условиях доминирования *A. flos-aquae*. В целом в период массового «цветения» закономерно лидируют бактериодетритофаги. Интересен факт большей значимости хищников при доминировании в составе фитопланктона *R. rachiborskii*.

Ключевые слова: инфузории, биоразнообразие, пресные водоёмы, цианобактериальное цветение, метабаркодирование 16S, структура сообщества.

Communities of free-living ciliates in freshwater bodies dominated by different species of cyanobacteria

© 2025. S. V. Bykova ORCID: 0000-0002-4486-9416, M. V. Umanskaya ORCID: 0000-0003-2097-4913

M. Yu. Gorbunov ORCID: 0000-0003-2718-4877

Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,
10, Komzina St., Togliatti, Russia, 445003,

e-mail: svbykova514@gmail.com, mvumansk67@gmail.com,
myugor1960@gmail.com

Cyanobacteria and their toxins can cause changes in the aquatic food web, affecting almost all components of plankton, including free-living ciliates. The aim of the work is to identify the ciliates diversity in different types of waterbodies in the Samara region (rivers, reservoirs, bays, and lakes with/without outflows) and to establish the dependence between the quantitative and structural characteristics of ciliate communities and the dominant species of cyanobacteria. The composition of cyanobacterial communities was determined using metabarcoding of the V4-V5 regions of the 16S rRNA gene. According to the composition of phototrophic plankton, all samples were divided into four groups: 1) with a low intensity of “cyanobacterial bloom” or without it, but with a great diversity of cyanobacteria; 2) with the dominance of *Planktothrix agardii* Gomont; 3) with the dominance of *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs; 4) mixed group with different types of cyanobacterial bloom, including one lake with the dominance of *Raphidiopsis rachiborskii* (Woloszynska). 123 species of ciliates were identified in the studied water bodies of Samara region in 2023. The maximum quantitative characteristics of the plankton ciliates communities are observed in floodplain and terrace lakes and coincide with the predominance of *P. agardii* and *R. rachiborskii*. The trophic structure is more diverse in communities dominated by *P. agardii* and *A. flos-aquae*. Conversely, a whole trophic group (histophages) drops out from the trophic structure in samples dominated by eukaryotic algae or *R. rachiborskii*. In samples with *A. flos-aquae* bloom, algovores predominate in the ciliates community. Interestingly, predators are more prominent among the ciliates when *R. rachiborskii* bloom was observed. Generally, during the cyanobacterial blooms, bacterio-detritivores play the leading role among the ciliates.

Keywords: ciliates, biodiversity, freshwater bodies, cyanobacterial blooming, metabarcoding 16S, the structure of the ciliates community.

В большинстве комплексных лимнологических исследований в центре внимания находится изучение фитопланктона [1, 2]. Это основной биотический компонент экосистемы, участвующий в круговороте вещества и энергии и оказывающий большое влияние на интенсивность трофических взаимодействий всех компонентов экосистемы [1]. Так, многими авторами неоднократно показано, что цианобактерии и их токсины вызывают изменения в водной пищевой сети [3, 4], затрагивая и бактерий, и протистов. В основном, речь идёт об «угнетении», т. е. снижении количественного развития данных компонентов планктона в целом. Мы же предприняли попытку проанализировать, как влияет состав доминирующих видов цианобактерий на структуру всего планктона и, в частности, на состав, таксономическую и функциональную, в том числе трофическую, структуру планктонных инфузорий.

Цель данной работы – выявить разнообразие инфузорий в разнотипных водоёмах Самарской области и установить особенности их видовой и трофической структуры в зависимости от преобладающего вида цианобактерий.

Объекты и методы исследования

Исследование свободноживущих инфузорий и структуры цианобактерий проведено в период с мая по сентябрь 2023 г. в разнотипных водоёмах Самарской области: реки, водохранилища, сточные и бессточные озёра, объединённые нами для удобства по географически-ландшафтному признаку в группы: пойменные озёра, озёра и пруды надпойменной террасы, Куйбышевское водохранилище, его заливы (рис. 1).

Пробы отбирали из фотического слоя (от поверхности до 3х прозрачностей по белому диску Секки). Температуру, pH и содержание растворённого кислорода в водной толще измеряли портативными приборами (Эксперт-001 (Россия), Hi-9143 (Германия)) в момент отбора проб. Концентрацию хлорофиллов *a*, *b*, *c* (Хл *a*, Хл *b* и Хл *c*) определяли в ацетоновых экстрактах согласно [5].

Количественный учёт инфузорий планктона проводили после концентрирования пробы через мембранные фильтры с диаметром пор 4–10 мкм, фиксирования её насыщенным раствором сулемы (HgCl₂) и последующей от-



Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в водоёмах Самарской области в мае–сентябре 2023 г.
 Fig. 1. Layout of sampling stations in Samara region water bodies in May–September 2023

мывки 1 М раствором хлорида кальция [6, 7]. Исходный объём пробы варьировал от 100 до 500 мл, в зависимости от численности инфузорий и количества взвеси. Индивидуальные массы рассчитывали объёмным методом, плотность принимали равной единице [8]. Видовую идентификацию осуществляли под микроскопом Leica DM5500B (Германия) (увеличение $\times 400$ и $\times 1000$), исследуя живых и фиксированных сулемой инфузорий, а также используя стандартные методы окрашивания ядерного аппарата и аргирома. Условную разбивку на трофические группы проводили по [9].

Определение состава цианобактериального сообщества проводили метабаркодированием переменных регионов V4–V5 гена 16S рРНК. Выделение ДНК с помощью набора Сорб-ГМО-Б, создание библиотек и высокопроизводительное секвенирование на Illumina MiSeq было выполнено в компании Синтол (Москва, Россия). Амплификация переменных регионов гена 16S рРНК осуществлялась с помощью специфических праймеров 515F и 806R [10]. Объединение парноконцевых ридов и последующую обработку полученных сырых объединённых ридов выполняли в программе Usearch 11.0.67 [11]. Биоинформатический анализ полученных последовательностей цианобактерий и хлоропластов проводили до уровня операционных таксономических единиц (ОТЕ). Таксономическую принадлежность ОТЕ определяли с использованием базы данных SILVA SSU v. 138.1 [12].

Статистическую обработку данных и их графическое представление проводили с помощью программ Microsoft Excel 2010, Statistica 12.

Результаты и обсуждение

Экологические условия. Для исследованных водоёмов характерна относительно невысокая прозрачность воды с выраженными отличиями между разными типами водоёмов: наибольшие величины прозрачности были зарегистрированы на станциях Куйбышевского водохранилища (в среднем $1,4 \pm 0,4$ м). В пойменных водоёмах ($0,4 \pm 0,3$) и водоёмах надпойменной террасы ($0,8 \pm 0,8$) вода менее прозрачная. Активная реакция среды в течение практически всего периода наблюдений была щелочной 7,2–10,6 (в среднем, $8,7 \pm 0,7$). Более щелочная вода (рН > 9) отмечена в сильно цветущих водоёмах поймы и надпойменной террасы, что вполне соответствует более ин-

тенсивному развитию фитопланктона в этих водоёмах. По показателям электропроводности наиболее минерализованы некоторые озёра поймы, надпойменной террасы и р. Усы (электропроводность – 700–900 мкСм/см) и менее – Куйбышевское водохранилище (<400 мкСм/см). Фотический слой воды исследованных водоёмов был хорошо аэрирован (~100% насыщения). Концентрация Хл *a* в исследованных пробах из поверхностного горизонта и интегральных пробах изменялась от 4,2 до 982,6 мкг/л, медианная концентрация составила 35,9 мкг/л. Средние доли вспомогательных пигментов, Хл *b* и Хл *c* составляли 4,7% и 7,3% от концентрации Хл *a*, что указывает на преобладание цианобактерий в составе фитопланктона. В целом, для всего массива данных содержание Хл *a* и уровень прозрачности воды в водоёмах соответствовал уровням продуктивности от мезотрофно-эвтрофного до гипертрофного.

Таким образом, все исследуемые водоёмы являются пресными, с хорошо аэрированной щелочной водной толщей, причём диапазон варьирования большинства абиотических показателей был незначительным. Однако, вариабельность концентрации Хл *a* и, соответственно, уровня развития фитопланктона, в разных водоёмах была велика. Это позволяет предположить, что в исследуемой выборке водоёмов именно биотические факторы, в первую очередь уровень развития и состав доминирующих видов фитопланктона, более существенно влияют на структуру сообщества планктонных инфузорий.

Биоразнообразие инфузорий в исследованных водоёмах. Одной из важных задач исследования явилась инвентаризация фауны инфузорий и выявление их видового разнообразия как в отдельных пробах и отдельных водоёмах (α - и β -разнообразии), так и во всех водоёмах в целом (γ -разнообразии). Всего было зарегистрировано 123 вида инфузорий (32 вида в водохранилищах; 83 – в заливах; 22 – на речном участке притока, в пойменных озёрах – 55 видов, в озёрах надпойменной террасы – 66 видов).

В группу с наибольшим средним видовым разнообразием инфузорий в пробе (α -разнообразие) вошли пойменные озёра и речной участок (р. Усы), при том, что они занимают полярные позиции по числу видов и количественным характеристикам (табл. 1): средние показатели на речном участке минимальны, а в пойменных водоёмах максимальны. Высокое значение

Таблица 1 / Table 1

Показатели α -разнообразия сообщества инфузорий исследованных водоёмов и количественного развития: средние в пробе (*) и их пределы (**)
 Indicators of α -diversity of the ciliates community in studied water bodies and quantitative development: average in the sample (*) and their limits (**)

Группы водоёмов Water bodies	n	H_n	H_b	d_n	E_n	E_b	N	B
Водохранилища Reservoirs (8–13) ¹	12* 6–19**	2,74 2,27–3,46	1,88 0,98–3,00	0,78 0,73–0,87	0,81 0,70–0,88	0,52 0,38–0,71	408 120–1080	10,3 2,9–19,2
Заливы Bays (14, 15, 17–20, 25, 27)	16,8 5–30	3,01 2,01–3,86	1,98 0,54–3,29	0,81 0,70–0,91	0,79 0,58–0,89	0,53 0,14–0,84	616 56–1828	26,5 0,5–87,4
Реки Rivers	10,3 7–14	3,22 2,75–3,72	2,29 1,83–2,70	0,88 0,85–0,92	0,97 0,96–0,98	0,69 0,60–0,81	61 48–76	1,8 1,3–2,4
Пойменные озёра Floodplain lakes (1, 21, 23, 28, 30–37)	21,4 13–28	3,11 2,62–3,52	3,09 2,58–3,46	0,83 0,78–0,88	0,72 0,65–0,86	0,71 0,66–0,74	2572 284–5368	31,6 5,6–67,4
Озёра адпойменной террасы Terrace lakes (6, 7, 16, 22, 24, 26, 29)	12,9 2–29	2,70 0,72–3,96	2,29 0,05–3,15	0,75 0,32–0,91	0,78 0,59–0,95	0,63 0,05–0,83	880 20–3628	31,6 0,6– 109,9

Примечание: здесь и для табл. 2: n – число видов, экз.; H_n и H_b – индексы Шеннона по численности и биомассе, бит/экз.; d_n – индекс разнообразия Симпсона по численности; E_n и E_b – индексы выровненности Пielу по численности и биомассе; N – численность, тыс. экз./м³; B – биомасса, мг/м³; ¹ – здесь в скобках и на рисунке 3 приведены номера станций отбора проб.

Note: here and for Table 2: n – number of species, ind.; H_n and H_b – Shannon indices in abundance and biomass, bits/ind.; d_n – Simpson diversity index in abundance; E_n and E_b – Pielu alignment indices in abundance and biomass; N – abundance, thousand cells/m³; B – biomass, mg/m³; ¹ – here, in Table 3 and in Fig. 3, the numbers of sampling stations are shown in parentheses.

индекса Шеннона сообщества инфузорий речного участка объясняется высокой выровненностью ($E_n=0,97$) при незначительном числе видов.

По показателям видового богатства и видового разнообразия для водоёмов в целом лидируют сообщества Усинского залива и оз. Прудовики, расположенного в надпойменной террасе (табл. 2), а по показателям видового разнообразия инфузорий для отдельных типов водоёмов и ландшафтных групп, – сообщества инфузорий этих же групп водоёмов: заливы и водоёмы надпойменной террасы (табл. 2). На данном этапе исследования различия и сходства сообществ на разных уровнях видового разнообразия во многом определяются различной репрезентативностью проб. В целом же, кривые доминирования-разнообразия наглядно демонстрируют большее разнообразие сообществ озёр надпойменной террасы и поймы и наименьшее – речного участка р. Усы (рис. 2а).

Все сообщества инфузорий на основе кластеризации данных по сходству видового состава сообществ объединились в два основных кластера, в которые входят, с одной сто-

роны, сообщества водохранилища и речного участка р. Усы, а, с другой, – заливов и всех озёр (рис. 2б).

Виды, входящие в доминантные комплексы инфузорий разных водоёмов, довольно близки (табл. 3), однако лидирующие позиции занимают разные доминанты, согласно их экологическим предпочтениям.

Состав и особенности развития цианобактерий в исследованных водоёмах. По данным метабаркодинга, всего в составе фитопланктона было зарегистрировано 671 тысяча последовательностей хлоропластов эукариотических водорослей, объединённых в 290 ОТЕ, и 1090 тыс. последовательностей цианобактерий (102 ОТЕ). Соотношение числа последовательностей цианобактерий и хлоропластов эукариотических водорослей с учётом высокой вариабельности числа копий рибосомного оперона в хромосоме [13], пloidности [14] и количества хлоропластов в клетках эукариотических водорослей [15], указывает, что в большинстве проб в фитопланктоне доминировали цианобактерии. В целом, в исследованной выборке среди цианобактерий преобладали представители сем.

Таблица 2 / Table 2

Показатели β - и γ -разнообразия сообществ инфузорий планктона в разных группах водоёмов Самарской области / Indicators of β - and γ -diversity of planktonic ciliates communities in different groups of Samara region waterbodies

Водоёмы / Water bodies	n	H_n	H_b	d_n	d_b	E_n	E_b
Водохранилище / Reservoir							
Приплотинный плёс (4) ¹ / The dammed area	32	4,08	3,36	0,91	0,84	0,82	0,67
Заливы / Bays							
Усинский залив (10) / Usinsky Bay	74	4,42	3,71	0,92	0,86	0,71	0,60
Черемшанский залив (1) / Cheremshansky Bay	17	3,66	0,54	0,90	0,12	0,89	0,14
Сусканский залив (2) / Suskan Bay	28	3,67	1,55	0,88	0,39	0,76	0,33
Итого / Total:	83	4,54	3,80	0,93	0,88	0,71	0,60
Река / River							
Речной участок Усы (3) / The river section of Usa	22	4,20	2,95	0,94	0,79	0,94	0,65
Пойма / Floodplain							
Оз. Б. Островное (1) / Lake B. Ostrovnoye	17	3,52	2,72	0,88	0,75	0,86	0,66
Оз. Шелехметское (2) / Lake Shelekhmetskoye	33	3,18	3,72	0,83	0,89	0,63	0,74
Оз. Широкое (2) / Lake Shirokoe	31	3,38	3,53	0,85	0,86	0,68	0,71
Итого / Total:	55	3,88	4,33	0,90	0,92	0,67	0,75
Надпойменная терраса / Terrace							
Оз. Пляжное (3) / Lake Plyazhnoe	20	3,38	2,31	0,87	0,68	0,78	0,53
Оз. Прудовиков (4) / Lake Prudovikov	44	4,61	3,98	0,94	0,90	0,84	0,73
Оз. Восьмерка (2) / Lake Vosmerka	28	3,23	3,07	0,78	0,83	0,67	0,64
Оз. Б. Васильевское (2) / Lake B. Vasilyevskoye	21	4,07	3,58	0,93	0,89	0,93	0,83
Итого / Total:	66	5,13	4,71	0,96	0,95	0,85	0,78
В целом, все водоёмы (36) In general, all waterbodies:	123	5,13	5,05	0,95	0,95	0,74	0,73

Примечание: в скобках – количество проб.
Note: the number of samples is given in parentheses.

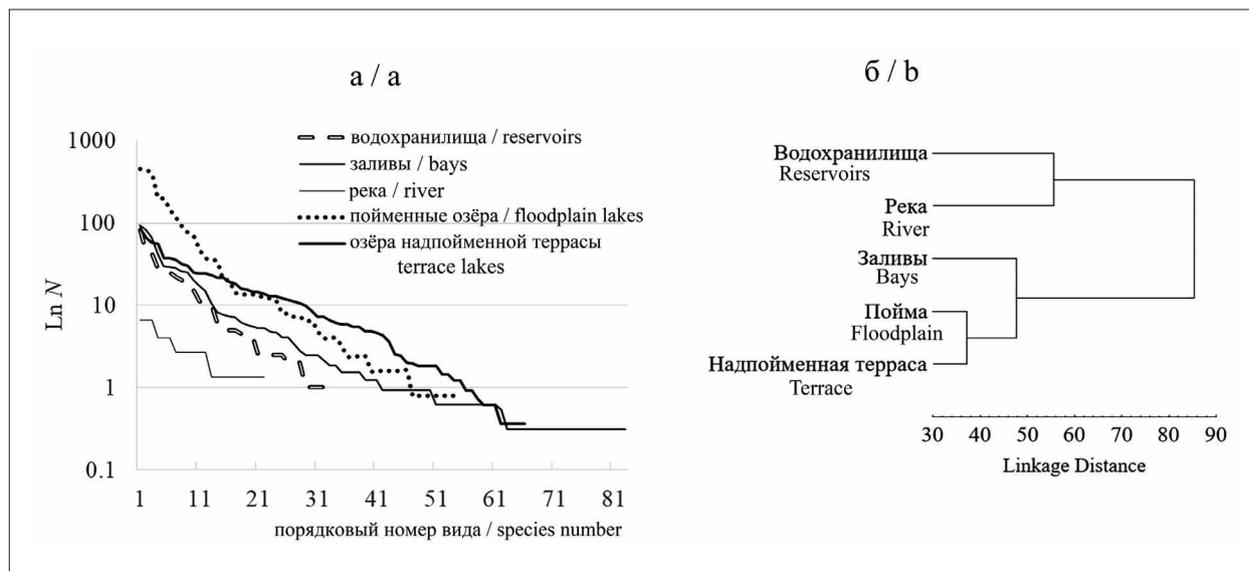


Рис. 2. Кривые доминирования–разнообразия инфузорий разнотипных водоёмов Самарской области (а) и дендрограмма различий сообществ инфузорий методом Варда (б)

Fig. 2. Graph of the dominance–diversity curves of the ciliates in different types of water bodies in the Samara region (a) and a dendrogram of differences in the ciliates communities with the Ward's method (b)

Таблица 3 / Table 3

Состав доминирующих видов (>10% численности) инфузорий в водоёмах разных типов и ландшафтных групп / The composition of dominant species of ciliates (>10% of the abundance) in reservoirs of different types and landscape groups

Группы водоёмов Water bodies	Доминанты Dominants
Водохранилища Reservoirs	<i>Pelagostrombidium mirabile</i> (Penard, 1916) Krainer, 1991 (48%), <i>Balanion planctonicum</i> Foissner et al., 1994 (32–40%), <i>Rimostrombidium lacustris</i> (Foissner, Skogstad & Pratt, 1988) Petz & Foissner, 1992 (16–29%), <i>Vorticella</i> spp. (20–28%), <i>Halteria grandinella</i> (O. F. Müller, 1773) (16%), <i>Pelagostrombidium fallax</i> (Zacharias, 1895) Krainer, 1991 (14%), <i>Limnostrombidium pelagicum</i> (Kahl, 1932) (13%), <i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1852 (10%), <i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kofoid & Campbell, 1929 (10%)
Заливы Bays	<i>Vorticella</i> spp. (16–52%), <i>T. cylindrata</i> (10–40%), <i>Urotricha</i> spp. (<25 мкм) (12–39%), <i>L. pelagicum</i> (35%), <i>Histiobalantium bodamicum</i> Krainer & Muller, 1995 (31%), <i>Rimostrombidium hyalinum</i> (Mirabdulaev, 1985) Petz & Foissner, 1992 (11–30%), <i>B. planctonicum</i> (12–29%), <i>H. grandinella</i> (27%), <i>R. lacustris</i> (17–26%), <i>Tokophrya lemnae</i> (Stein, 1859) (21%), <i>Coleps hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831 (13–21%), <i>Askenasia volvox</i> (Eichwald, 1852) Blochmann, 1895 (19%), <i>P. mirabile</i> (16%), <i>Epistylis</i> cf. <i>pigmaeum</i> (Ehrenberg, 1838) Foissner et al., 1999 (15%), <i>Linostomella vorticella</i> (Ehrenberg, 1834) (13%), <i>Epistylis anastatica</i> Linnaeus, 1767 (12%), <i>Urotricha</i> spp. (40–50 мкм) (12%), <i>Urotricha</i> spp. (25–40 мкм) (11%)
Река River	<i>Urotricha</i> spp. (20%), <i>Calypotricha lanuginosa</i> (17%), <i>Frontonia acuminata</i> (Ehrb., 1834) Bütschli, 1889 (7–17%), <i>Paramecium</i> sp. (11–17%), <i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922) Petz & Foiss., 1992 (11–17%), <i>Vorticella</i> spp. (13–17%), <i>C. hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831 (13%), <i>H. grandinella</i> (13%), <i>Cyclidium</i> sp. (11%), <i>R. lacustris</i> (11%), <i>Urotricha</i> spp. (<25 мкм) (11%).
Пойменные озёра Floodplain lakes	<i>Halteria</i> sp. (37%), <i>H. grandinella</i> (13–36%), <i>Vorticella</i> spp. (16–31%), <i>C. hirtus viridis</i> (14–27%), <i>T. cylindrata</i> (20%), <i>L. pelagicum</i> (18%), <i>R. hyalinum</i> (12–14%), <i>R. humile</i> (11%)
Озёра надпойменной террасы Terrace lakes	<i>C. hirtus viridis</i> (15–80%), <i>P. mirabile</i> (11–75%), <i>H. grandinella</i> (28–32%), <i>Urotricha castalia</i> (29%), <i>Strombidinopsis</i> sp. (29%), cf. <i>Spathidium</i> (22–29%), <i>C. hirtus</i> (Müller, 1786) Nitzsch, 1827 (24%), <i>C. lanuginosa</i> (24%), <i>C. acanthocrypta</i> (24%), <i>Cyclidium</i> spp. (23%), <i>R. humile</i> (11–20%), <i>C. margaritaceum</i> (14–16%), <i>Holophrya ovum</i> Ehrenberg 1831 (13%), <i>Lagynophrya acuminata</i> Kahl, 1935 (13%), <i>Vorticella</i> spp. (11–12%), <i>Urotricha</i> spp. (<25 мкм) (11%), <i>Monodinium chlorelligerum</i> Krainer, 1995 (11%), <i>Pelagovorticella mayeri</i> (Faure-Fremiet, 1920) Jankowski, 1980 (10%), <i>P. natans</i> (Faure-Fremiet, 1924) Jankowski, 1985 (10%), <i>R. hyalinum</i> (10%)

Примечание: виды расположены в порядке убывания максимальных значений вкладов в общую численность инфузорий в отдельно взятых водоёмах.

Note: The species are arranged in descending order of maximum contributions to the total abundance of ciliates in individual water bodies.

Nostocaceae, Microcoleaceae, Prochlorococcaceae, Microcystaceae и Pseudanabaenaceae, в порядке уменьшения вклада в общее число последовательностей цианобактерий. Все пробы были разделены на четыре кластера (рис. 3а, см. цв. вкладку IV), отличающиеся по степени выраженности цианобактериального цветения и по составу доминирующего комплекса цианобактерий. Первый, второй и четвёртый кластеры объединяют пробы с более или менее выраженным цианобактериальным цветением, тогда как в третий кластер вошли пробы с большим разнообразием и вкладом

эукариотических водорослей и слабым развитием цианобактерий (рис. 3а, б, см. цв. вкладку IV). Надо отметить, что полученная кластеризация сообществ во многом соответствует ландшафто-географическому районированию водоёмов (табл. 1).

Первый кластер (I) объединяет в основном пойменные водоёмы с цветением *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, два его подкластера несколько различаются степенью доминирования *P. agardhii* и составом минорных видов цианобактерий (рис. 3а, в, см. цв. вкладку

IV). Во второй кластер (II) вошли пробы с цветением *Aphanizomenon flos-aquae* (Linnaeus) Ralfs ex Bornet & Flahault, отобранные в Куйбышевском водохранилище и его заливах. При этом в первом подкластере (IIa) *A. flos-aquae* составляет 90% последовательностей цианобактерий, а во втором (IIb) – его вклад снижается и возрастает доля сопутствующих видов (*Dolichospermum flos-aquae* ([Lyngbye] Brebisson ex Bornet et Flahault) Wacklin, Hoffmann et Komarek, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing и пикоцианобактерий сем. Prochlorococcaceae (рис. 3а, в).

Третий кластер (III) объединяет пробы некоторых станций Куйбышевского водохранилища и Усинского залива, а также отдельных озёр, в которых в фитопланктоне преобладали эукариотические водоросли (рис. 3а, б, в). В четвёртый кластер (IV) входят преимущественно водоёмы поймы и надпойменной террасы с разными типами цианобактериального цветения (рис. 3а, в). В нём можно выделить подкластеры с полидоминантным цветением (IVa); со слабым преобладанием пикоцианобактерий сем. Prochlorococcaceae и значительным вкладом прочих видов (IVc), с явным доминированием *Raphidiopsis raciborskii* (Woloszynska) Aguilera & al. (IVb).

Особенности сообществ инфузорий в группах водоёмов с доминированием разных видов цианобактерий. В водных экосистемах простейшие, в частности инфузории, при определённых условиях играют важную роль в сокращении популяций фитопланктона [16, 17]. С другой стороны, их развитие, возможно, определяется соотношением групп внутри фитопланктона. Исследование этих вопросов способствует пониманию цианобактериально-протозойных взаимоотношений, без которых не решить проблему биоконтроля в такой важной сфере как борьба с цветением водоёмов.

В водоёмах кластера I (рис. 3а) в сообществе планктонных инфузорий доминировали *C. hirtus viridis*, *H. grandinella*, *R. humile*, эпипланктонные виды р. *Vorticella* (табл. 3). Численности инфузорий варьировали в широких пределах: от 284 до 5638 тыс. экз./м³, отмечалось высокое видовое разнообразие (табл. 1); значима доля миксотрофных инфузорий в структуре сообщества в озёрах Б. Островное и Широкое – 24–27% общей численности. В трофической структуре, за небольшим исключением, преобладали представители детритной пищевой цепи (рис. 3г): бактерио-детритофаги и гистофаги (до 30% численности и биомассы).

Сообщество характеризуется наименьшей средней массой особи в сообществе (0,014·10⁻⁶ мг), по сравнению с другими кластерами.

Сообщества инфузорий в пробах, входящих в кластер II (рис. 3а), характеризуются незначительными численностями и биомассами: 132–208 тыс. экз./м³ и 4,2–6,9 мг/м³, соответственно. В доминирующий комплекс входят *C. hirtus viridis*, *R. hyalinum*, *R. lacustris*, *Epistilys* sp. (cf. *pigmaeum*) и *E. anastatica* (эпibiонты раков), мелкие *Urotricha* (*U. farcta*, *U. furcata*), хищный *M. chlorelligerum*. Значителен вклад, как и в первом кластере, миксотрофных инфузорий (до 27% численности и 13,7% биомассы), в основном, за счёт одного из доминантов, гистофага *C. hirtus viridis* (до 21% общей численности). По числу видов и по численности в трофической структуре преобладают альгофаги (до 39% численности и 75% биомассы) (рис. 3г). Кроме того, за счёт колониального фильтрата *E. anastatica*, вклад бактерио-детритофагов в биомассу возрастает до 65%. За счёт данного вида и крупного *R. lacustris* выровненность структуры сообщества (индекс Пиелу), особенно по биомассе, невелика: немного больше 50%.

Сообщество инфузорий водоёмов кластера III (рис. 3а) характеризуется низкими численностью и биомассой, за исключением станции в средней части Усинского залива. Так, например, в июньском сообществе инфузорий оз. Пляжное было обнаружено всего 2 вида, с численностью 20 тыс. экз./м³. В сообществах кластера III вклад миксотрофных инфузорий в численность варьирует от 6 до 26%. Трофическая структура, за небольшим исключением, очень схожа со структурой водохранилищного сообщества инфузорий в летний период: преобладают альгофаги (до 84% численности). Гистофаги в структуре сообщества практически отсутствуют (рис. 3г).

Особенность инфузорного сообщества подкластера IVc (оз. Пляжное в августе и Черемшанский залив в июле) – в невысоких количественных показателях (160–400 тыс. экз./м³ (A) и 12–18 мг/м³ (B)), в низком вкладе миксотрофных инфузорий (2,5–10,0% общей численности), доминировании в трофической структуре бактерио-детритофагов и неселективных всеядных видов (рис. 3г). В сообществе инфузорий планктона доминируют *U. castalia*, *T. cylindrata*, *C. acanthocrypta*, *Urotricha* spp., *C. lanuginosa*, *L. vorticella* (табл. 3). Доминантный комплекс инфузорий подкластера IVb (оз. Прудовики) содержит много не идентифицированных на настоящий

С. В. Быкова, М. В. Уманская, М. Ю. Горбунов
 «Сообщества свободноживущих инфузорий в пресных водоёмах
 с доминированием разных видов цианобактерий». С. 100.

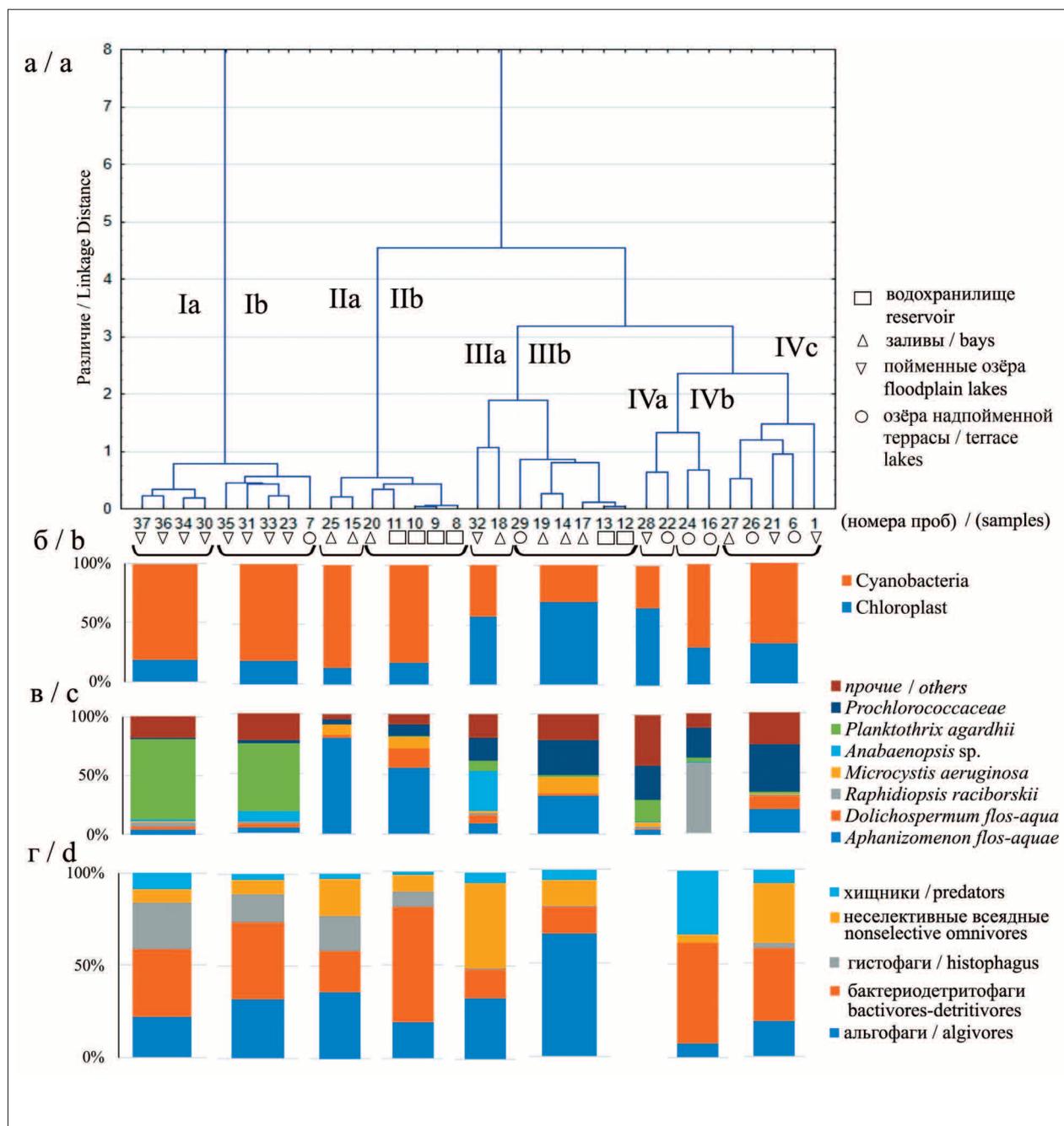


Рис. 3. Кластеризация исследованных водоёмов по составу фототрофного планктона методом Варда (а); соотношение цианобактерий и хлоропластов (% от суммы последовательностей хлоропластов и цианобактерий) (б); структура цианобактерий (% суммарного числа последовательностей цианобактерий) (в); трофическая структура инфузорий по численности (г); I–IV – номера кластеров
Fig. 3. Clustering of the studied water bodies according to the composition of phototrophic plankton by the Ward's method (a); the ratio of cyanobacteria and chloroplasts (% of the sum of the sequences of chloroplasts and cyanobacteria) (b); the structure of cyanobacteria (% of the total number of cyanobacteria sequences) (c); trophic structure of ciliates (% of the total abundance) (d); I–IV – cluster numbers

момент видов. Количественные показатели и показатели видового разнообразия довольно высоки: 1981–3628 тыс. экз./м³ (*N*) и 98–110 мг/м³ (*B*); $H_p=3,24-3,96$. Особенности экологической и трофической структуры: незначительна роль миксотрофов в поверхностных слоях исследуемого водоёма и существенен вклад хищников – 46% (*N*) и 66% (*B*). Сообщество инфузорий данного кластера характеризуется большей долей крупных видов и, соответственно, большей индивидуальной массой ($0,056 \cdot 10^{-6}$ мг).

Заключение

По итогам проведённого исследования свободноживущих инфузорий в водоёмах Самарской области с разными типами цианобактериальных цветений, выявлено 123 вида свободноживущих инфузорий, проанализированы особенности видового богатства, разнообразия, количественных характеристик и структуры сообществ инфузорий (видовая, трофическая, экологическая и т. д.). Показано, что максимальные количественные характеристики сообщества инфузорий совпадают с явным доминированием в сообществе фитопланктона *Planktothrix agardii* и *Raphidiopsis rachiborskii*. Трофическая структура более разнообразна в сообществах с доминированием *P. agardii* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Напротив, в планктоне с преобладанием эукариотических водорослей или с доминированием *R. rachiborskii* из трофической структуры выпадает целая трофическая группа – гистофаги. Если в фитопланктоне доминирующую и субдоминирующую позиции занимают *A. flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, соответственно, то в сообществе инфузорий существенно возрастает доля альгофагов. В целом, в период массового цветения закономерно лидируют бактерио-детритофаги. Интересен факт большей значимости хищников при доминировании в составе фитопланктона *R. rachiborskii*. Дальнейшие исследования в этом направлении должны способствовать расширению представлений о специфичном влиянии отдельных видов цианобактерий на сообщество протистов.

Авторы выражают благодарность инженеру-исследователю А. А. Агапову и м. н. с. Е. С. Красновой за помощь в отборе проб.

Исследование выполнено за счёт средств гранта Российского научного фонда № 23-14-20005, <https://rscf.ru/project/23-14-20005/>.

References

1. Datsenko Yu.S., Puklakov V.V., Edelstein K.K. Analysis of the influence of abiotic factors on phytoplankton growth in a low-flow stratified reservoir // Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences. 2017. No. 10. P. 73–85 (in Russian). doi: 10.17076/lim611
2. Korneva L.G. Phytoplankton of Volga River basin reservoirs. Kostroma: Kostromskoy pechatnyy dom, 2015. 284 p. (in Russian).
3. Kosiba J., Wilk-Woźniak E., Krztoń W. The effect of potentially toxic cyanobacteria on ciliates (Ciliophora) // Hydrobiologia. 2019. V. 827. No. 1. P. 325–335. doi: 10.1007/s10750-018-3783-9
4. Pearman J.K., Casas L., Merle T., Michell C., Iri-goien X. Bacterial and protist community changes during a phytoplankton bloom // Limnol. Oceanogr. 2016. V. 61. No. 1. P. 198–213. doi: 10.1002/lno.10212
5. Jeffrey S.W., Humfrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c* and *c*₂ in higher plants algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1975. V. 167. No. 2. P. 161–194. doi:10.1016/s0015-3796(17)30778-3
6. Berezcky M.C. Fixations-und Färbungsschnellverfahren bei quantitativen ökologischen Untersuchungen von Protozoen in Binnengewässern // Arch. Protistenkd. 1985. V. 129. No. 1–4. P. 187–190. doi: 10.1016/S0003-9365(85)80021-X
7. Zharikov V.V. Cadastre of free-living ciliates of the Volga river. Togliatti: IEVB RAS, 1996. 76 p. (in Russian).
8. Bryantseva Yu.V., Kurilov A.V. The cell volume calculation of the microalgae and planktonic infusoria of the Black Sea. Sevastopol: IBSS, 2003. 20 p. (in Russian).
9. Pratt J.R., Cairns J.R.J. Functional groups in the Protozoa: roles in differing ecosystems 1, 2: protozoan functional groups // J. Protozool. 1985. V. 32. No. 3. P. 415–423.
10. Walters W., Hyde E.R., Berg-Lyons D., Ackermann G., Humphrey G., Parada A., Gilbert J.A., Jansson J.K., Caporaso J.G., Fuhrman J.A., Apprill A. Knight R. Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial surveys // mSystems. 2016. V. 1. No. 1. Article No. 00009-15. doi: 10.1128/msystems.00009-15
11. Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // Bioinformatics. 2010. V. 26. No. 19. P. 2460–2461. doi: 10.1093/bioinformatics/btq461
12. Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Gökner F.O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // Nucleic Acids Res. 2013. V. 41. P. D590–D596. doi: 10.1093/nar/gks1219
13. Schirrmeister B.E., Dalquen D.A., Anisimova M., Bagheri H.C. Gene copy number variation and its significance in cyanobacterial phylogeny // BMC Microbiol. 2012. V. 12. Article No. 177. doi: 10.1186/1471-2180-12-177

14. Griese M., Lange C., Soppa J. Ploidy in cyanobacteria // *FEMS Microbiol. Lett.* 2011. V. 323. No. 2. P. 124–131. doi: 10.4467/16890027AP.16.017.5749

15. Pierella Karlusich J.J., Pelletier E., Zinger L., Lombard F., Zingone A., Colin S., Gasol J.M., Dorrell R.G., Henry N., Scalco E., Acinas S.G., Wincker P., de Vargas C., Bowler C. A robust approach to estimate relative phytoplankton cell abundances from metagenomes // *Mol. Ecol. Resour.* 2023. V. 23. No. 1. P. 16–40. doi: 10.1111/1755-0998.13592

16. Canter H.M., Heaney S.I., Lund J.W.G. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula* // *New Phytol.* 1990. V. 114. P. 247–263. doi: 10.1111/j.1469-8137.1990.tb00397.x

17. Tirjaková E., Krajčovičová K., Illyová M., Vďačný P. Interaction of ciliate communities with cyanobacterial water bloom in a shallow, hypertrophic reservoir // *Acta Protozool.* 2016. V. 55. No. 3. P. 173–188. doi: 10.4467/16890027AP.16.017.5749