

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОНА ОЗЕРА КАНДРЫ-КУЛЬ ЛЕТОМ 2010 И 2012 гг.

© 2018 М.В. Уманская¹, С.В. Быкова¹, М.Ю. Горбунов¹, Е.С. Краснова¹, О.В. Мухортова¹, Р.З. Сабитова²,
Н.Г. Тарасова¹, В.В. Жариков¹

¹ Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

² Институт биологии внутренних вод РАН, пос. Борок

Статья поступила в редакцию 04.04.2018

Представлены результаты исследования структуры и пространственно-временного распределения компонентов планктонного сообщества (водоросли, бактерии и зоопланктон, включающий ракообразных, коловраток и инфузорий) слабо-мезотрофного озера Кандры-Куль (респ. Башкортостан) в летние периоды 2010 и 2012 гг. Выявлена значительная пространственная и временная неоднородность как абсолютного уровня развития компонентов планктона, так и их соотношения, что может указывать на происходящую в период исследования структурную перестройку сообщества. Суммарная биомасса планктонного сообщества оз. Кандры-Куль в поверхностном слое воды в исследованный период изменялась от 18 до 1085 мг С/м³. Доля микробной «петли» в суммарной биомассе могла достигать 72% (на станциях в заросшей литорали), составляя в среднем по водоему 18%. В составе планктонного сообщества озера преобладали ракообразные, формируя 72-86% биомассы в пелагиали и 51-52% в литорали. Среди автотрофов в водоеме в целом доминировали динофитовые водоросли, в литорали к ним присоединялись зеленые, диатомовые и цианобактерии. Средняя доля автотрофов в биомассе пелагического планктона в целом и его микробной части в 2012 г. увеличилась примерно в два раза, по сравнению с 2010 г. Межгодовые изменения в структуре сообщества оз. Кандры-Куль свидетельствуют о слабой тенденции нивелирования различий между пелагиалью и литоралью и незначительном увеличении продуктивности водоёма в целом.

Ключевые слова: структура планктона, фитопланктон, бактериопланктон, зоопланктон, инфузии, пространственно-временное распределение.

ВВЕДЕНИЕ

Состав и уровень развития планктонного сообщества водоема определяется совокупностью

Уманская Марина Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии простейших и микроорганизмов.

E-mail: mvumansk67@gmail.com

Быкова Светлана Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии простейших и микроорганизмов.

E-mail: svbykova@rambler.ru

Горбунов Михаил Юрьевич, кандидат биологических наук старший научный сотрудник лаборатории экологии простейших и микроорганизмов.

E-mail: tuigor1960@gmail.com

Краснова Екатерина Сергеевна, младший научный сотрудник лаборатории экологии простейших и микроорганизмов. E-mail: krasnova-ek@mail.ru

Мухортова Оксана Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории популяционной экологии. E-mail: muhortova-o@mail.ru

Сабитова Римма Зульфировна, научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных.

E-mail: sabrima@mail.ru

Тарасова Наталья Геннадьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории экологии простейших и микроорганизмов.

E-mail: tnatag@mail.ru

Жариков Владимир Васильевич, доктор биологических наук, заведующий лабораторией экологии простейших и микроорганизмов. E-mail: VVZharikov@mail.ru

экологических факторов. Его компоненты чутко реагируют на изменение параметров окружающей среды, как на уровне отдельных организмов, так и на уровне популяций и сообществ [1, 2–4]. В водоемах с различным уровнем органического загрязнения меняется не только состав планктонных организмов, но и соотношение показателей развития его отдельных компонентов. Начиная с 80-х годов XX в. большое внимание уделяется изучению планктонных трофических сетей, которые наряду с обычной линейной трофической цепью фитопланктон – зоопланктон – рыбы, включают в себя так называемую микробную «петлю», состоящую из бактерий и простейших [5] и при некоторых условиях определяющую скорость и направление потоков вещества и энергии в водных экосистемах. Соотношение составляющих планктонного сообщества и вклад микробной «петли» меняется вместе с изменением трофического статуса водоема [6]. По соотношению компонентов планктона возможно оценить состояние экосистемы в конкретный момент времени и предположить характер возможных изменений в ней при различных сценариях антропогенного воздействия.

Оз. Кандры-Куль (респ. Башкортостан) – крупнейший из естественных водоемов Южного Предуралья и Средней Волги, расположенный в восточной части Бугульминско-Белебеевской возвышенности. Озеро подвержено сильной ан-

тропогенной нагрузке, значительную часть которой составляет рекреационная [7, 8]. Составляющие линейной трофической цепи (фито- и зоопланктон) водоема изучали с 80-х гг. XX в. [9–12], исследования «микробных» компонентов планктонного сообщества (бактерии и инфузории) были проведены нами впервые [13, 14].

Цель настоящей работы – изучить структуру сообщества планктона оз. Кандры-Куль с учетом организмов микробной «петли»; установить характер пространственно-временного распределения его компонентов и их взаимоотношений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Отбор проб воды в оз. Кандры-Куль проводили в июне-сентябре 2010 г. на 10, и в мае-сентябре 2012 г. на 17 станциях в пелагиали, открытой литорали и в зарослях высшей водной растительности (*Hippurus vulgaris* L., *Chara* spp., *Phragmites australis* (Cav.) Trin., *Typha angustifolia* L. и др.). Всего было отобрано 122 пробы, в каждой из которых были определены гидрохимические характеристики и параметры отдельных компонентов планктонного сообщества (фито-, протозоо-, зоо- и бактериопланктона). Отбор и анализ проб осуществляли общепринятыми методами [15–20]. Видовой состав отдельных групп гидробионтов определяли по общеизвестным определителям с учетом современных ревизий. Пересчет биомассы различных компонентов планктона в массу органического углерода проводили, используя известные коэффициенты [21, 22].

Статистический анализ данных осуществляли с помощью средств MS Excel и пакета Statistica 8.0. В качестве показателя дисперсии всех величин в статье приводятся значения стандартного отклонения. Достоверность статистических гипотез оценивали при уровне значимости $\alpha=0,05$. Кластерный анализ структуры планктонного сообщества озера проводили методом Варда после трансформации величин

биомасс, $b'_{ij} = \sqrt{b_{ij} / \sum_j b_{ij}}$, что эквивалентно использованию в качестве меры различия расстояния Хеллингера [23].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные абиотические факторы среды.

В 2010-2012 гг. химический состав воды озера, как и в 1969 г. [24] соответствовал II типу сульфатного класса, магниевой группе. Вся водная толща в период наших наблюдений была аэробной, со слабощелочной активной реакцией воды (рН); из-за различных климатических условий в 2010 и 2012 годах термический режим в водоеме несколько различался (табл. 1). По содержанию общего фосфора, прозрачности воды и концентрации хлорофилла “а” в 2010 г. озеро четко разделялось на олиготрофную пелагиаль и мезотрофную литораль, а в 2012 г. вся акватория была мезотрофной. Таким образом, в период исследования состояние всего озера можно оценить как слабо мезотрофное, с некоторым трендом в сторону увеличения продуктивности [25].

Основные компоненты планктонного сообщества. Общая численность **фитопланктона** сильно варьировала в пространстве и во времени – $6-54502 \times 10^5$ кл./л в 2010 г., $24-26332 \times 10^5$ кл./л в 2012 г.. Общая биомасса фитопланктона изменялась от 0,8 до $5831,6 \text{ мг/м}^3$ в 2010 г. и от 6,3 до $5733,8 \text{ мг/м}^3$ в 2012 г. Наибольшее развитие фитопланктона было зафиксировано 02.09.10 на литоральных станциях (табл. 2). В целом в 2010 г. интенсивность развития фитопланктона в литорали была намного выше, чем в пелагиали, а в 2012 г. различия между этими двумя зонами почти сгладились (табл. 2). Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона в пелагиали и в литорали имели похожий характер (табл. 2). По численности во всей водной массе озера в течение всего периода наблюдений доминировали цианобактерии и зеленые водоросли и только в сентябре 2012 г., - диатомовые. Основу доминирующего комплек-

Таблица 1. Средние значения абиотических показателей в поверхностном слое воды в пелагиали и литорали озера в 2010 и 2012 гг.

Параметры	Пелагиаль					Литораль				
	25.06.2010	02.09.2010	27.05.2012	21.07.2012	20.09.2012	25.06.2010	02.09.2010	27.05.2012	21.07.2012	20.09.2012
O₂, мг/л	9,8	8,2	9,1	7,5	9,4	8,5	8,8	8,2	7,0	10,0
T, °C	23,4	18,7	16,9	25	14,4	29,5	15,8	15,6	24,4	13,9
pH	8,7	8,7	8,6	8,8	8,7	8,6	8,6	8,65	8,8	8,8
Eh, mV	345	–	373	369	361	363	380	384	366	359

Примечание. «–» – нет данных

са по биомассе составляли динофитовые водоросли, преимущественно *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Bergh), в различные периоды в его состав также входили представители цианобактерий, диатомовых и зеленых водорослей.

Общая численность и биомасса **бактериопланктона** в 2010 г. составляли $0,4-3,8 \times 10^9$ кл./л и $50,8-865,6$ мг/м³, а в 2012 г. – $0,4-4,1 \times 10^9$ кл./л и $33,0-453,0$ мг/м³. Большую часть бактериопланктона озера составляли свободно плавающие одиночные клетки, однако почти в половине проб был зарегистрирован агрегированный бактериопланктон, численность которого могла достигать до 13% общей численности бактерий [13]. Уровень развития бактериопланктона озе-

ра в 2010 и 2012 г. был близким, тем не менее, различия между пелагическими и литоральными станциями были более выражены в 2010 г., по сравнению с 2012г. (табл. 2). Наибольшее развитие бактериопланктона было зафиксировано в литоральных станциях – в зарослях водяной сосенки ($3,8 \times 10^9$ кл./л, 2.9.10) и хары ($4,1 \times 10^9$ кл./л, 21.7.12). Средняя численность и биомасса бактерий в озере в 2012 г. несколько увеличилась, особенно в пелагической части (табл. 2). Однако из-за большой вариабельности выявить достоверные тренды изменений не возможно – коэффициент вариации для общей численности составил 61% в 2010 г. и 46% в 2012 г., для общей биомассы – 102% и 56%, соответственно.

Таблица 2. Средние значения численности и биомассы исследованных групп планктонного сообщества в пелагиали и литорали оз. Кандры-Куль в 2010 и 2012 гг.

Даты	25.06.2010	02.09.2010	27.05.2012	21.07.2012	20.09.2012
Численность	пелагиаль				
Бактерии, 10^9 кл./л	0,82±0,23	1,28±0,27	1,21±0,42	2,15±0,62	1,24±0,29
Фитопланктон, 10^3 кл./л	67,3±94,7	275,3±238,3	162,3±270,7	1369,4±1133	188,6±157,1
Инфузории, экз/л	392±374	189±88	685±353	685±759	2275±1581
Зоопланктон, экз/л	191±289	466±210	421±189	304±229	112±54
Биомасса, мг/м³	пелагиаль				
Бактерии	115,4±51,6	107,9±19,4	98,6±32,7	214,6±97,3	133,2±28,9
Фитопланктон	56,7±71,5	338,8±179,9	52,7±52,9	919,5±796,5	100,4±98,4
Инфузории	5,1±4,7	2,5±1,0	11,5±5,8	8,2±8,1	17,2±11,3
Зоопланктон	2179±3675	7799±6790	4349±4760	5659±4742	2223±1704
Биомасса, мг С/м³	пелагиаль				
Бактерии	13,8±6,2	12,9±2,3	11,8±3,9	25,8±11,7	16±3,5
Фитопланктон	8,0±10,0	47,8±25,5	7,5±7,4	128,9±111,5	14,1±13,8
Инфузории	0,6±0,5	0,3±0,1	1,3±0,6	0,9±0,9	1,9±1,2
Зоопланктон	107,5±181,6	389,9±339,5	213,5±238	278,1±231,2	109,5±84,7
Численность	литораль				
Бактерии, 10^9 кл./л	1,79±1,36	1,45±0,31	1,17±0,54	2,42±0,82	1,22±0,46
Фитопланктон, 10^3 кл./л	1026±1183	17881±24893	123,3±163,7	4151±7233	112,8±53,7
Инфузории, экз/л	2253±2915	998	2026±821	1579±1644	3683±2919
Зоопланктон, экз/л	699±434	423±97	351±255	110±70	108±84
Биомасса, мг/м³	литораль				
Бактерии	248,4±260,7	85,8±26,7	143,1±70,9	271,3±111,5	143,2±69,8
Фитопланктон	212,4±201,2	3020±2659	67,4±59,5	1075±1438	66,9±94,6
Инфузории	21,5±23,9	6,0	34,1±18,5	17,1±16,2	20,3±14,6
Зоопланктон	5329±4313	3698±2643	3673±4852	947±886	1815±1434
Биомасса, мг С/м³	литораль				
Бактерии	29,8±31,3	10,3±3,2	17,2±8,5	32,6±13,4	17,2±8,4
Фитопланктон	30,7±29	446,8±393,6	9,6±8,4	152,6±203,7	9,4±13,2
Инфузории	2,4±2,6	0,7	3,8±2,03	1,9±1,8	2,2±1,6
Зоопланктон	261,9±213,5	184±130,9	176,7±229,7	46,8±43,7	89,6±71,3

Примечание. Пелагиаль – интегральные величины, литораль – только поверхностный слой

Общая численность и биомасса **инфузорий** в 2010 г. составляли 38-8994 экз./л и 0,9-64,9 мг/м³, а в 2012 г. – 80-7998 экз./л и 0,7-70,6 мг/м³. Максимумы численности инфузорий были зарегистрированы в прибрежных экотопах: в 2010 г. – в зарослях тростника (8994 экз./л), в 2012 г. – в зарослях водяной сосенки (7998 тыс. экз./м³). В 2012 г., по сравнению, с 2010 г., общая численность и биомасса инфузорий увеличилась почти вдвое [14], при этом вклад миксотрофных инфузорий снизился в зоне открытой воды и в экотопе зарослей макрофитов, соответственно с 14% и 10% в 2010 г. до 9% и 2%, в 2012 г. Практически повсеместно в планктоне озера присутствовали мелкие виды родов *Balanion*, *Urotricha*, *Askenasia*, *Halteria*, *Rimostrombidium* и т.д., большинство из которых является алкалифилами [26].

Общая численность и биомасса **зоопланктона** в 2010 г. составляли 7,5-1305,4 экз./л и 106,5-18337,0 мг/м³, а в 2012 г. – 7,0-987,5 экз./л и 70,3-20506,6 мг/м³. В 2010 г., как и в предыдущие годы [12], сообщество зоопланктона глубоководной части озера было монодоминантным с преобладанием *Diaphanosoma brachyurum* Levin. В 2010 г. В открытой литорали был обнаружен новый для водоема вид *D. orghidani* Negrea, который в 2012 г. вошел в ранг доминант в пелагиали озера. Низкая численность коловраток в планктоне озера в 2010 и 2012 гг. может быть обусловлена недостатком пищевых объектов [27–29], прессом со стороны хищного зоопланктона [30, 31], а также региональными особенностями водоемов Южного Урала [32, 33]. По сравнению с периодом олиготрофии, в видовом составе зоопланктона озера возросла доля ветвистоусых ракообразных с 36% до 49% в пелагиали и с 33% до 61% в открытой литорали, в тех же биотопах доля веслоногих сократилась с 62% до 42% и с 31% до 23%, соответственно. Зарегистрированное увеличение в 1,5–3 раза численности большинства крупных кладоцер и копепоид и сдвиг структуры сообщества в сторону “укрупнения” организмов, возможно, связаны с потеплением климата [34].

Как видно из представленных данных (табл. 2), численности исследованных групп гидробионтов несопоставимы: от нескольких экземпляров (зоопланктон и инфузории) до миллионов и миллиардов клеток (водоросли и бактерии) в литре воды; в то же время величины их биомассы были более сопоставимы. Следует отметить, что статистическое распределение биомассы (и численности) всех исследованных компонентов планктонного сообщества и его суммарной биомассы было очень далеким от нормального; это видно по величинам коэффициентов вариации, приближающимся или даже превышающим 100%. Намного лучше оно соответствовало логнормальному распределению. Однако, поскольку

ку нашей основной целью был анализ структуры сообществ, а переход к логарифмам из-за их неаддитивности сильно затрудняет эту задачу, мы и далее будем обсуждать в этой работе не логарифмы биомасс таксономических групп, а их абсолютные величины и доли в общем составе. Среди гетеротрофных компонентов микробной «петли» в оз. Кандры-Куль основную роль играли бактерии, незначительную – инфузории. Гетеротрофные флагелляты в большей части проб практически отсутствовали и их вклад в общую биомассу планктона в дальнейшем анализе мы не учитывали. В автотрофную составляющую «микробной петли» не включали крупноклеточные динофитовые, диатомовые и эвгленовые водоросли.

Суммарная биомасса планктонного сообщества оз. Кандры-Куль в поверхностном слое воды в 2010 г. изменялась от 0,40 до 12,67 г/м³ (18,5-1008,5 мг С/м³), а в 2012 г. – от 0,45 до 18,62 г/м³ (33,2-1085 мг С/м³). В 2010 г. биомасса планктона в пелагиали была стабильно в 3,5-3,8 раза ниже, чем в литорали (рис. 1). В мае 2012 года эта тенденция сохранилась, но различие было существенно меньше – в 1,9 раза. В июле и сентябре 2012 г. биомасса планктона в пелагиали превысила таковую в литорали. Средняя биомасса план-

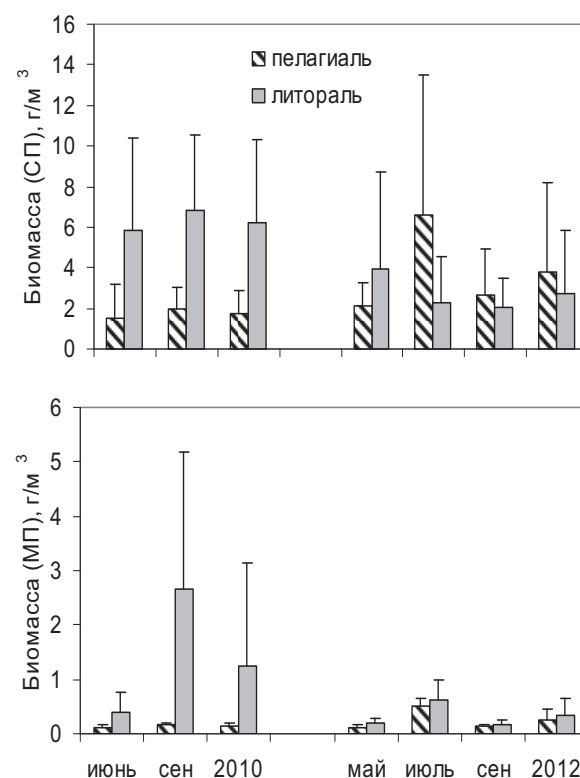


Рис. 1. Изменения суммарной биомассы планктона (СП) и ее микробных компонентов (МП) в поверхностном слое воды оз. Кандры-Куль в 2010 и 2012 гг. (показаны средние значения и стандартное отклонение)

ктона в поверхностном слое оз. Кандры-Куль несколько снизилась в 2012 г., хотя, из-за большого разброса величин по станциям, это снижение недостоверно: 2010 г. – $5,15 \pm 4,10$ г/м³ с коэффициентом вариации 79,5% и в 2012 г. – $3,02 \pm 3,52$ г/м³ с коэффициентом вариации 116,6%.

В среднем за период наблюдения вклад организмов микробной «петли» в суммарную биомассу планктона озера составил 18% и сильно варьировал в зависимости от времени и места расположения станции отбора (рис. 1). В целом, в поверхностном слое воды пелагических станций биомасса микробных компонентов план-

ктона была относительно постоянной и мало менялась со временем (рис. 1), ее вклад в суммарную биомассу составлял 3-38% за весь период наблюдений. В литорали, где наблюдалось большее разнообразие условий (в первую очередь связанное с различным составом и степенью зарастаемости макрофитами), выявлены значительные колебания абсолютных и относительных величин биомассы микробного сообщества – $0,06 \pm 1,47$ г/м³ и 1-72%, соответственно). Некоторое снижение среднего для водоема вклада организмов микробной петли в суммарную биомассу планктона с 25% (2010 г.) до 15%

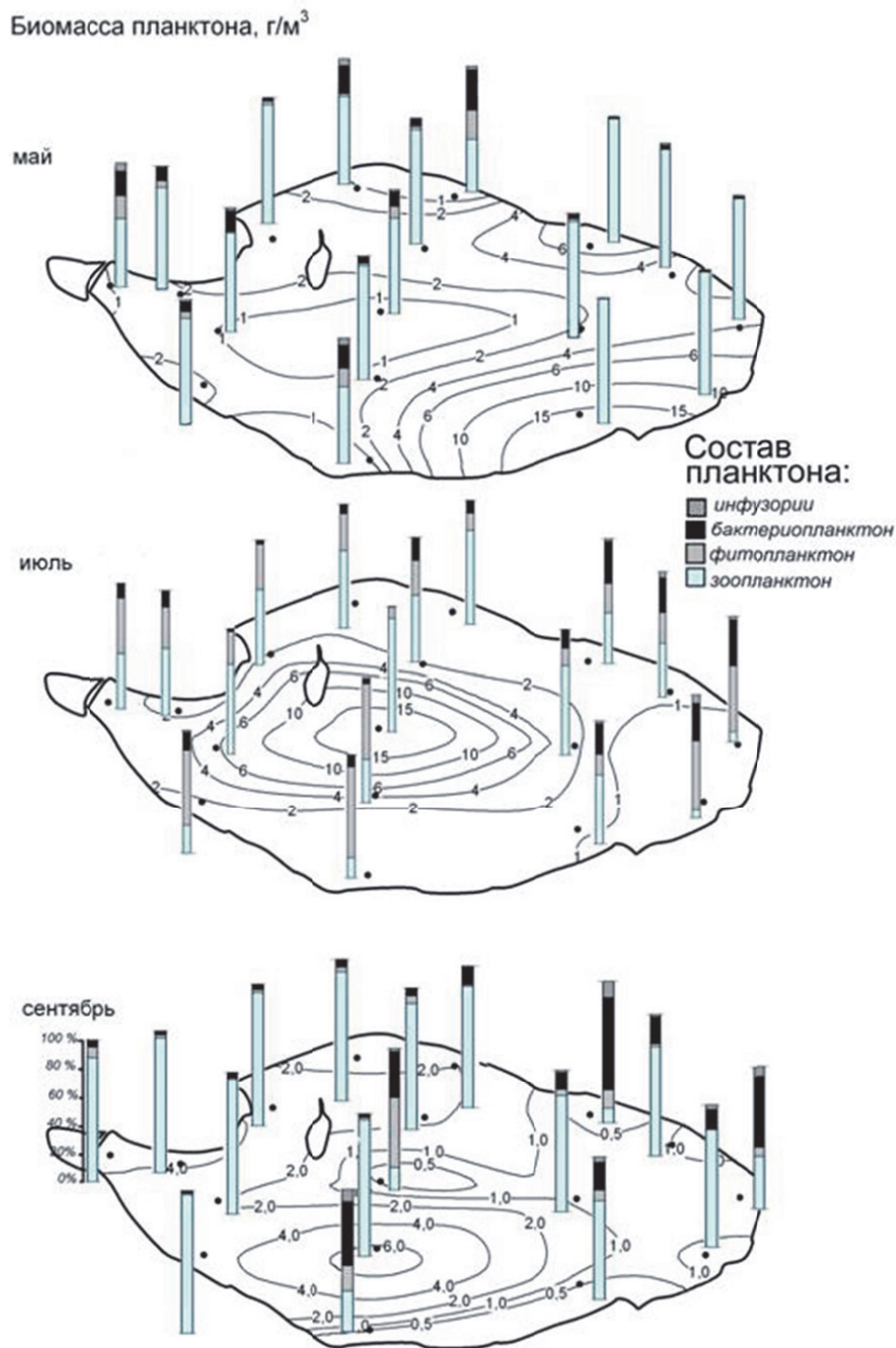


Рис. 2. Пространственно-временное распределение биомассы планктона и изменения его состава в оз. Кандры-Куль в 2012 г.

(2012 г.) может отражать происходящую эвтрофикацию, или же представляет собой артефакт из-за большого разброса величин на разных станциях.

Пространственно-временное распределение общих и структурных показателей планктонного сообщества оз. Кандры-Куль в 2012 г. (рис. 2). В мае наибольшая биомасса планктона была зарегистрирована в юго-восточной части литорали, в июле – в центральной и южной частях пелагиали, а в сентябре – только в южной части пелагиали (рис. 2).

Весной и осенью в составе планктонного сообщества явно преобладал гетеротрофный компонент сообщества, а летом вполне закономерно значительный вклад в общую биомассу практически по всей акватории озера вносил фитопланктон (рис. 2). Довольно интересен факт перераспределения микробного гетеротрофного компонента (бактерий и инфузорий) в течение сезона: весной его вклад значителен в северной и северо-западной частях озера, осенью – в восточной. Летом доли бактерий и ин-

фузорий в суммарной биомассе планктона по всей акватории различались незначительно, хотя и были несколько повышены на всех литоральных станциях (рис. 2). Очевидно, эти явления отражают некую существенную пространственную неоднородность водной массы озера, однако чем именно она вызвана, пока остается неясным. В качестве возможных причин можно предложить анизотропию в строении литоральной зоны, влияние преобладающих ветров и нагонных явлений, или различное влияние и сезонные изменения характера и интенсивности антропогенной нагрузки (сельскохозяйственной и рекреационной).

Межгодовые изменения в структуре планктонного сообщества оз. Кандры-Куль в разных экотопах. Количественные показатели развития планктонного сообщества и его отдельных компонентов в пелагиали и литорали озера существенно различаются. Такие же различия, возможно, даже более выраженные, относятся и к структуре планктона, причем они проявляются как на уровне экологических груп-

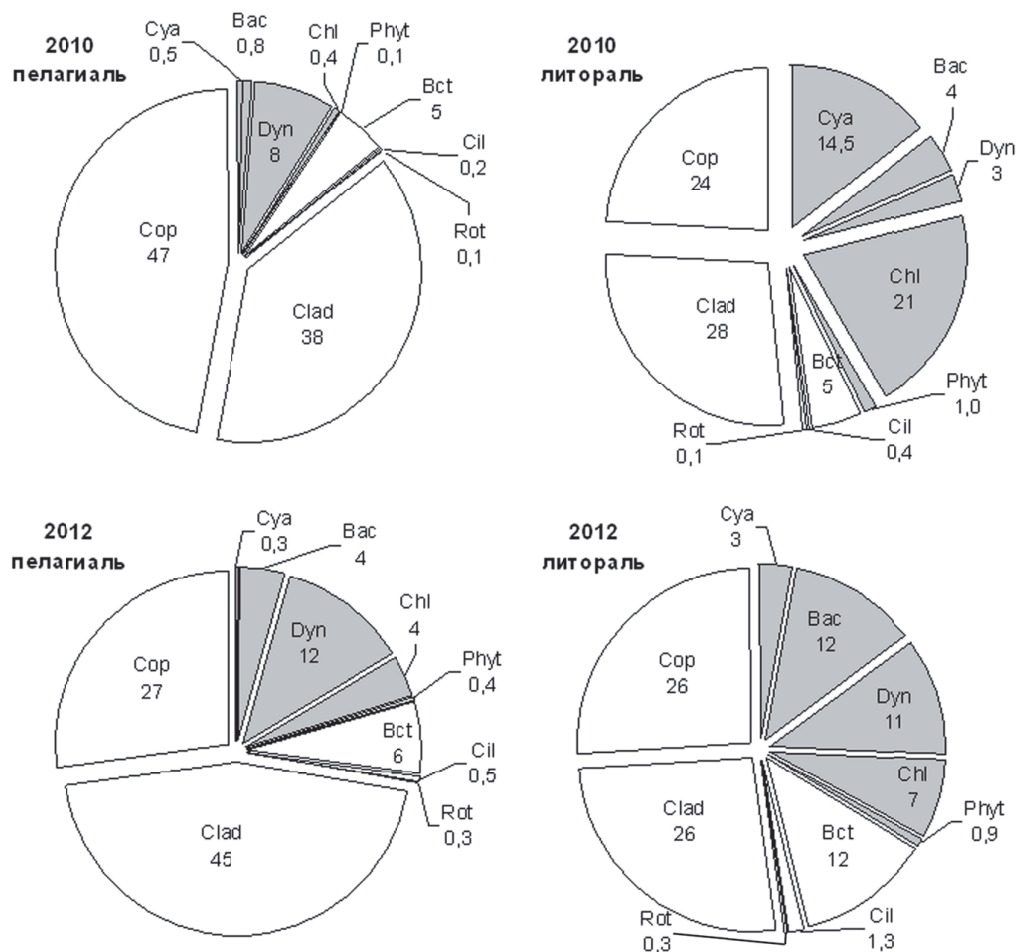


Рис. 3. Структура планктонного сообщества (в процентах от суммарной биомассы в пересчете на углерод) в разных экотопах озера в 2010 и 2012 гг.

Обозначения групп: цианобактерии – Cya, диатомовые – Bac, динофитовые – Dyn, зеленые – Chl, прочий итлопланктон – Phyt; бактерии – Bct; инфузории – Cil; коловратки – Rot, кладоцеры – Clad, копеподы – Cop. Серым цветом отмечены автотрофные компоненты планктона

пировок (фито-, зоо-, протозоо- и бактериопланктон), так и в структуре таксоценозов (крупные таксоны, напр. отделы и порядки) (табл. 2, рис. 1, 3). Необходимо отметить, что подробный анализ видовой структуры сообщества не входит в задачи данной работы; мы ограничиваемся анализом на макротаксономическом уровне.

Доля автотрофной составляющей в суммарной биомассе планктонного сообщества водоема составляла в среднем за период исследований 25,9% (27,7% в 2010 и 25,1% в 2012 г.). В 2010 г. основной вклад в биомассу пелагического планктона вносили динофитовые, а в литорали – зеленые водоросли и цианобактерии. В 2012 г. различия в структуре между пелагической и литоральной зонами несколько сгладились, на всей акватории основной вклад вносили динофитовые и диатомовые, а в литорали к ним добавлялись и зеленые водоросли (рис. 3). Биомасса зоохлорелл миксотрофных инфузорий играла незначительную роль в формировании общей биомассы продуцентов, в том числе зеленых водорослей.

В составе планктонного сообщества озера преобладали гетеротрофные компоненты (74%). Основной вклад в биомассу планктона в течение всего периода исследования вносил зоопланктон (66-67%), причем его доля в пелагиали была существенно больше (86% в 2010 г. и 72% в 2012 г.), чем в литорали (51-52% в оба года). В составе зоопланктона доминировали ракообразные (рис. 3). В литорали и в 2010 г., и в 2012 г. доля кладоцер и копепод оставалась практически постоянной и их соотношение составляло 1÷1. В пелагиали в 2010 г. преобладали копеподы, а в 2012 г. – кладоцеры (рис. 3). В целом для водоема доля фильтраторов увеличилась с 32% в 2010 г. до 39% в 2012 г. Микрозоопланктон (инфузории и коловратки) являлся минорным компонентом планктонного сообщества. Вклад коловраток в суммарную биомассу планктона не превышал 0,2 %, а на некоторых станциях они полностью отсутствовали; вклад инфузорий – всего лишь 0,5-1,3.% (рис. 3). Тем не менее, доля последних в суммарной биомассе планктона увеличилась в 2012 г., по сравнению с 2010 г., почти вдвое (рис. 3), и, в отличие от ракообразных, это увеличение произошло синхронно и в пелагиали, и в литорали. Доля бактерий в суммарной биомассе планктонного сообщества в исследованный период составила 7,2% с увеличением вклада в 2012 г., по сравнению с 2010 г., причем оно было более выражено в литорали (рис. 3).

Средняя доля автотрофов в биомассе пелагического планктона в целом и его микробной части в 2012 г. увеличилась примерно в два раза (с 10 до 21% и с 15 до 37%, соответственно), что является одним из признаков происходящего эвтрофирования озера. Однако, в литорали

вклад автотрофов снижался (рис. 3), что говорит о неоднозначности изменений, происходящих в экосистеме озера и о существенном влиянии целого ряда факторов (например, термического режима, уровня развития и видового состава макрофитов, состава фитопланктона и др.). Доля организмов микробной «петли» в суммарной биомассе планктона достоверно коррелирует с уровнем развития зоопланктона ($r = -0,53$) и фитопланктона ($r = +0,25$).

С помощью кластерного анализа структуры планктонного сообщества оз. Кандры-Куль в исследованный период было выделено 3 кластера (рис. 4). Характерно, что в состав каждого из трех кластеров вошли пробы разных лет и месяцев, и отобранные из разных биотопов. Тем не менее, в двух кластерах преобладали пробы из пелагических станций (63-67% проб), третий состоял преимущественно из литоральных проб (70%). Сезонная приуроченность проб в выделенных кластерах была выражена довольно слабо. Однако, в первом кластере собрана существенная часть проб 2010 г. и майских проб 2012 г., во втором – июльских 2012г. В третьем кластере представлены литоральные пробы практически всех дат отбора. Попытки применить в кластерном анализе не доли таксономических групп, а логарифмы их биомасс в сочетании с различными алгоритмами объединения не привели к принципиально отличающимся результатам, в т.ч. к более точному соответствию выделенных кластеров каким-либо сезонам, биотопам и т.д.

В структуре сообществ I и II («пелагических») кластеров преобладают гетеротрофные компоненты, в первую очередь ракообразные: в I кластере основными являются хищные копеподы, во II – мирные фильтраторы (кладоцеры), что обусловлено различиями в их пищевых стратегиях. Развитие кладоцер в пробах из I кластера возможно ограничено меньшим вкладом в суммарную биомассу планктона предпочитаемых кладоцерами пищевых объектов (в частности, бактерий и зеленых водорослей). В структуре сообществ III кластера преобладают автотрофные составляющие, без выраженного доминирования какой-либо одной группы. Отличительной особенностью проб этого кластера является высокий вклад цианобактерий в общую биомассу планктона. Основными чертами, резко отделяющими пробы I кластера от других, являются доминирование копепод, наименьшее развитие и разнообразие фитопланктона (практически монодоминантное сообщество динофитовых водорослей в его составе) и наименьший вклад организмов микробной «петли» (менее 7%).

В целом, в исследованный период в структуре планктонного сообщества оз. Кандры-Куль пре-

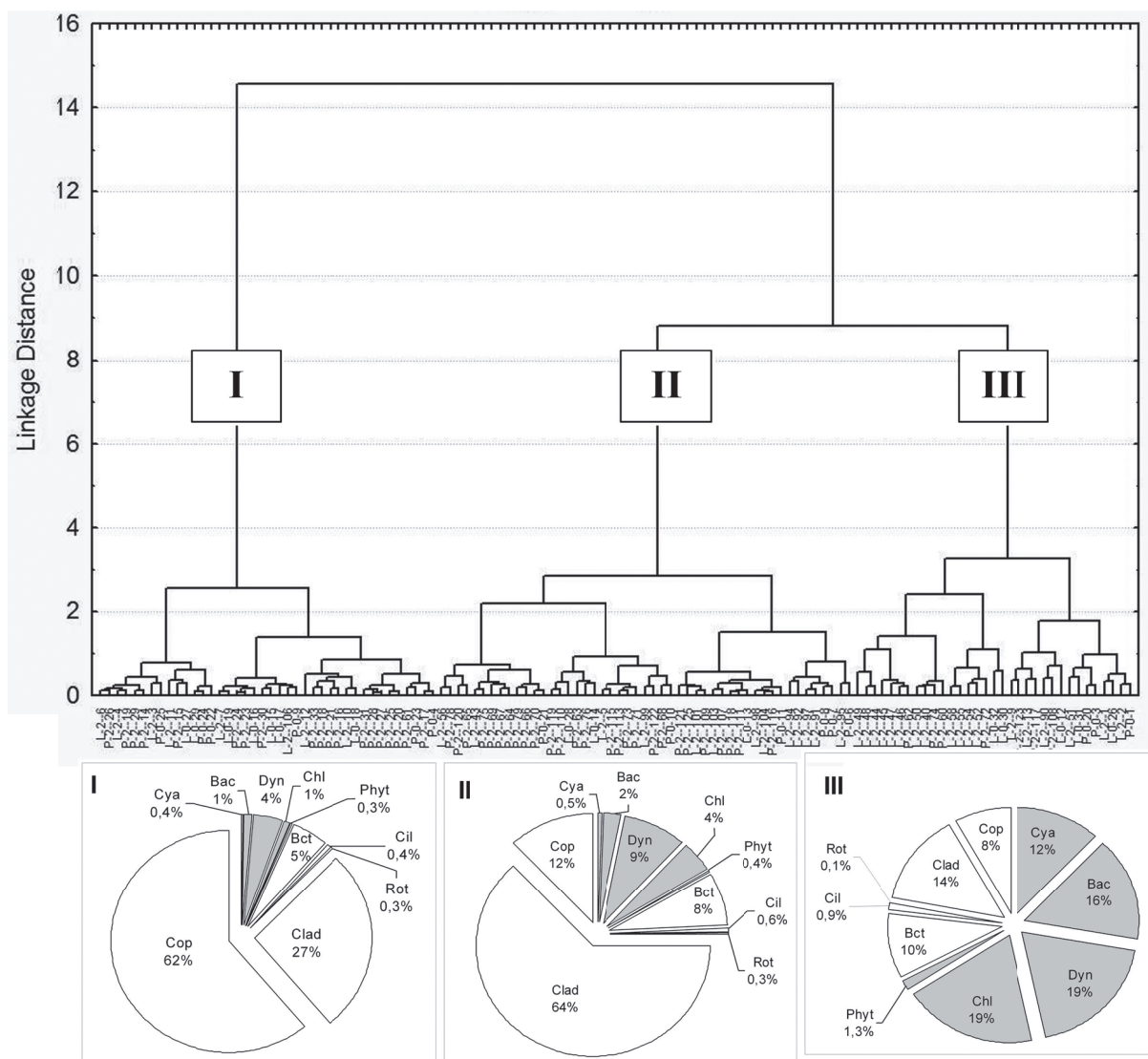


Рис. 4. Результаты кластерного анализа структуры планктонного сообщества оз. Кандры-Куль в 2010, 2012 гг.

В круговых диаграммах показана структура планктонных сообществ в разных кластерах. Обозначения – см. рис. 3.

обладают гетеротрофные компоненты и относительно невысокий вклад организмов микробной «петли». Доминирование в структуре зоопланктона ракообразных указывает на эффективный контроль численности и биомассы планктонных водорослей и организмов микробной «петли» зоопланктоном [35]. Сообщество планктона оз. Кандры-Куль характеризуется значительной пространственной неоднородностью по акватории с высокой величиной варьирования между станциями: более, чем на 2 порядка для суммарной биомассы и более, чем на 3 порядка для биомассы фитопланктона. Межгодовые различия в уровне развития и распределении компонентов планктона по акватории, возможно, связаны с различными климатическими условиями в 2010 и 2012 гг., изменением степени зарастаемости литоральной зоны и состава макрофитов [36], а также с последствиями вселения в озеро азиатских карповых рыб (*Hypophthalmichthys* sp.) осе-

нию 2010 г. Межгодовые изменения в структуре сообщества озера свидетельствуют о слабой тенденции к нивелированию различий между пелагиалью и литоралью и о незначительном увеличении продуктивности водоёма в целом.

Работа выполнена в рамках договора с природным парком «Кандры-Куль». Авторы выражают признательность коллективу парка и его директору в период исследования, С.А. Полуэктову, за интерес и техническую помощь в проведении исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бульон В.В. Первичная продукция планктона и классификация озер // Продукционно-гидробиологические исследования пресноводных экосистем [под ред. А.Ф. Алимова]. Л.: Наука, 1987. С. 45-51.

2. Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.
3. Cairns J, McCormick P V, Niederlehner B R. A proposed framework for developing indicators of ecosystem health. *Hydrobiologia*, 1993. V.263, No.1. P.1–44.
4. Bianchi F, Aciri F, Aubry F B, Berton A, Boldrin A, Camatti E, Cassin D, Comaschi A. Can plankton communities be considered as bio-indicators of water quality in the Lagoon of Venice // *Mar. Pollut. Bull.* 2003. V.46, No.8. P. 964–971.
5. Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. A., Thingstad, F. The ecological role of water-column microbes in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983. V.10. P. 257–263.
6. Auer B., Elzer U., Arndt H. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation // *J. Plankton Res.* 2004. V. 26, No. 6. P. 697–709.
7. Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и охране окружающей среды Республики Башкортостан в 2008 году. Уфа, 2009. 200 с.
8. Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и охране окружающей среды республики Башкортостан в 2011 году. Уфа, 2012. 367 с.
9. Шкундина Ф.Б. Сезонные изменения фитопланктона озера Кандры-Куль. // *Биол. науки.* 1983. № 2. С. 60–64.
10. Шкундина Ф. Б. Оценка степени евтрофирования оз. Кандры-Куль на основании флористического состава фитопланктона. // *Гидробиол. журн.* 1985. Т. 21, №2. С. 91–95.
11. Шкундина Ф.Б., Гуламанова Г.А. Биологическое разнообразие автотрофного планктона озер Республики Башкортостан (Россия). // *Альгология*, 2011. Т. 21. № 3. С. 329–345
12. Сабитова Р.З. Зоопланктон озера Кандрыкуль. // *Экология водных беспозвоночных: Сб. матер. Междунар. конф. ИБВВ РАН, Борок, 30 октября–2 ноября 2010 г. Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 267–269*
13. Уманская М.В., Краснова Е.С., Горбунов М.Ю. Органический пикосестон озера Кандры-Куль (респ. Башкортостан, Россия) в летний период // *Изв. СНИЦ РАН*, 2013, Т.15, №3(7). С.2234–2239.
14. Быкова С.В., Жариков В.В., Андреева В.А., Горбунов М.Ю., Уманская М.В. Инфузории озера Кандрыкуль (респ. Башкортостан): Состав, пространственное распределение, сезонная динамика и экологическое состояние водоема по данным их сообщества в 2012 г. // *Изв. СНИЦ РАН*, 2014 Т.16, №5(5). С.1748–1757.
15. Унифицированные методы анализа вод / Под ред. Ю.Ю.Лурье. М.: Химия, 1973. 376 с.
16. Новиков Ю.В., Ласточкина К.О., Болдина З.Н. Методы исследования качества воды водоемов. М.: Медицина, 1990. 400 с.
17. Jeffrey S.W., Humfrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c, and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 1975. V.167. P.191–194.
18. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
19. Жариков В.В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги. Тольятти, 1996. 76 с.
20. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V.25, No 5. P. 943–948.
21. Копылов А.И., Косолатов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.
22. Лазарева В.И. Структура и динамик зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 183 с.
23. Legendre P., Gallagher E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data // *Oecologia*. – 2001. – Т. 129. – №. 2. – С. 271–280.
24. Черняева Л.Е. Черняев А.М., Еремеева М.Н. Гидрохимия озер (Урал и Приуралье). Л.: Гидрометеоиздат, 1977. 336 с.
25. Горбунов М.Ю., Уманская М.В. Современное состояние и тенденции изменения трофического статуса озера Кандры-Куль // *Вода: Химия и экология*, 2015. № 6. С. 3–9.
26. Foissner W., Berger H., Schaumduerg J. Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates. Informationsberichte des Bayern. Hf. 3/99. Munchen: Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1999. 793 p.
27. Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод // *Биол. внутр. вод.* №1. 2003. С. 49–57.
28. Lazareva V.I. Response of zooplankton communities to acidification in lakes of northern Russia // *Rus. J. Aquat. Ecol.* 1995. V.4, No.1. С. 41–54.
29. Siegfried C.A., Bloomfield J.A., Sutherland J.W. Planktonic rotifer community structure in Adirondack, New York, U.S.A. lakes in relation to acidity, trophic status and related water quality characteristics // *Hydrobiologia*. 1989. V. 175, No.1. P. 33–49.
30. Schindler D.W. Changes caused by acidification to the biodiversity: productivity and biogeochemical cycles of lakes // *Acidification of Freshwater Ecosystems: Implication for the Future.* [Steinberg, C. E. W. and R. F. Wright eds.]. N.Y.: Willey & Sons, 1994. P. 153–164.
31. Brakke D.F., Bohmer J., Hartmann A., Havas M., Jenkins A., Kellys S., Ormerod S.J., Paces T., Putz R., Rosseland B.O., Schindler D.W., Segner H. Physiological and ecological effects of acidification on aquatic biota // *Acidification of Freshwater Ecosystems: Implication for the Future.* [Steinberg, C. E. W. and R. F. Wright eds.]. N.Y.: Willey & Sons, 1994. P. 275–314.
32. Гареев А.М., Биккинин Р.Ф., Островская Ю.В., Сабитова Р.З., Шевченко А.М. Особенности формирования и изменчивости экологических условий в пойменных озерах (на примере оз. Шамсутдин в бирском районе Республики Башкортостан).

- Межведомственный сборник материалов. Уфа, 2013. С. 18-24.
33. Сабитова Р.З., Мухортова О.В. Таксономическая характеристика зоопланктона озера Суртанды (Башкирское Зауралье). Экологический сборник 5: Труды молодых ученых Поволжья Междунар. конф. 2015. С. 316-318.
34. Лазарева В. И., Соколова Е. А. Обеспеченность пищей планктофагов в Рыбинском Водохранилище в условиях потепления климата: динамика и продуктивность зоопланктона. Труды ИБВВ РАН, вып. 74(77), 2016. С. 77-92.
35. Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen J. P., Amsinck L. S. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes //J. Appl. Ecol. 2005. Т. 42. №. 4. С. 616-629.
36. Уманская М.В. Высшая водная растительность оз. Кандры-Куль. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, №2. С.141-145.

THE STRUCTURE OF PLANKTON COMMUNITY OF THE LAKE KANDRY-KUL IN THE SUMMER OF 2010 AND 2012

© 2018 M.V. Umanskaya¹, S.V. Bykova¹, M.Yu. Gorbunov¹, E.S. Krasnova¹,
O.V. Muchortova¹, R.Z. Sabitova², N.G. Tarasova¹, V.V. Zharikov¹

¹ Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, Togliatti

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok

The results of the study of the structure and spatio-temporal distribution of plankton community (algae, bacteria and zooplankton, including crustaceans, rotifers and ciliates) of the oligomesotrophic lake Kandry-Kul (Rep. Bashkortostan) during the summer periods of 2010 and 2012 are presented. A significant spatial and temporal heterogeneity both of the absolute level of plankton components development and their ratio may indicate a structural transformation of the community during the study period. The total biomass of the plankton community in the surface water layer of lake Kandry-Kul varied from 18 to 1085 mg C/m³ during the study period. The contribution of microbial "loop" to the total biomass could reach 72% (in the plant-filled littoral), in average on the water body 18%. In the plankton community structure crustaceans dominated, forming 72-86% of the biomass in the pelagic zone and 51-52% in the littoral. Among the autotrophs Dinophyta dominated in the whole water body, in the intertidal zone they were joined by Chlorophyta, Bacillariophyta and Cyanobacteria.. The average contribution of autotrophs to the biomass of pelagic plankton as a whole and its microbial part in 2012 increased approximately twice as compared to 2010. Interannual changes in the structure of plankton community of lake Kandry-Kul indicate slight tendency to decrease the differences between pelagic and littoral zones and to increase the productivity of the whole water body.

Keywords: the structure of plankton, phytoplankton, bacterioplankton, zooplankton, ciliates, spatiotemporal distribution

Marina Umanskaya, Candidate of Biology, Senior Research Fellow of Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms. E-mail: mvumansk67@gmail.com

Svetlana Bykova, Candidate of Biology, Senior Research Fellow of Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms. E-mail: svbykova@rambler.ru

Mikhail Gorbunov, Candidate of Biology, Senior Research Fellow of Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms. E-mail: myugor1960@gmail.com

Ekaterina Krasnova, Associate Research Fellow of Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms.

E-mail: krasnova-eck@mail.ru

Oksana Muchortova, Candidate of Biology, Research Fellow of Laboratory of Population Ecology. E-mail: muhortova-o@mail.ru
Rimma Sabitova, Research Fellow of Laboratory of Ecology of Aquatic Invertebrates. E-mail: sabrima@mail.ru

Natalia Tarasova, Candidate of Biology, Senior Research Fellow of Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms. E-mail: tnatag@mail.ru

Vladimir Zharikov, Doctor of Biology, Head of Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms.

E-mail: VVZharikov@mail.ru