

УДК 593.17:577.475

Л. А. Оболкина, Н. В. Потапская, О. И. Белых,
Г. И. Помазкина, В. В. Блинов, А. А. Жданов

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ИНФУЗОРИЙ И МИКРОВОДОРОСЛЕЙ В ПЕЛАГИАЛИ ЮЖНОГО БАЙКАЛА¹

Существует несколько вариантов сезонной динамики планктонных инфузорий в Байкале, различающиеся уровнем подледного и летнего пиков развития и составом сезонных комплексов. Определяющим фактором в сезонном и межгодовом развитии инфузорий является биомасса фитопланктона (доля влияния 78%). Температура оказывает влияние на состав и обилие инфузорий в летний период. Межгодовые вариации сезонной динамики инфузорий синхронны сукцессиям фитопланктона.

Ключевые слова: планктонные инфузории, сезонная динамика, Байкал.

Сведения о сезонной динамике планктонных инфузорий в оз. Байкал приведены в нескольких работах [5, 12, 14]. В. М. Каплин [5] наблюдал в пелагиали Южного Байкала два максимума в развитии инфузорий, подледный весенний и более мощный летне-осенний. Согласно М. Б. Эггерт [12], инфузории могут формировать в пелагиали озера только один, летний, пик. Позднее было подтверждено, что развитие планктонных инфузорий в озере в течение года четко совпадает с динамикой фитопланктона [9, 18]. В сезонном развитии байкальского фитопланктона известны два пика — весенний подледный и летне-осенний [1, 3, 11]. Им соответствуют два пика развития планктонных инфузорий. Соотношение весеннего и летне-осеннего пиков инфузорий непостоянно, а величина весеннего пика зависит от продуктивности года [9, 18]. Показателем продуктивности года в озере Байкал служит уровень подледного развития фитопланктона, преимущественно диатомовых водорослей [4]. Весенний пик инфузорий может превышать летний в высокопродуктивные по фитопланктону годы и быть гораздо ниже его в малопродуктивные [9, 18]. Данные последних лет показали, что существуют разные варианты сезонного развития инфузорий в Байкале, и факторы, определяющие характер сезонных сукцессий этой группы, требуют уточнения.

¹ Работа была выполнена при поддержке гранта РФФИ 05-04-48624.

© Л. А. Оболкина, Н. В. Потапская, О. И. Белых, Г. И. Помазкина,
В. В. Блинов, А. А. Жданов, 2012

Целью настоящей работы было проследить сезонную динамику инфузорий в пелагиали Южного Байкала в 2005—2007 гг. и ее связь с температурой воды, структурой и обилием фитопланктона.

Материал и методика исследований. Материал собран в 2005—2007 гг. на глубоководной (1430 м) станции в 3 км от м. Березовый (Южный Байкал (51°49,03' и 104°53,70')). Вертикальные профили температуры измеряли микрозондом MSTD3.5 фирмы FSI (США) с точностью 0,003°C и разрешением 0,0001°C. Планктон, включая инфузорий, микроводоросли и автотрофный пикопланктон (АПП), отбирали 5-литровым батометром или с помощью системы батометров SBE-32 (Carousel Water Sampler) со стандартных горизонтов 0, 5, 10, 25, 50, 100, 250, 500, 750, 1000, 1200, 1430 м. Регулярность отбора проб была неодинакова: один — два раза в месяц или один раз в квартал. Фитопланктон и инфузорий фиксировали р-ром Утермеля и концентрировали осадочным методом. Водоросли подсчитывали при увеличении $\times 400$ и $\times 1000$ под световым микроскопом Axiovert 200 («Zeiss», Германия). Объем клеток каждого вида водорослей устанавливали по средним размерам клеток, измеренным по микрофотографиям (программа Video-TestT-Size 5.0, Россия). Пробы инфузорий объемом 1,5 л после фиксации р-ром Утермеля дополнительно фиксировали 1—2%-ным формалином. Осадок просматривали в инвертированном и прямом микроскопах Биолам при увеличении $\times 100$ —400. Расчет объема клеток и индивидуальной массы инфузорий выполнен стандартным методом приравнивания формы клетки к геометрической фигуре. Клетки измеряли прижизненно или после импрегнации влажной методой и протарголом. Принято, что объем симбионтных водорослей составляет 75% объема клетки инфузории [15]. Численность и биомассу фитопланктона и инфузорий при отборе серии проб по вертикали рассчитывали как взвешенный средний арифметический показатель. Все расчеты выполнены с помощью пакета программ Excel 2007.

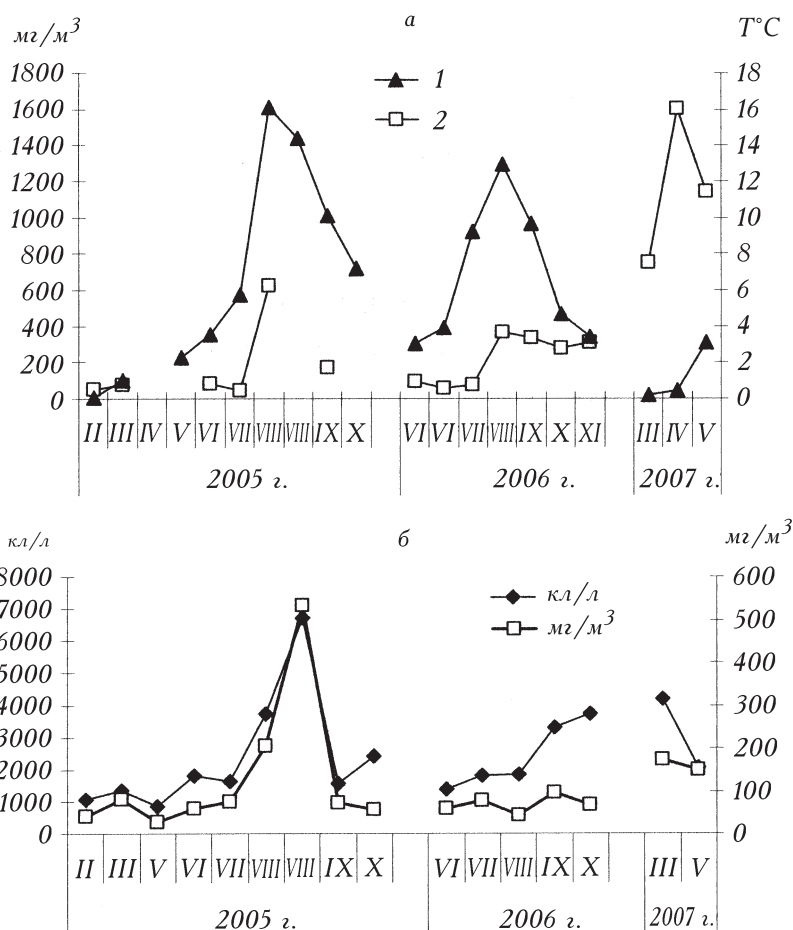
Результаты исследований

Гидрологические параметры в исследуемые годы варьировали. По продолжительности ледостава и толщине ледового покрова выделялся 2005 г., по величине среднегодовой температуры — 2006 и 2007 гг., 2005 г. отличался и более теплым летом (таблица, рис. 1).

Фитопланктон. Развитие водорослей в феврале — марте 2005 г. было невысоким. К концу марта более 50% общей биомассы фитопланктона созда-

Характеристики ледостава и среднегодовая температура воды в Южном Байкале (по данным гидрологического поста в Листвянке)

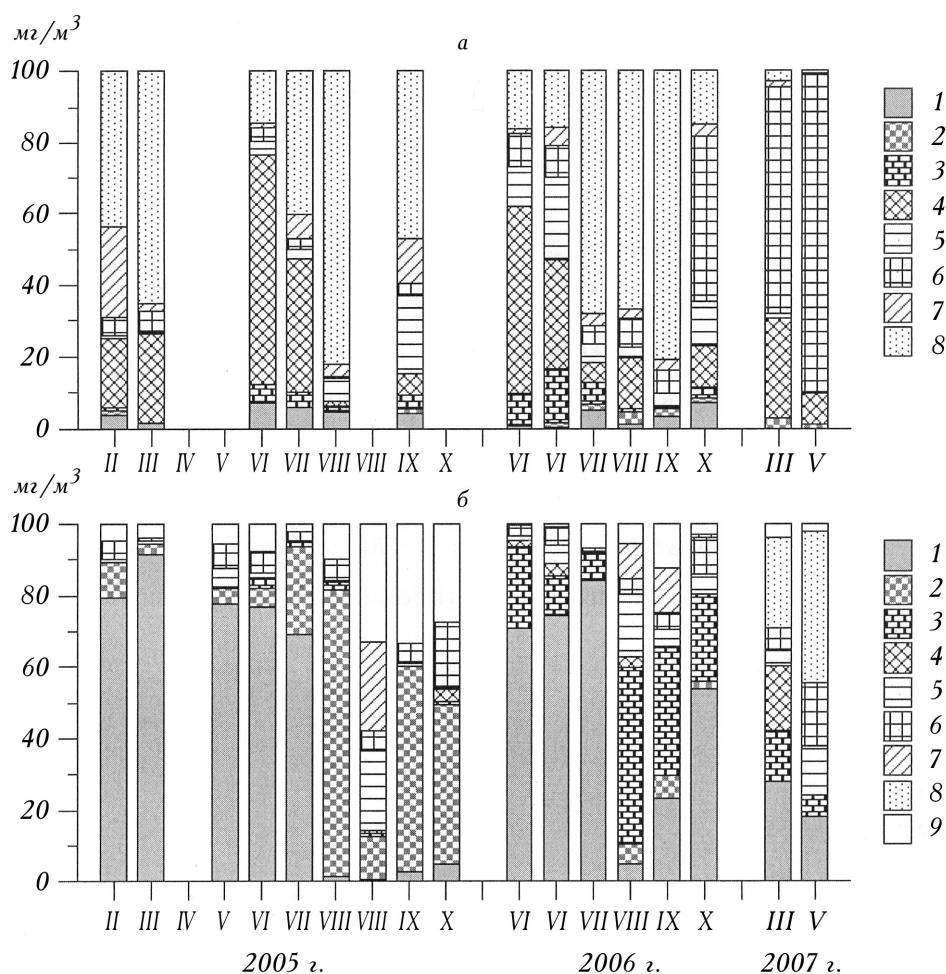
Годы	Дата замерзания	Дата вскрытия	Ледостав, сут	Толщина льда, макс., см	Температура воды, среднегодовая, °С	Период открытой воды, сут
2005	09.01	16.05	127	95	4,67	246
2006	17.01	14.05	117	90	3,90	249
2007	18.01	03.05	105	70	5,32	263



1. Динамика температуры (1), фитопланктона (2) (а) и инфузорий (б) в верхнем 0—25 м слое пелагиали Южного Байкала в 2005—2007 гг. (разрез м. Березовый — Танхой).

вали АПП и около 25% — мелкие криптофитовые (рис. 1, 2). На долю диатомовых водорослей в общей численности и биомассе приходилось менее 10%, год был малопродуктивным. В конце лета наблюдался типичный для озера пик численности и биомассы пикопланктонных цианобактерий. Биомасса АПП в августе составляла более 80% общей биомассы фитопланктона. Уровень развития фитопланктона в пелагиали озера в разные сезоны 2005 г. не отличался от других малопродуктивных лет [2, 10, 11].

Лето 2006 г. было прохладнее, чем в 2005 г., год был малопродуктивным по фитопланктону, весной преобладали динофитовые и зеленые водоросли [10]. В июне доминировали криптофитовые и динофитовые водоросли (62% численности и 36% биомассы). В июле — сентябре АПП составлял основную (60—80%) долю биомассы фитопланктона. В октябре структура фитопланктона вновь изменилась, доминировали диатомовые, флагелляты и динофитовые (см. рис. 1, 2).



2. Структура таксоценозов фитопланктона (а) и инфузорий (б) в 2005—2007 гг.: 1 — Cyanoprocarota; 2 — Chrysophyta; 3 — Cryptophyta; 4 — флагелляты; 5 — Dinophyta; 6 — Bacillariophyta; 7 — Chlorophyta; 8 — АПП; б: 1 — *Strombidium* spp.; 2 — *Limnostrombidium viride*; 3 — *Rimostromidium* spp.; 4 — Tintinnida; 5 — Prostomatea; 6 — Naptoria; 7 — Peritrichia; 8 — Oligohymenophorea; 9 — другие инфузории.

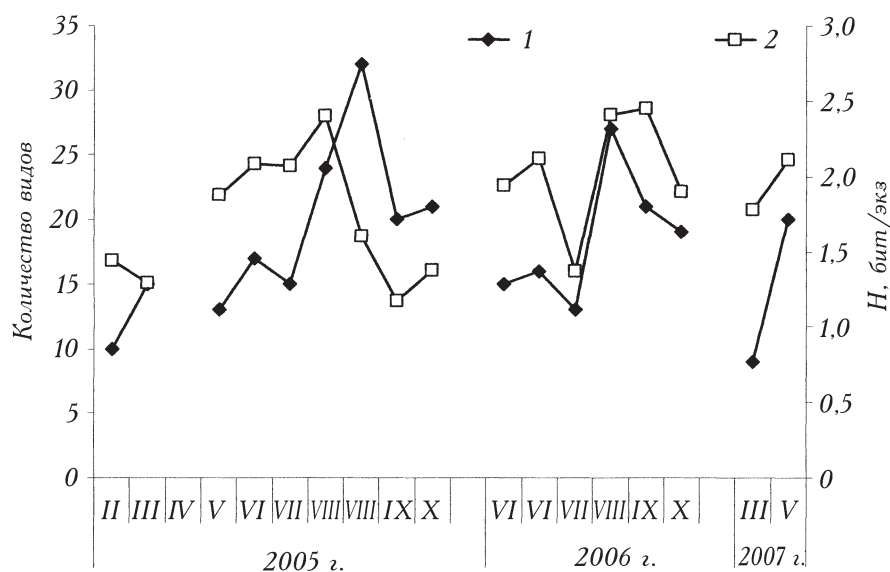
Весенний планктон продуктивного 2007 г. был богат и разнообразен. Доминировали диатомовые водоросли *Synedra acus* и *Aulacoseira baicalensis*, с преобладанием синедры (82% численности и 66—72% биомассы). В конце мая, несмотря на начавшееся оседание, обилие фитопланктона оставалось высоким (см. рис. 1). Доля диатомовых составляла до 94% биомассы, а состав расширился за счет *Stephanodiscus meyeri* и *A. islandica*.

Инфузории. Состав инфузорий в подледный период 2005 г. был беден, представлен круглогодичными видами *Strombidium* sp., *Limnostrombidium pelagicum*, *Mesodinium* cf. *pulex*. Лишь в конце марта появились в небольшом количестве *Tintinnopsis* sp. 1, *Longifragma obliqua*, *Urotricha* sp. 1. Общая численность инфузорий была низкой, средневзвешенная величина ее в слое

0—25 м составляла $1,34 \pm 0,64$ тыс. кл/дм³ (максимальная — 3,80 тыс. кл/дм³). Глубже 25 м они встречались в небольшом количестве. В мае — июне, в период перемешивания воды, инфузории были почти равномерно распределены до глубины 250 м. Их численность и биомасса оставались низкими, но состав стал богаче за счет *Rimostrombidium* spp., *Codonella cratera*, *Sulcigera comosa*, *Cyclotrichium* sp., *C. brunneum* и др. По мере оседания весеннего планктона происходила постепенная смена доминирующих видов в эпилимнионе. Численность инфузორий в июле постепенно нарастала, половину ее составлял *Strombidium* sp. Но уже в начале августа его сменили *Rimostrombidium* spp., *Limnostrombidium viride*, *Cyclotrichium viride*. Появились крупные инфузории *Pelagodileptus trachelioides*, *Stokesia vernalis*, *Bursellopsis spumosa*. Все они, кроме римостромбидиумов, содержали симбионтные водоросли. Биомасса симбиоводорослей к концу августа достигала 143—379 мг/м³ при общей биомассе инфузороидов 400—738 мг/м³ (слой 0—25 м). Большая часть инфузороидов держалась на глубине 5—10 м. В конце месяца основную долю численности (75% при общей численности инфузороидов 8—9,8 тыс. кл/дм³) составляли перитрихи, преимущественно р. *Vorticella*. Спад количественных показателей и сокращение видового состава произошли в течение сентября — октября. Исчезли перитрихи и почти все простоматы. Доминировал *M. cf. pulex* (1,3—1,7 тыс. кл/дм³). В октябре, когда температура воды в эпилимнионе снизилась до 6—7°C, инфузории были представлены остатками летнего комплекса и круглогодичными видами (см. рис. 2).

Развитие планктонных инфузороидов в течение лета и осени 2006 г. отличалось от предыдущего года более низкими количественными показателями и составом. В июне численность инфузороидов была невысокой и к середине августа почти не изменилась. При этом видовой состав увеличился вдвое за счет мелких (20—30 мкм) *Urotricha* sp., *U. agilis*, *U. furcata*, а также *Cyclidium* sp., *Tintinnidium fluviatile* и сукторий (рис. 3). Более 50% общей численности составляли *Rimostrombidium* spp. размером 20—40 мкм. Симбиоводоросли содержал только *L. viride*, их биомасса не превышала 8—10 мг/м³. Перитрихи входили в полидоминантный комплекс, но не преобладали, как в предыдущем году, и к октябрю практически исчезли. Выявленного летнего пика количественных показателей не отмечено. Общая численность, как и у сетного фитопланктона, до октября продолжала нарастать за счет *Rimostrombidium* spp. и *Mesodinium* spp., несмотря на сокращение видового состава и уменьшение общей биомассы инфузороидов.

Весной 2007 г., помимо круглогодичных инфузороидов, развивались представители весеннего байкальского комплекса: *T. fluviatile cylindrica*, *Tintinnopsis* sp. 1, *Marituja pelagica*, *S. comosa*, *Liliomorpha viridis*, *Pelagovasicola cinctum* и эвритермные *Didinium* spp., *Monodinium* spp., *Rimostrombidium* sp. 1, *R. cf. hyalinum* и суктории. Почти все клетки *M. pelagica* содержали *S. acus*. Пустые панцири синедры в изобилии были прикреплены и на домиках *T. fluviatile cylindrica*. Весенний пик инфузороидов был хорошо выражен, уже в середине марта их численность достигала 8,2 тыс. кл/дм³, а биомасса 84 мг/м³, хотя средневзвешенные величины (слой 0—25 м) были вдвое меньше. В конце мая, в период перемешивания, численность инфузороидов в этом слое сократилась почти вдвое, хотя биомасса снизилась лишь немного, до-



3. Сезонные изменения количества видов инфузорий (1) и индекса видового разнообразия Шеннона (2).

минантный комплекс видов начал изменяться. Практически исчезли из верхних слоев тинтиниды, увеличилась доля пеникулин, гименостом и гапторид.

Обсуждение результатов исследований

Исследуемые годы различались продолжительностью ледостава, толщиной ледового покрова, величиной среднегодовой температуры воды и температурой воды в летнее время. Уровень развития фитопланктона и его структура претерпевали существенные изменения в течение этих лет. Сезонная динамика планктонных инфузорий в каждый год также имела свои особенности. В 2005 г., с самым длинным периодом ледостава, толстым ледовым покровом и теплым летом, подледный пик в наблюдаемые сроки не зарегистрирован. Небольшое увеличение количественных показателей обеспечивалось круглогодичными видами олиготрих. В течение первой половины года олиготрихи составляли основную часть (от 90 до 50%) численности и биомассы инфузорий, в августе их доля уменьшилась до 10%. Как и у фитопланктона, разнообразие и обилие летних форм к этому времени достигли максимума (летний пик развития). Характерным для этого периода является преобладание АПП и бактерий [2, 3, 8, 11, 17], что стало возможной причиной появления большого количества перитрих — фильтраторов бактерий и АПП ($r = 0,6$ при $p < 0,05$). Осенью, вслед за понижением температуры воды и изменением структуры фитопланктона, ведущая роль среди инфузорий перешла к эвритермным видам, слабо реагирующим на изменение температуры, но имеющим тесную корреляционную связь с биомассой доминирующих в это время водорослей ($r = 0,63—0,78$). В прохладное лето 2006 г., отли-

чавшегося и низкой среднегодовой температурой, летний пик инфузорий был невысок и сдвинут на осень, как у сетного фитопланктона (см. рис. 1, 2). Среди инфузорий летнего планктона преобладали олиготрихи (95% в июне и 65—83% в августе — октябре). Весной высокопродуктивного 2007 г., с относительно коротким периодом ледостава и менее толстым льдом, олиготрихи составляли лишь около 20% общей биомассы. В планктоне активно развивались крупные весенние формы «байкальского комплекса» связанные с подледным развитием диатомовых водорослей. Состав видов был более разнообразным (20 видов против 12), а численность и биомасса — в 2—3 раза выше, чем весной 2005 г. У видов весеннего комплекса выявлена отрицательная корреляционная связь с температурой воды (от $r = -0,45$ до $r = -0,72$ при $p < 0,05$), у видов, развивающихся летом, — положительная ($r = 0,56—0,83$). У эвритермных *Rimostrombidium* spp. связь с температурой выражена слабо ($r = 0,21$), у круглогодичных стромбидиумов она отсутствует или слабая отрицательная ($r = -0,16$ и $r = -0,33$). Связь с водорослями была не столь однозначна, хотя отмечена тесная корреляционная связь общей биомассы инфузорий с общей биомассой фитопланктона ($r = 0,77$ при $p < 0,03$). Подтвердилась довольно тесная связь ($r = 0,60—0,75$) видов весеннего байкальского комплекса с биомассой диатомовых водорослей и общей биомассой фитопланктона. Также подтвердилась связь уротрих с развитием динофитовых и криптофитовых (соответственно $r = 0,71$ и $r = 0,89$). Однако, несмотря на то, что криптофитовые водоросли, как и круглогодичные инфузории, являются постоянным компонентом байкальского планктона, значимой связи между ними не обнаружено. Двухфакторный дисперсионный анализ влияния температуры воды и биомассы фитопланктона на результативный признак «биомасса инфузорий» показал, что доля влияния общей биомассы фитопланктона составила 78%. Достоверное влияние фактора подтверждено критерием Фишера: $F_{\text{факт}} > F_{\text{ст}}$ ($F_{\text{факт}} = 7,08$ против $F_{\text{ст}} = 4,67$). Остальные 22% включают температуру воды и неучтенные факторы.

Бимодальный тип сезонной динамики планктонных инфузорий широко распространен в водоемах умеренного пояса [6, 7, 13, 16, 19 и др.]. Сравнение полученных данных с известными ранее [5, 9, 12, 18] показало, что у байкальских инфузорий, синхронно межгодовым и сезонным сукцессиям фитопланктона, существует несколько вариантов сезонной динамики. Один из них — с двумя хорошо выраженными пиками — подледным весенним и летне-осенним. По такому сценарию развивались инфузории в 1966—1967, 1994, 1999—2001 гг. [5, 9, 18] и, возможно, в «теплом» 2007 г. Как уже отмечалось, в годы обильного подледного развития диатомовых водорослей или динофлагеллят весенний пик инфузорий может превышать летний по численности и биомассе. В летнем планктоне пелагиали преобладают широко распространенные виды, на развитие которых оказывает влияние (прямое и опосредованное через пищевые ресурсы) прогрев воды, что проявлялось особенно заметно во время летних пиков. Гораздо обильнее они были представлены в более теплое лето 2005 г. Сезонную динамику этого года, как и динамику инфузорий в 1961—1962 гг. [12], можно отнести ко второму варианту — с одним хорошо выраженным летним пиком. Вариант сезонной динамики с небольшим, как в 2006 г., летне-осенним пиком наблюдается при слабом прогреве воды летом.

Заключение

Выявлено три варианта сезонной динамики планктонных инфузорий в озере Байкал. Первый — с двумя хорошо выраженными, подледным весенним и летне-осенним, максимумами развития; второй — с одним летним максимумом; третий — со слабо выраженным летне-осенним пиком.

Определяющими факторами в сезонном развитии инфузорий являются обилие фитопланктона и температура воды в летнее время. В продуктивные по фитопланктону годы с теплым летом развитие инфузорий шло по первому варианту, в малопроодуктивные годы с теплым летом — по второму, при низкой летней температуре воды — по третьему варианту.

**

Існує декілька варіантів сезонної динаміки планктонних інфузорій у Байкалі, які відрізняються рівнем підлідного і літнього піків розвитку та складом сезонних комплексів. Визначальним фактором у сезонному та міжрічному розвитку інфузорій є біомаса фітопланктону (частка впливу 78%). Температура впливає на склад і рясність інфузорій у літній період. Міжрічні варіації сезонної динаміки інфузорій синхронні сукцесіям фітопланктону.

**

There are several ways in the seasonal dynamics of the Baikalian planktonic ciliates different in peaks of their under-ice and summer development and in composition of seasonal planktonic complexes from year to year. The phytoplankton biomass has been found to be a main factor at an influence level of 78 % governing the seasonal and interannual development of the ciliates. Temperature influences mainly the ciliate composition and abundance during the summer time. Interannual variations of the seasonal dynamics of these animals coincided with the phytoplankton successions.

**

1. Антипова Н.Л. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Исследования по микрофлоре и зоопланктону Байкала. — М.; Л.: Изд-во АН СССР. — 1963. — С. 12—28.
2. Бельх О.И., Помазкина Г.И., Тихонова И.В., Томберг И.В. Характеристика летнего фитопланктона и автотрофного пикопланктона озера Байкал (Россия) // Альгология. — 2007. — Т. 17, № 3. — С. 380—386.
3. Бондаренко Н.А., Гусельникова Н.И. Значение водорослей пико- и нанопланктона в продукционных процессах в озере Байкал // Биол. науки. — 1989. — № 12. — С. 34—36.
4. Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. — Новосибирск: Наука, 1975. — 190 с.
5. Каплин В.М. К экологии пелагических инфузорий Байкала. // Изв. БГНИИ при ИГУ. — 1970. — Т. 23, вып. 1. — С. 104—117.
6. Локоть Л.И. Экология ресничных простейших в озерах Центрального Забайкалья. — Новосибирск: Наука, 1987. — 152 с.
7. Мажейкайте С.И. Планктонные простейшие // Зоопланктон Онежского озера. — Л.: Наука, 1971. — С. 40—117.

8. *Максимова Э.А. Максимов В.Н.* Микробиология вод Байкала. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1989. — 168 с.
9. *Оболкина Л.А.* Планктонные инфузории Байкала: экология, таксономия. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Иркутск, 2003. — 20 с.
10. *Помазкина Г.В., Бельх О.И., Домышева В.М. и др.* Структура и динамика фитопланктона в Южном Байкале (Россия) // Альгология. — 2010. — Т. 20, № 1. — С. 56—72.
11. *Поповская Г.И.* Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958—1990 гг.): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Новосибирск, 1991. — 32 с.
12. *Эггерт М.Б.* Планктические инфузории // Тр. Лимнол. ин-та: Лимнология придельтовых пространств Байкала. Селенгинский район. — Л.: Наука, 1971. — Т. 12 (32). — С. 201—223.
13. *Carrick H.J., Fahnenstiel G.L.* Planktonic protozoa in lakes Huron and Michigan: seasonal abundance and composition of ciliates and dinoflagellates // J. Great Lakes Res. — 1990. — Т. 16, N 2. — P. 319—329.
14. *Gajewskaja N.S.* Zur Oecologie, Morphologie und Systematik der Infusorien des Baikalsees // Bibliotheca Zoologica (Stuttgart). — 1933. — Bd. 32. — S. 1—298.
15. *Hecky R.E., Kling H.J.* The phytoplankton and protozooplankton of the euphotic zone and Lake Tanganyika: species composition, biomass, chlorophyll content, and spatio-temporal distributions // Limnol. Oceanogr. — 1981. — Vol. 26. — P. 548—564.
16. *Müller H., Schöne, Pinto-Coelho R.M. et al.* Seasonal succession of ciliates in lake Constance // Microb. Ecol. — 1991. — Vol. 21. — P. 119—138.
17. *Nagata T., Takai K., Kawanobe K. et al.* Autotrophic picoplankton in southern Lake Baikal: abundance, growth and grazing mortality during summer // J. Plankton Res. — 1994. — Vol. 16, N 8. — P. 945—959.
18. *Obolkina L.A.* Planktonic ciliates of Lake Baikal // Hydrobiologia. — 2006. — Vol. 568. — P. 193—199.
19. *Xu R., Cronberg G.* Planktonic ciliates in Western Basin of Lake Ringsjön, Sweden: community structure, seasonal dynamics and long-term changes // Protistology. — 2010. — Vol. 6, N 3. — P. 173—187.

Лимнологический институт СО РАН,
Иркутск, РФ

Поступила 30.01.12