УДК 574.587
DOI 10.21685/2307-9150-2020-1-9

*А. С. Есаулов*

# СОСУЩЕСТВОВАНИЕ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ ИНФУЗОРИЙ КЛАССА KARYORELICTEA НА ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ[1]

**Аннотация**.

*Актуальность и цели*. Исследования, выполненные на песчаной литорали, показали, что потенциально конкурирующие виды обычно расходятся либо в горизонтальной плоскости от берега к урезу воды или вдоль уреза воды, либо по вертикали, предпочитая занимать разные слои песка, либо по предпочитаемым пищевым ресурсам. Одним из важнейших компонентов морского интерстициального пространства являются инфузории. Класс Karyorelictea образует основу бентосного сообщества инфузорий (до 90 % по численности и биомассе). Мы рассмотрели условия сосуществования близкородственных видов кариореликтид на морской литорали.

*Материалы и методы*. Исследования проводили с мая по сентябрь в 2009–2011, 2013, 2018, 2019 гг. на песчаной литорали губы Грязной Кандалакшского залива Белого моря. Изучали сезонную динамику численности, горизонтальное распределение в трех пространственных масштабах, вертикальное распределение и питание инфузорий.

*Результаты*. Всего в изучаемом сообществе обнаружено 26 морфовидов кариореликтид. Все изученные автором инфузории встречаются в течение всего летнего сезона. Среднее перекрывание сезонных распределений видов составляет 0,31 (индекс Брея – Кертиса). В масштабе всего песчаного пляжа наблюдается независимое друг от друга распределение близкородственных видов. Среднее перекрывание распределений всех видов колеблется в пределах 0,19–0,37. Пространственное распределение кариореликтид на площади 200 см$^2$ оказалось весьма однородным. Многие массовые виды имеют довольно высокие индексы сходства, в среднем 0,79. Распределение инфузорий на площади 20 см$^2$ также весьма однородно. Все массовые виды имеют высокие индексы сходства (в среднем 0,8) и равномерно распределены в этом масштабе. Расхождение видов по вертикали очень слабое (средний индекс сходства Брея – Кертиса – 0,71). Все инфузории предпочитали слой 0–2 см. Проведенное автором изучение питания кариореликтид показало, что они также существенно расходятся по пище (среднее перекрывание – 0,36).

*Выводы*. Совместное использование ресурсов в ассоциациях инфузорий происходит, во-первых, из-за расхождения видов во времени и предпочитаемой пище, во-вторых, в результате горизонтального распределения видов в масштабе десятков-сотен метров, и лишь незначительно в меньших горизонтальных масштабах и по вертикали.

**Ключевые слова**: инфузории, Karyorelictea, Белое море, бентос, сосуществование.

[1] Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-34-00909-мол_а).

© Есаулов А. С., 2020. Данная статья доступна по условиям всемирной лицензии Creative Commons Attribution 4.0 International License (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), которая дает разрешение на неограниченное использование, копирование на любые носители при условии указания авторства, источника и ссылки на лицензию Creative Commons, а также изменений, если таковые имеют место.

*A. S. Esaulov*

# COEXISTENCE OF CLOSELY RELATED CILIATE SPECIES OF THE KARYORELICTEA CLASS IN THE WHITE SEA LITTORAL

**Abstract**.

*Background*. Studies carried out on sand littoral have shown that potentially competing species typically diverge either horizontally from shore to waterline or vertically, preferring to occupy different layers of sand or preferable food resources. The ciliates is one of the most important components of the marine interstitial space. The class Karyorelictea forms the basis of the benthic ciliates community (up to 90 % in number and biomass). We considered the conditions for the coexistence of closely related karyorelictean species on the marine littoral.

*Materials and methods*. Studies were conducted from May to September in 2009–2011, 2013, 2018, 2019 on the sandy littoral of the Gryaznaya bay of the Kandalaksha gulf in the White Sea. They studied seasonal population dynamics, horizontal distribution at three spatial scales, vertical distribution and infusion feeding.

*Results*. A total of 26 morphospecies of karyorelicteans were found in the community under study. All ciliates we studied are found throughout the summer season. The average overlapping of seasonal distributions of species is 0,31 (Bray – Curtis index). At the scale of the whole sandy beach, there is an independent distribution of closely related species. The average overlapping distribution of all species ranges from 0,19 to 0,37. The spatial distribution of the karyorelicteans over an area of 200 $cm^2$ proved to be very homogeneous. Many abundant species have rather high similarity indexes, on average 0,79. The distribution of 20 $cm^2$ of ciliates over an area is also very homogeneous. All abundant species have high similarity indices (0,8 on average) and are homogenously distributed at this scale. Vertical dispersion of species is very weak (average Bray – Curtis similarity index is 0,71). All ciliates preferred the layer of 0,2 cm. Our study of karyorelictids nutrition showed that they also differ significantly in food (average overlapping – 0,36).

*Conclusions*. Resource sharing in ciliates associations occurs, firstly, due to the discrepancy between species in time and preferred food, secondly, because of the horizontal distribution of species at a scale of tens or hundreds of meters, and only slightly at smaller horizontal and vertical scales.

**Keywords**: ciliates, Karyorelictea, White sea, benthos, coexistence.

## Введение

Инфузории – классический объект для изучения межвидовых взаимодействий со времен работ Г. Ф. Гаузе [1]. Исследования, выполненные на песчаной литорали, показали, что потенциально конкурирующие виды обычно расходятся либо в горизонтальной плоскости от берега к урезу воды [2] или вдоль уреза воды [3], либо по вертикали, предпочитая занимать разные слои песка [2], либо по предпочитаемым пищевым ресурсам. Последнее является важным механизмом разделения нишевого пространства, обеспечивающего сосуществование видов [4].

В исследованиях морских интестициальных инфузорий было показано, что разделение ниш реализуется по осям пищевых ресурсов и факторов, определяющих вертикальное распределение инфузорий, в меньшей мере инфузории расходились в горизонтальной плоскости и во времени [5–8].

Целью настоящей работы явилось изучение условий сосуществования близкородственных видов интерстициальных инфузорий класса Karyorelictea, образующих основу бентосного сообщества инфузорий на морской литорали (до 90 % по численности и биомассе), на примере сообщества, формирующегося в губе Грязной эстуария реки Черной Кандалакшского залива Белого моря.

## Материалы и методы

Исследования проводили с мая по сентябрь в 2009–2011, 2013, 2018, 2019 гг. на песчаной литорали губы Грязной Белого моря (66°31' с.ш., 32°58' в.д.). Материал для изучения сезонной динамики численности инфузорий собирали на трех площадках, которые находились на расстоянии от 1 до 10 м друг от друга. Количественный учет инфузорий для изучения структуры сообщества и ее изменения в течение сезона проводили по методике, основанной на учете интегральной пробы, состоящей из 15 случайно отобранных в пределах каждой площадки меньших проб, объемом $1 \times 1 \times 3$ см$^3$ (глубина – 3 см). Просматривали случайную выборку, соответствующую 1/15 тотальной пробы, т.е. одному среднестатистическому квадратному сантиметру. Интегральная проба позволяет нивелировать неравномерность распределения организмов в пространстве и корректнее использовать полученные данные для их сравнения. Пробы собирали еженедельно с мая по сентябрь во время отлива.

Горизонтальное распределение изучали в трех пространственных масштабах: микро- (3 × 3 см), мезо- (10 × 10 см) и макрогоризонтальном (весь пляж 50 × 100 м). Изучение вертикального распределения ограничено глубиной проникновения инфузорий (0–3 см). Для изучения пищевых спектров инфузорий исследовали содержимое пищеварительных вакуолей (определяли видовую принадлежность пищевых объектов) на живых объектах.

Одновременно с отбором проб измеряли важные для микробентоса параметры среды: окислительно-восстановительный потенциал (Eh), кислотность (pH), температуру на поверхности и соленость свободной и грунтовой воды. Ежедневно измеряли максимальную и минимальную температуру воздуха. В начале и конце каждого сезона определяли механический состав грунта и содержание в нем органического вещества, а также глубину залегания восстановленного и сульфидного слоев.

Выделение и подсчет инфузорий проводили в лаборатории. Осадок многократно промывали на ткани «мельничный газ» (ячейка 125 мкм) фильтрованной морской водой по модифицированному методу Улига [9, 10]. Извлеченные организмы подсчитывали в живом состоянии раздельно по видам с помощью стереомикроскопа методом полей зрения таким образом, чтобы каждый раз определялась численность организмов под 1 см$^2$. Идентифицировали инфузорий на основании морфологических признаков с использованием определителей и обзорных работ [11–14].

Сходство между сообществами в разных пробах оценивали с помощью индекса Брея – Кертиса. Для выделения групп сходных проб проводили последовательный кластерный анализ. Все расчеты вели с помощью статистических пакетов программ PAST 1.89, MSEXCEL 2007.

## Результаты

1. Видовая структура сообщества.

Кариореликтиды составляют существенную долю в сообществе инфузорий (46–69 % от общего обилия в разные годы). Всего в изучаемом сообществе обнаружено 26 морфовидов кариореликтид: *Gelea fossata*, *Geleia nigriceps*, *Gelea* spp., *Kentrophoros fasciolatus*, *Kentrophoros latum*, *Kentrophoros uninucleatum*, *Kentrophoros* sp.1, *Kentrophoros* sp.2, *Remanella brunnea*, *Remanella granulosa*, *Remanella margaritifera*, *Remanella rugosa*, *Apotrachelocerca arenicola*, *Trchelocerca incaudata*, *Tracheloraphis phoenicopterus*, *Trachelocerca* cf. *ditis*, *Trachelocerca* cf. *gracilis*, *Trachelocerca* cf. *sagitta*, *Thracheloraphis* cf. *drachi*, *Thracheloraphis longicollis*, *Tracheloraphis* cf. *margaritatus*, *Tracheloraphis oligostriata*, *Tracheloraphis* cf. *conformis*, *Tracheloraphis* cf. *sarmatica*, *Tracheloraphis kahli*, *Kentrophoros* spp. Из них наиболее массовыми являются *Apotrachelocerca arenicola* (18–28 % от общего обилия в разные годы), *Remanella margaritifera* (11–44 %), *Trchelocerca incaudata* (1–8 %) и *Tracheloraphis phoenicopterus* (2–4 %). Относительное обилие остальных кариореликтид составляло менее 1 % в среднем за сезон (рис. 1).

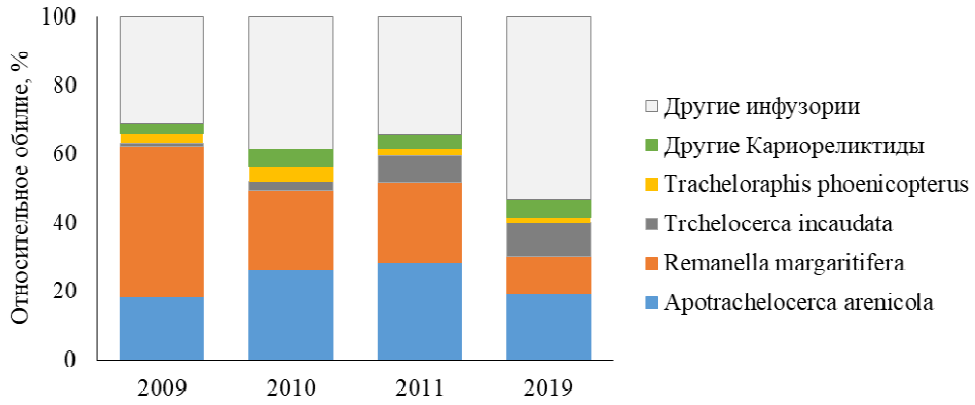



Рис. 1. Относительное обилие наиболее массовых кариореликтид в сообществе псаммофильных инфузорий в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

2. Распределение во времени (май – сентябрь).

Все изученные автором кариореликтиды встречаются в течение всего летнего сезона. Общая динамика средней численности всех видов в разные годы имеет сильную связь с температурой (рис. 2) (коэффициент корреляции Спирмена – $R_S$ = 0,595; $p$ = 0,01 – 2009 г. и $R_S$ = 0,845; $p$ = 0,00002 – 2010 г.). Тем не менее часто наблюдается расхождение во времени максимумов численности как наиболее массовых, так и второстепенных видов (рис. 3, 4).

Среднее перекрывание сезонных распределений видов составляет 0,31 (индекс Брея – Кертиса). Наиболее синхронизировано развитие самых массовых видов *A. Arenicola* и *R. margaritifera* – 0,67; *T. Incaudata* и *T. oligostriata* – 0,59) (табл. 1).

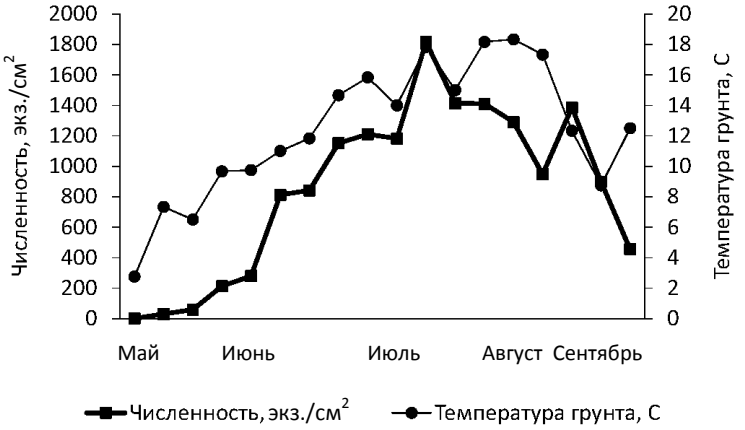



Рис. 2. Динамика средней численности инфузорий и температуры грунта в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

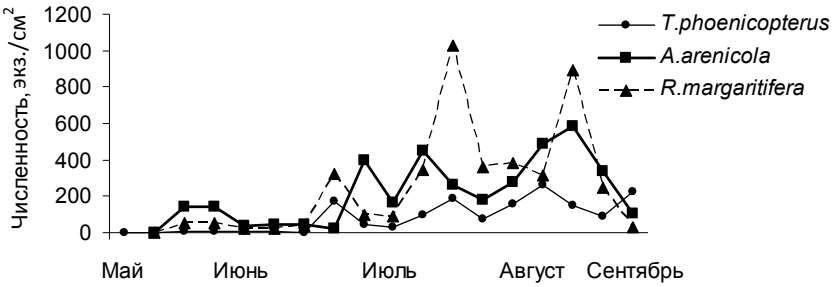



Рис. 3. Изменение численности наиболее массовых видов в течение летнего сезона в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

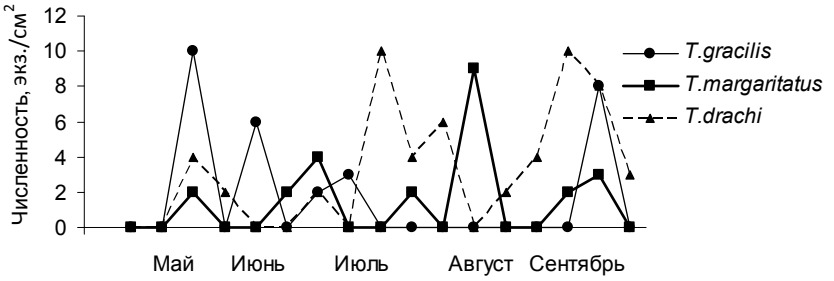



Рис. 4. Динамика численности второстепенных видов инфузорий в течение летнего сезона в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

3. Пространственное распределение.

3.а. Макрогоризонтальный (50 × 100 м) масштаб.

В масштабе всего песчаного пляжа, наблюдается независимое друг от друга распределение близкородственных видов. Среднее перекрывание распределений всех видов колеблется в пределах 0,19–0,37.

Как видно из табл. 2, в целом ассоциация инфузорий характеризуется слабой сопряженностью – образуется одна группа из *R. margaritifera* и *T. oligostriata* со средним сходством распределений (0,51) и пара *A. arenicola* –

*T. phoenicopterus* с более низким индексом (0,32). Самое высокое сходство отмечено в паре доминант-субдоминант *A. arenicola – R. margaritifera* (0,65).

Таблица 1

Индексы Брея – Кертиса, характеризующие сезонную динамику инфузорий из сообщества в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

| Виды | *A. arenicola* | *R. margaritifera* | *T. incaudata* | *T. oligostriata* | *T. phoenicopterus* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. arenicola* | 1 | | | | | |
| *R. margaritifera* | 0,67 | 1 | | | | |
| *T. incaudata* | 0,11 | 0,14 | 1 | | | |
| *T. oligostriata* | 0,18 | 0,24 | 0,59 | 1 | | |
| *T. phoenicopterus* | 0,10 | 0,13 | 0,50 | 0,44 | 1 | |
| Среднее | 0,26 | 0,29 | 0,33 | 0,36 | 0,29 | 0,31 |

Таблица 2

Индексы Брея – Кертиса для доминирующих видов в масштабе всей литорали в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря в 2010 г.

| Виды | *A. arenicola* | *R. margaritifera* | *T. incaudata* | *T. oligostriata* | *T. phoenicopterus* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. arenicola* | 1 | | | | | |
| *R. margaritifera* | 0,65 | 1 | | | | |
| *T. incaudata* | 0,37 | 0,46 | 1 | | | |
| *T. oligostriata* | 0,51 | 0,59 | 0,43 | 1 | | |
| *T. phoenicopterus* | 0,32 | 0,36 | 0,43 | 0,50 | 1 | |
| Среднее | 0,46 | 0,51 | 0,42 | 0,51 | 0,40 | 0,46 |

Отмечено, что доминирующие виды имеют максимумы плотности на разных станциях, а из этих видов лишь у *T. phoenicopterus* и *T. oligostriata* максимумы совпадают на одних и тех же станциях (рис. 5).

3.б. Мезогоризонтальный (200 см$^2$) масштаб.

Пространственное распределение инфузорий на площади 200 см$^2$ оказалось однородным (рис. 6,*б*). Многие массовые виды имеют довольно высокие индексы сходства. Максимальное сходство на уровне 0,83–0,88 отмечено для двух пар видов: *A. arenicola – T. oligostriata*, *A. arenicola – R. margaritifera*; минимальные значения 0,72–0,75 – для пар: *T. incaudata – T. phoenicopterus* и *T. incaudata – T. oligostriata*. Наименьшее перекрывание (в среднем 0,76) с другими видами в пространственном распределении наблюдается у *T. incaudata*; у всех остальных массовых видов этот показатель изменялся в пределе 0,78–0,82 (табл. 3).

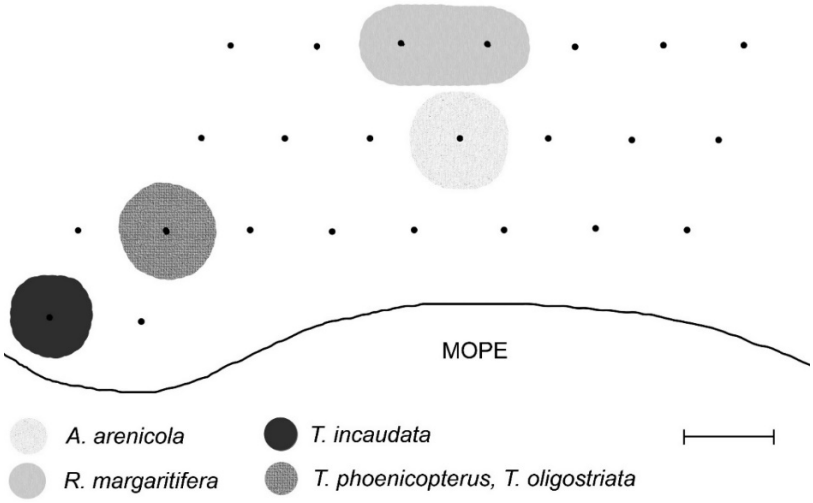
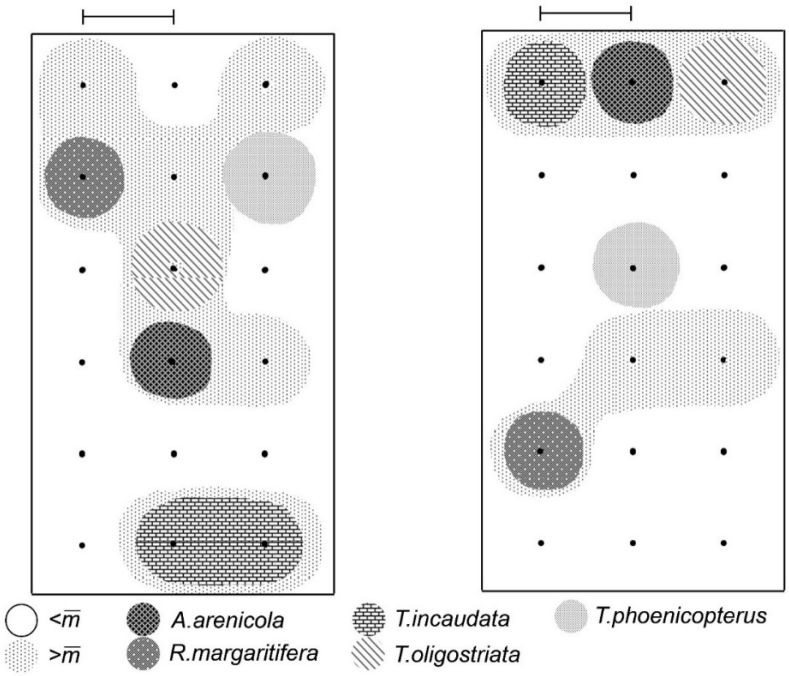



Рис. 5. Максимумы плотности доминирующих видов на различных станциях в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря. Масштабная планка 20 м




*а*) *б*)

Рис. 6. Распределение наиболее массовых видов инфузорий на площади 20 см$^2$ (*а*), 200 см$^2$ (*б*) и максимумы плотности доминирующих видов инфузорий в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря. Масштабные планки: *а* – 1 см; *б* – 10 см; $\bar{m}$ – средняя численность

3.в. Микро-горизонтальный (20 см$^2$) масштаб.

Распределение инфузорий в микропространстве аналогично мезораспределению (см. рис. 6,*а*). Все массовые виды имеют высокие индексы сходства (в среднем 0,8), и равномерно распределены в этом масштабе (табл. 4).

Наименьшее перекрывание (в среднем 0,70) с другими видами в пространственном распределении наблюдается у *T. phoenicopterus*; у всех остальных видов этот показатель находится на уровне 0,80–0,84.

Таблица 3

Индексы Брея – Кертиса, характеризующие распределение массовых видов инфузорий в мезомасштабе в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

| Виды | *A. arenicola* | *R. margaritifera* | *T. incaudata* | *T. oligostriata* | *T. phoenicopterus* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. arenicola* | 1 | | | | | |
| *R. margaritifera* | 0,88 | 1 | | | | |
| *T. incaudata* | 0,77 | 0,79 | 1 | | | |
| *T. oligostriata* | 0,83 | 0,82 | 0,75 | 1 | | |
| *T. phoenicopterus* | 0,79 | 0,79 | 0,72 | 0,81 | 1 | |
| Среднее | 0,82 | 0,82 | 0,76 | 0,80 | 0,78 | 0,79 |

Таблица 4

Индексы Брея – Кертиса, характеризующие распределение наиболее массовых видов инфузорий в микромасштабе в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

| Виды | *A. arenicola* | *R. margaritifera* | *T. incaudata* | *T. oligostriata* | *T. phoenicopterus* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. arenicola* | 1 | | | | | |
| *R. margaritifera* | 0,86 | 1 | | | | |
| *T. incaudata* | 0,82 | 0,88 | 1 | | | |
| *T. oligostriata* | 0,85 | 0,87 | 0,88 | 1 | | |
| *T. phoenicopterus* | 0,68 | 0,66 | 0,68 | 0,78 | 1 | |
| Среднее | 0,80 | 0,82 | 0,81 | 0,84 | 0,70 | 0,80 |

3.г. Вертикальное распределение.

На рис. 7 показано относительное освоение разными видами пространства по вертикали. Все инфузории предпочитали слой 0–2 см. Такое распределение характерно для псаммофильных инфузорий, которые способны развиваться как при высоких, так и при низких концентрациях кислорода. В частности, у *A. arenicola* максимум численности приходится на слой 1–2 см, у *R. margaritifera* на 0–0,5 см, хотя оба вида встречаются во всем трехсантиметровом слое песка. Следующий по значимости (доля в биомассе) вид *T. incaudata* достигает максимума в промежуточном слое 0,5–1 см. Нижние слои грунта (2–3 см) заселяются им слабо, что, по всей видимости, объясняется изменением с глубиной окислительно-восстановительного потенциала, характеризующего комплекс условий в толще грунта (рис. 8). В целом расхождение видов по вертикали очень слабое (средний индекс сходства Брея – Кертиса – 0,71) (табл. 5).

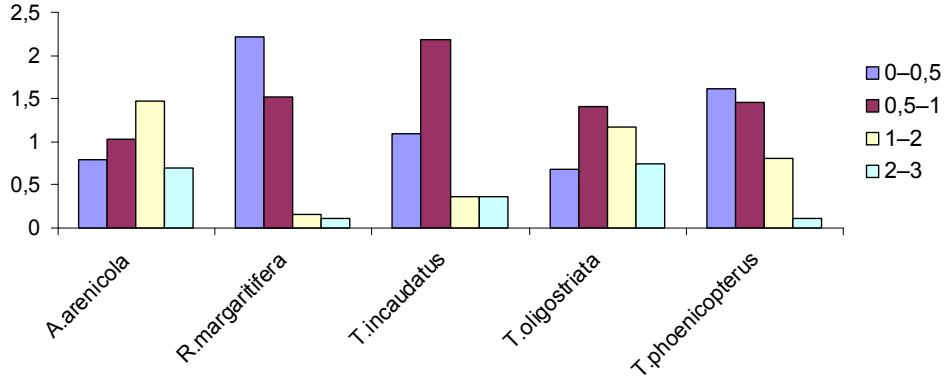



Рис. 7. Вертикальное распределение инфузорий в толще грунта в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

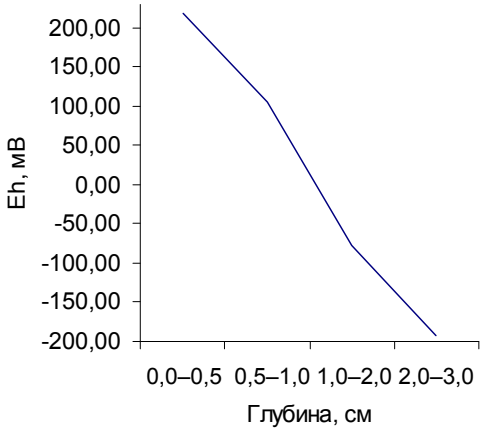



Рис. 8. Изменение с глубиной окислительно-восстановительного потенциала (Eh) в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

Таблица 5

Индексы Брея – Кертиса, характеризующие распределения инфузорий в толще грунта в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

| Виды | *A. arenicola* | *R. margaritifera* | *T. incaudata* | *T. oligostriata* | *T. phoeni-copterus* | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. arenicola* | 1 | | | | | |
| *R. margaritifera* | 0,52 | 1 | | | | |
| *T. incaudata* | 0,64 | 0,72 | 1 | | | |
| *T. oligostriata* | 0,89 | 0,59 | 0,70 | 1 | | |
| *T. phoenicopterus* | 0,68 | 0,84 | 0,76 | 0,75 | 1 | |
| Среднее | 0,68 | 0,67 | 0,70 | 0,73 | 0,76 | 0,71 |

Наибольшая сопряженность видов по пространственному распределению во всех изученных масштабах обнаружена между самыми массовыми видами инфузорий – *R. margaritifera*, *A. arenicola*, *T. oligostriata*, *T. incaudata*, *T. phoenicopterus* (0,55–0,65 – в макромасштабе и 0,65–0,88 – в микро- и

мезомасштабе). Виды, имеющие независимое и сильно отличное от других распределение в пространстве, как правило, малочисленны и имеют существенно более низкие коэффициенты сопряженности распределения с другими видами (0,25–0,35).

4. Питание.

Было изучено 269 экземпляров инфузорий в 2009 г. и 268 в 2013 г. Всего в пищеварительных вакуолях кариореликтид удалось обнаружить 15 пищевых объектов: *Mastogloia elliptica*, *Amphidinium poecilochroum*, *Diploneis* cf. *fusca*, *Rhodomonas salina*, *Heteronema exaratum*, *Katodinium asimmetricum*, *Navicula gregarina*, *Navicula cancellata*, *Diploneis* sp., эктобактерии, *Amphidiniopsis arenaria*, *Navicula directa*, *Lyrella obrupta*, *Amphidimium corpulenatum*, *Gymnodinium venator*, *Navicula cancellata*.

Проведенное автором изучение питания кариореликтид с учетом новых данных об их видовой принадлежности показало, что виды инфузорий также существенно отличаются по рациону питания (среднее перекрывание – 0,36) (табл. 6). При этом массовые и редкие виды инфузорий в целом характеризуются близким уровнем сходства и различий пищевых спектров.

Таблица 6

Коэффициенты сходства пищевых спектров массовых видов (индексы Брея – Кертиса) инфузорий в губе Грязной Кандалакшского залива Белого моря

| Виды | *A. arenicola* | *T. incaudata* | *T. phoenicopterus* | *T. oligostriata* | *T. sagitta* | *T. sarmatica* | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. arenicola* | 1 | | | | | | |
| *T. incaudata* | 0,56 | 1 | | | | | |
| *T. phoenicopterus* | 0,36 | 0,37 | 1 | | | | |
| *T. oligostriata* | 0,30 | 0,27 | 0,49 | 1 | | | |
| *T. sagitta* | 0,46 | 0,37 | 0,17 | 0,12 | 1 | | |
| *T. sarmatica* | 0,44 | 0,54 | 0,21 | 0,27 | 0,44 | 1 | |
| Среднее | 0,43 | 0,42 | 0,32 | 0,29 | 0,31 | 0,38 | 0,36 |

## Обсуждение

Проведенные ранее исследования показали, что многие факторы, включая температуру, соленость, содержание ила и глины, размер песчинок, содержание растворенного кислорода могут влиять на распределение инфузорий в донных осадках [15–17]. Кроме того, интерстициаль, в отличие от водной толщи, весьма неоднородна. Поэтому состав сообщества и экологические характеристики простейших, а также факторы, регулирующие их распределение, вероятно, могут быть разнообразными [18]. Так, по всему песчаному пляжу наблюдается независимое распространение близкородственных видов, что связано с влиянием широкого спектра факторов (содержание алевропелита, pH, Eh, Сорг, и др.), обусловливающих гетерогенность окружающей среды в масштабе сотен квадратных метров. В мезо- и микромасштабе, где относительная однородность среды дает меньше возможности для расхождения видов, совместная встречаемость видов в пробах увеличивается.

Большинство инфузорий, приспособленных к интерстициальному образу жизни, почти всегда обнаруживаются в слоях грунта с невысоким содержанием кислорода и, судя по всему, мигрируют в сторону от высоких концентраций кислорода к низким. Помимо микроаэрофильных инфузорий, в псаммофильном сообществе могут быть обнаружены и строго анаэробные инфузории [19]. Тем не менее большинство обнаруженных автором кариореликтид нуждаются в постоянном доступе кислорода. Проникновение инфузорий, как и других мелких организмов, в толщу грунта определяется его пористостью. По данным Бурковского [20, 10], максимальная глубина проникновения инфузорий в мелкозернистый песок не превышает 5–7 см, при этом до 90 % организмов концентрируется в верхнем двухсантиметровом слое. Глубже в грунт количество инфузорий значительно уменьшается в соответствии с уменьшением концентрации кислорода.

В течение летнего сезона виды постоянно сосуществуют в едином пространственно-временном континууме и образуют устойчивые ассоциации. Это, вероятно, является результатом длительного процесса адаптации видов к условиям окружающей среды в морском песке. При отсутствии такого широкого процесса адаптации следовало бы ожидать более значительных различий массовых видов, по крайней мере, вдоль одной из осей экологического пространства.

Кариореликтиды весьма отличны по своим пищевым предпочтениям, это довольно типично для беломорских интерстициальных инфузорий [21]. При этом массовые и редкие виды в целом характеризуются подобными уровнями сходства/различия в пищевых спектрах. Благодаря такой особенности питания этих видов возникает возможность формирования устойчивых многовидовых ассоциаций интерстициальных инфузорий, характеризующихся относительным балансом видов в пространственно-временном континууме.

Во всех масштабах распределение инфузорий оказывается сложно агрегированным с увеличениями и снижениями численности. Агрегации поразному совпадают между разными видами. Причины образования скоплений различны. Как было показано [5, 21], крупные скопления формируются главным образом под влиянием комплекса абиотических факторов (механический состав песка, Eh, pH, кислород и др.), мелкие (второго порядка) – вследствие неравномерного распределения пищевых объектов инфузорий.

## Заключение

Подводя итог, отметим, что результаты исследования показали, что совместное использование ресурсов в ассоциациях инфузорий возможно, во-первых, из-за расхождения видов во времени и предпочитаемой пище, во-вторых, в результате горизонтального распределения видов в масштабе десятков-сотен метров и лишь незначительно в меньших горизонтальных масштабах и по вертикали. Изменение положения одного вида в сообществе закономерно влияет на положение других, что впоследствии приводит к возникновению нового равновесия. В этом непрерывном процессе изменений роли видов различаются и зависят от их положения в нишевой структуре сообщества.

***Библиографический список***


1. **Гаузе, Г. Ф.** Экспериментальное исследование борьбы за существование между *Paramecium caudatum*, *Paramecium aurelia* и *Stylonychia mytilus* / Г. Ф. Гаузе // Зоологический журнал. – 1934. – Т. 13, № 1. – С. 1–16.
2. **Croker, R. A.** Space partitioning and interactions in an intertidal sand-burrowing amphipod guild / R. A. Croker, E. B. Hatfield // Marine Biology. – 1980. – Vol. 61, № 1. – P. 79–88.
3. **Wilson, W. H.** The role of density dependence in a marine infaunal community / W. H. Wilson // Ecology. – 1983. – Vol. 64, № 2. – P. 295–306.
4. **Pardo, S. A.** Local-scale resource partitioning by stingrays on an intertidal flat / S. A. Pardo, K. B. Burgess, D. Teixeira, M. B. Bennett // Marine Ecology Progress Series. – 2015. – Vol. 533. – P. 205–218.
5. **Бурковский, И. В.** Разделение экологических ресурсов и взаимоотношения видов в сообществе морских псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // Зоологический журнал. – 1987. – Т. 66, № 5. – С. 645–654.
6. **Бурковский, И. В.** Экология свободноживущих морских и пресноводных простейших / И. В. Бурковский. – Ленинград : Наука, 1990. – С. 26.
7. **Азовский, А. И.** Нишевая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий. I. Расположение ниш в пространстве ресурсов / А. И. Азовский // Журнал общей биологии. – 1989. – Т. 50, № 3. – С. 329–341.
8. **Азовский, А. И.** Нишевая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий. II. Параметры экологической ниши вида и его количественное развитие / А. И. Азовский // Журнал общей биологии. – 1989. – Т. 50, № 3. – С. 752–763.
9. **Uhlig, G.** Quantitative methods in the study of interstitial fauna / G. Uhlig // Transactions of the American Microscopical Society. – 1968. – Vol. 87. – P. 226–232.
10. **Бурковский, И. В.** Структура, динамика и продукция сообщества морских псаммофильных инфузорий / И. В. Бурковский // Зоологический журнал. – 1978. – Т. 57, № 3. – С. 325–337.
11. **Wilbert, N.** Eine verbesserte Technik der Protargol-imprägnation für Ciliaten / N. Wilbert // Mikrokosmos. – 1975. – Vol. 6. – P. 171–179.
12. **Foissner, W.** Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa / W. Foissner // European Journal of Protistology. – 1991. – Vol. 27, № 4. – C. 313–330.
13. **Carey, P. G.** Marine interstitial ciliates / P. G. Carey. – London ; New York ; Tokyo ; Melbourne ; Madras : Chapman and Hall, 1992.
14. **Lynn, D.** The ciliated protozoa: characterization, classification, and guide to the literature / D. Lynn. – Dordrecht : Springer Science & Business Media, 2008. – P. 605.
15. **Finlay, B. J.** Microbial diversity and ecosystem function / B. J. Finlay, S. C. Maberly, J. I. Cooper // Oikos. – 1997. – Vol. 80. – P. 209–213.
16. **Patterson, D. J.** The ecology of heterotrophic flagellates and ciliates living in marine sediments / D. J. Patterson // Prog. Protistol. – 1989. – Vol. 3. – P. 185–277.
17. **Rekik, A.** Microphytoplankton and ciliate communities' structure and distribution in a stressed area of the south coast of Sfax, Tunisia (eastern Mediterranean Sea) / A. Rekik, J. Elloumi, D. Chaari, H. Ayadi // Marine and Freshwater Research. – 2016. – Vol. 67, № 10. – P. 1445–1462.
18. **Lei, Y.** Distributions and biomass of benthic ciliates, foraminifera and amoeboid protists in marine, brackish, and freshwater sediments / Y. Lei, K. Stumm, S. A. Wickham, U.-G. Berninger // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2014. – Vol. 61, № 5. – P. 493–508.
19. **Berninger, U.-G.** Vertical distribution of benthic ciliates in response to the oxygen concentration in an intertidal North Sea sediment / U.-G. Berninger, S. S. Epstein // Aquatic Microbial Ecology. – 1995. – Vol. 9. – P. 229–236.

20. **Бурковский, И. В.** Количественные данные о вертикальном распределении псаммофильных инфузорий Великой Салмы (Кандалакшский залив, Белое море) / И. В. Бурковский // Зоологический журнал. – 1968. – Т. 47. – С. 1407–1411.
21. **Бурковский, И. В.** Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ / И. В. Бурковский. – Москва : МГУ, 1992. – С. 1–208.

### *References*

1. Gauze G. F. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1934, vol. 13, no. 1, pp. 1–16. [In Russian]
2. Croker R. A., Hatfield E. B. *Marine Biology*. 1980, vol. 61, no. 1, pp. 79–88.
3. Wilson W. H. *Ecology*. 1983, vol. 64, no. 2, pp. 295–306.
4. Pardo S. A., Burgess K. B., Teixeira D., Bennett M. B. *Marine Ecology Progress Series*. 2015, vol. 533, pp. 205–218.
5. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1987, vol. 66, no. 5, pp. 645–654. [In Russian]
6. Burkovskiy I. V. *Ekologiya svobodnozhivushchikh morskikh i presnovodnykh prosteyshikh* [Ecology of free-living marine and freshwater protozoa]. Leningrad: Nauka, 1990, p. 26. [In Russian]
7. Azovskiy A. I. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 1989, vol. 50, no. 3, pp. 329–341. [In Russian]
8. Azovskiy A. I. *Zhurnal obshchey biologii* [Journal of general biology]. 1989, vol. 50, no. 3, pp. 752–763. [In Russian]
9. Uhlig G. *Transactions of the American Microscopical Society*. 1968, vol. 87, pp. 226–232.
10. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1978, vol. 57, no. 3, pp. 325–337. [In Russian]
11. Wilbert N. *Mikrokosmos*. 1975, vol. 6, pp. 171–179.
12. Foissner W. *European Journal of Protistology*. 1991, vol. 27, no. 4, pp. 313–330.
13. Carey P. G. *Marine interstitial ciliates*. London; New York; Tokyo; Melbourne; Madras: Chapman and Hall, 1992.
14. Lynn D. *The ciliated protozoa: characterization, classification, and guide to the literature*. Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2008, p. 605.
15. Finlay B. J., Maberly S. C., Cooper J. I. *Oikos*. 1997, vol. 80, pp. 209–213.
16. Patterson D. J. *Prog. Protistol*. 1989, vol. 3, pp. 185–277.
17. Rekik A., Elloumi J., Chaari D., Ayadi H. *Marine and Freshwater Research*. 2016, vol. 67, no. 10, pp. 1445–1462.
18. Lei Y., Stumm K., Wickham S. A., Berninger U.-G. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2014, vol. 61, no. 5, pp. 493–508.
19. Berninger U.-G., Epstein S. S. *Aquatic Microbial Ecology*. 1995, vol. 9, pp. 229–236.
20. Burkovskiy I. V. *Zoologicheskiy zhurnal* [Zoological journal]. 1968, vol. 47, pp. 1407–1411. [In Russian]
21. Burkovskiy I. V. *Strukturno-funktsional'naya organizatsiya i ustoychivost' morskikh donnykh soobshchestv* [Structural and functional organization and stability of marine bottom communities]. Moscow: MGU, 1992, pp. 1–208. [In Russian]

***Есаулов Антон Сергеевич***
кандидат биологических наук, доцент, кафедра микробиологии, эпидемиологии и инфекционных болезней, Пензенский государственный университет (Россия, г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: esaulovanton@yandex.ru

***Esaulov Anton Sergeevich***
Candidate of biological sciences, associate professor, sub-department of microbiology, epidemiology and infectious diseases, Penza State University (40, Krasnaya street, Penza, Russia)

**Образец цитирования:**

Есаулов, А. С. Сосуществование близкородственных видов инфузорий класса Karyorelictea на литорали Белого моря / А. С. Есаулов // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. – 2020. – № 1 (29). – С. 86–99. – DOI 10.21685/2307-9150-2020-1-9.