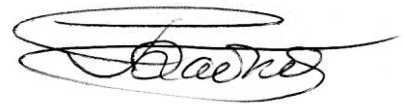


НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ГІДРОБІОЛОГІЇ

БАБКО
Роман Вікторович



УДК 593.17:574.58

**УГРУПОВАННЯ ВІЛЬНОЖИВУЧИХ ВІЙЧАСТИХ НАЙПРОСТІШИХ
(CHROMISTA, CILIOPHORA)
КОНТИНЕНТАЛЬНИХ ВОДОЙМ**

03.00.17 – гідробіологія

АВТОРЕФЕРАТ
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана в Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України.

Науковий консультант: член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор, АФАНАСЬЄВ Сергій Олександрович, директор Інституту гідробіології НАН України

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор, ГАНДЗЮРА Володимир Петрович, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, професор кафедри екології та зоології

доктор біологічних наук, професор, ШЕВЦОВА Людмила Василівна, Національний Університет «Києво-Могилянська Академія», професор кафедри екології

доктор біологічних наук, професор, ШЕВЧУК (Янович) Лариса Миколаївна, Житомирський державний університет імені Івана Франка, професор кафедри зоології біологічного моніторингу та охорони природи

Захист відбудеться «6» червня 2019 р. о 11 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.213.01 в Інституті гідробіології НАН України за адресою: 04210 м. Київ, просп. Героїв Сталінграда, 12.

З дисертацією можна ознайомитись у бібліотеці Інституту гідробіології НАН України за адресою: 04210, м. Київ, вул. Героїв Сталінграда, 12.

Автореферат розісланий « » травня 2019 р.

Вчений секретар
спеціалізованої вченої ради,
доктор біологічних наук



Н. І. Кірпенко

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Війчасті найпростіші (Chromista, Ciliophora) є найбільшою за кількістю видів і морфологічним різноманіттям групою найпростіших (Corliss, 2002; Lynn, Small, 2002). Еволюція їх форм супроводжувалась ускладненням ротових апаратів та морфофункціональними адаптаціями до різних умов середовища, що забезпечило максимальне розширення спектру їхніх екологічних ніш. У трофічних ланцюгах в гідроекосистемах інфузорії є головними споживачами бактерій, водоростей та інших мікроскопічних гідробіонтів (Finlay, Esteban, 1998; Dopheide et al., 2008; Fenchel, 2012). Саме завдяки війчастим найпростішим відбувається поєднання енергетичних потоків між світом одноклітинних і багатоклітинних організмів. Разом з прокаріотами інфузорії беруть участь у залученні розчиненого і нерозчиненого вуглецю в ланцюги живлення та забезпечують його доступність для вищих трофічних рівнів (Fenchel, 2012).

Війчасті найпростіші є важливими компонентами угруповань в усіх типах оселищ, представлених у прісних водоймах і морях. Окрім водойм, вони є мешканцями капілярної води ґрунту (Foissner, 1993), води, що міститься у моху (Foissner, 1994), у пазухах листя (Sleigh et al., 1992), у дуплах дерев (Lackey, 1940; Дубровский и др., 2013; Ковальчук, Дубровский, 2013; Бабко и др., 2017) та інших типах оселищ, де присутня волога. Хоча у водоймах більшість представників типу Ciliophora є вільноживучими, частина видів є симбіонтами або перейшла до паразитичного способу життя (Юришинець, 2015).

Війчасті найпростіші здатні існувати у непридатному для більшості гідробіонтів безкисневому середовищі, опанувавши анаеробні донні відклади та безкисневу товщу пелагіалі в озерах і морях. До того ж, інфузорії в анаеробних типах оселищ мають значне видове різноманіття (Fenchel, Finaly, 1990, 1991 та ін.).

Наслідком адаптацій війчастих найпростіших до широкого діапазону концентрацій кисню і опанування безкисневих умов є їх континуальний характер поширення в гіперпросторі водойм. Широкий спектр видів з визначеними факторними пріоритетами сприяє їх структурованості в межах бенталі, перифіталі і пелагіалі. Поширення інфузорій в усьому гіпероб'ємі гідроекосистем, їх провідна роль в угрупованнях найпростіших та визнання їх одними з найкращих індикаторів стану водного середовища робить ці організми вдалими модельними об'єктами, спостереження за якими дає змістовну інформацію про внутрішньоводоймні процеси (Bick, 1963; Sladecsek, 1973; Foissner et al., 1991, 1995; Foissner, Berger, Kohmann, 1992, 1994; Foissner, Berger 1996).

Попри численні дослідження, питання щодо існування структурної організації населення вільноживучих війчастих найпростіших у формі об'єктивно існуючих, детермінованих причинно-наслідковими зв'язками ценотичних об'єднань залишається дискусійним, а принципи їх виділення – доволі суб'єктивними (Finlay, Téllez, Esteban, 1993; Бурковський, 1984, 1992; Мазей, 2007; Жирков, 2010; Yeates, 2014). Не втрачають актуальності й питання

щодо чинників, які визначають динаміку популяцій та їх співіснування у просторі і часі (Fenchel, Finlay, 1990, 1991; Finlay, Esteban, 1998, 2001). З огляду на вищезазначене, на часі є узагальнення результатів та пошук відповідей на питання стосовно основних принципів організації угруповань найпростіших, що були сформульовані в процесі довготривалих і плідних досліджень, виконаних на методологічному ґрунті класичної гідробіології.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.

Дисертаційна робота підготовлена в Інституті зоології ім. І.І. Шмальгаузену НАН України у відділі фауни та систематики безхребетних в межах планової наукової теми «Морфо-екологічний та зоогеографічний аналіз фонових груп гідробіонтів України та суміжних територій», розділ «Війчасті найпростіші (Protista: Ciliophora) солонуватоводних континентальних водойм Українського Причорномор'я та Приазов'я» (2014–2018 рр., державний реєстраційний номер теми № 0114U000100); а також при виконанні ряду міжнародних проектів: «Osad czynny: biologia i analiza mikroskopowa» (2004–2006 рр., IBAES No. EVK2-CT-2002-80009, Ягеллонський університет, Краків, Польща), «Activated sludge bulking control in wastewater treatment plants with usage of rotifers (Rotifera)» (2010–2011 рр., реєстраційний номер: UDA-POIG.01.03.01-12-176/09-02, Ягеллонський університет, Краків, Польща), «Wykorzystanie metod bioindykacyjnych w modelowaniu oczyszczania ścieków miejskich osadem czynnym» (2011–2014 рр., реєстраційний номер: NN523 494934 4949/B/T02/2008/34, Люблінський політехнічний університет, Люблін, Польща), «Effect of drilling mud addition on activated sludge and processes in sequencing batch reactors» (2015–2016 р., реєстраційний номер: BLUE GAS-BG1/SOIL/2013, Люблінський політехнічний університет, Люблін, Польща).

Мета і завдання дослідження. *Мета* роботи – встановити закономірності організації угруповань вільноживучих війчастих найпростіших, базуючись на результатах досліджень їх різноманіття, кількісного розвитку, поширення у просторі і часі в основних біотопах прісних водойм різного типу, та розробити методологію їх виділення.

У зв'язку з цим поставлено такі *завдання*:

- Узагальнити відомості про видовий склад і поширення вільноживучих війчастих найпростіших та їх різноманіття в основних річкових басейнах України.
- З'ясувати особливості поширення популяцій вільноживучих війчастих найпростіших в умовах основних біотопів – пелагіалі, бенталі і перифіталі у водоймах різного типу.
- Розробити методологію виділення ценотичних структур вільноживучих війчастих найпростіших на основі аналізу сучасних підходів та принципів класифікації угруповань найпростіших.
- Встановити вплив провідних абіотичних факторів – концентрації кисню, температури та вмісту органічних речовин – на структурну організацію та функціональні характеристики угруповань вільноживучих війчастих найпростіших.

- Визначити межі толерантності видів вільноживучих війчастих найпростіших у градієнтах лімітуючих факторів водного середовища – кисню, температури і вмісту органічних речовин.
- Дослідити сезонні зміни структури населення вільноживучих війчастих найпростіших в умовах прісних континентальних водойм.
- Вивчити закономірності змін структурної організації угруповань вільноживучих війчастих найпростіших у водоймах з різним рівнем органічного забруднення.

Об'єкт дослідження: видовий склад, кількісні характеристики, особливості функціональної активності вільноживучих війчастих найпростіших в умовах прісноводних екосистем.

Предмет дослідження: закономірності формування структури угруповань вільноживучих війчастих найпростіших в умовах прісних водойм різного типу.

Методи дослідження: загальноприйняті методи в гідробіологічних дослідженнях (відбір проб з товщі води з застосуванням батометру Руттнера; відбір проб з донних субстратів з застосуванням мікробентометра в авторській модифікації (Бабко, 1989); відбір проб з вищих водяних рослин, гідрохімічних (встановлення показників середовища різнотипних водойм) і протозоологічних (ідентифікація морфовидів, з'ясування їхніх морфо-фізіологічних особливостей з використанням різних методів фіксації). Статистична обробка даних здійснювалась з використанням ряду програм.

Наукова новизна одержаних результатів. Запропоновано методологію встановлення угруповань вільноживучих війчастих найпростіших, ідея якої полягає у виділенні ценотичних структур у відповідності до наявних у водоймах факторних градієнтів та аналізі поширення популяцій, згідно з їх кисневими перевагами.

Запропоновано поняття біотопічного парадоксу, згідно з яким найпростіші не залежать від системи просторових координат біотопу, а формують у фізичному гіперпросторі водойми специфічні ценотичні об'єднання відповідно до скалярних полів фізичних і хімічних факторів. Прикладами таких полів є температура, вміст кисню і т.д.

Виходячи з концепції біотопічного парадоксу найпростіших, запроваджено універсальну одиницю виміру щільності популяцій вільноживучих війчастих найпростіших в умовах бенталі, перифіталі та пелагіалі.

Встановлено структурні характеристики угруповань вільноживучих війчастих найпростіших в оселищах різного типу. Доведено, що в умовах континентальних водойм структура населення найпростіших представлена двома угрупованнями, поширення яких у гіперпросторі прісних водойм детерміновано кисневими умовами.

Показано відмінності виділених угруповань вільноживучих війчастих найпростіших за типом і рівнем метаболічних процесів, видовою, біохімічною і трофічною структурами.

З'ясовано, що в структурі аеробного угруповання формуються три ценоекоморфи – оксифільна, мікрооксифільна і евріоксифільна, а в структурі анаеробного угруповання одна – аноксифільна.

У складі мікрооксифільної і евріоксифільної ценоекоморф присутні три екоморфи – сидяча, плаваюча і повзаюча, а в складі оксифільної – лише плаваюча і сидяча. Аноксифільна ценоекоморфа анаеробного угруповання представлена плаваючою екоморфою з специфічною гвинтоподібною формою. Екоморфи мають специфічні ознаки та морфологічні відмінності, пов'язані з пристосуванням до умов середовища.

Проаналізовано особливості структурної організації населення вільноживучих війчастих найпростіших в оселищах різного типу в умовах водойм з лотичними і лентичними умовами.

Вперше встановлено амплітуду толерантності та температурні і кисневі оптимуми для 154 найбільш поширених у прісних водоймах видів вільноживучих війчастих найпростіших.

Проаналізовано зміни структури населення вільноживучих війчастих найпростіших в гідроекосистемах з різним рівнем трофності. Показано, що в умовах підвищення рівня органічного забруднення з структури угруповань на першому етапі зникають представники оксифільної ценоекоморфи, у подальшому – евріоксифільної; а при критичному навантаженні в структурі гідроекосистеми виявляються лише види з мікрооксифільної ценоекоморфи.

На основі виділених угруповань вільноживучих війчастих найпростіших впроваджено метод ценоіндикації. В основу методу покладено порівняння наявних у водоймі або біотопі видів з еталонними наборами видів-преферентів чотирьох ценоекоморф, виділених на основі їх положення у градієнті кисню. Метод дозволяє встановити кількість і тип присутніх ценоекоморф і таким чином оцінити якість середовища.

Оцінено різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших у різних типах водойм основних річкових басейнів України: Дніпра, Дунаю, Сіверського Дінця, Південного Бугу та річок Приазов'я.

Доведено відсутність залежності між різноманіттям видів вільноживучих війчастих найпростіших і географічним положенням водойм. Показано наявність залежності реалізованого різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших від типу водойм.

За результатами власних досліджень, у континентальних водоймах України зареєстровано 567 видів вільноживучих війчастих найпростіших з 11 класів. Вперше для фауни України виявлено 71 вид війчастих найпростіших, що належить до 56 родів, 44 родин і 9 класів. Описано новий для науки вид *Urotricha halteriformis* (Kovalchuk, Babko, 1989).

Практичне значення одержаних результатів. У природоохоронному аспекті. Матеріали дисертаційної роботи використано в Програмі оцінки екологічного стану та для розробки стратегії відновлення річок Сумської області. Розроблено підходи до оцінки екологічного стану гідроекосистем на підставі різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших, які використано при виконанні науково-дослідної роботи у проектах: «Оцінка сучасного стану

біорізноманіття р. Ворскла і водойм заплавного комплексу в межах заказника Хухрянський» (1994–1997 рр.), «Дослідження стану р. Сейм в межах Сумської області» (2002 р.), «Оцінка екологічного стану р. Псел» (2008 р.) та «Річка Сейм як модельний об'єкт міжнародного екологічного коридору між Україною і Росією» (2009 р.).

Матеріали дисертації використано в рамках програми паспортизації водних об'єктів «Екологічні дослідження ставків і малих водосховищ у басейні р. Ворскла» та в рамках виконання проекту «Виявлення водно-болотних угідь, перспективних для надання їм статусу водно-болотних угідь міжнародного значення» (2005 р.).

В аспекті міжнародної співпраці. З метою оцінки ефективності роботи очисних споруд різного типу, спільно з науковцями Інституту наук про навколишнє середовище Ягеллонського ун-ту (Краків, Польща) та Люблінського політехнічного ун-ту (Люблін, Польща), встановлено закономірності формування структури та функціональної активності вільноживучих війчастих найпростіших активного мулу під впливом різних форм азоту та бурового шламу.

В освітньому аспекті. Розроблено теоретичний і практичний курс гідробіології для студентів спільно з колегами Сумського державного університету. Матеріали щодо структурної організації і функціональної активності найпростіших та їх ролі у процесах очищення стічних вод увійшли у підручник «Біоіндикаційний контроль процесу очищення стоків» (Łagód, 2017).

Особистий внесок здобувача. Викладені в дисертаційній роботі наукові узагальнення, положення, результати і висновки здійснено безпосередньо здобувачем.

У наукових статтях, опублікованих у співавторстві, автору належить фактичний матеріал і основний творчий доробок: участь в аналізі та узагальненні даних, підготовка матеріалів до друку.

Апробація результатів роботи. Результати дисертації оприлюднені на: Колоквіумі «Надзвичайні екологічні ситуації: аналіз та перспективи подолання» (Умань, 1993); Міжнародній науково-практичній конференції «Екологія і освіта: проблеми теорії і практики» (Умань, 1994); І з'їзд гідроекологічного товариства України (Київ, 1993); Научно-технической конференции преподавателей, сотрудников и студентов СумГУ (Сумы, 1995); IV International Symposium «River Bottom» (Czech Republic, Brno, 1996); XVII Zjazd Hydrobiologów Polskich (Polska, Poznań, 1997); Міжнародному науково-практичному семінарі «Роль національних парків в навчально-виховній роботі» (Охтирка, 2002); Научно-технической конференции преподавателей, сотрудников, аспирантов и студентов инженеров ф-та СумГУ (Сумы, 2002); II Международной научной конференции (Беларусь, Минск, 2003); XX Zjazd Hydrobiologów Polskich (Polska, Toruń, 2006); II International Conference on Environmental, Industrial and Applied Microbiology (BioMicroWorld2007) (Spain, Seville, 2007); XXI Zjazd Hydrobiologów Polskich (Polska, Lublin, 2009); Ogólnopolskiej konferencji Naukowej (Polska, Urszulin, 2010); 4-м Международном Симпозиуме «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем» (Россия,

Тольятти, 2011); X Ogólnopolska Konferencja Naukowa «Kompleksowe i szczegółowe problemy inżynierii środowiska» (Polska, Koszalin–Darłówko, 2011); II Всеукраїнській міжвузівській науково-технічній конференції (Суми, 2012); Міжнародній науково-практичній конференції «Технології очищення води. Технічні, біологічні та екологічні аспекти» (Київ, 2013); III Всеукраїнській міжвузівській науково-технічній конференції (Суми, 2014); XXI Ogólnopolskie Warsztaty Bentologiczne (Polska, Elbląg-Sztutowo, 2014); VII ECOP – ISOP Joint Meeting (Spain, Seville, 2015); Науково-технічній конференції викладачів, співробітників, аспірантів і студентів факультету технічних систем та енергоефективних технологій (Суми, 2015); I International Scientific-Technical Conference (Lviv, 2015); IV Міжнародній науково-практичній конференції (Київ, 2016); Науково-технічній конференції викладачів, співробітників, аспірантів і студентів факультету технічних систем та енергоефективних технологій (Суми, 2017); V Всеукраїнській міжвузівській науково-технічній конференції (Суми, 2018); 16th International Workshop for Young Scientists «BioPhys Spring 2017» (Poland, Lublin, 2017); Міжнародній науково-практичній конференції, присвяченій 10-річчю створення національного природного парку «Голосіївський» (Київ, 2017); IWA Polish Young Water Professionals Conference (Poland, Cracow, 2017); Ogólnopolska konferencja doktorantów i młodych naukowców z okazji 25-lecia studiów doktoranckich w IUNG-PIB (Polska, Puławy, 2017); II International Scientific-Practical Conference «Water supply and wastewater disposal: designing, construction, operation and monitoring» (Lviv, 2017); V International Scientific and Technical Conference: «Pure Water. Fundamental, Applied and Industrial Aspects» (Kyiv, 2017); 27 Środkowoeuropejska Konferencja ECoPole'18 (Polska, Polanica Zdrój, 2018).

Публікації. Основні результати та висновки, які викладено в дисертації, опубліковано у 82 працях; у тому числі 1 колективна монографія, 28 статей – у фахових виданнях (з них 20 – у закордонних виданнях, що входять до наукометричних баз даних Web of Science, Scopus), 11 – у часописах і збірниках наукових праць, 42 – матеріали та тези доповідей міжнародних і всеукраїнських конференцій.

Структура та обсяг роботи. Дисертаційна робота викладена на 473 сторінці машинописного тексту (обсяг основного тексту дисертації – 300 сторінок друкованого тексту), складається зі вступу, 6 розділів, висновків, списку використаних джерел та 2 додатків. Робота ілюстрована 9 таблицями, 139 рисунками та 2 схемами. Список використаних джерел містить 455 посилань, з них 264 кирилицею та 191 латиницею, на 46 сторінках. Додатки викладено на 133 сторінках.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

СУЧАСНІ УЯВЛЕННЯ ПРО СТРУКТУРУ І ОРГАНІЗАЦІЮ УГРУПОВАНЬ НАЙПРОСТІШИХ (АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД)

Проаналізовано сучасні уявлення про структурну організацію угруповань, закономірності їх формування та функціонування у водоймах різного типу. Обговорюються проблеми, спричинені існуванням різних підходів до визначення поняття «угруповання», співвідношення понять «угруповання», «біоценоз» і «біотоп». Розглядаються існуючі концепції угруповань. Окремо розглянуто проблему щодо критеріїв виділення угруповань. Показано, що традиційно при ідентифікації угруповань застосовують підхід ототожнення простору біотопів і виявленого в їх межах складу організмів. Попри значний накопичений матеріал стосовно ценотичних об'єднань найпростіших, залишається багато невирішених питань щодо їх структури і фізіономічної ідентифікації, що робить цей напрямок досліджень своєчасним і актуальним.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

В основу дисертаційної роботи покладено результати багаторічних досліджень вільноживучих війчастих найпростіших, які були здійснені у натурних і в лабораторних умовах протягом 24 років (1993–2017 рр.).

Район та об'єкти досліджень. Об'єктами дослідження були прісноводні континентальні водойми на території України. Пункти проведення досліджень в різних басейнах річок на території України подано на мапі (рис. 1). Було обстежено 28 річок, що належать до п'яти річкових басейнів, та 18 заплавлених озер, 3 руслових водосховища, 5 ставків і 2 копанки. Окрім цього, війчастих найпростіших досліджували у болотах, дуплових водоймах і очисних спорудах. Було відібрано і кількісно опрацьовано понад 5000 проб. Також було узагальнено результати досліджень щодо вільноживучих війчастих найпростіших з наукових праць. Райони обстежень інших дослідників подано на мапі (див. рис. 1).

У басейні *Дніпра* було обстежено 14 річок: допливи р. Дніпро 1-го порядку – Десна, Псел, Ворскла, Сула, Либідь; 2-го порядку – Восковаха, Олешня, Битиця, Сироватка, Рибиця, Рябина, Хухра; 3-го порядку – Гуска, Попадька. Дослідження війчастих найпростіших проводили у руслових водосховищах: Низівське і Ворожбянське на р. Псел та Куземинське на р. Ворскла. У районі басейну річок *Приазов'я* досліджено 10 річок – Берда з лівим допливом Каратиш, Кальміус, Молочна та її ліві допливи Юшанли і Курашани, Обіточна з допливом Кільтичія, Грузький Єланчик, Великий Утлюк. У басейні *Дону* дослідження проводили в середній течії р. Сіверський Донець. У басейні *Південного Бугу* досліджували 2 річки – Інгул та Згар, допливи 1-го порядку р. Південний Буг. У басейні *Дунаю* досліджували р. Уж – доплив р. Дунай 5-го порядку.

Стаціонарні дослідження проводили на середніх річках – допливах 1-го порядку Дніпра: Ворскла, Псел, Сула, руслових водосховищах і озерах, розташованих у заплавах цих річок, а також на малих річках – допливах Дніпра 1-го, 2-го і 3-го порядку – Либідь, Битиця, Олешня, Сироватка і Гуска.

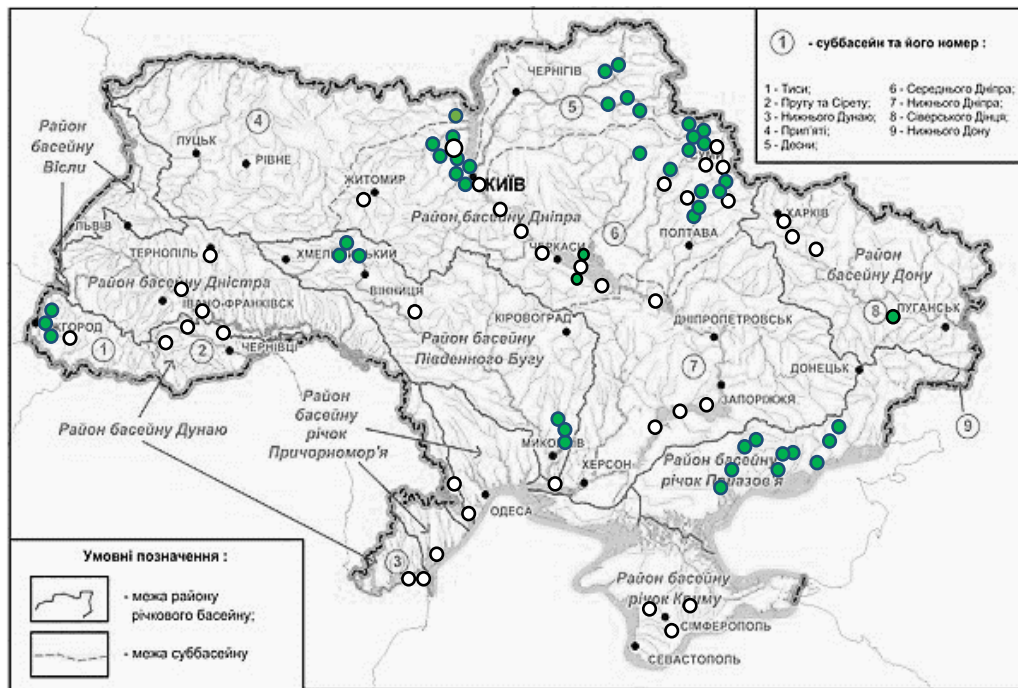


Рис. 1. Мапа району досліджень у басейнах річок на території України з зазначеними станціями відбору проб: власних досліджень (кружки темного кольору) та інших дослідників (кружки білого кольору).

Методи досліджень. Відбір гідробіологічних проб на предмет найпростіших здійснювали стандартними методами у залежності від типу біотопу. В бенталі проби відбирали бентометром (Бабко, 1989), в пелагіалі – батометром Руттнера, для відбору проб в перифіталі вищих водяних рослин користувались методичними розробками (Кузьміна, 2000; Бабко, Кузьміна, 2004).

Вміст кисню, водневий показник (pH), окисно-відновний потенціал (Eh) і температуру води вимірювали за допомогою цифрового багато-параметричного приладу Nash HQ40D з відповідними датчиками Intellical. Вміст легко окислюваних органічних речовин, сполук групи азоту і завислих часток визначали за допомогою спектрофотометра DR3900, а також стандартними хімічними методами (Методы исследования качества воды..., 1990). Прозорість води визначали за допомогою диску Секкі.

Ідентифікацію війчастих найпростіших здійснювали як прижиттєво, так і з використанням тимчасових і постійних препаратів. Для уповільнення руху інфузорій використовували оксипропілцелюлозу (Ковальчук, Бошко, 1979). Виготовлення тимчасових препаратів з забарвленням ядерного апарату війчастих найпростіших здійснювали з застосуванням метилового зеленого і карміну (Роскин, Левинсон, 1957; Foissner, 1991). Виготовлення постійних препаратів з імпрегнацією аргентофільних структур здійснювали з використанням протарголу (Foissner, 1991; Алекперов, 1992; Агамалиев, Манаров, 1995); в окремих випадках використовували методи сріблення Фернандес-Гальяно (Fernandez-Galiano, 1994) і Кляйна (Foissner, 1991). Видову ідентифікацію здійснювали з використанням мікроскопів і луп фірм Leica, Nikon

і Olympus з сучасними системами розширених можливостей світлової оптики (світле/темне поле, фазовий контраст, люмінесценція, інтерференційний контраст). Відео- і фотозйомку інфузорій в прижиттєвому стані здійснювали на мікроскопах Nikon і Olympus в лабораторіях Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАНУ (Київ, Україна), Інституту наук про навколишнє середовище Ягеллонського університету (Краків, Польща), кафедри інженерії середовища Люблінського політехнічного університету (Люблін, Польща). Загальну систему війчастих найпростіших подано згідно з Д. Лінном (Lynn, 2008).

Статистичну обробку та аналіз даних проводили з застосуванням програми R Core Team (2018) і PAST (Hammer, 2001).

ТАКСОНОМІЧНИЙ СКЛАД ТА РІЗНОМАНІТТЯ ВІЛЬНОЖИВУЧИХ ВІЙЧАСТИХ НАЙПРОСТІШИХ КОНТИНЕНТАЛЬНИХ ВОДОЙМ

У розділі представлено узагальнення інформації щодо вивченості та поширення вільноживучих війчастих найпростіших у основних басейнах річок України, починаючи з кінця XIX сторіччя. Подано детальний аналіз видового складу та різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших у різнотипних континентальних водоймах на території України. Географія досліджень охопила практично усі представлені на території України басейни: Дніпра, Дністра, Дунаю, Сіверського Дінця, Південного Бугу, річок Північно-Чорноморського басейну, Приазов'я та водойм Кримського півострова.

Таксономічний склад та різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших основних річкових басейнів України. На підставі узагальнення власних і літературних даних, отриманих протягом понад 100 років досліджень, для фауни вільноживучих війчастих найпростіших континентальних водойм на території України вказано 1192 видів, які належать до 303 родів, 128 родин і 38 рядів з 11 класів типу Ciliophora (рис. 2). За результатами власних досліджень вперше для фауни війчастих найпростіших України виявлено 71 вид, що належить до 56 родів, 44 родин і 9 класів.

Загальна кількість таксонів вільноживучих війчастих найпростіших, виявлених у досліджених басейнах річок України, становила: у басейні Дніпра – 971, басейні Дунаю – 385, басейні Дністра – 261, басейні Сіверського Дінця – 303, у басейні Південного Бугу – 133, у водоймах Криму – 127, в річках Північно-Чорноморського басейну – 109 та Приазов'я – 62.

За результатами порівняння видових складів вільноживучих війчастих найпростіших, найбільшою подібністю за індексом Серенсена характеризувалися басейни річок Дністра і Дунаю – 56 %; між басейнами Дніпра і Дунаю виявлено 47 % подібності, між басейнами Дністра і Сіверського Дінця – 44 %, між басейнами Дністра і Південного Бугу – 40 %. Найменшу подібність відмічено між басейном Дніпра і Південного Бугу (21 %) та водоймами Криму (18 %).

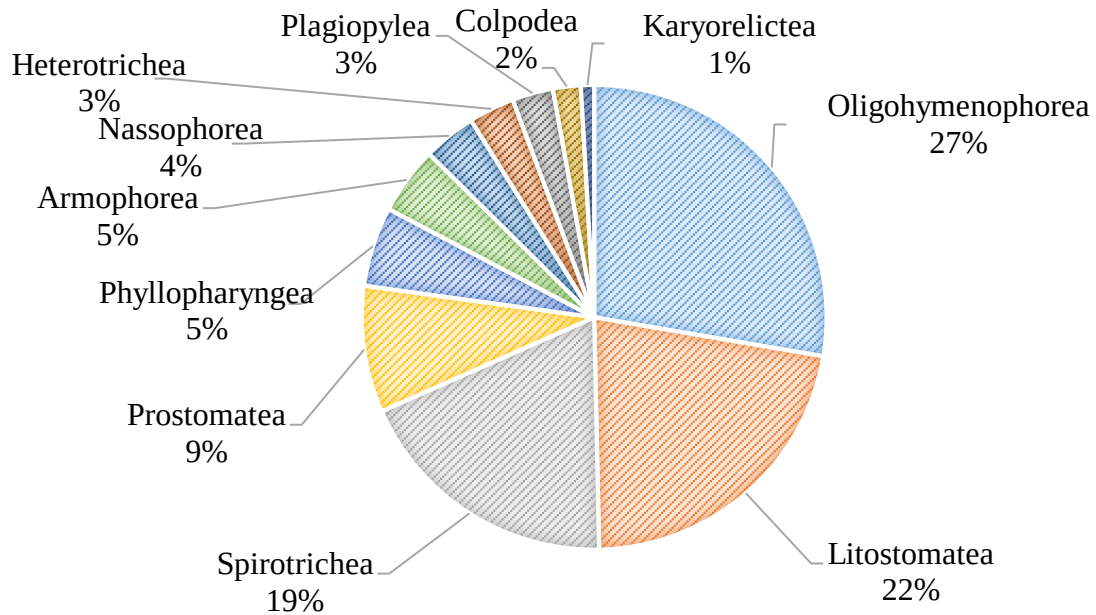


Рис. 2. Розподіл 1192 видів вільноживучих війчастих найпростіших, відмічених у континентальних водоймах України, за класами, згідно з системою Д. Лінна (Lynn, 2008).

Таксономічний склад та різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших різнотипних континентальних водойм. В підрозділі подано детальну характеристику таксономічного складу вільноживучих війчастих найпростіших у різнотипних континентальних водоймах, а також в активному мулі з очисних споруд. За результатами узагальнення даних про видовий склад війчастих найпростіших, найбільше видів виявлено у річках – 592 види, дещо менше – у водосховищах (525 видів), озерах (417), лиманах (310), ставках (257) і струмках (114); найменшою кількістю видів (менше 100) вирізняються: озера солонowodні – 84 види, водойми-охолоджувачі – 47 видів, копанки – 27 видів; в активному мулі з очисних споруд відмічено 73 види. Результат порівняння досліджених різнотипних водойм за видовим складом вільноживучих війчастих найпростіших продемонстрував, що вони характеризуються значною специфічністю, оскільки значення індексу Серенсена варіюють від 31 до 61%. Лише незначна кількість досліджених типів водойм мала коефіцієнти подібності між собою вище 50 %. Закономірно найвищою подібністю характеризувались річки і озера (61 %). Очікуваною була висока подібність між річками і водосховищами (56 %) та між річками і ставками (50 %). Також більше 50 % подібності між болотами і ставками (53 %). Решта типів водойм мала подібність від 10 до 50 %.

Різнноманіття вільноживучих війчастих найпростіших, яке реалізується у водоймах різного типу, є функцією кількості екологічних ніш. Цей факт доводить результат порівняння різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших Дніпра з сукупним різноманіттям цих організмів, виявлених у його допливах і заплавах різного типу (рис. 3).

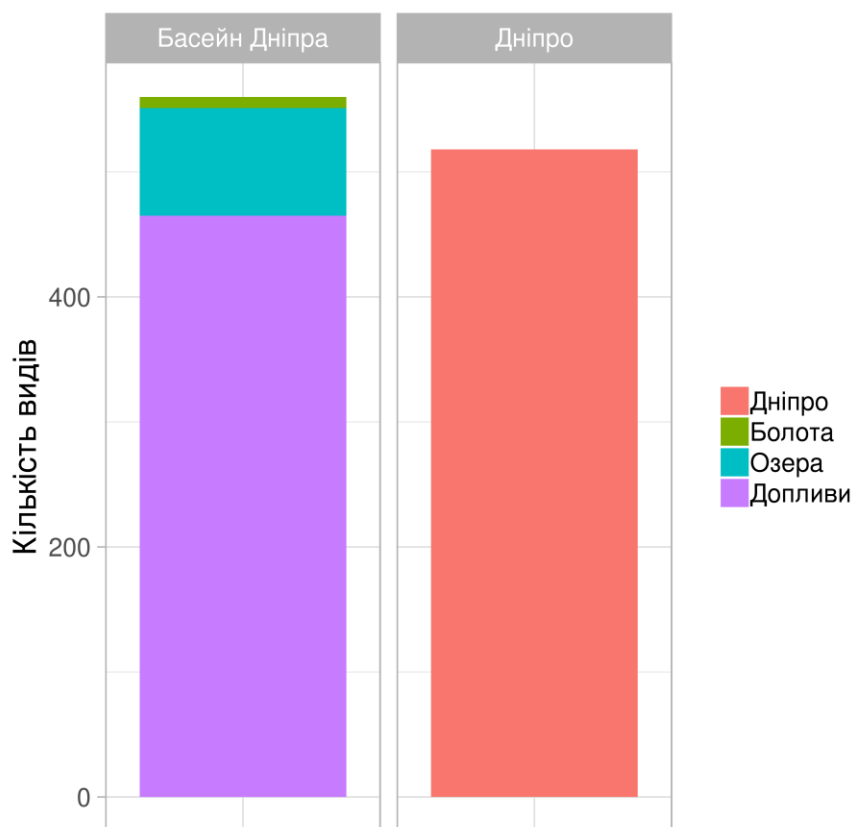


Рис. 3. Загальна кількість видів вільноживучих війчастих найпростіших, виявлених у р. Дніпро та у водоймах його басейну.

Подібність між видовим складом війчастих найпростіших Дніпра та водойм його басейну становить 52 %, що красномовно свідчить на користь тези про важливість збереження різнотипних заплавних водойм і малих річок як рефугіумів, що забезпечують загальне аутентичне різноманіття гідробіонтів річкового басейну.

На підставі узагальнення літературних даних та результатів власних досліджень, у басейнах річок України виявлено близько 80 % відомих видів прісноводних вільноживучих війчастих найпростіших світової фауни, яка на сьогодні налічує біля 1500 морфовидів (Finlay, Esteban, 1998). Високий рівень вивченості фауни вільноживучих війчастих найпростіших України підтверджує як повсюдність їх поширення, так і недостатність підстав для зоогеографічного аналізу їх фауни (Finlay, Esteban, 1998, 2001; Corliss, 2002).

НАСЕЛЕННЯ ВІЛЬНОЖИВУЧИХ ВІЙЧАСТИХ НАЙПРОСТІШИХ КОНТИНЕНТАЛЬНИХ ВОДОЙМ ТА ЙОГО СТРУКТУРА

На підставі багаторічних стаціонарних досліджень показано, що градієнти кисню, температури, вмісту органічних речовин, незалежно від меж біотопів як фізичних полів, обумовлюють напрямок формування ценотичних об'єднань найпростіших, їх дислокацію і розподіл. Доведено, що кисень є основним фактором, який визначає просторову структуру населення війчастих

найпростіших. На основі даних преферентного розподілу популяцій у градієнті кисню виділено різні за рівнем інтеграції ценотичні об'єднання. Виділено два угруповання, які функціонують на різних біохімічних платформах, – аеробне і анаеробне. Представлено аналіз їх видової, біхевіоральної та трофічної структури у прісних водоймах різного типу. Для 154 видів-преферентів чотирьох ценоекоморф встановлено інтервали толерантності в градієнтах кисню і температури.

Умови існування вільноживучих війчастих найпростіших у прісних водоймах. Складність організації гіперпростору водойм є передумовою уявлення про *біотопічний парадокс найпростіших*, згідно з яким найпростіші не залежать від системи просторових координат біотопу, а формують у фізичному гіперпросторі водойм специфічні ценотичні об'єднання, згідно зі скалярними полями фізичних і хімічних факторів. Прикладами таких полів є температура, вміст кисню і т.д. Аналіз поширення популяцій вільноживучих війчастих найпростіших у градієнтах факторів показав більшу кореляцію з киснем і температурою, аніж з вмістом органічних речовин.

На прикладі заплавних водойм проаналізовано багаторічну динаміку і особливості стратифікації кисню в пелагіалі (рис. 4). В умовах модельної водойми нижня межа окислину фіксувалася на глибині 3 м навесні і влітку та на 5 м – восени. Зникнення виразної кисневої стратифікації спостерігалось навесні і восени в періоди апвелінгу. Під час льодоставу в усьому об'ємі озера концентрація кисню знижувалась. Кисневі умови суттєво відрізнялись і в основних біотопах – бенталі, перифіталі та пелагіалі.

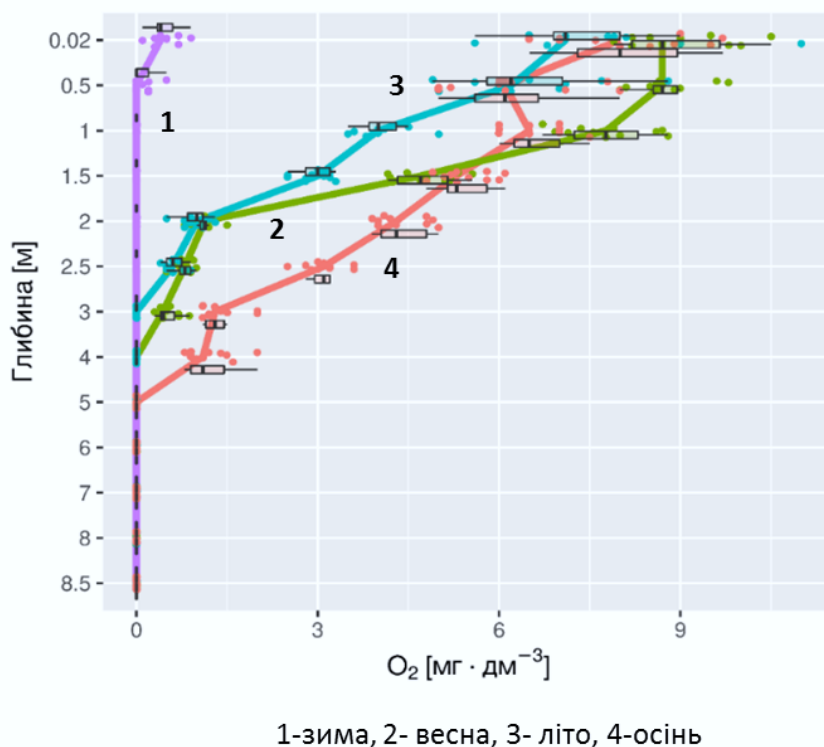


Рис. 4. Вертикальний розподіл кисню у товщі води заплавного озера (басейн р. Ворскла) в різні сезони, за багаторічними спостереженнями.

Виділення угруповань вільноживучих війчастих найпростіших.

Визначення будь-якої структури має базуватись на уявленні про масштаб, в якому вона реалізується. *Гіпероб'єм водойми* розглядали як потенційний біотоп для кожної популяції. Екземпляри одного виду, виявлені у різних типах оселищ, розглядали як єдину популяцію. В аналізі використано усереднені щільності популяцій у кожному з обстежених оселищ.

Для встановлення преференцій видів у градієнті кисню використовували аналіз головних компонент (РСА), який дозволив систематизувати локації (місця), в яких видовий склад найпростіших був подібний між собою. За результатами аналізу популяції мали преференції в різних інтервалах вмісту кисню. Скупчення локацій продемонстрували існування чотирьох груп популяцій війчастих найпростіших, що відрізнялись за потребою у молекулярному кисні або за реакцією уникання умов з розчиненим киснем. Одна група виявлялася у локаціях, де утримувалися переважно безкисневі умови, інші три групи розподілились у градієнті кисню від 0 до 10 мг/л і більше.

Для персоналізації виділених груп, що виокремились за результатами аналізу головних компонент, застосували кластерний аналіз (метод Варда, дистанція Кульчинського). На основі щільності популяцій найбільш поширених видів війчастих найпростіших виділились два кластери (рис. 5). Перший кластер об'єднав виключно аноксифільні види, які формують *анаеробне угруповання*. Другий кластер утворили групи видів з широким діапазоном вимог до вмісту кисню, які об'єдналися в *аеробне угруповання*. Групи, що характеризують вузлову структуру аеробного угруповання, демонструючи його адаптивні можливості у гіперпросторі водойми, розглядали як *ценоекоморфи*. Відповідно, у складі аеробного угруповання виділили три ценоекоморфи, локалізовані у певних інтервалах концентрації кисню – *мікрооксифільну*, *оксифільну* і *евриоксифільну*.

Запропоновано класифікацію двох угруповань вільноживучих війчастих найпростіших – анаеробного і аеробного, кожне з яких фізіономічно індивідуалізоване та реалізує кругообіг речовин і підтримує потік енергії на принципово різних біохімічних платформах.

До складу *аеробного угруповання* увійшли 122 види війчастих найпростіших – представники 7 класів: Oligohymenophorea (48 видів), Spirotrichea (21), Litostomatea (20), Prostomatea (15), Heterotrichea (9), Caryorelictea (5), Phyllopharyngea (4). Найбільшою кількістю видів представлена мікрооксифільна ценоекоморфа – 48 видів, оксифільна – 33 та евриоксифільна – 23 видами. До складу мікрооксифільної ценоекоморфи увійшли види, які надають перевагу вмісту кисню в інтервалі від 2 до 5 мг/л. Види оксифільної ценоекоморфи є преферентами умов з вмістом кисню від 6 до 8 мг/л, а представники евриоксифільної ценоекоморфи мали преференції в локаціях, де вміст кисню мав значну амплітуду коливань – від 10 до 19 мг/л. Види з активного мулу виявляли преференції до умов з вмістом кисню 2–5 мг/л.

Анаеробне угруповання формують 32 види аноксифільної ценоекоморфи. До складу анаеробного угруповання увійшли представники 6 класів: Armophorea (18 видів), Plagiopylea (9), Prostomatea (2), Litostomatea (1 вид), Nassophorea (1) і Oligohymenophorea (1).

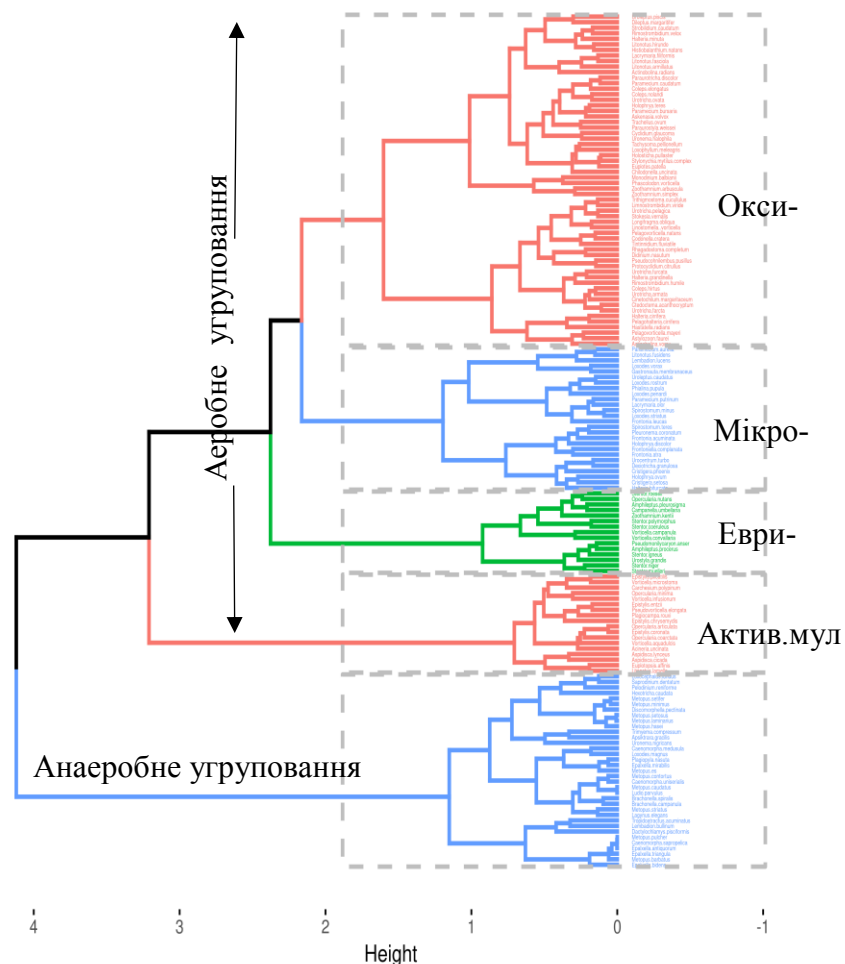


Рис. 5. Дендрограма класифікації популяцій 154 видів вільноживучих війчастих найпростіших в обстежених водоймах (метод Варда, дистанція Кульчинського). Скорочення: окси-, мікро- та евриоксифільна – ценоекоморфи аеробного угруповання.

Біхевіоральна структура угруповань вільноживучих війчастих найпростіших. Морфологічне різноманіття вільноживучих війчастих найпростіших має прояв як у формах клітин та їх лінійних розмірах, так і у складності органел руху та будові ротових апаратів, оснащених системами війок, мембран, мембранел тощо. Усе різноманіття форм традиційно об'єднують у три біхевіоральні групи (екоморфи) – сидячу, повзаючу і плаваючу. Зазвичай екоморфи вважаються адаптаціями до певного типу біотопу – бенталі, перифіталі чи пелагіалі. Натомість, преференції екоморф до умов відповідних біотопів залишаються далеко не очевидними.

Біхевіоральна структура виділених угруповань відрізняється набором екоморф: *аеробне* угруповання представлено трьома екоморфами (рис. 6 А), а у складі *анаеробного* угруповання реалізується дві екоморфи – повзаюча і плаваюча (рис. 6 Б).

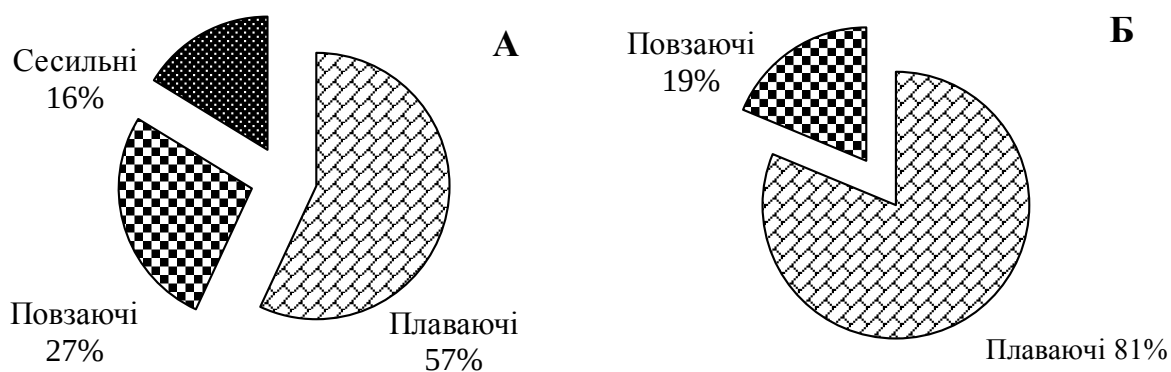


Рис. 6. Біхевіоральна структура (А) аеробного і (Б) анаеробного угруповань.

Аналіз морфології видів двох угруповань і ценоекоморф дав підстави вважати, що екоморфи мають специфічні життєві форми з адапціями до відповідних умов, у першу чергу кисневих. Біхевіоральна структура ценоекоморф аеробного угруповання мала певні відмінності. Мікрооксифільна ценоекоморфа представлена трьома екоморфами з перевагою плаваючих форм (53 %). Абсолютну перевагу (94 %) плаваючі екоморфи мали й у складі оксифільної ценоекоморфи, а представники повзаючої екоморфи в її складі були відсутні. Біхевіоральна структура евриоксифільної ценоекоморфи включає три екоморфи, з перевагою повзаючих форм – 61 %, представники сидячої екоморфи склали 30 %. На фоні високого різноманіття морфологічних адаптацій, представлених в аеробному угрупованні, в анаеробному спостерігається однотипність життєвих форм. Зокрема, у безкисневих умовах присутня специфічна *гвинтоподібна* життєва форма плаваючої екоморфи.

Розглянувши різноманіття адаптивних форм на прикладі екоморф вільноживучих війчастих найпростіших, можна стверджувати, що представники двох угруповань найпростіших еволюціонували у різних умовах середовища і конкурентного напруження, що виразно відбилось на різноманітті їхніх екоморф і життєвих форм.

Трофічна структура угруповань вільноживучих війчастих найпростіших. Трофічна структура аеробного і анаеробного угруповань суттєво відрізняються. Аеробне угруповання представлено п'ятьма трофічними групами: хижаки, омніфаги, бактеріофаги, альгофаги і детритофаги (рис. 7 А). Співвідношення окремих трофічних груп у складі окремих ценоекоморф змінюється в залежності від сезону, внутрішньоводоймних процесів і рівня органічного забруднення та ряду інших чинників. Трофічна структура анаеробного угруповання представлена лише двома групами – бактеріофагами і хижакми. Переважна більшість анаеробних видів належать до бактеріофагів (рис. 7 Б).

Трофічна структура анаеробного угруповання найпростіших є відображенням їх еволюції у середовищі з надзвичайно стабільними і малоконкурентними умовами, які формуються в безкисневих шарах води.

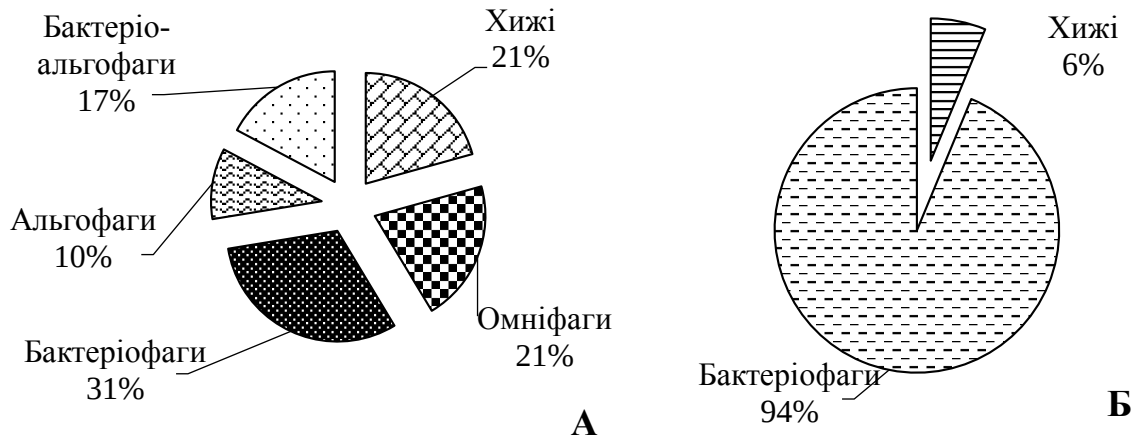


Рис. 7. Трофічна структура двох угруповань вільноживучих війчастих найпростіших: аеробного (А) та анаеробного (Б).

КІЛЬКІСНІ І-ФУНКЦІОНАЛЬНІ ПОКАЗНИКИ УГРУПОВАНЬ ВІЛЬНОЖИВУЧИХ ВІЙЧАСТИХ НАЙПРОСТІШИХ КОНТИНЕНТАЛЬНИХ ВОДОЙМ

Зміни щільності та біомаси вільноживучих війчастих найпростіших у градієнті кисню. Показано, що у пелагіалі заплавного озера на різних глибинах локалізовані ценоекоморфи з двох угруповань, що впливає на розподіл чисельності і біомаси війчастих найпростіших (рис. 8). У період стагнації від поверхні пелагіалі до глибини 2 м поширені переважно представники оксифільної ценоекоморфи аеробного угруповання. На глибині 3–4 м від поверхні формується так зване «рідке дно», у межах якого локалізуються представники мікрооксифільної ценоекоморфи. Саме в межах рідкого дна чисельність і біомаса вільноживучих війчастих найпростіших досягають максимальних значень (рис. 8). З глибини 3–4 м і до дна у товщі води утримуються виключно анаеробні види, що формують специфічну ценотичну структуру – анаеробне угруповання.

Отже, в умовах одного біотопу – пелагіалі реалізується два угруповання найпростіших. Наявність складної вертикальної структури населення війчастих найпростіших, особливості розподілу їх чисельності і біомаси робить малоінформативним застосування методу відбору так званих інтегральних проб і аналізу населення пелагіалі виключно з позиції єдиного угруповання – планктону.

Так само складно організованим є простір і в умовах бенталі, де вглиб 4–5 см донних відкладів співіснують представники двох угруповань – аеробного і анаеробного (рис. 9). Основу чисельності і біомаси в донних відкладах формує мікрооксифільна ценоекоморфа аеробного угруповання. Максимальні чисельності і біомаси зосереджені в 1-см шарі води над дном і в 1-см шарі води між часточками донних відкладів. З глибини 2–3 см у донних відкладах формуються безкисневі умови, в яких поширені представники аноксифільної ценоекоморфи анаеробного угруповання.

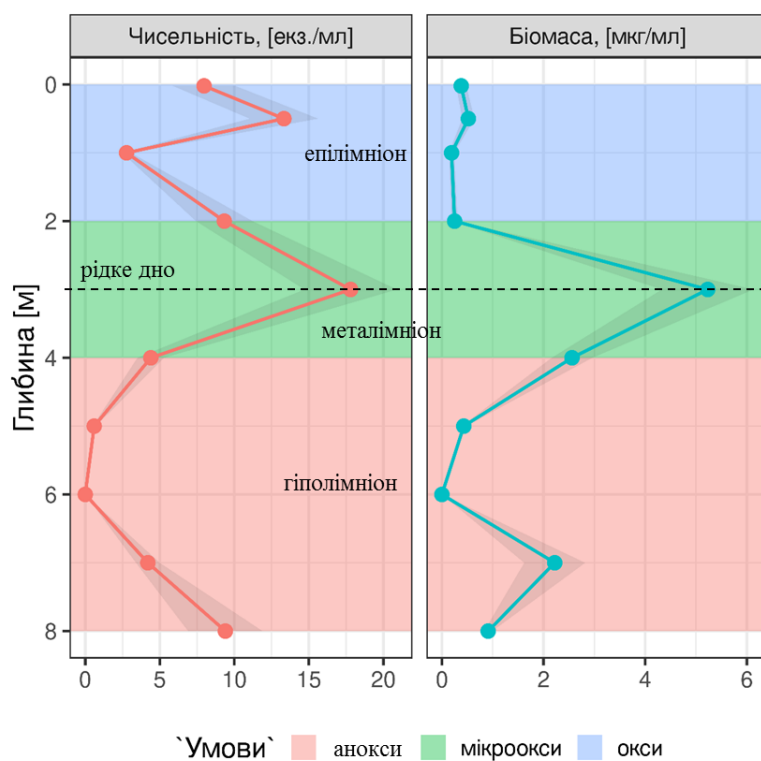


Рис. 8. Розподіл чисельності і біомаси вільноживучих війчастих найпростіших в пелагіалі заплавного озера.

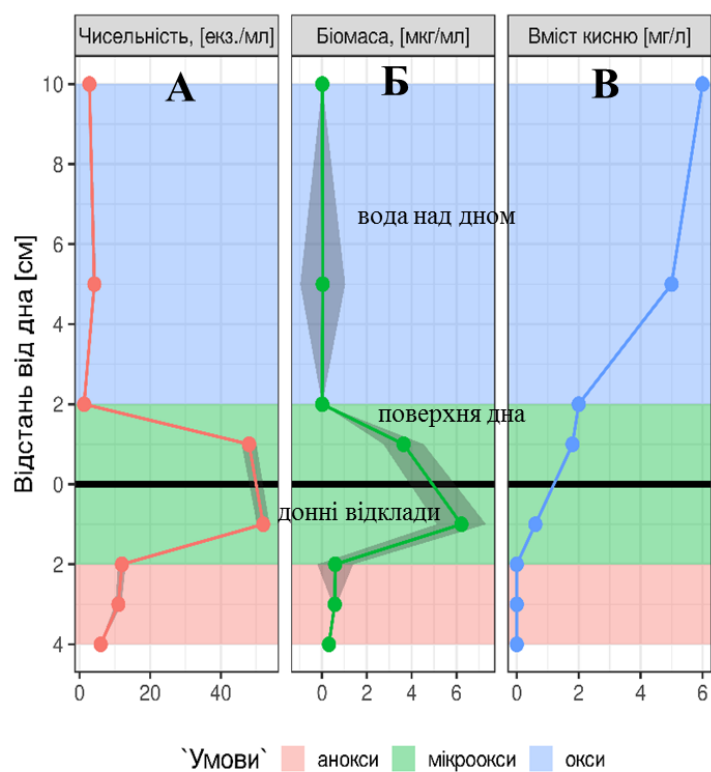


Рис. 9. Розподіл чисельності (А) і біомаси (Б) вільноживучих війчастих найпростіших та вмісту кисню (В) у придонному шарі води та донних відкладах заплавного озера.

Анаеробна деструкція вільноживучих війчастих найпростіших у прісних водоймах. У підрозділі розглянуто питання оцінки вкладу в загальну деструкцію водойм аноксифільних еукаріот, які представлені у континентальних прісних водоймах переважно вільноживучими війчастими найпростішими. Запропоновано *методику розрахунку деструктивної активності* представників анаеробного угруповання з урахуванням особливостей їх метаболізму. Деструкція органічних речовин (ОР) анаеробною інфузорією становить приблизно 18 % від деструкції ОР аеробною інфузорією такої ж маси.

Деструкція вільноживучих війчастих найпростіших аеробного і анаеробного угруповань у градієнті кисню та її сезонні зміни. Показано, що інтенсивність деструкційної активності вільноживучих війчастих найпростіших відрізняється як у сезонному аспекті, так і є залежною від вмісту кисню у водному середовищі (рис. 10).

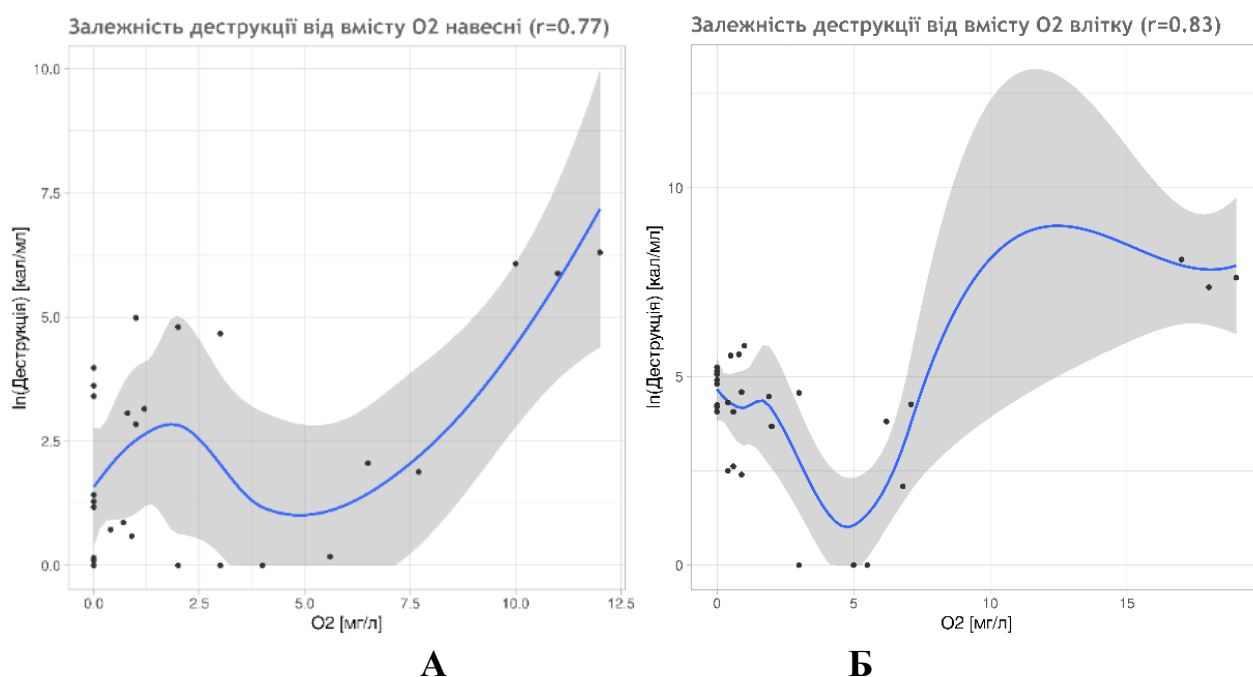


Рис. 10. Деструкція вільноживучих війчастих найпростіших навесні (А) і влітку (Б). Сіра смуга – довірчий інтервал.

Низький рівень інтенсивності деструкції взимку і на початку весни в анаеробних умовах є результатом зниження загальної чисельності і біомаси інфузорій у ці сезони (рис. 11 А). Попри зниження восени температури води, інтенсивність деструкції в цей період залишається на досить високому рівні, що є наслідком активності напрацьованої влітку біомаси найпростіших (рис. 11 А). В аеробних умовах в інтервалах кисню від 0 до 3 мг/л максимальних значень деструкція досягає восени, а мінімальних – навесні та взимку (рис. 11 Б). При цьому інтенсивність деструкції в аеробних умовах на одиницю об'єму влітку і восени удвічі вища, ніж в анаеробних умовах.

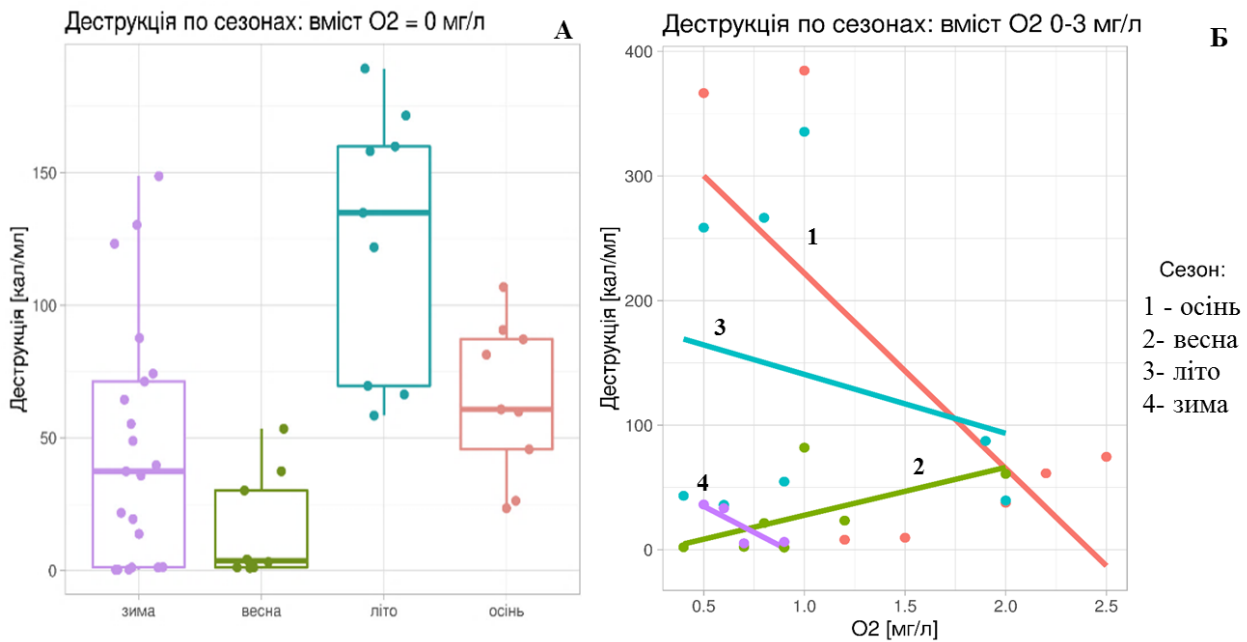


Рис. 11. Сезонні зміни інтенсивності деструкції: в анаеробних (А) і аеробних (Б) умовах.

Виходячи з співвідношення об'ємів біотопів, представлених в озері, розрахували внесок локалізованих в їх межах вільноживучих війчастих найпростіших у загальну деструкцію війчастих найпростіших заплавного озера (рис. 12). Максимальний внесок у деструкцію здійснюють інфузорії пелагіалі, що є закономірним, оскільки пелагіаль займає 98 % об'єму озера. Попри мінімальний об'єм перифіталі (< 1%), завдяки високій функціональній активності, війчасті найпростіші перифіталі вносять вклад у загальну деструкцію інфузорій озера – біля 20 % (рис. 12).

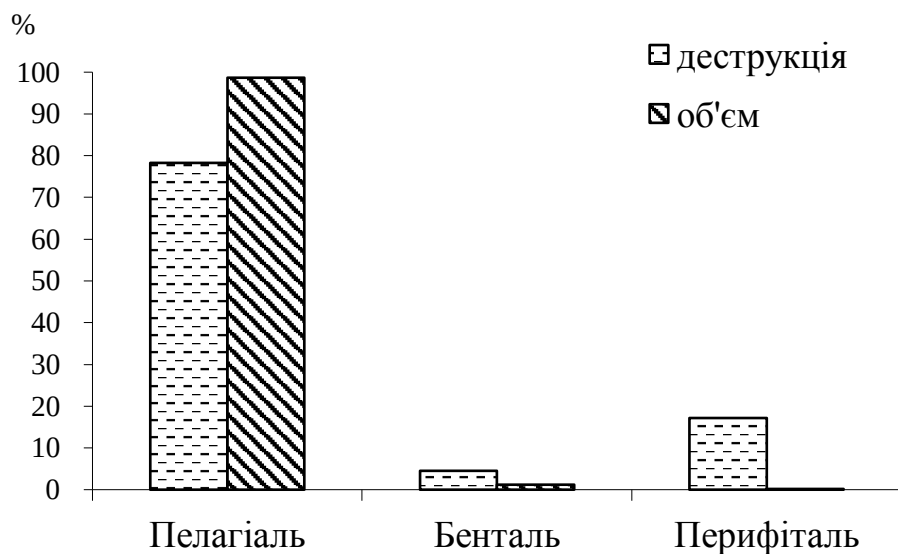


Рис. 12. Співвідношення об'ємів традиційних біотопів та вкладу війчастих найпростіших у загальну деструкцію заплавного озера.

Таким чином, уявлення про локалізацію кожної з ценоекоморф у гіперпросторі гідроекосистеми та їх деструкційні потенціали дають можливість аналізувати і моделювати внутрішньоводоймні процеси та розробляти заходи, спрямовані на їх регулювання.

Сезонні зміни структури угруповань вільноживучих війчастих найпростіших у прісних водоймах. Структура і просторова локалізація ценоекоморф у гіперпросторі водойми залежать від сезонів. Мінімальна структуризація населення вільноживучих війчастих найпростіших має прояв взимку, у період сталої криги. У цей період майже весь гіпероб'єм займає аноксифільна ценоекоморфа (рис. 13 А).

Найбільш структуроване населення інфузорій у гіперпросторі водойми спостерігали наприкінці літа і на початку осені, коли життєві простори присутніх ценоекоморф, локалізованих у найбільш сприятливих для них умовах, мали мінімальне перекривання (рис. 13 Б). Максимально структуроване населення інфузорій наприкінці літа і на початку осені спостерігали й в інших типах водойм.

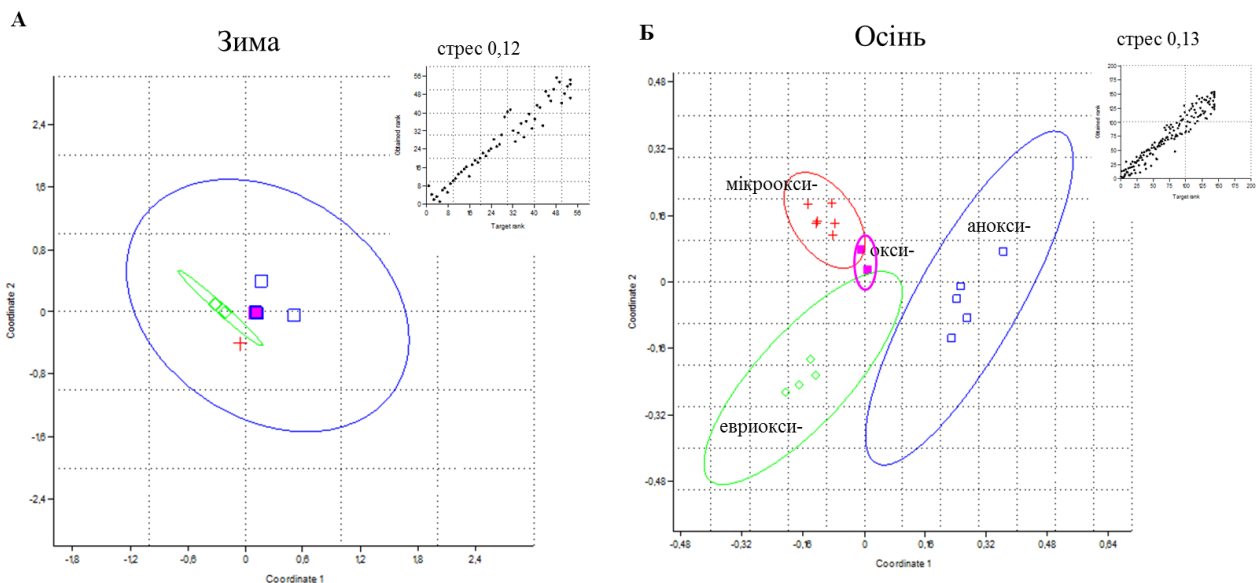


Рис. 13. Просторова структура населення вільноживучих війчастих найпростіших у заплавному озері: в період зимового льодоставу (А) і восени (Б). Позначення ценоекоморф: евриоксифільна, оксифільна, мікрооксифільна і аноксифільна.

СТРУКТУРА УГРУПОВАНЬ ВІЛЬНОЖИВУЧИХ ВІЙЧАСТИХ НАЙПРОСТІШИХ В УМОВАХ РІЗНОТИПНИХ ВОДОЙМ

Угрупування вільноживучих війчастих найпростіших у водоймах різного типу. У континентальних водоймах в основі структурної організації населення вільноживучих війчастих найпростіших лежать кисневий (∇O_2) і температурний (∇T) градієнти, які, у свою чергу, залежать від морфометричних і гідрологічних характеристик водойми та трофічних умов.

Найбільш складно структурованим населення вільноживучих війчастих найпростіших є в мезотрофних і евтрофних озерах та водосховищах глибиною 3 м і більше з безкисневими умовами у профундалі і гіполімніоні. У таких водоймах, завдяки різноманіттю кисневих і трофічних умов, як правило, представлений весь спектр ценотичних структур. Відповідно, в гіперпросторі цих водойм реалізується чотири ценоекоморфи – аноксифільна, мікрооксифільна, оксифільна і евриоксифільна (рис. 14).

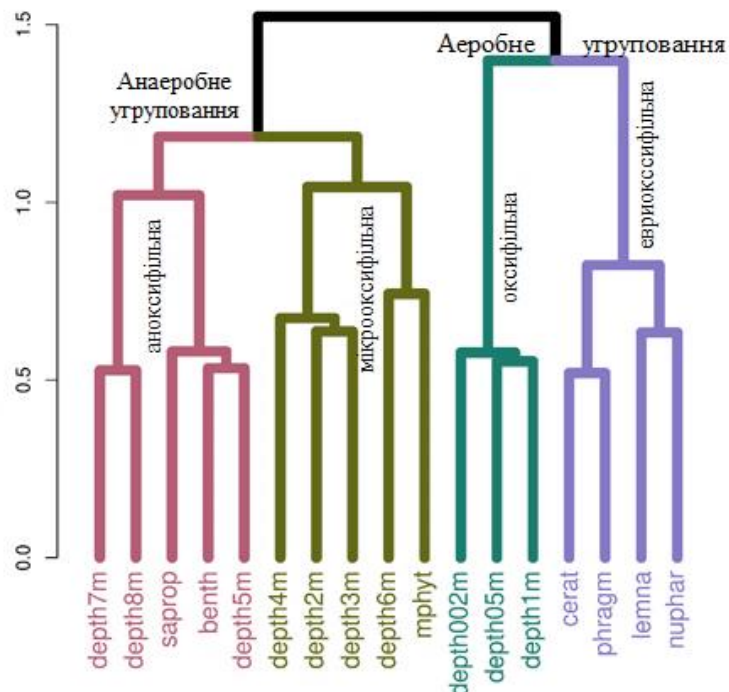


Рис. 14. Структура угруповань вільноживучих війчастих найпростіших в глибоководному заплавному озері (басейн Ворскли). Позначення оселищ: benth – бентос; saprop – сапропель; depth002m, 05m, 1-8m – глибини, м; lemna – ряска; phragm – очерет; nuphar – глечики жовті; mphyt – метафітон; cerat – кушир.

У мілководних озерах, поверхня і товща води яких значно заростає водяними рослинами, різноманіття оселищ зменшується. Як наслідок, у структурі населення вільноживучих війчастих найпростіших не представлена оксифільна ценоекоморфа аеробного угруповання, яка потребує умов зі стабільно високим вмістом кисню, що формуються в епілімніоні (рис. 15). Натомість, представники мікрооксифільної і евриоксифільної ценоекоморф та анаеробного угруповання знаходять у таких озерах сприятливі умови (рис. 15).

У тимчасових водоймах і водоймах з незначним об'ємом, як правило, формується представництво лише мікрооксифільної ценоекоморфи.

На відміну від озер і водосховищ, у турбулентному середовищі потоку відсутнє сприятливе середовище для існування оксифільної ценоекоморфи. Тому у річках і струмках зазвичай реалізується аеробне угруповання, представлене лише двома ценоекоморфами – мікрооксифільною та евриоксифільною. Турбулентність унеможливорює й явище стратифікації і, відповідно, формування стійких анаеробних умов.

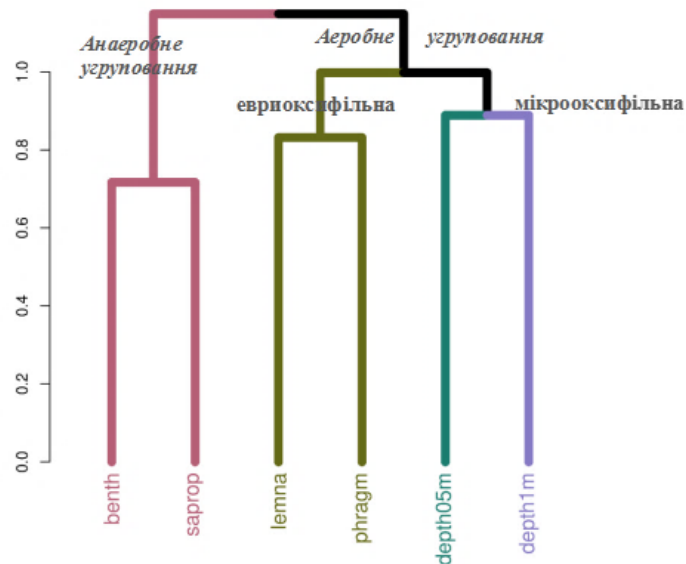


Рис. 15. Структура угруповань вільноживучих війчастих найпростіших в гідроекосистемі мілководного заплавного озера (басейн Ворскли). Позначення оселищ: benth – бентос, saprop – сапропель; depth05m, 1m – глибини, м; lemna – ряска; phragm – очерет.

Аналіз поширення ценоекоморф у водоймах різного типу показав, що існує залежність між рівнем органічного забруднення і структурною організацією населення інфузорій. Зростання рівня органічного забруднення призводить до підвищення трофності та спрощення структури населення найпростіших.

На першому етапі, як правило, зникає оксифільна ценоекоморфа, у подальшому (разом зі значним замуленням і пригніченням розвитку водної рослинності) – евриоксифільна ценоекоморфа. У водоймах з високим рівнем органічного забруднення виявляються тільки представники мікрооксифільної ценоекоморфи (рис. 16).

Таким чином, ценотична структура населення може використовуватися як індикатор якості середовища у різнотипних водоймах.

Вільноживучі війчасті найпростіші активного мулу. Аналіз видової структури вільноживучих війчастих найпростіших активного мулу показав, що усі види належать до *мікрооксифільної* ценоекоморфи *аеробного* угруповання. Високої чисельності вони досягають завдяки сприятливим трофічним і кисневим умовам, які підтримуються технологічним процесом. Однотипність умов середовища з стабілізованою у певному вузькому інтервалі концентрацією кисню є головною причиною високої подібності видового складу інфузорій в активному мулі різних очисних споруд.

Населення війчастих найпростіших активного мулу представлене трьома групами екоморф. У їхньому складі переважають представники сесильної (сидячої) екоморфи (рис. 17 А), яких традиційно розглядають як компонент перифітону, а відтак вони мали б належати до евриоксифільної ценоекоморфи.

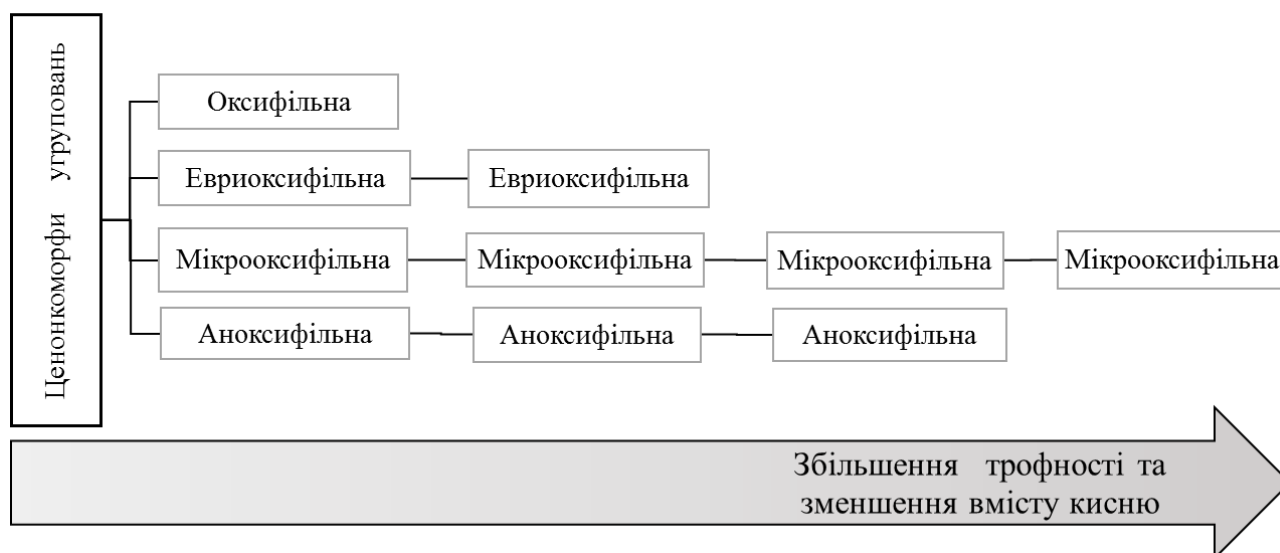


Рис. 16. Зміни структури населення вільноживучих війчастих найпростіших у водоймах з різним рівнем органічного забруднення.

Однак, попри наявність у них морфологічних ознак належності до перифітону, вони не зорієнтовані на існування в перифіталі водяних рослин, а є типовими представниками мікрооксифільної ценоекоморфи. Найбільш типовими колоніальними представниками сесильної екоморфи в активному мулі є *Epistylis plicatilis*, *E. coronata*, *E. entzii*, *Opercularia coarctata*, *O. articulata*, *O. minima*, *O. microdiscum*, *Carchesium polypinum*. Серед одиночних сесильних видів найбільш часто трапляються *Vorticella aquadulcis*, *V. infusionum*, *V. microstoma* та *Pseudovorticella elongata*.

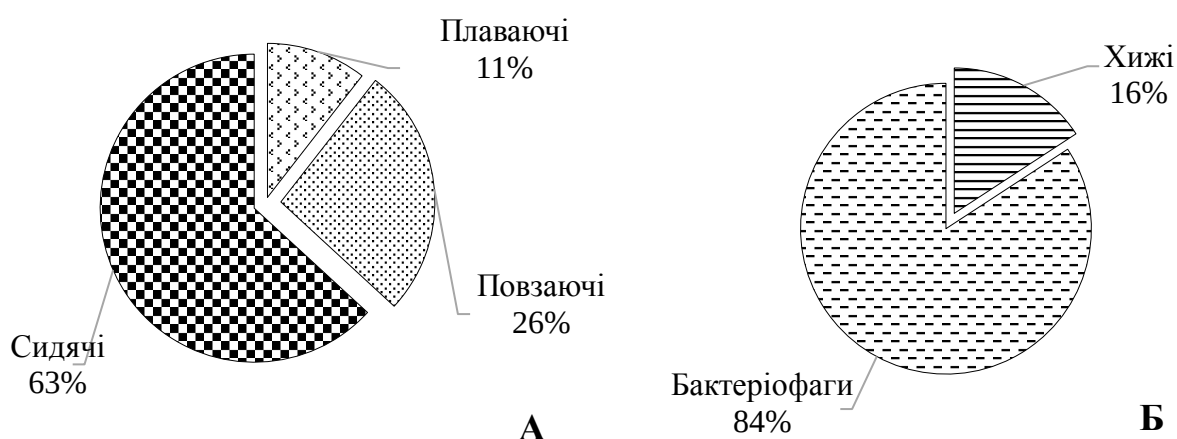


Рис. 17. Структура екоморф населення вільноживучих війчастих найпростіших активного мулу: біхевіоральна (А) і трофічна (Б).

Населення вільноживучих війчастих найпростіших активного мулу представлене переважно бактеріофагами (рис. 17 Б), більшість з яких є сесильними. Типовими повзаючими бактеріофагами активного мулу є *Aspidisca cicada*, *A. lynceus*, *Chilodonella uncinata*; а представником плаваючої екоморфи

бактеріофагів є *Plagiocampa rouxi*. Серед хижаків, що часто трапляються в активному мулі, присутні представники трьох екоморф: повзаючої – *Acinertia uncinata* і *Litonotus lamella*, плаваючої – *Holophrya discolor* та сесильної – *Acineta ornata*, *A. fluviatilis*, *Tokophrya quadripartita*.

Таким чином, параметри екологічних ніш вільноживучих війчастих найпростіших активного мулу детерміновані вузькими діапазонами трофічних і, головне, кисневих умов. Саме жорстка детермінація умов і постійні енергетичні дотації забезпечують існування цієї штучної системи, яка, за усіма ознаками, є полікультурою, реалізованою у промисловому масштабі.

Угрупування вільноживучих війчастих найпростіших в оселищах різного типу. Поширення різних ценоекоморф у гіперпросторі водойм далеко не завжди узгоджується з межами біотопів. У пелагіалі може співіснувати дві або три ценоекоморфи: аноксифільна або мікрооксифільна в гіполімніоні, в металімніоні – мікрооксифільна і оксифільна в епілімніоні. Кількість і локалізація присутніх у пелагіалі ценоекоморф залежить від вертикального розподілу кисню. Розподіл кисню також визначає співіснування мікрооксифільної та аноксифільної ценоекоморф у донних відкладах. Це вносить корективи в уявлення про структурну організацію населення вільноживучих війчастих найпростіших, яка традиційно визначалась межами біотопів.

Аналіз ценотичної структури населення війчастих найпростіших дозволив запровадити метод ценоіндикації стану водних екосистем. Ценотест, застосований для аналізу даних, отриманих з пелагіалі озер Забайкалля (Локоть, 1987), показав, що в пробах товщі води присутнє майже рівне представництво з двох ценоекоморф – мікрооксифільної і оксифільної (рис. 18). Присутність одночасно двох ценоекоморф в інтегральній пробі не дозволяє з'ясувати просторову структуру населення вільноживучих війчастих найпростіших пелагіалі. Натомість, диференційований відбір проб у кожному типі оселищ дозволяє коректно аналізувати розподіл ценоекоморф у гіперпросторі водойми.

Аналіз проб з поверхні вищих водяних рослин з озер Забайкалля (Локоть, 1987) показав високу подібність їх видового складу з складом видів-преферентів евриоксифільної ценоекоморфи (рис. 19). Виділення з високою достовірністю на рослинах лише евриоксифільної ценоекоморфи свідчить про те, що обстежені озера Центрального Забайкалля мають низький рівень забруднення (Локоть, 1987). У водоймах з підвищеним рівнем органічного забруднення у перифіталі вищих водяних рослин відбувається заміщення евриоксифільної ценоекоморфи – мікрооксифільною, що добре фіксується методом ценоіндикації.

Отже, застосування методу ценоіндикації, дозволяє встановлювати кількість і тип присутніх у водоймах ценоекоморф, їх просторову локалізацію і, таким чином, здійснювати експрес-тестування якості середовища.

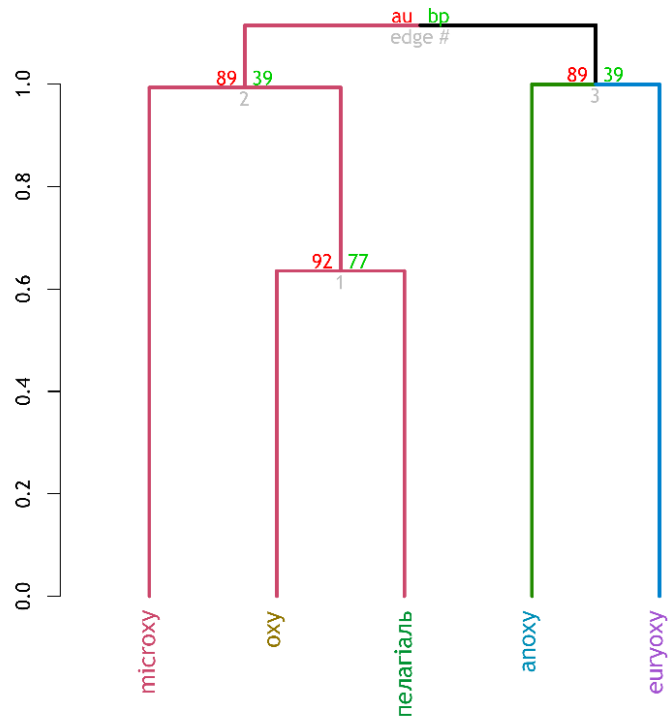


Рис. 18. Результати тестування видового складу інфузорій пелагіалі озера Арахлей (Центральне Забайкалля; Локоть, 1987) щодо їх приналежності до відповідних ценоекоморф. Позначення (тут і на рис. 20): microoxy – мікрооксифільна, oxy – оксифільна, апоху – аноксифільна, еуроху – евриоксифільна.

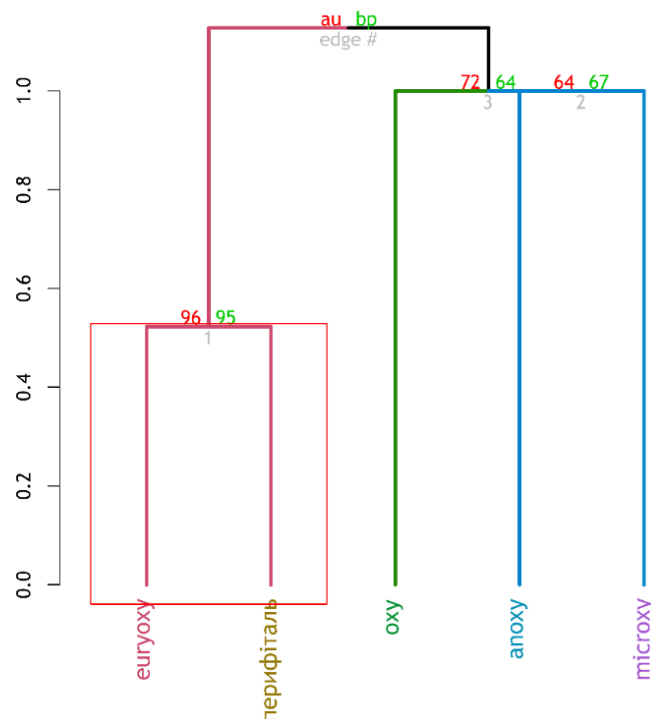


Рис. 19. Результати тестування видового складу інфузорій перифіталі озера Арахлей (Центральне Забайкалля; Локоть, 1987) щодо їх приналежності до відповідних ценоекоморф.

ВИСНОВКИ

На основі досліджень поширення, різноманіття та кількісного розвитку вільноживучих війчастих найпростіших розроблено методологію виділення їхніх ценотичних структур та встановлено закономірності формування угруповань у прісних водоймах різного типу. Виділені угруповання використано як основу для ценоіндикації, яка дозволяє давати експрес-оцінку якості водного середовища і трофічного статусу водойм.

1. У водоймах основних річкових басейнів на території України (Дніпра, Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Сіверського Дінця, басейну річок Причорномор'я, Приазов'я та Криму) зареєстровано 1192 види вільноживучих війчастих найпростіших (Chromista, Ciliophora), які належать до 303 родів, 128 родин, 38 рядів і 11 класів. Вперше для фауни вільноживучих війчастих найпростіших континентальних водойм України вказано 71 вид, що належить до 56 родів, 44 родин, 22 рядів і 9 класів.

2. У басейні Дніпра виявлено 971 вид з 280 родів, 121 родини та 11 класів, в басейні Дунаю – 385 видів з 164 родів, 84 родин та 11 класів, в басейні Сіверського Дінця – 303 види з 143 родів, 80 родин та 11 класів, Дністра – 261 вид з 137 родів, 76 родин та 11 класів, Південного Бугу – 133 види з 75 родів, 53 родин та 11 класів, в басейні річок Криму – 127 видів з 81 роду, 54 родин та 11 класів, в басейні річок Причорномор'я – 109 видів з 72 родів і 53 родин та 10 класів, а також 62 види з 51 роду, 39 родин і 9 класів – у басейні річок Приазов'я.

3. Найбільшою подібністю видового складу війчастих найпростіших за індексом Серенсена характеризуються басейни Дністра і Дунаю – 56 %; між басейнами Дніпра і Дунаю виявлено 47 % подібності, між басейнами Дністра і Сіверського Дінця – 44 %, між басейнами Дністра і Південного Бугу – 40 %. Найменша подібність відмічена між басейном Дніпра і Південного Бугу (21 %) та водоймами Криму (18 %).

4. Найбільшу кількість видів війчастих найпростіших виявлено у річках – 592 види, дещо меншу – у водосховищах – 525 видів, найменшою кількістю видів вирізняються солонowodні озера – 84 види, водойми-охолоджувачі – 47 видів і копанки – 27 видів. В очисних спорудах в умовах активного мулу виявлено 73 види вільноживучих війчастих найпростіших.

5. Розроблено концепцію біотопічного парадоксу найпростіших, яка дозволяє обґрунтувати доцільність і практичну значимість використання єдиної одиниці для розрахунків щільності популяцій вільноживучих війчастих найпростіших, з урахуванням їхнього життєвого простору в умовах оселищ різного типу.

6. Доведено, що кисневі градієнти є визначальними у просторовому розподілі популяцій вільноживучих війчастих найпростіших та формуванні їх ценотичних структур.

7. На основі аналізу якісного і кількісного розвитку популяцій вільноживучих війчастих найпростіших у кисневому градієнті виділено два фізіологічно відмінних угруповання – анаеробне і аеробне, які просторово

розмежовані в гідроекосистемах окисклином і функціонують на принципово різних біохімічних платформах.

8. У складі аеробного угруповання в різних інтервалах кисневого градієнту формуються три ценоекоморфи: мікрооксифільна, оксифільна і евриоксифільна. Оксифільна ценоекоморфа представлена сидячою і плаваючою екоморфами, мікрооксифільна – сидячою, плаваючою і повзаючою, а евриоксифільна ценоекоморфа – сидячою і повзаючою екоморфами.

9. Анаеробне угруповання формується в стійких безкисневих умовах і представлено аноксифільною ценоекоморфою. Анаеробні види мають морфологічні адаптації у вигляді подовжених соматичних війок, зі спіральним розташуванням, які забезпечують гвинтоподібний рух в умовах сапропелю. Серед типових представників аноксифільної ценоекоморфи найбільш поширеними є *Brachonella spiralis*, *Caenomorpha medusula*, *Metopus es*, *Saprodinium dentatum*, *Trimyeta compressum*.

10. Встановлено, що максимальні значення біомаси та деструкції реалізуються влітку в діапазоні концентрацій кисню 13–17 мг/л, в яких існує евриоксифільна ценоекоморфа. Мікрооксифільна ценоекоморфа досягає максимальних значень біомаси і деструкції влітку і восени в діапазоні концентрацій кисню 1–3 мг/л. Оксифільна ценоекоморфа максимальних значень біомаси і деструкції досягає один раз на рік – влітку в діапазоні концентрацій кисню 9–11 мг/л.

11. У безкисневих умовах максимальні значення біомаси і деструкції реалізуються влітку і восени, а протягом зими і на початку весни інтенсивність деструкції знижується в три рази.

12. Аналіз діапазонів толерантності до вмісту кисню 32 представників аноксифільної ценоекоморфи свідчить про існування серед анаеробів видів з толерантністю до вмісту кисню у діапазоні 0–5 мг/л.

13. Застосування методу ценоіндикації дозволяє виявляти і прогнозувати зміни структури населення вільноживучих війчастих найпростіших. В умовах поступового підвищення трофності з структури угруповань на першому етапі зникає оксифільна ценоекоморфа, у подальшому – евриоксифільна, а при критичному навантаженні водойм виявляються тільки представники мікрооксифільної ценоекоморфи.

Список наукових праць, опублікованих за темою дисертації

Колективна монографія

1. Хімко Р.В., Мережко О.І., Бабко Р.В. Малі річки – дослідження, охорона, відновлення. Київ, Ін-т екології, 2003. 380 с. (Обробка та аналіз матеріалу, написання розділів, редагування рукопису).

Статті у фахових виданнях

2. Babko R.V. Infusorian communities of a polluted small river. *Hydrobiol. J.*, Publ. Scripta Technica, Inc. 1996. Vol. 32, № 4. P. 1–9. (Обробка матеріалу, узагальнення результатів, написання статті).

3. Kovalchuk A.A., **Babko R.V.** Respiration by ciliates of various dimensions in conditions of different oxygen concentrations. *Folia biologica* (Krakow). 1997. Vol. 45, № 1-2. P. 35–40. (*Проведення експериментальних досліджень, аналіз даних, написання статті*).

4. Grigorovich I.A., **Babko R.V.** Sessile invertebrates in beds of aquatic macrophytes. Zebra mussels and other aquatic nuisance species; Ed. F.D'Itri, 1997. P. 87–97. (*Узагальнення та аналіз матеріалу, написання розділу*).

5. **Babko R.V.**, Kuzmina T.M. Spatial distribution of ciliates (Protista, Ciliophora) in the River Bityza (Dnieper Basin). *Вестн. зоологии*. 1999. т. 33, № 6. С. 83–89. (*Обробка матеріалу, узагальнення результатів, написання статті*).

6. **Бабко Р.В.**, Кириченко М.Б. До визначення біотопічного преферендуму виду. *Известия Харьковского энтомо. общ-ва*. 2000. т. 8, вып. 2. С. 60–62. (*Аналіз даних, написання статті*).

7. **Babko R.V.**, Kuzmina T.N. Ciliata (Protista, Ciliophora) of Epiphyton of Higher Aquatic Plants in a Small River. *Hydrobiol. J.* 2004. Vol. 40, № 4. P. 22–38. (*Обробка матеріалу, узагальнення результатів, написання статті*).

8. **Бабко Р.В.**, Кузьміна Т.М. Особливості розповсюдження війчастих найпростіших у товщі води заплавного озера. Наукові записки ТНПУ ім. В. Гнатюка. Серія: Біологія. 2005. № 3 (26). С. 23–25. (*Обробка матеріалу, узагальнення результатів, написання статті*).

9. **Babko R.**, Kuzmina T. Effect of dams on hydrological parameters and the structure of benthic molluscs: case study in Dnieper river basin. *Ecohydrology Hydrobiology*. 2009. Vol. 9, № 2–4. P. 159–164. DOI: 10.2478/v10104-010-0015-y (*Узагальнення матеріалів, написання статті*).

10. Pajdak-Stós A., Fiałkowska E., Fyda J., **Babko R.** Resistance of nitrifiers inhabiting activated sludge to ciliate grazing. *Water Science & Technology*. 2010. Vol. 61, № 3. P. 573–580. DOI: 10.2166/wst.2010.868 (*Проведення експериментів, обробка матеріалу на предмет війчастих найпростіших, аналіз даних*).

11. Jaromin-Glen K., **Babko R.**, Lagod G. Liczebność pierwotniaków w poszczególnych urządzeniach oczyszczalni ścieków „Hajdów” na tle zmian stężeń azotu. *Proceedings of ECOpole*. 2010. Vol. 4, № 2. P. 403–408. (*Ідея експерименту, обробка проб, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).

12. **Babko R.**, Fyda J., Kuzmina T., Hutorocicz A. Ciliates on the macrophytes in industrially heated lakes (Kujawy Lakeland, Poland). *Vestnik zoologii*. 2010. Vol. 44, № 6. P. 483–493. DOI: 10.2166/wst.2010.868 (*Збір та обробка матеріалу, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).

13. **Babko R.**, Lagod G., Jaromin-Glen K. Abundance and structure of ciliated protozoa community at the particular devices of “Hajdow” WWTP. *Rocznik Ochrona Srodowiska*. 2012. Т. 14. P. 56–68. ISSN 1506-218X (*Обробка проб, аналіз та узагальнення результатів, написання статті*).

14. Lagod G., **Babko R.**, Jaromin-Glen K., Kuzmina T. Zmiany w strukturze zbiorowiska pierwotniakow osadu czynnego w zrozniczowanych warunkach tlenowych. *Proceedings of ECOpole*. 2012. Vol. 6, № 1. P. 297–303. DOI: 10.2429/proc.2012.6(1)041 (*Обробка проб, аналіз та узагальнення результатів, написання статті*).

15. Jaromin-Glen K., **Babko R.**, Lagod G., Sobczuk H. Community composition and abundance of protozoa under different concentration of nitrogen compounds at “Hajdow” wastewater treatment plant. *Ecol Chem Eng.*, S. 2013. Vol. 20, № 1. P. 127–139. DOI: 10.2478/eces-2013-0010 (*Ідея експерименту, обробка проб, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).
16. **Babko R.**, Lagod G., Jaromin-Glen K. Analysis of the periphyton communities at the municipal wastewater treatment plant – case study. *Ecol Chem Eng.*, A. 2014. Vol. 21, № 4. P. 403–414. DOI: 10.2428/ecea.2014.21(4)32 (*Обробка проб, аналіз та узагальнення результатів, написання статті*).
17. **Babko R.**, Kuzmina T., Jaromin-Glen K., Bieganski A. Bioindication assessment of activated sludge adaptation in a lab-scale experiment. *Ecol Chem Eng.*, S. 2014. Vol. 21, № 4. P. 605–616. DOI: 10.1515/eces-2014-0043 (*Ідея експерименту, обробка проб, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).
18. **Babko R.**, Kuzmina T., Lagod G., Jaromin-Glen K. Changes in the structure of activated sludge protozoa community at the different oxygen condition. *Chem Didact Ecol Metrol.* 2014. Vol. 19, № 1–2. P. 87–95. DOI: 10.1515/cdem-2014-0008 (*Ідея експерименту, обробка проб, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).
19. **Babko R.**, Kuzmina T., Łagód G., Jaromin-Gleń K. The periphyton communities of a municipal wastewater treatment plant. *Proceedings of ECOpole.* 2015. Vol. 9, № 1. P. 13–17. DOI: 10.2429/proc.2015.9(1)001 (*Ідея експерименту, обробка проб, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).
20. Fyda J., **Babko R.**, Fiałkowska E., Pajdak-Stós A., Kocerba-Soroka W., Sobczyk M., Sobczyk Ł. Effect of high levels of the rotifer *Lecane inermis* on the ciliate community in laboratory-scale sequencing batch bioreactors (SBRs). *European Journal of Protistology.* 2015. Vol. 51, № 5. P. 470–479. (*Обробка проб на предмет війчастих найпростіших, статистична обробка та аналіз даних*).
21. **Babko R.**, Kuzmina T., Pliashchnik V., Łagód G., Fyda J. Anaerobic Ciliates in Activated Sludge Communities. *Rocznik Ochrona Środowiska.* 2016. Vol. 18. P. 733–745. (*Ідея дослідження, узагальнення результатів, написання статті*).
22. **Babko R.**, Kuzmina T., Suchorab Z., Widomski M., Franus M. Influence of treated sewage discharge on the benthos ciliate assembly in the lowland river. *Ecol Chem Eng.*, S. 2016. Vol. 23, № 3. P. 461–471. DOI: 10.1515/eces-2016-0033 (*Обробка проб, узагальнення матеріалів, написання статті*).
23. Łagód G., **Babko R.**, Jaromin-Glen K., Kuzmina T., Bieganski A. Biofilm communities in successive stages of municipal wastewater treatment. *Environmental Engineering Science.* 2016. Vol. 33, № 5. P. 306–316. DOI: 10.1089/ees.2014.0511 (*Узагальнення матеріалів, написання статті*).
24. **Babko R.**, Jaromin-Glen K., Łagód G., Pawłowska M., Pawłowski A. Effect of drilling mud addition on activated sludge and processes in sequencing batch reactors. *Desalination and water treatment.* 2016. Vol. 57, № 3. P. 1490–1498. DOI: 10.1080/19443994.2015.1033137 (*Ідея дослідження, обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).
25. Stastna G., Stransky D., Kabelkova I., **Babko R.** Simplified sampling of benthic macroinvertebrates from small streams. *Proceedings of ECOpole.* 2016. Vol.

10, № 2. P. 517–522. DOI: 10.2429/proc.2016.10 (1) 084 (*Узагальнення матеріалів, написання статті*).

26. **Babko R.**, Kuzmina T., Łagód G., Jaromin-Gleń K., Danko Y., Pawłowska M., Pawłowski A. Short-term influence of drilling fluid on ciliates from activated sludge in sequencing batch reactors. *Journal of Environmental Quality*. 2017. Vol. 46, № 1. P. 193–200. DOI: 10.2134/jeq2016.09.0332. (*Ідея дослідження, обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

27. **Babko R.**, Jaromin-Gleń K., Łagód G., Danko Y., Kuzmina T., Pawłowska M., Pawłowski A. Short Term Influence of Drilling Fluids of Two Types on Wastewater Treatment Rate and Eukaryotic Organisms of Activated Sludge in Sequencing Batch Reactors. *Journal of Environmental Quality*. 2017. Vol. 46, № 4. P. 714–721. DOI:10.2134/jeq2017.05.0184 (*Ідея дослідження, обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

28. Pliashchynk V., Danko Y., Łagód G., Drewnowski J., Kuzmina T., **Babko R.** Ciliated protozoa in the impact zone of the Uzhgorod treatment plant. *E3S Web of Conferences*. 2018. Vol. 30, N 02008. P. 1–7. doi.org/10.1051/e3sconf/20183002008 (*Узагальнення результатів, написання статті*).

29. Majerek D., Duda S., **Babko R.**, Widomski M.K. Statistical analysis of the water pollution indicators pertaining to treated municipal sewage introduced to the river. *MATEC Web of Conferences*. 2019. Vol. 252, N 09009. P. 1–4. doi.org/10.1051/matecconf/201925209009 (*Узагальнення результатів, написання статті*).

Наукові праці в інших виданнях

30. **Бабко Р.В.**, Ковальчук А.А., Кузьміна Т.Н. Влияние некоторых абиотических факторов среды на таксоценозы свободноживущих инфузорий. *Вестник Сумского гос. ун-та*. 1994. № 1. С. 130–134. (*Обробка матеріалу, узагальнення даних, написання статті*).

31. **Бабко Р.В.**, Ковальчук А.А. Экспериментальное изучение энергобюджета пресноводных свободноживущих инфузорий. *Вестник Сумского гос. ун-та*. 1994. № 2. С. 106–110. (*Проведення експерименту, обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

32. **Бабко Р.В.** Війчасті найпростіші річки Либідь. Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини. К., 1996. С. 237–239. (*Обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

33. Григорович И.А., **Бабко Р.В.** Сессильные беспозвоночные в обрастаниях водных макрофитов. *Вестник экологии*. 1996. № 1-2. С. 199–208. (*Обробка матеріалу, узагальнення даних, написання статті*).

34. **Бабко Р.В.**, Кузьміна Т.М. Фауна інфузорій (Protozoa: Ciliophora) річки Битиці і супутніх заплавлених водойм. Вакалівщина : зб. наук. праць. Суми: СумДПІ, 1998. С. 4–20. (*Обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

35. **Бабко Р.В.**, Кузьміна Т.М. Війчасті найпростіші (Protista, Ciliophora) річки Охтирки. Природничі науки : зб. наук. праць. Суми: СумДПУ, 2003. С. 199–206. (*Обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

36. Дубровський Ю.В., **Бабко Р.В.**, Дубровська Л.Д. Оцінка стану річки

Ворскла в районі впадіння річки Охтирка. Зб. наук. праць Полтавського державного педагогічного ун-ту імені В.Г. Короленко. Серія «Екологія. Біологічні науки». Вип. 58. Полтава, 2007. С. 133–138. (*Узагальнення матеріалів, написання статті*).

37. Fyda J., **Babko R.** Prosty klucz do oznaczania orzęsków osiadłych (Peritrichia) najczęściej występujących w osadzie czynnym. *Forum eksploatatora*. 2007. Р. 27–30. (*Аналіз та узагальнення матеріалу, написання статті*).

38. Pajdak-Stos A., Fialkowska E., Fyda J., **Babko R.** Jeszcze o nityfikacji oczami biologa. Sukcesja nityfikatorów w nowo otwartej oczyszczalni ścieków. *Forum eksploatatora*. 2010. Р. 32–35. (*Обробка проб, узагальнення даних*).

39. **Бабко Р.В.** Вплив порушення проточності на кількісний розвиток губок (Porifera). Актуальні проблеми дослідження довкілля. Зб. наук. праць: матеріали V Міжнар. наук. конф. (23-25 травня 2013). т. 1. Суми: СумДПУ, 2013. С. 151–155. (*Обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

40. **Бабко Р.В.**, Довгаль І.В., Кузмина Т.Н. Рецензия на кн.: И.Х. Алекперов. Свободноживущие инфузории Азербайджана (экология, зоогеография, практическое значение). *Вестник зоологии*. 2013. т. 47, № 2. С. 189–190. (*Аналіз матеріалу, написання рецензії*).

Матеріали конференцій та тези доповідей

41. **Бабко Р.В.**, Хімко Р.В. Вплив зарегульованості русел на екосистеми малих річок. *Природокористування в Україні: тези колоквиуму «Надзвичайні екологічні ситуації: аналіз та перспективи подолання»* (28 вересня – 1 листопада 1993). Кривий Ріг, 1993. С. 30. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

42. **Бабко Р.В.**, Хімко Р.В. Деякі загальні проблеми, пов'язані з сучасним станом малих річок. *Екологія і освіта: проблеми теорії і практики*: матеріали міжнар. наук.-практ. конф. (28 вересня – 1 жовтня 1993). Т. II. Умань, 1994. С. 3–5. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

43. Хімко Р.В., **Бабко Р.В.** Вплив морфоперебудов русел малих річок на їх екосистеми. І з'їзд гідроекологічного товариства України (16 – 19 листопада 1993). Київ, 1994. С. 55.

44. **Бабко Р.В.**, Кузьмина Т.Н. Ресничные простейшие в условиях дефицита кислорода. Тезисы докладов науч.-техн. конф. преподавателей, сотрудников и студентов СумГУ. Сумы: СумГУ, 1995. С. 125. (*Обробка матеріалу та аналіз даних, написання публікації*).

45. **Babko R.**, Kuzmina T. Ciliated Communities in Small Rivers of the Ukraine. Programme & Abstracts of IV International Symposium “River Bottom” (27 – 30 August 1996). Brno, 1996. Р. 58. (*Обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).

46. **Babko R.**, Kuzmina T., Gromova J. Ciliate and rotifer taxocoenoses in the small river with artificially changed hydrological regimen. XVII Zjazd Hydrobiologów Polskich: materialy zjazdowe (8 – 11 września 1997). Poznan, 1997. Р. 115. (*Обробка матеріалу та аналіз даних, написання публікації*).

47. **Бабко Р.В.**, Кузьмина Т.Н. Состояние гидроекосистемы реки Ворсклы. *Проблеми р. Ворскли*: матеріали міжнар. наук.-практ. семінару. Охтирка, 2002. С. 15–16. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

48. **Бабко Р.В.**, Кузьмина Т.Н. Состояние пойменных озер реки Ворсклы. *Проблеми р. Ворскли: матеріали міжнар. наук.-практ. семінару*. Охтирка, 2002. С. 17–18. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).
49. **Бабко Р.В.**, Кузьміна Т.М., Нечаєва І.А. Особенности розповсюдження війчастих найпростіших (Protista, Ciliophora) у заплавному озері. Матеріали науч.-техн. конф. преподавателей, сотрудников, аспирантов и студентов инженеров ф-та СумГУ. Сумы: СумГУ, 2002. С. 27–29. (*Обробка матеріалу та аналіз даних, написання публікації*).
50. **Бабко Р.В.**, Кузьмина Т.Н. Особенности распределения ресничных простейших в мелководном евтрофном пойменном озере. *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы II междунар. науч. конф.* (22–26 сентября 2003). Минск: БГУ, 2003. С. 396–399. (*Обробка матеріалу та аналіз даних, написання публікації*).
51. **Babko R.**, Kuzmina T., Fyda J. Struktura przestrzenna i bioróżnorodność orzęsków w jeziorze Mikorzyńskim w okolicach Konina. XX zjazd hydrobiologów polskich: streszczenia wystąpień (5–8 September 2006). Toruń, 2006. P. 69. (*Обробка проб, аналіз даних, написання публікації*).
52. Fyda J., Kuzmina T., **Babko R.** Struktura zespołów orzęsków peryfitonowych na roślinach wodnych w podgrzanych jeziorach Konińskich. XX zjazd hydrobiologów polskich: streszczenia wystąpień (5–8 September 2006). Toruń, 2006. P. 97. (*Обробка проб, аналіз даних, написання публікації*).
53. Fiałkowska E., Pajdak Stós A., Fyda J., **Babko R.** Can protists influence nitrifiers' morphology in activated sludge? II International Conference on Environmental, Industrial and Applied Microbiology (BioMicroWorld2007): Book of Abstracts. (28 November – 1 December 2007). Seville, 2007. P. 131. (*Обробка проб, аналіз даних, написання публікації*).
54. Fyda J., Pajdak-Stós A., Fiałkowska E., **Babko R.** Can selective grazer pressure enhance filamentous bacteria growth in activated sludge? II International Conference on Environmental, Industrial and Applied Microbiology (BioMicroWorld2007): Book of Abstracts. (28 November – 1 December 2007). Seville, 2007. P. 132. (*Обробка проб, аналіз даних, написання публікації*).
55. **Babko R.**, Fyda J. Zbiorowiska orzęsków w osadzie czynnym oczyszczalni ścieków Polski Południowej. 21 Zjazd Hydrobiologów Polskich : materiały zjazdowe (9–12 września 2009). Lublin, 2009. P. 110. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).
56. **Babko R.** Jeziora zalewowe zasilane rzekami płynącymi przez tereny zurbanizowane i rolnicze. *Ochrona i kształtowanie środowiska przyrodniczego na terenach wiejskich: Ogólnopolska конф. naukowa* (21–22 czerwca 2010). Lublin–Urszulin, 2010. P. 8. (*Обробка проб, узагальнення даних, написання статті*).
57. **Бабко Р.**, Кузьмина Т. Количественный учет ресничных простейших (Protista, Ciliophora) в эпифитали высших водных растений. 4-й Междунар. симпозиум «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем»: тезисы докладов (17–21 октября 2011). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. С. 11. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).
58. **Бабко Р.** Лагуд Г., Яромин К. Динамика численности инфузорий (Protista, Ciliophora) в условиях лабораторного аэротенка. 4-й Международный

симпозиум «Экология свободноживущих простейших наземных и водных экосистем»: тезисы докладов (17–21 октября 2011). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2011. Р. 37. (Обробка проб, аналіз даних, написання публікації).

59. Łagód G., **Babko R.** Związek pomiędzy liczebnością pierwotniaków w poszczególnych urządzeniach oczyszczalni ścieków „Hajdów” a zmianami stężenia związków azotu. *Kompleksowe i szczegółowe problemy inżynierii środowiska: X Ogólnopolska Konferencja Naukowa*. Koszalin-Darłowo, 2011. Р. 262. (Обробка проб, аналіз даних, написання публікації).

60. Кузьмина Т.Н., Лаврик О.М., **Бабко Р.В.** Організми активного мулу з очисних споруд м. Суми. *Сучасні технології у промисловому виробництві: матеріали II Всеукр. міжвуз. наук.-техн. Конф.* (17–20 квітня 2012). СумДУ, 2012. С. 76. (Узагальнення матеріалу, написання публікації).

61. **Babko R.**, Kuzmina T., Jaromin-Gleń K.M., Bieganski A. Różnorodność organizmów eukariotycznych osadu czynnego w warunkach laboratoryjnego bioreaktora SBR. *Міжнар. наук.-практ. конф. «Технології очищення води. Технічні, біологічні та екологічні аспекти»: збірник тез* (3-5 грудня 2013). Київ, 2013. С. 123–124. (Обробка проб, узагальнення даних, написання публікації).

62. **Бабко Р.В.**, Яромин-Глень К., Кузьмина Т.Н. Формирование биологической пленки в условиях SBR. *Сучасні технології у промисловому виробництві: матеріали III Всеукр. міжвуз. наук.-техн. конф.* (22–25 квітня 2014). Ч. 2. Суми: СумДУ, 2014. С. 25–26. (Узагальнення матеріалу, написання публікації).

63. Яромин-Глень К., Кузьмина Т.Н., **Бабко Р.В.** Моделирование процесса очистки стоков в реакторах типа SBR. *Сучасні технології у промисловому виробництві: матеріали III Всеукр. міжвуз. наук.-техн. конф.* (22–25 квітень 2014). Ч. 2. Суми: СумДУ, 2014. С. 70–71. (Узагальнення матеріалу, написання публікації).

64. **Babko R.**, Kuzmina T., Łagód G. Inundation as determinant of water quality and biodiversity in floodplain lakes. *Wody przejściowe: XXI Ogólnopolskie Warsztaty Bentologiczne* (8-10 maja 2014). Elbląg-Sztutowo, 2014. Р. 39. (Узагальнення матеріалу, написання публікації).

65. Fyda J., **Babko R.**, Fiałkowska E., Pajdak-Stós A., Kocerba-Soroka W., Sobczyk M., Sobczyk Ł. Effect of high *Lecane inermis* rotifers abundance on activated sludge biocenosis. VII ECOP – ISOP Joint Meeting (5–10 September 2015). Seville, 2015. Р. 131. (Обробка проб, аналіз даних, написання публікації).

66. Кузьміна Т.М., Корчан Г.Л., **Бабко Р.В.** Сучасні стандарти оцінки стану водойм. *Сучасні технології у промисловому виробництві: Матеріали наук.-техн. конф. викладачів, співробітників, аспірантів і студентів ф-ту технічних систем та енергоефективних технологій* (14–17 квітня 2015). Ч. 2. Суми: СумДУ, 2015. С. 163–164. (Узагальнення матеріалу, написання публікації).

67. **Бабко Р.В.**, Кузьміна Т., Дуда С., Добровольська А., Лагуд Г. Оптимізація методу підрахунку організмів в активному мулі. *Water Supply and Wastewater Removal. Designing, construction, operation and monitoring: Proceedings of the I International Scientific–Technical Conference* (4–6 November 2015). Lviv, 2015. Р. 55–56. (Аналіз даних та узагальнення матеріалу, написання публікації).

68. **Бабко Р.В.**, Кузьміна Т., Яромін-Глень К., Лагуд Г. Оцінка стабільності функціонування активного мулу. *Water Supply and Wastewater Removal. Designing, construction, operation and monitoring: Proceedings of the I International Scientific–Technical Conference (4–6 November 2015)*. Lviv, 2015. P. 93–95. (*Аналіз даних та узагальнення матеріалу, написання публікації*).

69. **Babko R.**, Suchorab Z., Widomski M.K., Franus M. Wpływ ścieków z oczyszczalni miejskiej na strukturę zespołu orzęsek bentosowych w rzece na terenach nizinnych. *Чиста вода. Фундаментальні, прикладні та промислові аспекти: матеріали IV Міжнар. наук.-практ. конф. (26–28 жовтня 2016)*. Київ: Вид. дім «КІЙ», 2016. С. 21. (*Обробка проб, аналіз даних, написання публікації*).

70. Кузьміна Т.М., Спориш О.О., Лагуд Г., **Бабко Р.В.** Фактори впливу на стан річки Сумки на території міста Суми. *Сучасні технології у промисловому виробництві: матеріали наук.-техн. конф. викладачів, співробітників, аспірантів і студентів ф-ту технічних систем та енергоефективних технологій (18–21 квітня 2017)*. Ч. 2. Суми: СумДУ, 2017. С. 148–149. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

71. Кузьміна Т.М., Спориш О.О., **Бабко Р.В.** Сучасний стан річки Сумки на території міста Суми. *Сучасні технології у промисловому виробництві: матеріали V Всеукр. міжвуз. наук.-техн. конф. (17–20 квітня 2018)*. Суми: СумДУ, 2018. С. 212–213. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

72. Jaromn-Gleń K., **Babko R.**, Łagód G., Bieganski A. Redox potential during the laboratory SBR stable work stage. 16th International Workshop for Young Scientists “BioPhys Spring 2017”: Book of Abstract. (May 31 – June 3 2017). Lublin, 2017. P. 51–52. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

73. **Бабко Р.В.**, Берест З.Л., Дубровський Ю.В., Кузьміна Т.М., Мильників О.П. Найпростіші та безхребетні дуплових водойм Голосіївського національного природного парку. *Охорона, збереження та відтворення біорізноманіття в умовах мегаполісу: матеріали міжнар. наук.-практ. конф., присвяченій 10-річчю створення НПП «Голосіївський» (7–8 вересня 2017)*. Харків: Вид-во «Діса Плюс», 2017. С. 224–233. (*Обробка проб, аналіз даних, написання публікації*).

74. Pliashchynk V., Danko Y., Łagód G., Drewnowski J., **Babko R.** Ciliated protozoa in the impact zone of the Uzhgorod treatment plant. *Water, Wastewater and Energy in Smart Cities : IWA Polish Young Water Professionals Conference. Book of Abstracts. (12–13 September 2017)*. Cracow, 2017. P. 162–164. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

75. Jaromin-Gleń K., **Babko R.**, Bieganski A., Łagód G. Potencjał redox jako wskaźnik zakończenia etapu adaptacji osadu czynnego w reaktorze SBR. *Adaptacja do zmian klimatu w rolnictwie: Ogólnopolska konferencja doktorantów i młodych naukowców z okazji 25-lecia studiów doktoranckich w IUNG-PIB. (14–15 września 2017)*. Puławy, 2017. P. 46. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

76. Pliashchynk V., Kuzmina T., Danko Y., Łagód G., **Babko R.** Tlen jako czynnik limitujący dla mikroaerofilnych gatunków pierwotniaków. *Adaptacja do zmian klimatu w rolnictwie: Ogólnopolska konferencja doktorantów i młodych*

naukowców z okazji 25-lecia studiów doktoranckich w IUNG-PIB (14–15 września 2017). Puławy, 2017. P. 61. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

77. Кузьміна Т., Лагуд Г., Данько Я., Сухораб З., **Бабко Р.** Вплив комунальних стоків на асамблею війчастих найпростіших донних відкладів рівнинної річки. *Water supply and wastewater disposal: designing, construction, operation and monitoring: Proceedings of the II International Scientific-Practical Conference* (18–20 October, 2017). Lviv, 2017. P. 80–81. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

78. Пляшечник В., Лагуд Г., Маєрек Д., Древновскі Я., **Бабко Р.** Вплив комунальних стоків на асамблею війчастих найпростіших донних відкладів гірської річки. *Water supply and wastewater disposal: designing, construction, operation and monitoring: Proceedings of the II International Scientific-Practical Conference* (18–20 October 2017). Lviv, 2017. P. 82–83. (*Аналіз та узагальнення даних, написання статті*).

79. **Babko R.**, Łagód G., Kuzmina T., Danko Y. *Arcella vulgaris* (Testacea) jako obiekt testowy osadu czynnego. *Pure Water. Fundamental, Applied and Industrial Aspects: Proceedings of the V International Scientific and Technical Conference* (26–28 October 2017). Kyiv, 2017. P. 23–24. (*Обробка матеріалу, аналіз та узагальнення даних, написання статті*).

80. Jaromin-Gleń K.M., **Babko R.**, Bieganski A., Łagód G. Laboratory sequencing batch reactor – greenhouse gas emitter. *Pure Water. Fundamental, Applied and Industrial Aspects: Proceedings of the V International Scientific and Technical Conference* (26–28 October 2017). Kyiv, 2017. P. 31–32. (*Узагальнення матеріалу, написання публікації*).

81. Пляшечник В., Кузьміна Т., Данько Я., Лагуд Г., **Бабко Р.** Вплив стоків з комунальної очисної споруди на структуру асамблеї війчастих найпростіших (Ciliata). *Чиста вода. Фундаментальні, прикладні та промислові аспекти: матеріали 5-ї міжнар. наук.-практ. конф.* (26–28 жовтня 2017). Київ, 2017. С. 176–177. (*Аналіз та узагальнення даних, написання статті*).

82. **Babko R.**, Duda S., Łagód G., Danko Y. Bioindication studies of the storm water system influence on receiver waters. *Proceedings of 27 Środkowoeuropejska Konferencja ECOpole'18* (Poland, Polanica Zdrój, 10–13 October 2018). Polanica Zdrój, 2018. (*Аналіз та узагальнення даних, написання статті*).

Анотація

Бабко Р.В. Угрупування вільноживучих війчастих найпростіших (Chromista, Ciliophora) континентальних водойм. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук зі спеціальності 03.00.17 – Гідробіологія. – Інститут гідробіології НАН України, Київ, 2019.

Робота присвячена вивченню екології вільноживучих війчастих найпростіших (Chromista, Ciliophora) в умовах континентальних водойм України. Проаналізовано дані про їх поширення у основних річкових басейнах України. Згідно з узагальненими даними, фауна інфузорій України представлена 1192 видами, що належать до 303 родів, 128 родин і 38 рядів з 11 класів.

Запропоновано методологію виділення ценотичних структур вільноживучих війчастих найпростіших на основі розподілу їх популяцій у факторних градієнтах. Показано, що у гіперпросторі водойм формуються специфічні ценотичні структури з власною системою координат, незалежною від просторових координат традиційних біотопів – бенталі, перифіталі, пелагіалі.

Запропоновано поняття «біотопічного парадоксу», згідно з яким найпростіші формують у фізичному просторі біотопів специфічні ценотичні об'єднання, згідно зі скалярними полями фізичних і хімічних факторів. Показано, що у межах кожного з біотопів (бенталі, пелагіалі, перифіталі) може локалізуватись кілька ценотичних об'єднань найпростіших, що мають різні структурні характеристики – видовий склад, чисельність і біомасу. Виділені два найбільш інтегровані структурно і функціонуючі на різних біохімічних платформах ценотичні об'єднання – аеробне і анаеробне угруповання.

Запропоновано універсальну одиницю виміру щільності популяцій війчастих найпростіших, яка дозволяє коректно розраховувати і порівнювати структурні та енергетичні показники угруповань найпростіших в бенталі, перифіталі та пелагіалі. Запропоновано алгоритм розрахунку інтенсивності деструкції анаеробними інфузоріями, що дозволило оцінити їхній вклад у загальну деструкцію у водоймі. Проаналізовано зміни структури населення вільноживучих війчастих найпростіших в гідроекосистемах з різним рівнем трофності.

На основі виділених ценотичних структур запропоновано метод ценоіндикації. Метод дає можливість здійснювати експрес-оцінку стану водойми на основі визначення типу і кількості присутніх у водоймі ценоекоморф.

Ключові слова: війчасті найпростіші, інфузорії, угруповання, ценоекоморфа, життєва форма, біотопічний парадокс, бенталь, пелагіаль, перифіталь, анаероби, деструкція.

Аннотация

Бабко Р.В. Сообщества свободноживущих ресничных простейших (Chromista, Ciliophora) континентальных водоемов. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.17 – Гидробиология. – Институт гидробиологии НАН Украины, Киев, 2019.

Диссертационная работа посвящена изучению экологии свободноживущих ресничных простейших (Chromista, Ciliophora) и организации их сообществ в условиях пресноводных континентальных водоемов Украины.

Проанализированы данные об изученности и распространении свободноживущих ресничных простейших в основных бассейнах рек Украины, начиная с конца XIX века. Согласно результатам собственных исследований, в континентальных водоемах Украины зарегистрировано 567 видов свободноживущих ресничных простейших из 11 классов. Впервые для фауны Украины указан 71 вид ресничных простейших, которые принадлежат к 56 родам, 44 семействам и 9 классам. Описан новый для науки вид *Urotricha halteriiiformis* (Kovalchuk, Babko, 1989).

Фауна свободноживущих ресничных простейших Украины представлена 1192 видами, относящимися к 303 родам, 128 семействам и 38 отрядам из 11 классов. Оценено разнообразие свободноживущих ресничных простейших в водоемах разного типа из основных бассейнов Украины: Днестра, Дуная, Северского Донца, Южного Буга и рек Приазовья. Показано отсутствие зависимости между разнообразием видов инфузорий и географическим положением водоемов. Показано, что разнообразие простейших зависит от типов водоемов.

На основании многолетних стационарных исследований показано, что градиенты кислорода, температуры, содержания органических веществ в пределах каждого из биотопов, как физического поля, обуславливают направление формирования ценоотических объединений простейших, их дислокацию и распределение.

Предложена методология выделения ценоотических структур свободноживущих ресничных простейших на основе распределения их популяций в факторных градиентах в масштабе водоема. Показано, что в соответствии с направлением и скоростью изменений в факторных градиентах, в гиперпространстве водоемов формируются специфические ценоотические структуры с собственной системой координат, независимой от системы пространственных координат традиционных биотопов – бентали, перифитали и пелагиали.

Предложено понятие «биотопического парадокса», согласно которому простейшие не зависят от системы пространственных координат биотопа, а формируют в физическом пространстве биотопов специфические ценоотические объединения, согласно скалярным полям физических и химических факторов. Примерами таких полей являются температура, содержание кислорода и т.д.

Данные о преферентном распределении популяций в градиенте кислорода позволили выделить ценотические объединения разные по уровню интеграции. Выделены два наиболее интегрированные структурно и функционирующие на различных биохимических платформах ценотические объединения – аэробное и анаэробное сообщества. Показано, что анаэробное сообщество существует только в устойчивых анаэробных условиях.

Показано, что в пределах каждого из биотопов – бентали, пелагиали, перифитали – может локализоваться несколько ценотических объединений простейших – ценоэкоморф. В континууме населения свободноживущих ресничных простейших ценоэкоморфы представлены пространственно обособленными ассамблеями видов, имеющими различные структурные характеристики: видовой состав, численность и биомассу.

Ценотическая структура аэробного сообщества представлена тремя ценоэкоморфами: оксифильной, микрооксифильной и эвриоксифильной, а анаэробного одной – аноксифильной. Показаны основные отличия аэробного и анаэробного сообществ и их ценоэкоморф по типу и уровню метаболических процессов, видовой, бихевиоральной и трофической структурам.

Предложена универсальная единица измерения плотности популяций простейших, которая позволяет корректно рассчитывать и сравнивать структурные и энергетические показатели сообществ простейших в каждом из биотопов и водоеме в целом.

Подробно рассматриваются вопросы сезонных изменений численности, биомассы и деструктивной активности ресничных простейших в контексте пространственного перераспределения их ценотических структур в зависимости от основных абиотических факторов – температуры, содержания кислорода и содержания органических веществ.

Предложен алгоритм расчета интенсивности деструкции, которую реализуют виды с анаэробным типом дыхания, что позволило оценить вклад анаэробных видов в общую деструкцию в водоеме. Проанализированы изменения структуры населения свободноживущих ресничных простейших в гидроэкосистемах с разным уровнем трофности.

На основании выделенных сообществ инфузорий предложен метод ценоиндикации. Этот метод основан на оценке структурной организации сообществ простейших и распределении их видов в градиенте кислорода. Метод позволяет определить количество и тип ценоэкоморф, присутствующих в исследуемом водоеме, и таким образом, давать экспресс-оценку качества среды.

Ключевые слова: ресничные простейшие, инфузории, сообщество, ценоэкоморфа, жизненная форма, биотопический парадокс, бенталь, пелагиаль, перифиталь, анаэробы, деструкция.

Annotation

Babko R.V. Communities of free-living ciliated protozoa (Chromista, Ciliophora) of continental waters. – Qualification scientific work with the manuscript copyright.

Thesis for the Degree of Doctor of biological science by specialty 03.00.17 Hydrobiology. – Institute of Hydrobiology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2019.

The thesis is devoted to studying the ecology of free-living ciliated protozoa (Chromista, Ciliophora) and the structural organization of their communities in the conditions of the continental freshwater bodies of Ukraine.

The data on the level of knowledge and distribution of ciliated protozoa in the main river basins of Ukraine starting from the end of the nineteenth century have been analyzed. According to our own studies of the fauna of ciliated protozoa in continental Ukraine, 567 species from 11 classes were registered. Among them 71 species from 56 genera, 44 families and 9 classes were given for the fauna of Ukraine for the first time. New for the science species described of *Urotricha halteriiformis* (Kovalchuk, Babko, 1989).

According to generalized literary data and our own studies, the fauna of free-living ciliated protozoa of Ukraine is represented by 1192 species belonging to 303 genera, 128 families and 38 orders from 11 classes. A diversity of free-living ciliated protozoa in reservoirs of various types of the main basins of Ukraine: the Dnieper, Danube, Seversky Donets, the Southern Bug and the rivers of the Azov Sea region was estimated. The absence of dependence between the species diversity of ciliates and the geographical location of water bodies was shown. It was shown that a diversity of protozoa depends on the type of water bodies.

Based on long-term stationary studies, it was shown that the gradients of oxygen, temperature and organic matter content within each of the biotopes as a physical field determine the direction of formation of coenotic associations of protozoa, their location and distribution.

A methodology has been proposed for identifying coenotic structures of free-living ciliated protozoa, based on the distribution of their populations in gradients of factors on a reservoir scale. It is shown that in accordance with the direction and velocity of changes in the values of each of these factors, specific coenotic structures with their own coordinate system, independent of the system of spatial coordinates of the traditional biotopes – benthal, periphytal and pelagial – are formed.

The concept of a biotopic paradox is proposed, according to which the protozoa do not depend on the system of spatial coordinates of a biotope, but instead, specific coenotic associations are formed in the physical space of biotopes in accordance with the scalar fields of physical and chemical factors. Examples of such fields are temperature, oxygen content, etc.

Two the most integrated structurally and acting on different biochemical platforms coenotic associations – aerobic and anaerobic communities – have been identified. It was shown that the anaerobic community exists only under conditions of sustainable long-term stratification, due to the difference in the physicochemical

properties of different water layers. It has been shown that within each of the biotopes – benthal, pelagial, periphytal – several coenotic associations of the protozoa – the coenecomorphs – can exist.

In the continuum of the population of free-living ciliated protozoa, the coenoecomorphs are represented by spatially separate assemblages of species with different structural characteristics – species composition, abundance, and biomass. The coenotic structure of the aerobic community is represented by three coenoecomorphs – oxyphilic, microoxyphilic, and euryoxyphilic, and the anaerobic by one – anoxyphilic.

The main differences between the aerobic and anaerobic communities and their coenoecomorphs were shown, based on the type and level of metabolic processes, species, behavioral and trophic structures. A universal unit has been proposed that allows one to correctly calculate and compare the structural and energy indices of the protozoan communities in each of the biotopes and the water body as a whole.

The issues of seasonal changes in abundance, biomass and destruction activity of ciliated protozoa are discussed in detail in the context of the spatial redistribution of their coenotic structures, depending on the main abiotic factors – temperature, oxygen content and organic matter content.

An algorithm was proposed for calculating the intensity of destruction, which is performed by species with an anaerobic type of metabolism, which made it possible to estimate the contribution of anaerobic species to the total destruction in a body of water. The changes in the population structure of free-living ciliated protozoa in hydroecosystems with different trophic levels were analyzed.

Based on the identified ciliate communities, a method of coenoindication has been proposed. This method is based on the structural organization of the protozoans communities and the distribution of their species in the oxygen gradient. The method allows to determine the number and type of coenoecomorphs present in the studied reservoir, and thus, to give a rapid assessment of the quality of the environment.

Keywords: ciliated protozoa, infusoria, community, coenoecomorph, life form, biotope paradox, benthal, pelagial, periphytal, anaerobic, destruction.