

УДК 574.52:593.17(282.247.415)

ИНFUЗОРИИ (CILIOPHORA) ПЛАНКТОНА МЕЛКОВОДНОЙ ЗОНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ КАМСКОГО КАСКАДА

© 2012 В.В. Жариков, С.В. Быкова

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила 21.09.2012

Приводятся в сравнительном плане первые ориентировочные данные по составу, видовому разнообразию и количественным показателям свободноживущих инфузорий каскада водохранилищ Камы и Камской ветви Куйбышевского водохранилища. Анализируется характер изменений сообщества инфузорий планктона открытой литорали по продольной оси Камского каскада, начиная от незарегулированного верховья Камы до места слияния вод Камского и Волжского каскада водохранилищ. Указывается на тенденцию увеличения сверху вниз вдоль Камского каскада интегральных показателей видового разнообразия и волнообразное изменение параметров сообщества инфузорий планктона.

Ключевые слова: инфузории, планктон, водохранилища, трансформация сообществ, видовое разнообразие.

Интерес к исследованиям планктонных сообществ одноклеточных эукариот р. Камы и её притоков, собирающих воды с обширной горной и часто весьма заболоченной территории, продиктован полным отсутствием данных о видовом богатстве этих групп гидробиотов как до зарегулирования реки, так и после создания Камского каскада водохранилищ. В частности, данные о фауне и развитии свободноживущих инфузорий фактически до сих пор отсутствуют, принимая во внимание данные (всего 7 видов) 25-летней давности [8] по Нижнекамскому и Воткинскому водохранилищам. Первой попыткой заполнения этого «пробела» была маршрутная съемка в июле месяце 2004 г., проведенная В.В. Жариковым (не опубликовано) по всему Камскому каскаду, включая и его «речную» незарегулированную часть. Основная цель нашей работы - получить представление о современном разнообразии свободноживущих инфузорий водохранилищ Камского каскада и выяснить, влияет ли современный гидрологический режим Камских водохранилищ на состав и структуру сообщества инфузорий планктона по продольной оси каскада для дальнейшей оценки вклада инфузорий водохранилищ Камы в биоразнообразие инфузорий каскада водохранилищ Средней и Нижней Волги. Полагаем, что полученные нами сведения положат начало более планомерному и тщательному исследованию свободноживущих инфузорий в данном районе.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в ходе маршрутной съемки в июле 2009 г., начиная с верховьев (п. Чепец) в незарегулированной части р. Камы и слияния с её притоком р. Вишера и далее – Камском, Воткинском, Нижнекамском водохранилищах и камской ветви Куйбышевского водохранилища (Камский и Волго-Камский плесы, до слияния с

Волжской ветвью). Протяженность маршрута исследования была чрезвычайно обширна и захватывала разные географические зоны: таежную и верхнюю границу лесостепной зоны. Морфометрические характеристики (объем, глубина, НПУ) водохранилищ Камы и их гидрологический режим заметно различаются (табл. 1). В составе водохранилищ Камского каскада лишь Нижнекамское имеет недельно-суточный режим регулирования стока.

Подробное описание физико-химических условий, химического состава воды и уровня продуктивности в период наших исследований в районе приведено ранее, в работе: [9]. Во время отбора проб в прибрежной части всех исследованных водохранилищ наблюдались гомотермия и, соответственно, аэробные условия на всех станциях. Цветность воды в целом снижалась от верховий Камского водохранилища вниз по каскаду. По уровню минерализации вода в камских водохранилищах соответствовала средне- и умеренно пресным водам [9]. Для Камского водохранилища было характерно чередование типов минерализации, связанное с поступлением низкоминерализованной гидрокарбонатно-кальциевой воды из незарегулированной части р. Камы, стоков с болот, а также влиянием береговых выходов гипсов (сульфатный тип), месторождения калийных солей (хлоридно-кальциевый тип с повышенным содержанием натрия) и т.д. В нижележащих Воткинском, Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах преобладал кальций-гидрокарбонатный тип минерализации. Наибольшей продуктивностью обладали станции Воткинского водохранилища (эвтрофный и высокоэвтрофный уровень). Вместе с тем, по среднему содержанию фосфора прослеживался лишь слабо выраженный тренд увеличения его концентрации в направлении: Камское, Воткинское, Нижнекамское, Куйбышевское водохранилище (58, 61, 66 и 69 мг/м³, соответственно) [9].

Для исследования инфузорий отбор проб и их обработку осуществляли стандартными гидробиологическими и протозоологическими методами [3]. Для изучения горизонтального распределения ин-

Жариков Владимир Васильевич, докт. биол. наук, VVZharikov@mail.ru; Быкова Светлана Викторовна, канд. биол. наук, ст. науч. сотр., svbykova@rambler.ru

фузорий по водохранилищам каскада отбирали интегральные пробы (поверхность – дно) в прибрежной мелководной зоне, свободной от высшей водной растительности (глубина, в основном, до 3-4 м, реже до 7 м). Количественный учет проводили на материале, фиксированном сулемой. Видовую идентификацию осуществляли с использованием цито-гистохимических методов (импрегнации серебром, окрашивания ядер по Фельгену). Для оценки биоразнообразия использовали коэффициенты видового разнообразия (индекс Шеннона, рассчитанные по численности (Hn) и биомассе (Hb), до-

минирования (индекс Симпсона) и выровненности (индекс Пиелу). Ориентировочный расчет продукции инфузорий проводили «физиологическим» методом с внесением температурной поправки через коэффициент Вант – Гоффа $Q_{10} = 2,25$. Значение коэффициента K_2 для инфузорий принимали равным 0,44. Для перехода от количества потребленного кислорода к тратам на обмен использовали оксикалорийный коэффициент = 4,86 кал/мл O_2 . Калорийность сырого веса вещества инфузорий принимали равной 0,5 кал/мг [1, 6, 10].

Таблица 1. Основные морфометрические характеристики водохранилищ Камского каскада (по: [2, 7, 11])

Параметры	Водохранилища					
	Камское	Воткинское	Нижнекамское	Куйбышевское		в целом
				Камский плес	Волгокамский плес	
НПУ, м	108,5	89	62	-	-	53
Объем, км ³	12,2	9,4	2,8	2,209	8,676	57,3
Площадь, км ²	1915	1120	1000	539	1358	5900
Максимальная глубина, м	30	28	14	-	-	41
Средняя глубина, м	6,4	8,8	2,8	-	-	9,7
Длина, км	300	365	270	200	65	510
Коэффициент водообмена	4,2	5,7	6,6	-	-	4,2
Площадь мелководий, %	19,4	11,3	49,8	-	-	16,8
Тип регулирования стока	сезонный	сезонный	недельно-суточный	-	-	сезонный

Примечание. «-» – отсутствие данных; НПУ – нормальный подпорный уровень

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав инфузорий. Всего в открытом мелководье выявлено 102 вида инфузорий: в Камском водохранилище и незарегулированном участке р. Камы – 58 видов, в Воткинском – 63, в Нижнекамском – 65 и в камской ветви Куйбышевского водохранилища – 43 вида. Сходство видового состава инфузорий отдельных станций невелико (коэффициенты Серенсена – 47-49% в Камском; 33-54% в Воткинском; 40-58% в Нижнекамском и 34-36% в Камской ветви Куйбышевского водохранилища) и возрастает лишь на границах водохранилищ каскада, в районе плотин. Наибольшим сходством (Коэффициент Серенсена – 70%) отличается фауна инфузорий Воткинского и Нижне-Камского водохранилищ (рис. 1).

Из найденных 102 видов, ниже приведены лишь виды (табл. 2), входившие в состав доминантного (вклад в общую численность > 10%) и субдоминантного комплексов (> 1%).

Изменение видовой структуры: по каскаду водохранилищ проявляется ярче на уровне субдоминантов. Вместе с тем, в начале Камского каскада (Камское водохранилище) и в верховье Куйбышевского водохранилища (Камской ветви) – доминанты разные (*Codonella cratera*, *Rimostrombidium humile* и *Tintinnopsis cylindrata*, *Balanion planctonicum*, соответственно). В Воткинском и Нижнекамском водохранилищах в состав доминантов входят разные виды р. *Urotricha* и *T. cylindrata*.

А в незарегулированной части р. Камы – уже упомянутые виды-доминанты Камского водохранилища дополняют *C. hirtus viridis* и *E. procumbens*.

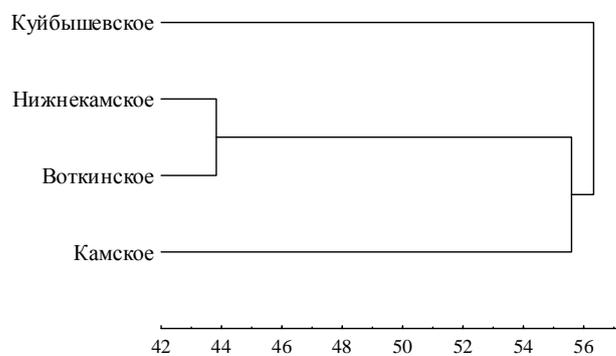


Рис. 1. Дендрограмма сходства фауны свободноживущих инфузорий водохранилищ Камского каскада и камской ветви Куйбышевского водохранилища

Для открытой литорали на всем каскаде массовыми (доля по численности >10 % и частота встречаемости > 25%) были следующие виды (табл. 2): разные виды р. *Urotricha*, мелкие виды р. *Rimostrombidium* (*R. humile*, *R. hyalinum*); *T. cylindrata*, *T. fluviatile*, *C. cratera*, *B. planctonicum*, *H. grandinella*, *P. natans*. К редким (некоторые отмечаются впервые для водоемов Волжско-Камского каскада) можно отнести *Leptopharynx costatus* Mermod, 1914; *Acineta flava*; *Tintinnidium ephemeridium*; *Membranicola tamari*; *Zosterodasys* sp., *Staurophrya elegans*

Таблица 2. Частота встречаемости, численность и вклад в общую численность доминантов (> 10%) и субдоминантов инфузорий (> 1%) в планктоне камских водохранилищ (июль 2009 г.)

Параметры Водохранилища Виды	Частота встречаемости, %					Численность, тыс. экз/м ³					Вклад от Нобц., %				
	Каскад	КамВ	ВВ	НКВ	КВ	р.Кама	КамВ	ВВ	НКВ	КВ	р.Кама	КамВ	ВВ	НКВ	КВ
<i>Urotricha</i> spp. (20-40 mk)*	91	83	83	100	100	19,8	23,1	960,3	373,4	14,9	5,5	1,9	35,7	19,2	6,2
<i>Rimostrobmidium</i> spp. (<i>R. humile</i> (Penard, 1922) + <i>R. hyalinum</i> (Mirabdulaev, 1985))	87	100	50	100	100	49,5	204,6	27	129,2	19,8	13,8	17,2	1,0	6,6	8,2
<i>Urotricha</i> spp. (< 20 mk)	83	67	67	100	100	1,7	7,4	160,1	207,9	14	0,5	0,6	6,0	10,7	5,8
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stein, 1863)	74	67	83	100	25	1,7	38,8	35,8	41,5	5	0,5	3,3	1,3	2,1	2,1
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. & Cam., 1892	74	50	67	100	75	1,7	14,9	11,6	315,9	28,9	0,5	1,3	0,4	16,2	12,0
<i>Halteria grandinella</i> (O.F. Muller, 1773)	70	100	67	86	0	28,1	57,8	53,4	63,2	0	7,8	4,9	2,0	3,2	0
<i>Pelagovorticella natans</i> (Faure-Fremiet, 1924)	65	67	100	43	50	1,7	28,9	124,9	111,3	9,1	0,5	2,4	4,6	5,7	3,8
<i>Vorticella</i> spp.	65	67	100	29	75	1,7	17,3	172,2	18,4	5	0,5	1,5	6,4	0,9	2,1
<i>Codonella cratera</i> (Leidy, 1887)	61	100	50	57	25	49,5	530,5	8,3	27,8	0,8	13,8	44,6	0,3	1,4	0,3
<i>R. lacustris</i> Petz & Foissner, 1992	61	83	33	86	25	23,1	52,8	30,8	46,7	0,8	6,5	4,4	1,1	2,4	0,3
<i>Spathidium viride</i> Kahl, 1926	61	50	83	71	25	0	6,6	47,3	38,2	0,8	0	0,6	1,8	2,0	0,3
<i>Askenasia</i> spp.	57	67	50	86	0	1,7	14,9	106,2	19,3	0	0,5	1,3	4,0	1,0	0,0
<i>Balanion planctonicum</i> Foissner et al., 1994	57	50	33	57	100	1,7	2,5	3,3	5,7	24,8	0,5	0,2	0,1	0,3	10,3
<i>Urotricha</i> spp. (40-50 mk)	57	50	50	71	50	3,3	4,1	263,5	34,9	5,8	0,9	0,3	9,8	1,8	2,4
<i>Paradileptus conicus</i> Wenrich, 1929	52	50	50	71	25	0	3,3	22,6	12,3	3,3	0	0,3	0,8	0,6	1,4
<i>Cyclotrichium viride</i>	48	17	50	71	50	0	2,5	17,6	25	5,8	0	0,2	0,7	1,3	2,4
<i>Didinium</i> spp.	48	17	50	71	50	0	2,5	2,8	45,3	10,7	0	0,2	0,1	2,3	4,5
<i>Phascolodon vorticella</i>	48	33	67	57	25	0	3,3	103,4	28,8	1,7	0	0,3	3,8	1,5	0,7
<i>Bursellopsis</i> sp.1	43	33	67	57	0	1,7	0,8	11	33,9	0	0,5	0,1	0,4	1,7	0
<i>Hypotrichia</i> spp. 1	43	33	83	43	0	0	1,7	6,6	84,4	0	0	0,1	0,2	4,3	0
<i>Limnostrobmidium pelagicum</i> (Kahl, 1932)	43	67	50	29	25	1,7	45,4	20,4	6,6	5	0,5	3,8	0,8	0,3	2,1
<i>Pelagostrobmidium fallax</i> (Zach., 1895)	43	50	50	57	0	5	5	102,3	8	0	1,4	0,4	3,8	0,4	0
<i>Coleps hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831	39	50	67	14	25	54,5	1,7	7,2	1,4	8,3	15,2	0,1	0,3	0,1	3,5
<i>Enchelys simplex</i> Kahl, 1926	39	50	50	14	50	1,7	3,3	20,9	0,5	14	0,5	0,3	0,8	0	5,8
<i>Epistylis procumbens</i> Zacharias, 1897	39	50	83	0	25	47,9	2,5	33,6	0	1,7	13,4	0,2	1,3	0	0,7
<i>Lagynophrya</i> sp.	39	33	50	57	0	0	5	3,9	18,9	0	0	0,4	0,1	1,0	0
<i>Pelagohalteria viridis</i> (Fromentel, 1876) Foissner, Skogstad & Pratt, 1988	35	67	17	14	50	3,3	3,3	0,6	21,2	4,1	0,9	0,3	0	1,1	1,7
<i>Askenasia chlorelligera</i> Krainer & Foissner, 1990	30	50	33	29	0	5	9,1	18,2	4,2	0	1,4	0,8	0,7	0,2	0
<i>Cyclidium</i> spp. 1	30	50	50	0	25	24,8	6,6	3,3	0	10,7	6,9	0,6	0,1	0	4,5
<i>Haplocaulus</i> sp.	30	17	83	0	25	0	2,5	18,7	0	0,8	0	0,2	0,7	0	0,3
<i>Sphaerophrya</i> sp.	30	33	67	0	25	0	9,9	7,7	0	0,8	0	0,8	0,3	0	0,3
<i>Cyclidium</i> spp. 2	26	67	0	29	0	1,7	3,3	0	11,8	0	0,5	0,3	0	0,6	0
<i>Disematostoma</i> spp.	26	17	50	29	0	1,7	0	12,7	3,3	0	0,5	0	0,5	0,2	0
<i>Monodinium chlorelligerum</i> Krainer, 1995	26	0	50	29	25	0	0	31,9	2,8	0,8	0	0	1,2	0,1	0,3
<i>P. mirabile</i> (Penard, 1916)	26	0	33	57	0	0	0	12,7	5,2	0	0	0	0,5	0,3	0,0
<i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1852	22	0	17	29	50	0	0	0,6	6,1	1,7	0	0	0	0,3	0,7
<i>Didinium chlorelligerum</i> Kahl, 1935	22	0	33	43	0	0	0	3,3	71,7	0	0	0	0,1	3,7	0
<i>Hypotrichidium conicum</i> Ilowaisky, 1921	22	0	67	0	25	0	0	14,3	0	1,7	0	0	0,5	0	0,7
<i>Acaryophrya</i> spp.	17	0	50	14	0	0	0	28,6	1,4	0	0	0	1,1	0,1	0
<i>Colpoda</i> spp.	17	0	33	14	25	0	0	29,7	0,9	0,8	0	0	1,1	0,0	0,3
<i>Enchelys</i> spp.	17	0	33	14	25	0	0	9,4	0,5	7,4	0	0	0,3	0,0	3,1
<i>Membranicola tamari</i> Foissner et al, 1999	17	0	17	43	0	0	0	3,3	6,6	0	0	0	0,1	0,3	0
<i>Mesodinium pulex</i> (Clap. et L., 1859)	17	0	33	29	0	0	0	6,1	1,4	0	0	0	0,2	0,1	0
<i>Monodinium</i> sp.	17	0	17	43	0	0	0	2,8	47,1	0	0	0	0,1	2,4	0
<i>Rabdoaskenasia minima</i> Kr. & Foiss., 1990	17	0	50	14	0	0	0	6,6	4,7	0	0	0	0,2	0,2	0
<i>Tintinnidium ephemeridium</i> Hillard, 1968	17	0	50	14	0	0	0	3,9	0,9	0	0	0	0,1	0	0
<i>Pelagovorticella mayeri</i> (Faure-Fremiet, 1920)	17	17	50	0	0	0	2,5	15,4	0	0	0	0,2	0,6	0	0
<i>Bursellopsis</i> sp. 2	13	0	33	0	25	0	0	23,7	0	0,8	0	0	0,9	0	0,3
<i>Chilodonella</i> sp.	13	0	0	14	50	0	0	0	0,9	1,7	0	0	0,0	0	0,7
<i>Pseudohaplocaulus infravacuolatus</i> Foissner & Brozek, 1996	13	17	33	0	0	0	37,1	24,8	0	0	0	3,1	0,9	0	0
<i>R. velox</i> (Faure - Fr., 1924)	13	33	0	0	25	6,6	0,8	0	0	2,5	1,8	0,1	0	0	1,0
<i>Strongylidium</i> sp.	13	33	17	0	0	1,7	0,8	1,1	0	0	0,5	0,1	0	0	0
<i>Podophrya</i> sp.	13	0	33	0	25	0	0	3,9	0	0,8	0	0	0,1	0	0,3
<i>Acineta flava</i> Kellcott, 1885	9	0	0	14	25	0	0	0	0,5	1,7	0	0	0	0	0,7
<i>Aspidisca lynceus</i> (O.F. Muller, 1786)	9	0	0	29	0	0	0	0	28,8	0	0	0	0	1,5	0
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i> Stokes, 1884	9	17	0	0	25	3,3	0	0	0	0,8	0,9	0	0	0	0,3
<i>Phialina</i> sp.	9	0	0	14	25	0	0	0	0,9	1,7	0	0	0	0	0,7
<i>Spathidium</i> sp.	9	17	0	0	25	0	0,8	0	0	2,5	0	0,1	0	0	1,0
<i>Urotricha</i> spp. (> 50 mk)	9	0	0	0	50	0	0	0	0	7,4	0	0	0	0	3,1
<i>Epicarchesium pectinatum</i> (Zacharias, 1897)	4	17	0	0	0	0	7,4	0	0	0	0	0,6	0	0	0
<i>Colpidium</i> sp.	4	17	0	0	0	1,7	0	0	0	0	0,5	0	0	0	0
<i>Cyrtolophosis</i> sp.	4	0	17	0	0	0	0	3,3	0	0	0	0	0,1	0	0
<i>Strobilidium caudatum</i> (Fromentel, 1876)	4	17	0	0	0	0	0,8	0	0	0	0	0,1	0	0	0

Прим.: * - виды расположены в порядке убывания частоты встречаемости по каскаду; **жирным шрифтом** выделены значения численности вида, доминировавшего (> 10%) в отдельных пробах; р. Кама – незарегулированный участок р. Камы, включая и р. Вишеру, КамВ – Камское водохр., ВВ – Воткинское водохр., НКВ – Нижнекамское водохр.; КВ – Камская ветвь Куйбышевского водохр.

Zacharias, 1893; *Nassulopsis elegans* (Ehrb., 1833), *Pelagovorticella mayeri*, *Pseudohaplocaulus infravacuolatus*; *Cristigera pleuronemoides* Roux, 1901; *Sphaerophrya* sp.; *Rhabdoaskensia minima* Krainer & Foissner, 1990; *Chilodontopsis vorax* (Stokes, 1887).

Наши предварительные исследования водохранилищ Камского каскада позволяют предполагать, что с момента последних исследований (1987 г.) за истекшие 25 лет среди массовых видов [8] произошли некоторые изменения: нами не обнаружена *Stokesia vernalis* Wenzich, 1929; вероятна и замена видов среди олиготрих (например, замена *Limnostrombidium* (= *Strombidium*) *viride* (Stein, 1932) Krainer, 1995 на *Pelagostrombidium* sp. и *Rimostrombidium* (= *Strobilidium*) *velox* (Faure-Fr., 1924) Jankowski, 1978 на *Rimostrombidium lacustris* Petz & Foissner, 1992).

Видовое разнообразие. Интегральные индексы разнообразия Шеннона (Hn) и выровненности Пиелу (E) с высокой достоверностью увеличиваются

сверху вниз по каскаду (рис. 2А, табл. 3). В границах же отдельно взятого водохранилища все эти показатели (по каждой станции) показывают тенденцию снижения к плотине каждой ГЭС каскада (рис. 2В). На фоне этого, интегральный индекс доминирования (рис. 2А), напротив, по каскаду уменьшается сверху вниз. Косвенно это подтверждает то, что в Камском водохранилище, где индекс максимален, на долю 2-х первых доминантов приходится 56% от общей численности, в то время, как в Куйбышевском водохранилище – всего 22%. В целом же, изменения видового разнообразия сообщества инфузорий от станции к станции на Камском каскаде аналогичны таковым по каскаду Куйбышевское – Саратовское – Волгоградское водохранилища [4], носят волнообразный характер, и линейный тренд достоверно не отражает направления этих изменений по удельным характеристикам (рис. 3).

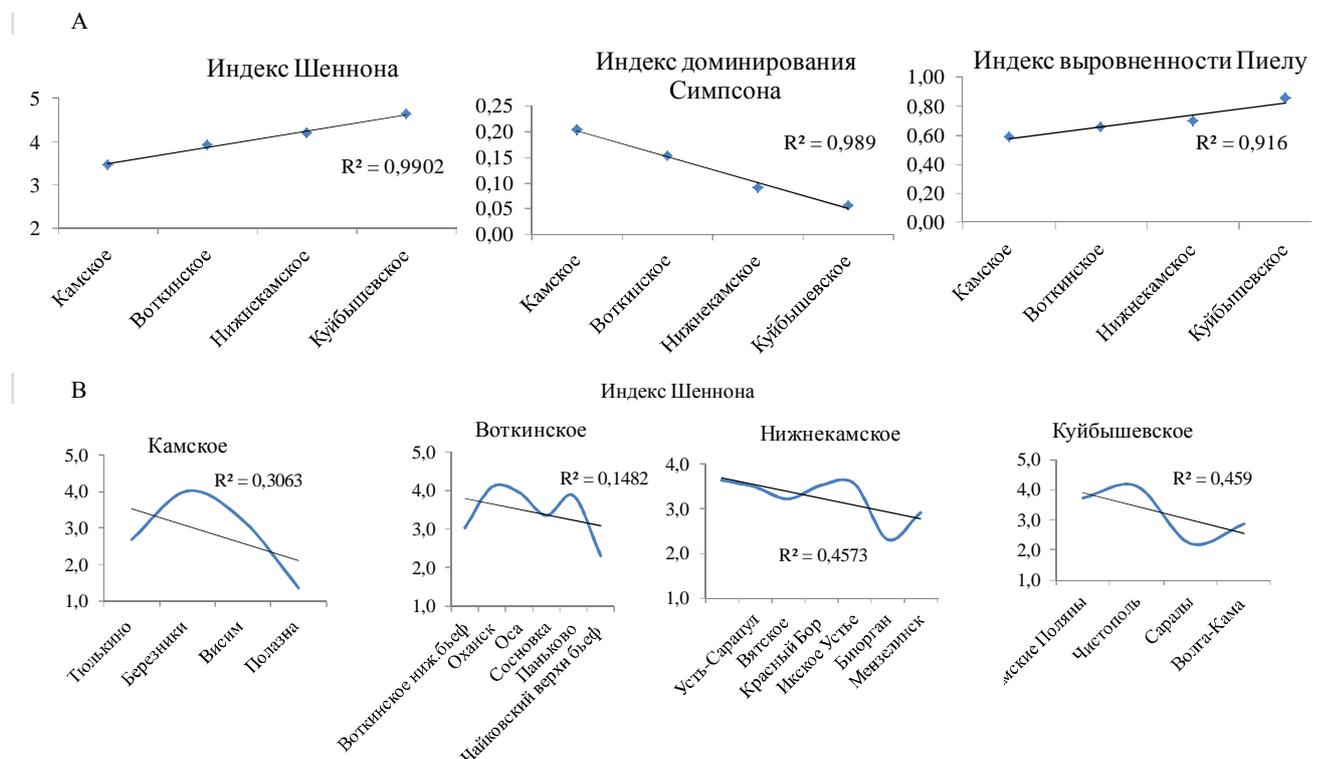


Рис. 2. Тренды изменения интегральных (А) и удельных (В) показателей видового разнообразия сообществ инфузорий вдоль Камского каскада (А) и внутри отдельных водохранилищ (В)

Изменение вдоль Камского каскада основных характеристик количественного развития сообществ инфузорий в планктоне. Максимальные значения численности, биомассы и продукции были зарегистрированы в водохранилище с наибольшей трофностью – Воткинском (табл. 3). В отличие от видового разнообразия, для этих показателей в целом характерна тенденция (тренд с незначительной достоверностью аппроксимации) снижения их средних значений (табл. 3) сверху вниз по каскаду водохранилищ, возрастания внутри каждого водохранилища по мере приближения к каждой ниже-

лежащей плотине, а затем снижения в верхнем и нижнем бьефах каждой ГЭС (рис. 3).

Изменения численности и биомассы инфузорий в планктоне водохранилищ Камского каскада, как правило, несколько смещены во времени. В целом, схема динамики пространственного распределения инфузорий (рис. 3) аналогична для всех водохранилищ каскада и, по-видимому, имеет циклический характер. В верхних бьефах плотин каждого вышележащего водохранилища (а также районе перехода от незарегулированного участка р. Камы непосредственно в Камское водохранилище) сообщест-

ва инфузорий характеризуются повышением численности и биомассы, но с понижением видового разнообразия. Затем, в нижних бьефах плотин, где более высокая скорость течения и турбулентность, происходит резкое падение всех количественных показателей, но из-за перестройки сообщества начинает восстанавливаться видовое разнообразие.

Этот процесс продолжается и в средней части водохранилищ, где скорость течения снижается. Далее, по мере приближения к приплотинному участку (верхнему бьефу) каждой нижележащей ГЭС, у сообщества инфузорий вновь начинают повышаться показатели численности и биомассы, но опять с понижением видового разнообразия.

Таблица 3. Средние по водохранилищам (\pm доверительный интервал) параметры развития сообщества инфузорий планктона (июль 2009 г.)

Параметры	р. Кама	Камское вдхр.	Воткинское вдхр.	Нижекамское вдхр.	Куйбышевское (Камская ветвь)
Число станций	2	4	6	7	4
Численность, тыс. экз/м ³	358 \pm 184	1188 \pm 849	2687 \pm 2150	1948 \pm 863	240 \pm 173
Биомасса, мг/м ³	30,6 \pm 41,9	29,1 \pm 21,4	121,4 \pm 52,8	46,1 \pm 23,9	8,5 \pm 9,3
Общее число видов	32	51	63	65	43
Удельное число видов	19 \pm 8	25 \pm 7	30 \pm 7	25 \pm 5	17 \pm 9
Индекс Шеннона инт. (по N)		3,47	3,93	4,20	4,63
Индекс Шеннона инт. (по B)		3,25	3,73	4,36	4,13
Индекс Шеннона ср. (по N)	3,24 \pm 0,47	2,82 \pm 1,09	3,43 \pm 0,55	3,24 \pm 0,35	3,23 \pm 0,84
Индекс Шеннона ср. (по B)	1,73 \pm 1,76	2,88 \pm 0,98	2,68 \pm 0,52	3,13 \pm 0,56	2,81 \pm 0,71
Индекс доминирования Симпсона	0,15 \pm 0,02	0,30 \pm 0,23	0,19 \pm 0,11	0,17 \pm 0,05	0,18 \pm 0,12
Индекс выровненности Пилелу	0,77 \pm 0,01	0,61 \pm 0,20	0,72 \pm 0,13	0,71 \pm 0,08	0,81 \pm 0,08
Средний вес особи, мг/м ³ $\times 10^{-3}$	0,075 \pm 0,078	0,026 \pm 0,007	0,106 \pm 0,095	0,025 \pm 0,007	0,028 \pm 0,021
Продукция, мг/м ³	6,98 \pm 2,67	22,1 \pm 20,9	65,9 \pm 29,1	45,2 \pm 27,5	6,73 \pm 7,54
P/V сут.	0,77 \pm 0,88	1,37 \pm 0,27	1,12 \pm 0,33	1,88 \pm 0,35	1,67 \pm 0,18

Примечание: р. Кама – незарегулированный участок Камы, вдхр. – водохранилище, инт. – интегральный показатель, ср. – средний показатель, сут. – суточный

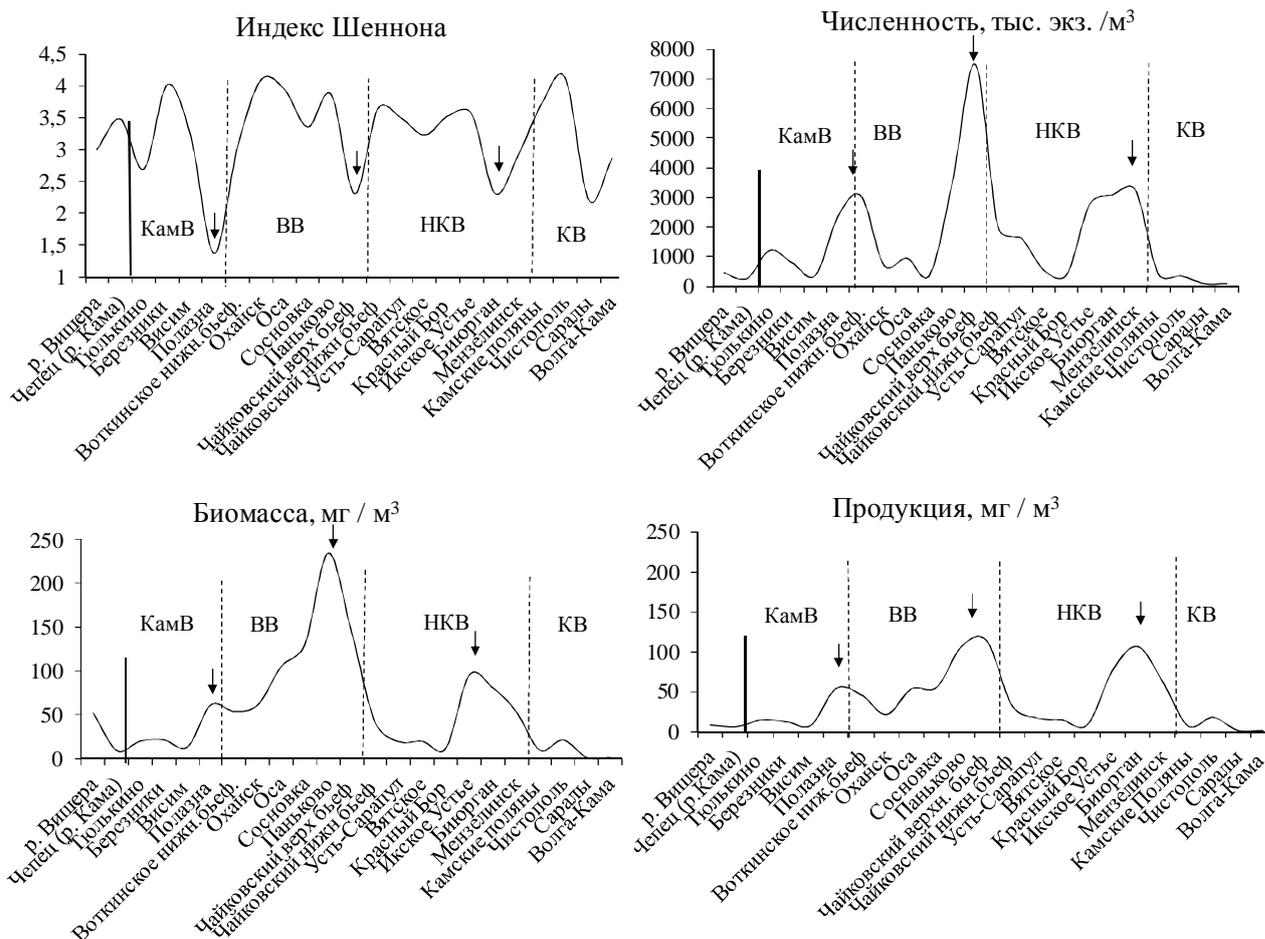


Рис. 3. Изменение основных показателей развития сообщества инфузорий по каскаду водохранилищ (пунктирная линия – граница между водохранилищами, плотина; сплошная линия отграничивает незарегулированную часть Камского водохранилища)
Сокращения: см. табл. 2

Чаще всего в условиях неустойчивого гидрологического режима (специфика водохранилищ) преимущество получает какая-либо экологически специализированная группа инфузорий, достигающая значительных численностей и биомасс (при этом степень доминирования – индекс Симпсона – увеличивается). Так, на станциях вблизи с плотинами, на долю первого доминанта приходится до 78% от общей численности, тогда как в середине водохранилища структура сообществ более выровнена и на долю первого доминанта приходится всего 17-39%.

Структурные перестройки сообществ инфузориального планктона по каскаду и внутри отдельных водохранилищ.

Каких-либо направленных изменений *экопической* структуры сообщества инфузорий по каскаду водохранилищ в целом и внутри них нами не выявлено. Обычно такие изменения очень локальны и подчинены, скорее всего, специфике местных (гидрологических, гидрохимических, биотических и пр.) условий. Так, основу сообщества на протяжении всего каскада составляли эупланктонные виды (в среднем 89-93% от общей численности во всех водохранилищах). Отмечено увеличение роли эпипланктонных видов в Камском водохранилище (п. Висим) и Воткинском (п. Сосновка): 39% и 7% от общей численности. Увеличение вклада бентос-

ных и перифитонных видов в сообществе инфузориального планктона выявлено лишь в Икском Устье (28%) и Камских Полянах (11%), т. е. точках, соответственно, на Нижнекамском и Куйбышевском водохранилищах. Но эти явления тоже локальны и их причины нами пока не установлены.

В *трофической структуре* прослеживаются направленные изменения сверху вниз по каскаду роли отдельных групп: наметилась тенденция (с различной достоверностью) снижения вклада в общую численность и биомассу бактериодетритофагов и альгофагов и увеличения неселективных всеядов, хищников и специфической экологической группы инфузориально-миксотрофов (табл. 4, рис. 4). Значительная роль бактериодетритофагов в верховьях Камского водохранилища и его незарегулированной части обусловлена, вероятно, поступлением бактерий с болотными водами. В отличие от остальных трофических групп, для неселективных всеядов в пределах каждого водохранилища характерна повторяемость изменений: после каждой плотины их вклад в общую численность снижается и вновь увеличивается к следующей, но уже в большей степени, что и обуславливает общее увеличение роли данной группы сверху вниз по каскаду. Для других групп это наблюдается не всегда и не так отчетливо.

Таблица 4. Изменение структурных показателей сообщества инфузорий по Камскому каскаду водохранилищ (июль 2009 г.)

Водоём	Экопическая структура				Трофическая структура					
	Пл	Эпл	Пр	Б	А	Б-Д	М	Н	Х	
	вклад по численности, %									
Незарегулированный участок Камы	89,8	0,0	2,3	7,9	21,8	48,1	21,3	8,8	0,0	
Камское водохранилище	93,2	3,3	2,4	1,1	25,9	60,7	3,0	8,3	2,1	
Воткинское водохранилище	89,4	1,6	7,2	1,8	7,6	23,3	10,4	55,9	2,8	
Нижнекамское водохранилище	91,6	0,0	1,5	6,9	11,2	15,8	9,9	56,5	6,6	
Куйбышевское водохранилище	89,3	0,3	4,8	5,5	14,8	27,8	15,1	32,6	9,6	
	вклад по биомассе, %									
Незарегулированный участок Камы	98,3	0,0	0,6	1,1	10,3	81,8	6,2	1,8	0,0	
Камское водохранилище	94,0	4,2	1,4	0,4	26,9	58,7	5,0	7,3	2,0	
Воткинское водохранилище	96,5	0,8	1,9	0,8	8,0	43,9	9,5	36,6	2,1	
Нижнекамское водохранилище	94,2	0,0	1,4	4,4	16,5	15,5	28,2	29,0	10,8	
Куйбышевское водохранилище	96,7	0,1	2,2	1,0	6,9	22,4	23,8	20,8	26,1	

Примечание: Пл – планктонные, Эпл – эпипланктонные, Б-Д – бактериодетритофаги, М – миксотрофы (симбиотрофы), Н – неселективные всеяды, Х – хищники

Анализ полученных нами данных не выявил связи развития сообщества инфузорий с большинством абиотических факторов. Достоверные положительные корреляции численности и биомассы имеются лишь с температурой и содержанием кислорода. Полагаем, что характер изменения параметров сообщества инфузорий в большей степени определяется (как и на Волжском каскаде) совместным воздействием не только гидрохимических параметров среды, которые часто носят локальный характер в отдельных точках мелководной зоны, но и спецификой гидрологического режима каждого

из водохранилищ каскада (местоположение в каскаде, режим регулирования стока, внутренняя динамика вод и уровенный режимы, прямые и обратные волны от ГЭС и т.д.).

Таким образом, трансформация сообщества свободноживущих инфузорий, четко проявляющаяся в изменении интегральных показателей видового разнообразия, затрагивает как видовую структуру (пусть не всегда явно), так и общие и структурные количественные показатели сообщества инфузорий планктона. Трансформация сообществ инфузорий внутри каждого водохранилища

каскада происходит циклично, что, вероятно, обусловлено неустойчивостью системы, связанной с пульсационной работой ГЭС. При этом вышеуказанное пространственное распределение инфузорий по всему Камскому каскаду практически повторяет описанное для каскада водохранилищ Средней и Нижней Волги, где оно «всегда имеет характер непрерывной «волны», переходящей из одного водохранилища в другое с мощной деформацией в верхних и нижних бьефах каждой ГЭС» [4, 5].

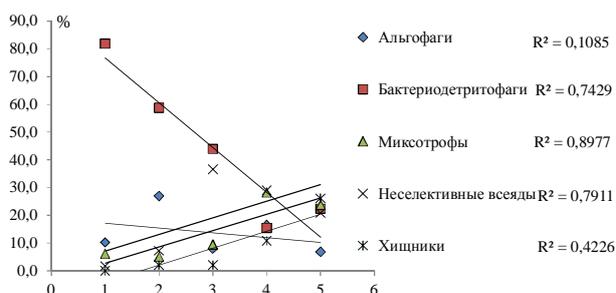


Рис. 4. Тренды (с коэффициентами достоверности аппроксимации) изменения вклада в общую биомассу (%) основных структурных (трофических) групп инфузорий по каскаду

Обозначения: 1 – незарегулированный участок Камы, 2 – Камское, 3 – Нижнекамское, 4 – Воткинское, 5 – Куйбышевское водохранилища

В целом, наложение волнообразного изменения параметров сообщества инфузорий планктона вдоль каскада (рис. 3) и определенной направленности изменения интегральных показателей видового разнообразия (рис. 2) и количественных характеристик показывает «ступенчатое» (дискретное) их изменение сверху вниз. Вероятно, концепция речного континуума, выдвинутая для условий проточной незарегулированной реки [12], для каскадной системы водохранилищ не работает, и ей

можно противопоставить дискретность смены вариантов сообществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44, вып. 1. С. 31- 42.
2. Государственный водный кадастр. Разд. 1. Поверхностные воды. Сер. 3. Многолетние данные. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. РСФСР. Вып. 24. Бассейны рек Волги (среднее и нижнее течение) и Урала. Л., 1985. 517 с.
3. Жариков В.В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги. Тольятти, 1996. 76 с.
4. Жариков В.В. Свободноживущие инфузории Волги: состав, динамика и пространственно-временное распределение в условиях полного гидротехнического регулирования реки: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 1999. 45с.
5. Жариков В.В. Специфика водохранилищ Волги как среды обитания гидробионтов (На примере свободноживущих инфузорий) // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Третьи Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. С.64-72.
6. Ковальчук А.А. Некоторые вопросы экофизиологии свободноживущих инфузорий // Гидробиол. журн. 2001. Т. 38, № 3. С. 81-88.
7. Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник) / Отв. Ред. Г.С. Розенберг, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
8. Мельникова З.М. Планктонные инфузории камских водохранилищ // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., Наука. 1990. № 86. С. 38-41.
9. Уманская М.В., Краснова Е.С., Горбунов М.Ю. Химический состав воды и трофический статус прибрежных участков водохранилища Камского каскада в 2009 г. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии: Бюлл. 2011. Т. 20, № 3. С. 39-49.
10. Хлебович Т.В. Значение планктонных инфузорий в биологической трансформации вещества и энергии: Автореф. дисс ... канд. биол. наук. Л., 1986. 19 с.
11. Эдельштейн К.К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.
12. Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell I.R., Cushing C. E. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1980, V. 37, N 1. P. 130-137.

PLANCTONIC CILIATES (CILIOPHORA) OF SHALLOW ZONE FROM THE KAMA RESERVOIRS CASCADE

© 2012 V.V. Zharikov, S.V. Bykova

Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Togliatti

This article presents data on the composition, species diversity and abundance of free-living ciliates from the Kama-river reservoirs and the Kama branch of Kuybyshev reservoir. The character of the changes in the ciliates plankton community of open littoral along the long axis of the Kama cascade is analysed. The tendency of increase in integrated parameters of species diversity as well as undulating change of abundance and biomass of ciliate plankton community down along the Kama reservoirs cascade are demonstrated.

Key words: ciliates, plankton, reservoir, community transformation, species diversity