

УДК 574.52:593.17(282.247.415)

## ИНFUЗОРИИ МЕЛКОВОДНОЙ ЗОНЫ ВОДОХРАНИЛИЩ КАМСКОГО КАСКАДА И ПРИТОКОВ КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В ПЕРИОД ВЕСЕННЕГО ПОЛОВОДЬЯ

© 2014 С.В. Быкова, В.В. Жариков

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила 11.05.2014

Приводятся первые данные по численности, биомассе, видовому разнообразию, составу доминирующих видов свободноживущих инфузорий водохранилищ Камского каскада и некоторых притоков Камского водохранилища в период весеннего половодья. Выявлено, что в период летней межени и весеннего половодья тенденции трансформации сообщества инфузорий вдоль водохранилищ Камского каскада не совпадают.

**Ключевые слова:** инфузории, видовое разнообразие, планктон, каскад водохранилищ, весеннее половодье

Для выявления биологического разнообразия инфузорий р. Камы в целом и всего Волго-Камского бассейна необходимы и важны исследования фауны инфузорий не только водохранилищ каскада, но и их притоков. Ранее было показано [2, 3], что на Волжском и Камском каскадах водохранилищ изменение видового разнообразия и количественного распределения сообщества инфузорий в планктоне «всегда имеет характер непрерывной «волны», переходящей из одного водохранилища в другое с мощной деформацией в верхних и нижних бьефах каждой ГЭС». При этом в каждом водохранилище каскада циклически повторяется следующее: в верхних бьефах плотин в планктоне обычно наблюдается нарастание численности и биомассы инфузорий с одновременным снижением видового разнообразия. В нижних бьефах эти показатели вначале резко падают, но затем начинают постепенно восстанавливаться до прежнего уровня. Данная работа является продолжением исследований, проведенных на Камском каскаде водохранилищ в период летней межени в 2009 г. Цель – впервые для Камского каскада водохранилищ получить данные о развитии сообществ инфузорий в период весеннего половодья.

### РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в период 11-21 июня 2012 г. (конец весеннего половодья) в ходе маршрутной съемки, начиная (как и в 2009 г.) от незарегулированного участка Камы (в районе р. Вишеры и ее притока Колвы) и кончая камской ветвью Куйбышевского водохранилища (рис. 1). В прибрежной мелководной части водохранилищ, свободной от высшей водной растительности (глубины до 3 м), пробы отбирали батометром, в

притоках – батометром или простым зачерпыванием из приповерхностных горизонтов. Для выявления горизонтального распределения инфузорий на водохранилищах отбирали интегральные пробы (поверхность – дно). Количественный учет инфузорий, как и ранее [3], производили на концентрированном материале пробы (V=300 мл), фиксированном сулемой. Идентификацию видов осуществляли с использованием цитогистохимических методов. Для оценки биоразнообразия использовали индекс видового разнообразия Шеннона (по численности,  $H_p$ ; по биомассе,  $H_b$ ) индекс доминирования Симпсона ( $d$ ), индекс выравненности Пиелу ( $E$ ) и индекс доминирования Палия-Ковнацки ( $D_i$ ) в модификации Шитикова [6], учитывающий одновременно три основных показателя (численность, биомассу и частоту встречаемости):

$$D_i = 100 \cdot p_i \cdot \sqrt{N_i B_i} / \sqrt{N_s B_s}$$

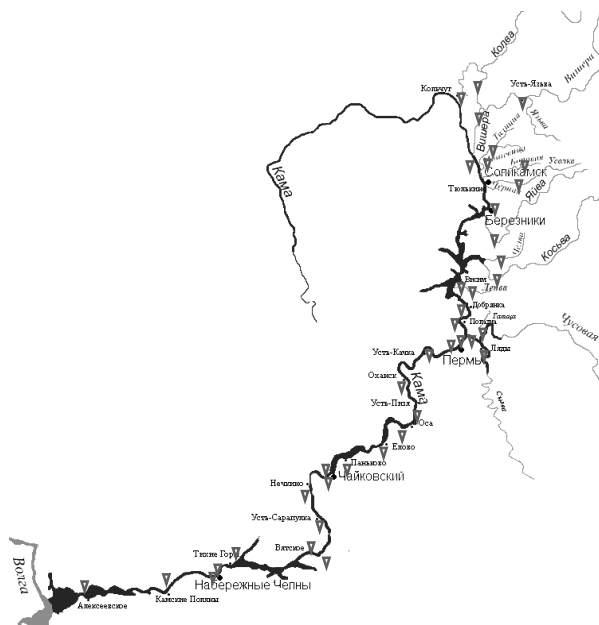


Рис. 1. Схема района исследования со станциями отбора проб в июне 2012 г.

Быкова Светлана Викторовна, научный сотрудник лаборатории простейших и микроорганизмов; Жариков Владимир Васильевич, доктор биологических наук, заведующий той же лабораторией, ievbras2005@mail.ru

Общая характеристика района исследования рассматривалась нами ранее [3, 5]. Период паводка на Каме характеризовался, по сравнению с периодом летней межени, более высокими скоростями течения на акватории всех водохранилищ каскада. В верхних бьефах ГЭС, по сравнению с нижними, часто регистрировались несколько повышенные значения температуры, активной реакции среды (рН) и пониженные значения окислительно-восстановительного потенциала (Еh), обусловленные различиями гидрологических условий выше и ниже плотин ГЭС.

В целом для каскада водохранилищ Камы сверху вниз наблюдались (табл. 1) слабые тренды увеличения прозрачности, активной реакции сре-

**Таблица 1.** Физико-химические параметры воды камских водохранилищ и притоков 14-21.06.2012 (средние значения ± доверительный интервал)

	n	Прозрачность, м	Температура, °С	рН	Еh
Незарег. участок р. Кама	1	0,8	21,2	6,4	300
притоки незарег. Камы	5	0,6 ± 0,4	19,0 ± 1,5	6,9 ± 0,6	229 ± 31
Камское вдхр.	8	1,1 ± 0,3	18,9 ± 0,7	7,5 ± 0,4	172 ± 29
притоки Камского вдхр.	11	-	15,9 ± 2,5	7,2 ± 0,2	211 ± 37
Воткинское вдхр.	8	1,2 ± 0,1	19,4 ± 1,1	7,7 ± 0,1	265 ± 22
Нижнекамское вдхр.	5	1,2 ± 0,1	19,2 ± 0,8	8,3 ± 0,5	308 ± 27
Куйбышевское вдхр. (камская ветвь)	3	1,0 ± 0,1	21,7 ± 0,5	8,0 ± 0,2	260 ± 39

Примечание. n – количество проб, вдхр. – водохранилище

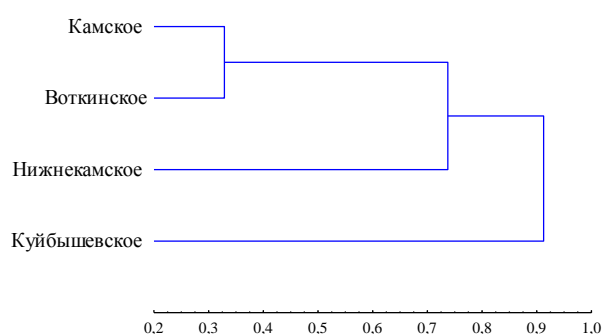
В местах слияния с притоками смешение вод происходит не сразу. В итоге, на довольно протяженном расстоянии наблюдается «разделение» водного потока на воды собственно притока и принимающей его реки (правый и левый потоки), которые четко разделяются и визуальнo, и по гидрохимическим показателям. Так, в момент наблюдения в месте впадения р. Усть-Язвы в р. Вишеру «половина со стороны р. Язвы» отличалась более прозрачной водой (прозрачность (S) по диску Секки более 1 м), воды же «половины со стороны р. Вишеры» содержали огромное количество мелкодисперсной взвеси (вода мутная, коричневая; S = < 0,1 м). Сильные различия наблюдались также по температуре воды (t = 19,3 °С в «половине р. Язвы» и t = 17,7 °С в «половине от р. Вишеры»), активной реакции среды (рН = 7,3 и 8,2, соответственно) и окислительно-восстановительному потенциалу (Еh = 150 и 220, соответственно). Аналогичное разделение водного потока наблюдалось и в районе с. Тюлькино, недалеко от места слияния рек Вишеры и Камы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Видовое разнообразие инфузорий.* Всего в конце периода весеннего половодья было зарегистрировано более 120 видов инфузорий, из них 57 видов – в речной части Камы и Вишеры, 84 – в водохранилищах Камского каскада и 96 видов – в притоках Камского водохранилища, включая Чусовской залив. В условиях половодья степень сходства видового состава инфузорий камских

ды (рН) и окислительно-восстановительного потенциала (Е). Несколько повышенная (сверх ожидаемой) температура воды (21,2 °С) незарегулированной части р. Камы до слияния с р. Вишерой, вероятно обусловлена возвратностью направления течения реки, т.е. от истока р. Кама сначала течет по равнине с юга на север, принимая более теплые воды с равнины, а затем делает поворот и течет к Камскому водохранилищу уже с севера на юг, принимая холодные воды притоков, текущих с Уральских гор. Самая низкая температура воды была зарегистрирована в притоках (до 8,5 °С, в среднем 15,9 °С) Камского водохранилища и, соответственно, Камском водохранилище (до 18,5 °С, в среднем 18,9 °С).

водохранилищ отличалась от меженного состояния. Так, в июле 2009 г. наиболее сходными были сообщества инфузорий водохранилищ, располагающихся в середине каскада [3], тогда как в июне 2012 г., в конце периода половодья – сообщества инфузорий водохранилищ в начале каскада (рис. 2). Сверху вниз по каскаду нарастает своеобразии фауны инфузорий соседних водохранилищ. Сходство фауны инфузорий Камского и Воткинского водохранилищ составило 67,9%, Воткинского и Нижнекамского – 61,3%, Нижнекамского и Куйбышевского – 54,5%.



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства фауны инфузорий водохранилищ Камского каскада, включая камскую ветвь Куйбышевского водохранилища (весеннее половодье 2012 г.)

Обращает на себя внимание, что в период весеннего половодья 2012 г. различия видового состава инфузорий водохранилищ довольно четко проявились на уровне доминантов (табл. 2), тогда

как в межлетний период 2009 г. основную (большую) роль в своеобразии фауны играли лишь субдоминанты. Более того, в период половодья здесь вновь были обнаружены некоторые виды, отмеченные как массовые [4] в начале 90-х годов, но уже отсутствовавшие в 2009 г. В част-

ности, в 2012 г. лишь на одной станции в Камском водохранилище была обнаружена *Stokesia vernalis* Wenzich, 1929 (численность 49 экз./л); а также зарегистрирован в 30% проб *Rimostrombidium (Strobilidium) velox* (Faure - Fr., 1924).

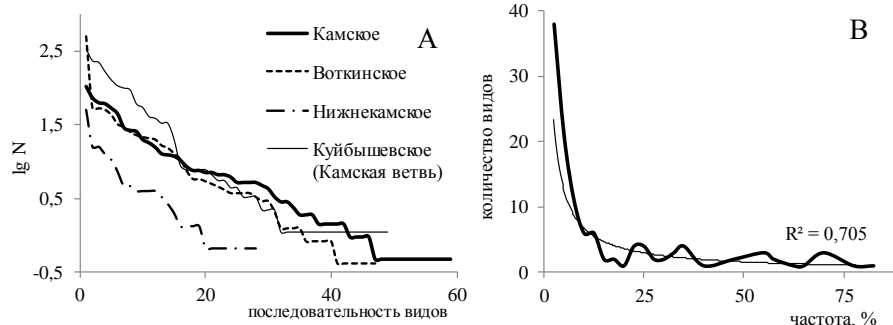
**Таблица 2.** Некоторые показатели видового разнообразия инфузорий водохранилищ и притоков Камы

		интегр. показ.		средние удельные показ.					Доминирующие виды
		n	Hn	n	Hn	Hb	En	d	
незарегул. участок	р. Кама (1)	30	3,30	30	3,30	2,16	0,67	0,15	<i>Rimostrombidium</i> spp. ( <i>humile</i> , <i>hyalinum</i> ) (24,7%); <i>Rimostrombidium lacustris</i> (22,1%); <i>Rimostrombidium velox</i> (15,2%)
	р. Вишера (6)	45	3,60	14	2,78	3,07	0,82	0,20	<i>Coleps hirtus</i> subsp. <i>viridis</i> (24%); <i>Halteria grandinella</i> (20,0%); <i>Haplocaulus</i> sp. (12,1%)
притоки Камы	без Чусов. залива (7)	51	4,33	12	3,01	4,39	0,89	0,16	<i>Halteria grandinella</i> (14,4%); <i>Urotricha</i> spp. (14,4%); <i>Limnostrombidium pelagicum</i> (11,3%)
	Чусовской залив (3)	58	2,50	41	2,65	1,94	0,49	0,37	<i>Pseudohaplocaulus infravacuolatus</i> (60%)
водохранилища	КаВ (7)	58	4,52	26	3,72	3,43	0,80	0,12	<i>Codonella cratera</i> (14,9%); <i>Tintinnidium fluviatile</i> (10,4%)
	ВВ (8)	47	3,23	20	2,78	2,62	0,66	0,28	<i>Codonella cratera</i> (49,9%)
	НКВ (5)	28	3,62	12	2,88	2,71	0,80	0,20	<i>Rimostrombidium</i> spp. ( <i>humile</i> , <i>hyalinum</i> ) (32,1%); <i>Halteria grandinella</i> (10,1%); <i>Limnostrombidium viride</i> (10,1%)
	КуВ (3)	49	3,87	25	3,33	3,46	0,75	0,18	<i>Tintinnopsis cylindrata</i> (19%); <i>Phascolodon vorticella</i> (13,2%); <i>Urotricha</i> spp. (20-40 mk) (12,5%)

Обозначения. Водоохранилища: КаВ – камское, ВВ – Воткинское, НКВ – Нижнекамское, КуВ – камская ветвь Куйбышевского. Цифры в скобках – количество проб (станций), n – количество видов, Hn – индекс Шеннона по численности, Hb – индекс Шеннона по биомассе, En – индекс Пиелу, d – индекс доминирования Симпсона

Построенные нами кривые доминирования-разнообразия (рис. 3А) демонстрируют меньшее видовое богатство и видовое разнообразие сообщества планктонных инфузорий в Нижнекамском водохранилище, несмотря на не самые низкие (для водохранилищ) индексы Шеннона (табл. 2). Наибольшей выравненностью, меньшей степенью доминирования и максимальным видовым богатством отличается сообщество инфузорий Камского водохранилища (рис. 3А), что подтверждается и соответствующими индексами (табл. 2).

Связь количества видов с частотой их встречаемости по всему камскому каскаду имеет вид кривой (рис. 3В), показывающей, что встречаемость большинства видов низкая. Нами было зарегистрировано всего 12 видов (10% от общего числа видов) с частотой встречаемости выше 50 %. Это свидетельствует о высокой гетерогенности распределения инфузорий (пространственной и временной) по акватории водохранилищ и в их притоках.



**Рис. 3.** Кривые доминирования-разнообразия сообществ инфузорий в планктоне водохранилищ Камского каскада (А) и связь количества видов с их встречаемостью (а также линии трендов) по всему району исследования в июне 2012 г. (В)

Аналогичная ситуация наблюдается в Воткинском и Нижнекамском водохранилищах. Связь числа видов инфузорий и частоты их встречаемости на незарегулированном участке Камы, в Камском и Куйбышевском водохранилищах напоминает U – образную кривую (рис. 4), что обычно

при «относительно однообразном распределении видов, когда большинство из них обладают либо незначительной, либо высокой встречаемостью, а видов со встречаемостью 40 - 60% очень мало» [1].

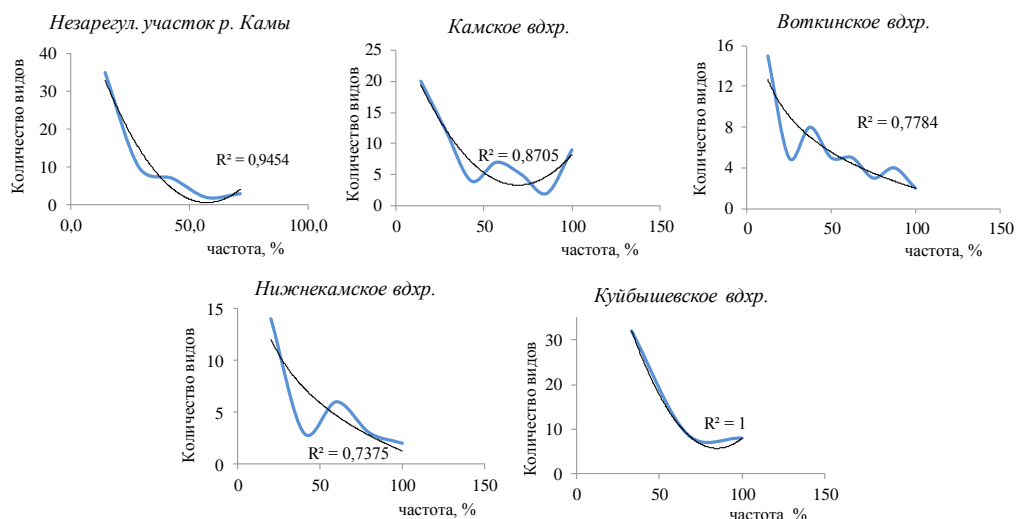


Рис. 4. Характер связи числа видов и частоты встречаемости инфузорий (и линии трендов) на незарегулированном участке р. Камы и в отдельных водохранилищах камского каскада (июнь 2012 г.)

**Количественное развитие.** Изменение видового разнообразия инфузорий в 2009 и 2012 гг. вдоль продольной оси происходило почти в противофазе. При этом показатели общей численности инфузорий в период весеннего половодья

(рис. 5) отличаются от таковых в меженный период отсутствием значительного повышения значений (за исключением Воткинского) в «озерной» части водохранилищ, вероятно из-за существенно большей скорости течения весной.

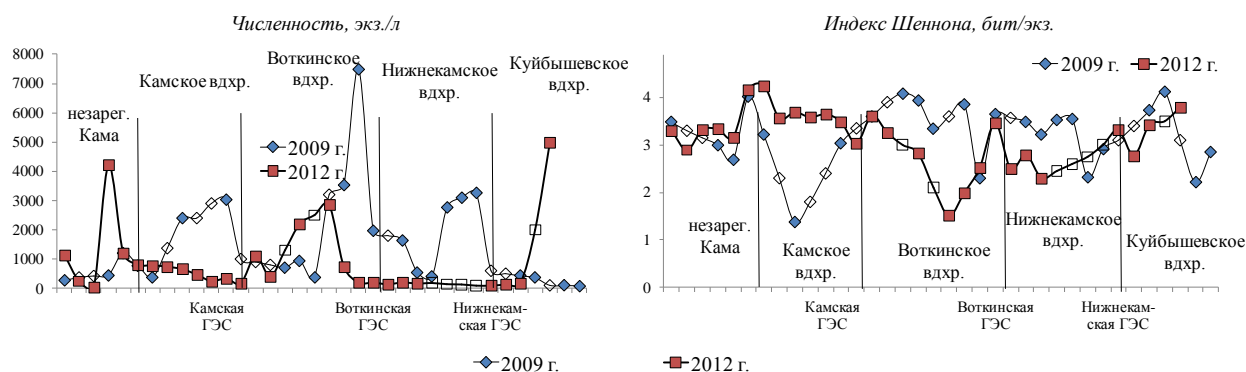


Рис. 5. Изменение численности и видового разнообразия инфузорий водохранилищ Камского каскада (экстраполированные значения указаны маркерами без заливки)

Средние значения (табл. 3) основных показателей (численность, биомасса, продукция) были максимальны на незарегулированном участке Камы, в Камском водохранилище, Камской ветви Куйбышевского водохранилища и минимальны - в Нижнекамском водохранилище. Для сравнения: в летнюю межень 2009 г. максимальные показатели сообществ инфузорий зарегистрированы на водохранилищах в середине каскада. Наибольшие разбросы показателей свойственны притокам, характеризующимся значительным разнообразием условий в них. Роль миксотрофных инфузорий непосредственно в водохранилищах Камского каскада, по сравнению с озерами, была незначительна (в среднем от 6,5% до 14% от общей численности). Но на незарегулированном (речном) участке Камы и его притоках вклад миксотроф-

ных инфузорий более существен: 24% от общей численности и 37% от общей биомассы.

В целом, в весеннее половодье характер изменений количественных показателей сообщества инфузорий вдоль Камского каскада «расплывчатый», нечеткий. Тем не менее, в июне 2012 г. наибольшими значениями численности, биомассы и количества видов инфузорий, а также их разбросом характеризуются крайние водохранилища в каскаде, а не средние, как в период летней межени 2009 г. (рис. 6).

В соответствии с ранжированием видов по индексу Паляя-Ковнацки (в модификации Шитикова [6]) виды на Камском каскаде водохранилищ расположились (в порядке убывания индекса) следующим образом: *Codonella cratera* (Leidy, 1887), *Pseudohaplocaulus infravacuolatus* Foissner & Brozek, 1996, *Tintinnidium fluviatile* (Stein,

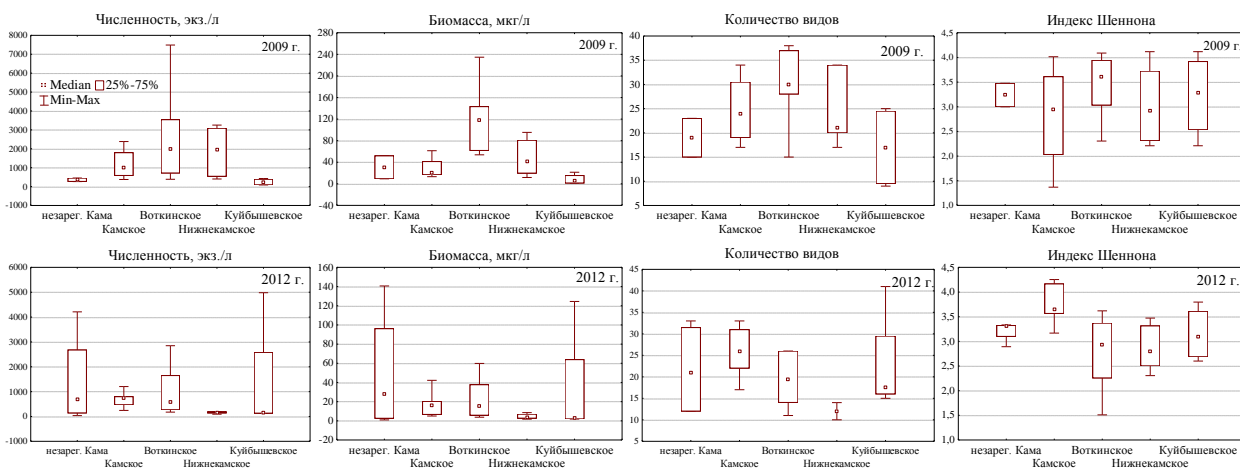
1863), *Halteria grandinella* (O.F. Muller, 1773), *Urotricha* spp. (20-40 мк), *Rimostrombidium* spp. (*R. humile* (Penard, 1922) + *R. hyalinum* (Mirabdu-laev, 1985), *Askenasia* spp., *Urotricha* spp. (<20 мк), *Rimostrombidium lacustris* Petz & Foissner, 1992, *Limnostrombidium pelagicum* (Kahl, 1932), *Pelagostrombidium mirabile* (Penard, 1916), *Tintinnopsis cylindrata* Kof. & Cam., 1892, *Vorticella* spp., *Epistylis procumbens* Zacharias, 1897, *Coleps hirtus* subsp. *viridis* Ehrenberg, 1831, *Spathidium viride*

Kahl, 1926, *Rimostrombidium velox*, *Pelagovorticella natans* (Faure-Fremiet, 1924), *Haplocaulus* sp., *Cyclidium* spp., *Limnostrombidium viride* (Stein, 1867), *Balanion planctonicum* Foissner et al., 1994, *Didinium chlorelligerum* Kahl, 1935, *Monodinium chlorelligerum* Krainer, 1995, *Enchelys simplex* Kahl, 1926, *Histiobalantium bodamicum* Krainer & Müller, 1995, *Pelagohalteria viridis* (Fromental, 1876) Foissner, Skogstad & Pratt, 1988, *Phascolodon vorticella* Stein, 1859 и т.д.

**Таблица 3.** Средние по водохранилищам и притокам ( $\pm$  доверительный интервал) параметры развития сообщества инфузорий планктона (14-21 июня 2012 г.)

	N, экз./л	B, мкг/л	W, $\times 10^{-3}$	P, мкг/л сут <sup>-1</sup>	P/B сут.	Вклад миксотрофов, %	
						от N	от B
Незарег. участок, р. Кама	1148	51,7	0,045	36,7	1,4	24	37
притоки незарег. Камы	916 $\pm$ 1475	29,6 $\pm$ 49,6	0,027 $\pm$ 0,005	21,9 $\pm$ 37,0	1,3 $\pm$ 0,2	14 $\pm$ 13	24 $\pm$ 29
Камское вдхр.	1574 $\pm$ 1725	41,0 $\pm$ 46,8	0,025 $\pm$ 0,008	27,9 $\pm$ 33,1	1,4 $\pm$ 0,1	6,5 $\pm$ 2,7	11 $\pm$ 5,4
притоки Камского вдхр.	1892 $\pm$ 2369	49,2 $\pm$ 72,9	0,022 $\pm$ 0,004	37,2 $\pm$ 54,4	1,1 $\pm$ 0,3	3,7 $\pm$ 3,1	5,9 $\pm$ 7,2
Воткинское вдхр.	1001 $\pm$ 696	22,6 $\pm$ 15,0	0,025 $\pm$ 0,008	18,1 $\pm$ 13,1	1,5 $\pm$ 0,2	3,5 $\pm$ 2,1	6,1 $\pm$ 3,7
Нижнекамское вдхр.	156 $\pm$ 38	4,7 $\pm$ 2,6	0,029 $\pm$ 0,014	3,2 $\pm$ 1,2	1,6 $\pm$ 0,3	13 $\pm$ 11	27 $\pm$ 26
Куйбышевское вдхр. (камская ветвь)	1764 $\pm$ 3151	43,2 $\pm$ 79,6	0,019 $\pm$ 0,006	38,3 $\pm$ 70,2	1,8 $\pm$ 0,1	14 $\pm$ 5	30 $\pm$ 5

Обозначения: N – численность, B – биомасса, W – средний вес особи в сообществе, P – продукция



**Рис. 6.** Диапазоны показателей развития сообществ инфузорий в водохранилищах Камского каскада в летнюю межень 2009 г. (верхний ряд) и в весеннее половодье 2012 г. (нижний ряд)

Изменение численности и вклада близкородственных видов на продольной оси Камского каскада (рис. 7). Среди тинтинид в незарегулированной части Камы и верховьях Камского водохранилища по вкладу в общую численность преобладает *T. fluviatile*, далее вплоть до нижней части Нижнекамского водохранилища – *C. cratera*, в камской ветви Куйбышевского водохранилища – *T. cylindrata* (рис. 7а). Из олиготрих, помимо *H. grandinella*, часто входящей в доминирующий комплекс, в верхней части каскада значительную роль играют инфузории р. *Pelagostrombidium*, в нижней – р. *Limnostrombidium* (рис. 7с). На протяжении всего каскада мелкие хореотрихиды *Rimostrombidium* spp. (максимальная численность зарегистрирована в Камском и Куйбышевском водохранилищах) преобладают над более крупными *R. velox* (максимальная численность зарегистрирована на речном участке Камы) и *R. lacustris*.

В целом, суммарный вклад хореотрихид увеличивается в мелководном Нижнекамском водохранилище (рис. 7б). По всему каскаду, за исключением Камского водохранилища, довольно синхронно изменяется численность разных размерных групп инфузорий р. *Urotricha* (прородонтиды) (рис. 7е). Другой вид из данной группы – *C. hirtus viridis* – играет существенную роль (27%) лишь на незарегулированном участке (точнее, в притоке р. Кама – р. Вишере). *B. planctonicum* вносит заметный вклад в численность инфузорий лишь в Камском (до 9,5%) и Воткинском (13%) водохранилищах. Перитрихи в планктоне представлены эупланктонными (колониальными и одиночными) и эпипланктонными видами. Первые, как правило, малочисленны. Например, вклад *Pelagovorticella natans* в численность дос-



тигает лишь 4-5% (верхний и нижний бьефы Пермской ГЭС), а *Pelagovorticella mayeri* (Faure-Fremiet, 1920) вообще встретилась единично лишь в Воткинском водохранилище (п. Усть-Качка). Также малочисленны и колониальные *Epicarchesium pectinatum* (Zacharias, 1897) и *Epistylis procumbens* (рис. 7f). Более существенную роль в сообществе играют эпиланктонные виды

перитрих, т.е. развивающиеся на планктонных водорослях. В Чусовском заливе отмечен максимум численности *P. infravacuolatus* (3366 экз./л), кроме того, значителен вклад этого вида (53%) и в Паньково (Воткинское водохранилище). Роль эпиланктонных *Vorticella* spp. значительно возрастает (51%) перед плотиной Воткинской ГЭС (в районе г. Чайковский) (рис. 7f).

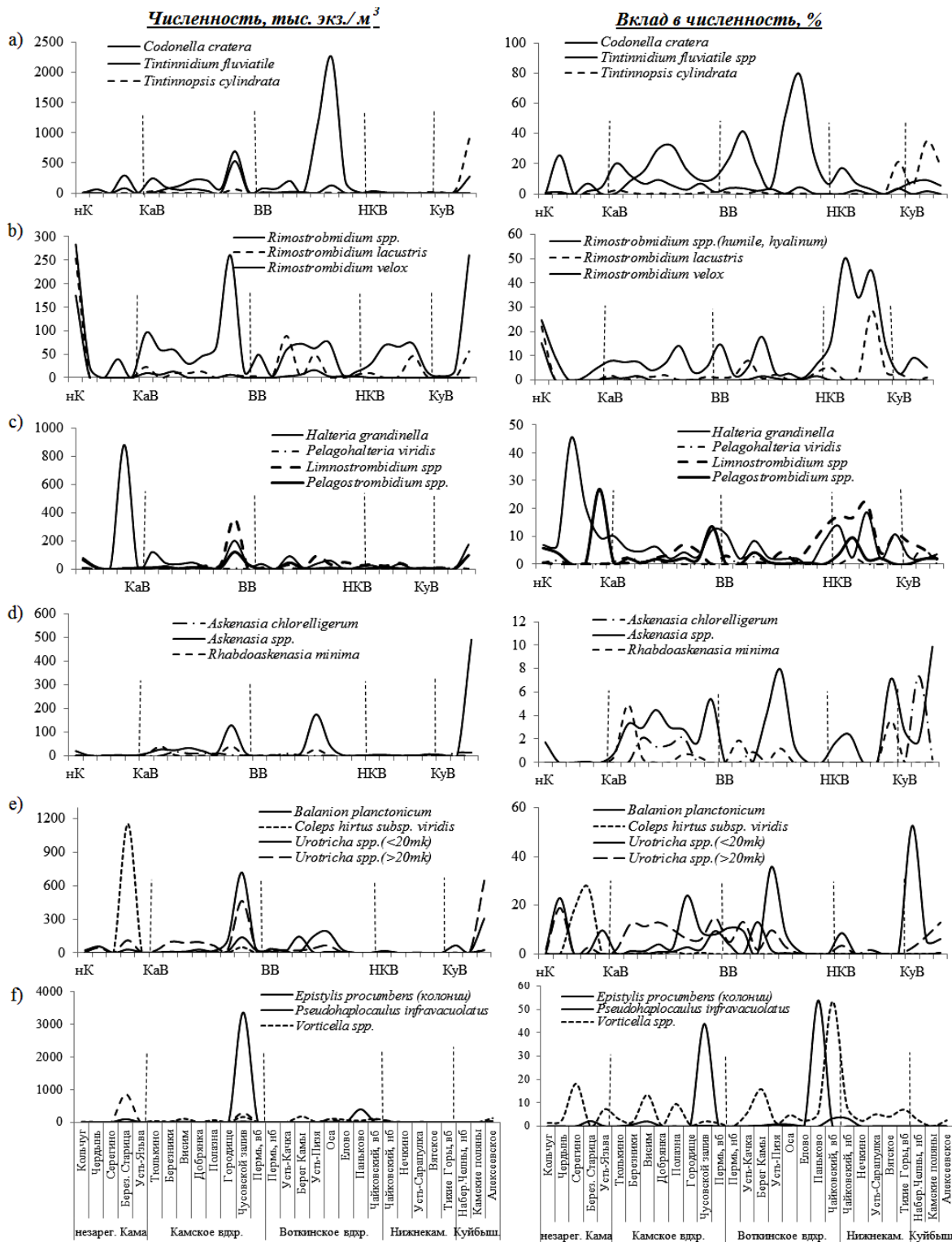


Рис. 7. Изменение вдоль каскада Камских водохранилищ численности и вклада видов отдельных групп: а) тинтиниды (отр. Tintinnida), б) хореотрихиды (отр. Choreotrichida), в) олиготрихи (п/кл. Oligotrichia), д) хаптории (п/кл. Nartoria), е) прородонтиды (отр. Prorodontida), ф) перитрихи (п/кл. Peritrichia). Обозначения: нК

– незарегулированный участок Камы, КаВ – Камское водохранилище, ВВ – Воткинское водохранилище, НКВ – Нижнекамское водохранилище, КуВ – камская ветвь Куйбышевского водохранилища

*Трофическая структура* сообщества инфузорий в планктоне верхней части Камского каскада (Камское водохранилище и верхняя часть Воткинское водохранилища) сохраняется относительно однообразной. По вкладу в общую численность трофические группы инфузорий значимы в следующем порядке: бактерио-детритофаги (26-63%), неселективные всеяды (6-48%), альгофаги (12-29%), хищники (2-21%) и гистофаги (0,4-1%). В Воткинском водохранилище, начиная от п. Оса, возрастает роль бактерио-детритофагов (75-89%). В Нижнекамском водохранилище на первое место по вкладу в численность выходят альгофаги (за счет инфузорий р. *Rimostrombidium* и *Limnostrombidium* 41-82% от численности и 39-77% от биомассы); в Куйбышевском водохранилище – неселективные всеяды (44-71% и 22-46%, соответственно) за счет *T. cylindrata*. В верхних и нижних водохранилищах каскада все трофические группы (за исключением хищников) в целом представлены одними и теми же видами. Видовой же состав хищников существенно отличается: в верхней части каскада в состав хищников входят редко встречающаяся суктория *Staurophrya elegans* Zacharias, 1893 (15%) и *Bryophyllum* sp. (9%); в камской ветви Куйбышевского водохранилища – обычные для водохранилищ Волжско-Камского каскада инфузории родов *Didinium* и *Monodinium* (>10%).

*Сообщества инфузорий отдельных участков Камского каскада*

На незарегулированном участке р. Камы и ее притоках разброс показателей развития сообщества инфузорий довольно велик (в р. Кама численность достигает 1148 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в р. Колва – 244 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в р. Вишере колеблется до 4211 тыс. экз./м<sup>3</sup> (рис. 6, табл. 3). При этом в районе моста у с. Рябино (р. Вишера) инфузорий не обнаружено вовсе, вследствие содержания мелкодисперсной взвеси в толще воды, образовавшейся в результате размыва пород выше по течению (возможно, из-за ливневого потока или активного таяния снега в горах). Вероятно, по той же причине воды Вишеры в местах слияния с др. реками отличаются значительно меньшими показателями видового разнообразия, численности и биомассы. Так, у с. Усть-Язьва сходство видового состава инфузорий двух потоков от р. Усть-Язьвы и от р. Вишеры составило всего 17% (общим являлся только 1 вид). Всего же «в половине от р. Вишеры» зарегистрировано 3 вида (индекс Шеннона,  $H_p = 1,37$ ), в половине от р. Усть-Язьвы – 10 видов ( $H_p = 3,24$ ). Вклад миксотрофных инфузорий в незарегулированной части Камы значительно выше, чем в зарегулированной (водохранилищной): в р. Кама – до 24% от численности и до 37%

от биомассы, в р. Колва – до 5,4% и 11%, а в р. Вишера – до 32% и 86%, соответственно. Немногочисленны и редко встречаются следующие виды *Placus* sp. (*P. luciae?* (Kahl, 1926)), *Stentor coereleus* (Pallas, 1766), *Stichotricha secunda* Perty, 1852, *Spathidium* sp., *Vasicola* sp., *Nassula picta* Greef 1888.

Сообщества инфузорий притоков Камского водохранилища тоже очень неоднородны. Все притоки, кроме сильно отличающихся Чусовского залива и впадающих в него малых рек – Талицы и Сылвы, характеризуются невысокими значениями численности и биомассы: в среднем 171 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 3,49 мг/м<sup>3</sup> (максимум зарегистрирован в русловой части р. Мошевица – 709 тыс. экз./м<sup>3</sup> и в прибрежной, в зарослях макрофитов – 1772 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Видовое разнообразие в среднем довольно высокое ( $H_p = 3,01$ ), но ниже, чем в Камском водохранилище (табл. 2). Помимо представленных (табл. 2) доминантов, важную роль играют субдоминанты: *Hypotrichia* spp., *Peritricha* spp., *L. viride*, *Glaucoma scintillans* Ehrb., 1830, *Lembadion lucens* Maskell, 1877 и скутокоцилиаты (п/кл. Scuticociliatia) *Cyclidium* spp., *Cinetochilum margaritaceum* Perty, 1852, *Ctedoctema acanthocrypta* Stokes, 1884. Единичны находки *Calyptotricha pleuronemoides* Phillips, 1882. *Metacineta cuspidata* (Kellcott, 1885) Matthes, 1988, *Tritigmostoma srameki* Foissner, 1988. Лишь сообщества инфузорий Чусовского залива и его притоков кардинальным образом отличаются от остальных исследованных притоков. Именно здесь зарегистрированы максимальные значения численности и биомассы: 3713-12236 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 69,4-378,5 мг/м<sup>3</sup>, соответственно, и количества видов: по 42 вида в р. Талица и у моста под Пермью в Чусовском заливе и 39 видов – в Сылвинском заливе. В сообществе инфузорий последнего сильно выражено доминирование (доля основного доминанта *P. infravacuolatus* составляла до 89% численности и 93% биомассы). Выравненность в сообществе по Пиелу, составила всего 0,18, в результате индекс Шеннона тоже минимален – всего лишь 0,97. В р. Талице и непосредственно в Чусовском заливе видовое разнообразие выше ( $H_p = 3,19-3,77$ ), за счет относительно высокой выравненности ( $E = 0,59-0,70$ ) значительного количества видов. Основной доминант *P. infravacuolatus*, развивающийся на цианобактериях р. *Anabaena*, вероятно, привносится в Чусовский залив его притоками: в р. Сылве на его долю приходится 89% численности, в р. Талице – 44%, в Чусовском заливе – 18%. Помимо данного вида, значимы виды: *C. hirtus viridis*, *Membranicola tamari* Foissner et al, 1999 (идентификация последнего требует уточнения).

Сверху вниз на акватории Камского водохранилища наблюдается постепенное снижение численности, биомассы и количества видов инфузорий: численность максимальна в п. Тюлькино (1205 тыс. экз./м<sup>3</sup>), биомасса – в г. Березниках (42,2 мг/м<sup>3</sup>), минимальные же значения этих показателей зарегистрированы в верхнем бьефе Камской ГЭС (244 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 5,0 мг/м<sup>3</sup>, соответственно). Помимо указанных видов-доминантов (табл. 2), на разных станциях структуру сообщества определяют *Cyclidium* sp., *H. grandinella*, *Urotricha* spp. (20-40 мк), *Rimostrombidium* spp. (*humile*, *hyalinum*), *Vorticella* spp., *Askenasia* spp. В Березниках в состав доминантов и субдоминантов вошли довольно редкий (частота встречаемости 7,5%) вид - *Staurophrya elegans* (суктория, 15% от общей численности) и *Stokesia vernalis*, зарегистрированная в 2012 г. единственный раз (6,2% от общей численности) и отсутствовавшая в летнюю межень 2009 г., хотя была массовым видом в 1989 г. Начиная с п. Висим, где сплавина близко подходит к водам Камского водохранилища, и далее, вплоть до плотины Камской ГЭС и верхней части Воткинского водохранилища (до г. Оса) в субдоминирующий комплекс входит явно поступающий с прилегающей заболоченной территории и пока не определенный вид, близкий к роду *Bryophyllum* (5,4%-8,8% от общей численности). Кроме того, на этих же станциях зарегистрирован не встречавшийся ранее *H. bodamicum* (до 5,6% от общей численности). На этом же отрезке Камского каскада чаще встречается и *Membranicola tamari*, достигающая 3,6% от общей численности. Вклад инфузорий миксотрофов составляет 3,0-7,6% от общей численности, увеличиваясь лишь непосредственно перед плотиной (до 14,9%).

В средней части Воткинского водохранилища, по сравнению с другими водохранилищами каскада, сильнее выражено повышение численности, биомассы и количества видов: в районе Оса-Елово зарегистрированы максимумы (до 2848 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 59,8 мг/м<sup>3</sup> и 26 видов) при минимальном видовом разнообразии по индексу Шеннона ( $H_p = 1,51$ ). Помимо указанных в табл. 2 доминантов, в комплекс структурообразующих видов на разных станциях входили: *B. planctonicum*, *Cyclidium* sp., *H. grandinella*, *L. pelagicum*, *Rimostrombidium* spp. (*R. humile*, *R. hyalinum*), *R. lacustris* и т.д. Из интересных находок следует отметить *Zosterodasys* sp., *P. mayeri* и перешедшие из Камского водохранилища *Bryophyllum* sp. и *H. bodamicum*. Вклад миксотрофов был минимален (0,9-3%), за исключением ст. Берег Камы (напротив г. Оханск) – 8% от общей численности.

По продольной оси Нижнекамского водохранилища также выражена тенденция снижения численности к нижележащей плотине с небольшим ее увеличением в средней части (максималь-

ная численность (198 тыс. экз./м<sup>3</sup>) зарегистрирована в Усть-Сарапулке, максимальная биомасса (8,5 мг/м<sup>3</sup>) – в Вятском. Кроме указанных доминантов (табл. 2), на разных станциях структуру сообщества определяют и *P. viridis*, *P. mirabile*, *L. pelagicum*, *Peritricha* spp., *Rhabdoaskenasia minima* Krainer & Foissner, 1990, *Vorticella* spp., *Chilodonella* sp., *R. lacustris*. По сравнению с вышележащими водохранилищами, на протяжении всего Нижнекамского водохранилища в соотношении гетеротрофы/миксотрофы несколько усилена роль миксотрофов (вклад до 31%).

Сообщества инфузорий Камской ветви Куйбышевского водохранилища по многим показателям отличаются от сообществ водохранилищ непосредственно Камского каскада (табл. 3). Вспышка численности и биомассы (4980 экз./л и 124,5 мкг/л, соответственно) в Камской ветви зарегистрированы в районе с. Алексеевское. Здесь же сообщество инфузорий характеризуется наибольшим видовым составом (41 вид) и видовым разнообразием ( $H_p = 3,79$ ). В целом, по видовому разнообразию сообщества инфузорий Камской ветви Куйбышевского водохранилища занимают второе место (интегральный индекс Шеннона – 3,87, средний удельный – 3,33) после сообществ Камского водохранилища (4,52 и 3,72, соответственно) (табл. 2). В состав комплекса доминирующих и субдоминирующих видов, помимо указанных (табл. 2), входят и *Askenasia* spp., *Didinium chlorelligerum* Kahl, 1935, *T. fluviatile*, *Rimostrombidium* spp. (*humile*, *hyalinum*). На разных станциях на долю миксотрофов приходится 11-18% от общей численности и 26-34% от общей биомассы, что в среднем выше, чем в других водохранилищах каскада.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные материалы показали, что для периода весеннего половодья максимальные значения численности, биомассы, продукции, видового разнообразия характерны для сообщества инфузорий незарегулированного участка Камы и водохранилищ Камы, крайних в каскаде. При этом, в условиях весеннего половодья, в отличие от периода летней межени, для каждого из водохранилищ Камского каскада в направлении от верхней плотины к нижней проявился тренд понижения показателей количественного развития, с незначительным возрастанием (исключение: Воткинское водохранилище) в средней «озерной» части водохранилищ. Существенно и то, что наиболее различающиеся по показателям сообщества инфузорий формируются в речных притоках, характеризующихся более разнообразными условиями.

Таким образом, тенденции трансформации сообщества инфузорий вдоль Камского каскада в период летней межени и весеннего половодья во многом не совпадают. Не исключено, что в пери-



од весеннего половодья из-за высоких скоростей течения и привнесения водных масс с прилегающей заболоченной территории, сообщества инфузорий ещё не успевают сформироваться. Закономерности формирования и трансформации сообществ инфузорий в период весеннего половодья вдоль акватории отдельных водохранилищ и всего Камского каскада могут выявить лишь регулярные наблюдения.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Баканов А.И.* Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико-химического мониторинга. Часть VI: Учебное пособие / Под ред. проф. Д.Б. Гелашвили. Н. Новгород: Изд-во ННГУ, 2006. С. 61-116.
2. *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.
3. *Жариков В.В., Быкова С.В.* Инфузории (Ciliophora) планктона мелководной зоны водохранилищ Камского каскада // Изв. СНИЦ РАН. Т.14, № 5, 2012. С. 172-178.
4. *Мильникова З.М.* Планктонные инфузории камских водохранилищ // Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., Наука. 1990. № 86. С. 38-41.
5. *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.
6. *Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д.* Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

### CILIATES OF SHALLOW ZONE OF RESERVOIRS OF THE KAMSKY CASCADE AND INFLOWS KAMSKY RESERVOIR IN A SPRING SNOW MELT FLOOD

© 2014 S.V. Bykova, V.V. Zharikov

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti

The first data on abundance, a biomass, species diversity, composition of predominant species of free living ciliates of the Kamsky cascade reservoirs and some inflows of the Kamsky reservoir in a spring snow melt flood are cited. It was showed, that in a summer low-water and a spring snow melt flood of the tendency of transformation of assemblage of ciliates along water basins of the Kamsky cascade do not coincide.

**Key words:** ciliates, species diversity, plankton, the cascade of water basins, a spring snow melt flood