

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2015 П.Г. Беляева

Институт экологии и генетики микроорганизмов Уральского отделения РАН, г.Пермь

Статья поступила в редакцию 10.04.2015

По данным собственных многолетних наблюдений (2004–2014 гг.) и литературных данных с 1937 г. описаны изменения структуры, количественные характеристики, особенности распределения основных групп водорослей и доминантных видов фитопланктона Камского водохранилища.

Ключевые слова: фитопланктон, водохранилище, структура сообщества, доминантные виды.

Сообщество фитопланктона занимает центральное место в гидроэкосистемах как функциональный элемент баланса органического вещества и преобразования энергии. Создание искусственных водоемов (водохранилищ, прудов) нарушает функционирование речных биоценозов, сильно изменяя условия обитания гидробионтов и облик их сообществ. Цель работы – изучение пространственно-временных изменений структуры фитопланктона Камского водохранилища, оценка изменений состава фитопланктона и вклада отдельных групп водорослей в структуру сообществ, доминантных видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Камское водохранилище, образовано в 1954 г. в районе г. Перми, является первой ступенью каскада водохранилищ на р. Кама. Описание водохранилища приведено ранее [2, 4]. В работе использованы данные за 1937–1939 гг. [5, 11], 1975 г. [7], 1980–1985 гг. [1, 12] и собственные данные за 2004–2014 гг. [включая работы 3, 4]. До зарегулирования Камы проанализирован ее участок от устья р. Вишера до устья р. Яйва и от р. Иньва до г. Перми. В 80-х годах исследована вся акватория водохранилища, включая заливы и сезонные исследования 1980, 1983 и 1985 гг. Отбор проб фитопланктона Камского водохранилища проводили в 2004–2005 гг. в верхнем районе, Камский плес водохранилища изучен в июне 2008 г., августе 2009 г., мае–сентябре 2013 г. и августе 2014 г. на восьми гидробиологических створах.

Пробы фитопланктона объемом 1–1.5 л отбирали батометром (2008 г., 2013, 2014) или с поверхностного слоя воды (2009 г.) с последующей фильтрацией через мембранные фильтры «Владипор» с диаметром пор 1.2–3 мкм, и фиксацией 40% раствором формалина. Обработку проб фитопланктона проводили по стандартным

методикам [8]. Доминантными считали виды с численностью и/или биомассой более 10% [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

Список видов водорослей до зарегулирования р. Кама (на территории существующего ныне Камского водохранилища) в 1937–1939 гг. содержал 329 таксонов водорослей, с преобладанием диатомовых [5, 11]. В период 1980–1985 гг. в фитопланктоне Камского водохранилища определено 396 таксонов водорослей (с учетом флоры заливов), наиболее разнообразно был представлен отдел зеленых водорослей [12]. Нами за период наблюдений с 2004 по 2014 гг. в составе альгофлоры планктона Камского водохранилища зарегистрирован 331 таксон водорослей рангом ниже рода из 8 отделов водорослей, относящихся к 133 родам, 63 семействам, 29 порядкам, 11 классам. На основании литературных данных и результатов собственных исследований показано, что флористически наиболее богато представлены диатомовые (31.6–55.3%) и зеленые (27.3–39.4%) водоросли (табл. 1). Однако вклад этих отделов в формирование структуры фитопланктона значительно изменился после зарегулирования реки (разнообразие диатомовых сократилось в 1.5–1.8 раза). Очевидно, представленность отделов водорослей существенно зависит от сроков отбора проб (в начале лета наиболее представлены диатомовые (более 40%), тогда как в конце лета больше богатство зеленых (36–38%) водорослей. Диатомовые водоросли с момента изучения фитопланктона преобладали в основном за счет планктонных форм родов *Aulacoseira* Thwaites, *Cyclotella* (Kütz.) Bréb., *Stephanodiscus* Ehr. и бентосных представителей *Navicula* Bory de S.V. и *Nitzschia* Has. Богатство видов зеленых водорослей сопоставимо до зарегулирования и по сей день. Зеленые представлены хлорококковыми (*Pediastrum* Meyen, *Scenedesmus* Meyen, *Desmodesmus* (R.Chodat) S.S.An, T.Friedl et E.Hegewald, *Dictyosphaerium* Näg., *Ankistrodesmus* Corda), десмидиевыми (*Cosmarium* Corda ex Ralfs,

Беляева Полина Геннадьевна, кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории водной микробиологии. E-mail: belyaeva@psu.ru

Staurastrum Meyen ex Ralfs) и вольвоксовыми (*Chlamidomonas* Ehr, *Pandorina* Bory de S.V.) водорослями. Разнообразие синезеленых водорослей, ранее представленных преимущественно «речными» видами *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg., *Snowella lacustris* (Chod.) Kom. et Hindák, *Limnococcus limneticus* (Lemm.) Komárková, Jezberová, O.Komárek & Zapomelová, и видами рода *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek (*Anabaena* Bory: *Anabaena scheremetievii* Elenk., *Anabaena spiroides* Kleb., *Anabaena flosaquae* Breb. ex Born. et Flah.) и *Anabaena inaequalis* Born. et Flah.), теперь вытеснены лимнофилами: *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Born. et Flah. и видами рода *Microcystis* (*M. aeruginosa* (Kütz.) Kütz., *M. flosaquae* (Wittrock) Kirchn., *M. pulvereae* (H.C.Wood) Forti, *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) G.Cronberg & Komárek).

По сравнению с не зарегулированной Камой необходимо отметить резкое увеличение видового богатства эвгленовых водорослей, в основном за счет рода *Trachelomonas* Ehr., наиболее часто встречаются *T. planctonica* Svir. и *T. volvocina* (Ehr.) Ehr. Число видов и разновидностей золотистых водорослей возросло с 6 до 34, если в р. Кама они были представлены только видами рода *Dinobryon* Ehr., то после создания водохранилища и в настоящее время стали преобладать мелкоклеточные представители родов *Chrysococcus* G.A.Klebs, *Mallomonas* Perty, *Kephyrion* Pascher и *Pseudokephyrion* Pascher. В целом, значительное усиление роли мелкоразмерных видов водорослей является отличительной чертой современного фитопланктона Камского водохранилища. Примерами таких видов, достигающих в фитопланктоне высокой численности, явля-

ются как диатомовые водоросли *Stephanodiscus triporus* Genkal et Kuzmin, *S. makarovae* Genkal, *S. minutulus* (Kütz.) Cl.M., *Discostella pseudostelligera* (Hust.) Houk et Klee, *Cyclotella atomus* Hustedt, *Hippodonta capitata* (Ehr.) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski, *Navicula cryptocephala* (Kütz.) Cl.M., *Discostella pseudostelligera* (Hust.) Houk et Klee, *Cyclotella atomus* Hustedt, *Hippodonta capitata* (Ehr.) Lange-Bertalot, Metzeltin et Witkowski, *Navicula cryptocephala* Kütz., *Sellaphora pupula* (Kütz.) Mann., *Nitzschia amphibia* Grun., *N. fonticola* Grun.; зеленые *Monoraphidium minutum* (Nägeli) Komárková-Legnerová, *Didymocystis inermis* (Fott) Fott, *Crucigenia fenestrata* (Schmidle) Schmidle, *C. quadrata* Morren, *Tetrastrum staurogeniaeforme* (Schröd.) Lemm.; синезеленых *Aphanothece clathrata* W. et G.S. West, *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. et Kom., *A. incerta* (Lemm.) Cronb. et Kom. То есть сукцессия планктона выражается в изменении структуры сообществ направленной на уменьшение размеров клеток водорослей и увеличение роли лимнофильных видов автохтонного и аллахтонного происхождения.

Сведения о средней за вегетационный период биомассе фитопланктона Камского водохранилища содержатся в работе Третьяковой С.А. [12], есть данные по летним сезонам или отдельным сборам в летний период [7, 10] и в неопубликованных результатах собственных исследований. Несмотря на разрозненность материалов на протяжении ряда лет прослеживается достаточно равномерное развитие фитопланктона, при этом обычно половина биомассы альгоценозов планктона определялась в основном развитием диатомовых водорослей, а большая часть численности за счет интенсивного развития

Таблица 1. Многолетние изменения таксономического состава фитопланктона Камского водохранилища

Отделы водорослей	1937–1939	1980–1985	2008 июнь	2009 авг.	2013	2014 авг.	2008–2014
Bacillariophyta	182 (55.3)	143 (36.1)	107 (42.3)	113 (39.1)	45 (35.6)	50 (31.6)	125 (37.8)
Chlorophyta	90 (27.3)	156 (39.4)	73 (28.9)	85 (29.4)	51 (36.2)	55 (34.8)	95 (28.7)
Суанophyta	41 (12.5)	25 (6.3)	25 (9.9)	36 (12.5)	13 (9.2)	22 (14)	42 (12.7)
Chrysophyta	6 (1.8)	29 (7.3)	24 (9.5)	27 (9.3)	14 (9.9)	15 (9)	34 (10.3)
Dinophyta	6 (1.8)	–	5 (2.0)	6 (2.1)	8 (5.7)	5 (3)	10 (3)
Euglenophyta	3 (0.9)	28 (7.1)	15 (5.9)	17 (5.9)	7 (5.0)	10 (6)	17 (5)
Rhodophyta	1 (0.4)	–	–	–	–	–	–
Xantophyta	–	–	1 (0.4)	1 (0.3)	1 (0.7)	–	2 (0.6)
Cryptophyta	–	15 (3.8)	3 (1.2)	4 (1.4)	2 (1.4)	1 (0.6)	6 (1.8)
Всего	329	396	253	289	141	158	331

Примечание: в скобках приведен % от общего количества таксонов; «–» представители отделов водорослей не обнаружены

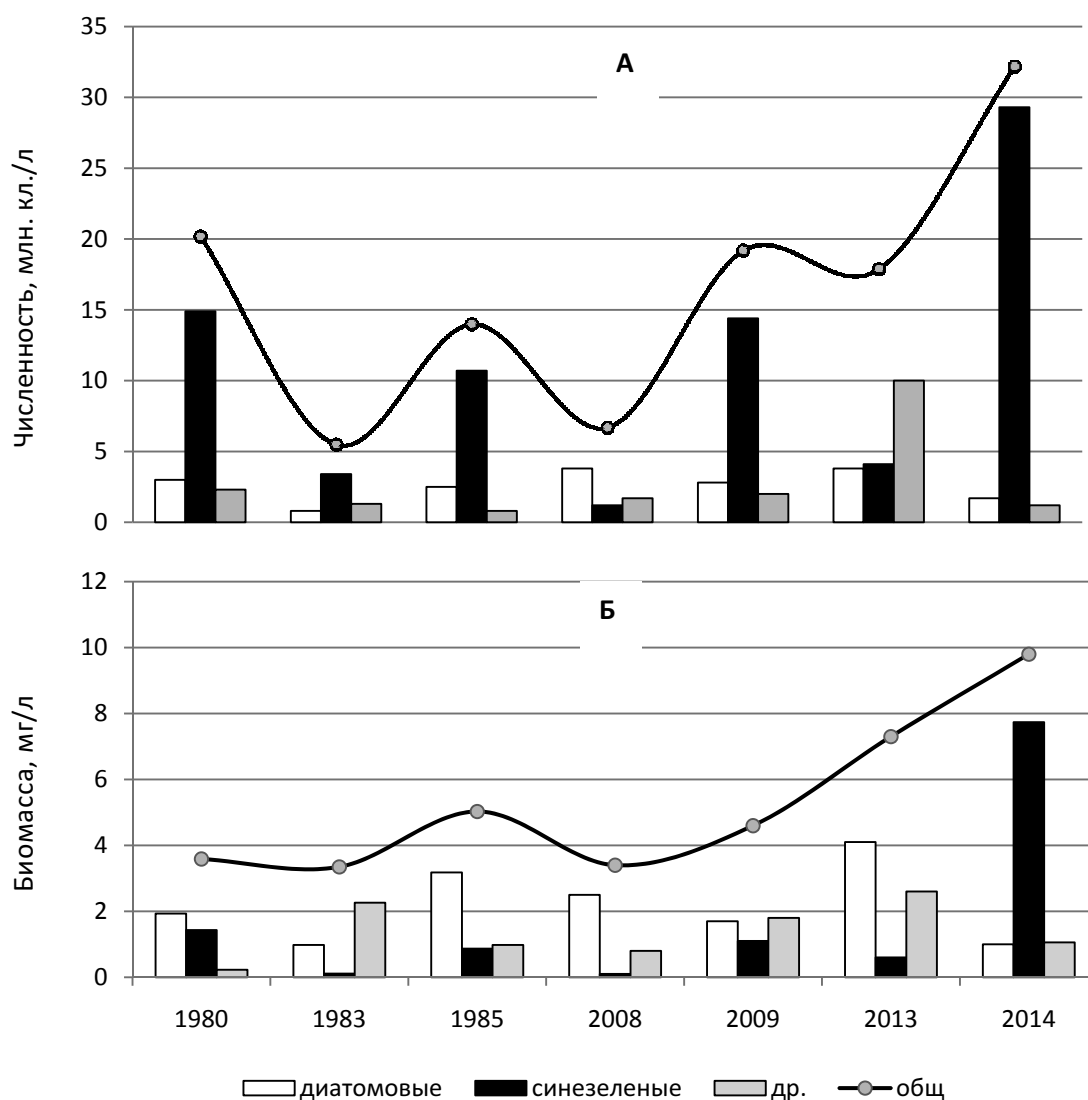


Рис. Многолетняя динамика численности (А) и биомассы (Б) фитопланктона Камского водохранилища в летний период

мелкоразмерных клеток синезеленых водорослей (рисунок). В последние годы (2013, 2014) средняя биомасса и численность фитопланктона значительно увеличились, несмотря на разные гидрометеорологические условия годов, причем синезеленые водоросли стали вносить большой вклад не только по численности, но и в формирование биомассы фитопланктона (более 80%). В 1983 и 2013 гг. большую роль в формировании структуры сообщества играли хлорококковые водоросли, достигая (от 23.6 до 49.3% численности и от 31.2 до 53.1% биомассы).

Число доминирующих таксонов в фитопланктоне Камского водохранилища в разные годы варьирует от 5 до 20. Как правило, это виды *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *Asterionella formosa* Has., *Diatoma tenue* C.Ag. из диатомовых, *Aphanizomenon flosaquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *M. flosaquae*. Данные виды отмечены как доминантные в исследованиях до зарегулирования реки [5, 11], в более поздних работах [7,

12] и в наших исследованиях. В Камском водохранилище можно выделить только два ежегодно встречаемых вида – *Aulacoseira granulata* и *Aphanizomenon flosaquae*. Следует отметить также виды, которые отсутствовали среди доминантов только в отдельные годы: *Asterionella formosa*, *Diatoma tenue*, *Aulacoseira ambigua*, *A. italica*, *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, и с 1975 г. *Ceratium hirundinella*. Наряду с постоянными ценообразующими видами в фитопланктоне присутствуют таксоны, характерные для конкретных лет наблюдений. Так, в 1985 и 2008 гг. значительную роль в формировании сообщества принадлежала представителям криптофитовых водорослей *Chroomonas acuta* Uterm., *Cryptomonas marssonii* Skuja и *C. ovata* Ehr., в эти же годы и 2014 г. была велика роль динофитовых водорослей *Gymnodinium* sp., *Peridinium cinctum* (O.F.M.) Ehr., *Peridiniopsis penardii* (Lemm.) Bourr. Следует обратить внимание, что с начала 2004 г. в водохранилище зарегистрирован инвазийный вид *Actinocyclus normanii*, который закрепился в до-

минантном комплексе и получает массовое развитие. Численность данного вида максимальных значений достигает летом. В начале лета его численность составляла 50–80 тыс. кл./л, биомасса – 0.44 г/м³ (не более 10% общей биомассы фитопланктона). В августе 2013 г. в районе сброса подогретых вод с ГРЭС г. Добрянка численность *A. normanii* в фитопланктоне Камского водохранилища достигала 140 тыс. кл./л при биомассе 0.81 г/м³, при этом его относительная численность не превышала 10%, а биомасса 35%. Другой инвазивный вид *Skeletonema subsalsum*, хоть и встречается в Камском водохранилище с 80-х годов, но не достигает значительного развития, как и представитель рода *Thalassiosira* Cleve: *T. incerta* Makar.

Изучение пространственного распределения фитопланктона показывает неоднородность альгоценозов водохранилища. Видовой состав отдельных районов центрального плеса Камского водохранилища заметно различался. В верховье водохранилища (на проточном участке) общее количество видов водорослей в планктоне максимально (табл. 3). Отмечается снижение

видового богатства водорослей, особенно диатомовых в приплотинном районе водохранилища по сравнению с выше расположенными. Обилие синезеленых высоко в конце лета в среднем и нижнем районах.

Наибольшего развития численность и биомасса фитопланктона достигала во все сезоны в центральном районе Камского плеса, что, очевидно, обусловлено морфологией и гидрологией водохранилища. Причем численность фитопланктона на мелководных станциях в 1.5 раза выше, биомасса – в 2 раза выше, чем на русловых станциях. Резкое увеличение численности (29–42 млн.кл./л), биомассы (более 10 мг/л) и Хл *a* (44–49 мкг/л) фитопланктона происходит в районе подогретых вод ГРЭС г. Добрянка, и местами на ряде мелководных станций из-за нагонных явлений (за счет вегетации синезеленых *Aphanizomenon flosaquae* и *Microcystis* spp.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, многолетняя динамика фи-

Таблица 2. Многолетние изменения доминантного комплекса фитопланктона Камского водохранилища

Годы	Виды
1937–1939	<i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>A. granulata</i> , <i>A. italica</i> , <i>Melosiera varians</i> , <i>Diatoma tenue</i> , <i>Synedra ulna</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Cocconeis placentula</i> , <i>Navicula radiosa</i> , <i>N. cryptocephala</i> <i>Pediastrum</i> sp., <i>Scenedesmus</i> sp., <i>Dyctiospherium</i> sp., <i>Ankistrodesmus</i> sp., <i>Anabaena scheremetievi</i> , <i>A. spiroides</i> , <i>A. inaequalis</i> , <i>A. flosaqua</i> , <i>Microcystis flosaqua</i> <i>Dinobrion divergens</i> , <i>Synura uvella</i>
1954–1956	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Synedra acus</i> , <i>Asterionella formosa</i> , <i>Fragilaria</i> sp., <i>Aphanizomenon flosaquae</i>
1975 (авг.)	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>A. italica</i> , <i>Coscinodiscus lacustris</i> , <i>Nitzschia acicularis</i> , <i>Stephanodiscus hantschii</i> var. <i>pusillum</i> <i>Aphanizomenon flosaquae</i> , <i>Microcystis</i> spp., <i>Ceratium hirundinella</i>
1980–1985	<i>Aulacoseira italica</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. islandica</i> , <i>Synedra ulna</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Aphanizomenon flosaquae</i> , <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Glenodinium</i> sp., <i>Cryptomonas</i> spp.
2004–2009	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Diatoma tenue</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Pediastrum</i> spp., <i>Aphanothece clatrata</i> , <i>Aphanizomenon flosaquae</i> <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Glenodinium</i> sp., <i>Pacus caudatus</i> , <i>Cryptomonas</i> spp.
2013–2014	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. subarctica</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Fragilaria</i> spp., <i>Melosira varians</i> , <i>Aphanizomenon flosaquae</i> , <i>Microcystis flosaquae</i> , <i>Anabaena</i> spp., <i>Aphanocapsa</i> spp., <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Glenodinium</i> sp.
Общие виды	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Aphanizomenon flosaquae</i>

Таблица 3. Количественное развитие и доминантные виды фитопланктона Камского водохранилища 2008–2014 гг.

Район водохранилища	Биомасса, мг/л	Численность, млн. кл/л	Хл <i>a</i> , мкг/л (за 2013–2014 гг.)	Число видов	Доминанты (В – по биомассе, N – по численности)
Верхний	$\frac{1.7-8.3}{3.0 \pm 1.3}$	$\frac{4.6-20.6}{8.7 \pm 3.3}$	$\frac{7.0-19.8}{11.9 \pm 3.6}$	$\frac{75-148}{107 \pm 13}$	<i>Aulacoseira</i> spp. (N, B), <i>Fragilaria pinnata</i> (N, B), <i>F. crotonensis</i> (N, B), <i>Ceratiun hirundinella</i> (B), <i>Actinocyclus normanii</i> (B), <i>Anabaena</i> sp. (N), <i>Glenodinium</i> sp. (B),
Средний	$\frac{2.1-5.7}{3.4 \pm 0.9}$	$\frac{5.8-17.8}{10.3 \pm 3.0}$	$\frac{1.9-27.6}{14.2 \pm 5.8}$	$\frac{82-129}{94 \pm 8}$	<i>Actinocyclus normanii</i> (B), <i>Aulacoseira</i> spp. (N, B), <i>Aphanocapsa</i> spp. (N), <i>Aphanizomenon flosaquae</i> (N, B)
Нижний	$\frac{2.5-8.9}{4.5 \pm 2.0}$	$\frac{5.1-15.2}{7.8 \pm 2.6}$	$\frac{4.8-12.3}{7.6 \pm 2.2}$	$\frac{68-102}{76 \pm 12}$	<i>Actinocyclus normanii</i> (N, B), <i>Aulacoseira</i> spp. (N, B), <i>Melosira varians</i> (B), <i>Ceratiun hirundinella</i> (B), <i>Aphanizomenon flosaquae</i> (N) <i>Aphanocapsa</i> spp. (N)

топланктона Камского водохранилища связана преимущественно с изменениями гидролого-гидрохимического режима и превращением водоема с транзитным характером потока энергии и круговорота веществ в водоем замедленного водообмена с высокой динамичностью абиотических и биотических процессов. В фитопланктоне Камского водохранилища в 2004–2014 гг. выявлено незначительное (331 таксон водорослей рангом ниже рода), по сравнению с водохранилищами р. Волга (Куйбышевское – 1405 таксонов, Рыбинское – 1172, Углическое – 464 [6]) количество таксонов. На протяжении ряда лет в Камском водохранилище происходит увеличение средних значений численности и биомассы фитопланктона. По численности и биомассе в фитопланктоне водохранилища преобладают преимущественно диатомовые и синезеленые водоросли. Синезеленые водоросли ежегодно летом составляли в среднем 50–99% общей численности (за счет развития *Aphanizomenon flosaquae* и *Microcystis* spp.). В последние годы синезеленые водоросли стали вносить большой вклад не только в формирование численности, но и в биомассу фитопланктона (более 80% в августе холодного многоводного 2014 г.). Состав доминантного комплекса фитопланктона наряду с постоянными видами стал включать представителей различных отделов водорослей. Заметную роль на структуру альгоценозов Камского водохранилища с 2004 г. оказывает появление и распространение инвазийного вида *Actinocyclus normanii*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Балонов И.М., Третьякова С.А. Оценка качества воды Камского водохранилища по фитопланктону // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Тез. докл. 2 конф. Молод. Учен. Казань. 1980. С. 62–65.
2. Беляева П.Г. К вопросу о распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Камском и Воткинском водохранилищах // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Том IV. Водная экология. Пермь: Пермский государственный университет, 2011. С. 19–23.
3. Беляева П.Г. Видовой состав и структура фитопланктона Камского водохранилища // Вестник Пермского университета. Серия Биология. Пермь, 2013. С. 1–8.
4. Генкал С.И., Беляева П.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) Камского водохранилища (Россия) // «Альгология», 2011. Т. 21. №3. С. 312–324.
5. Зиновьев А.П. Планктон реки Камы в районе от устья р. Вишеры до устья р. Яйвы // Труды Перм. биолог. ин-та. Т. VIII. Вып. 3–4. 1939 С. 3–44 + приложение список видов
6. Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. С-Пб, 2009. 47 с.
7. Кузьмин Г.В., Охупкин А.Г. Фитопланктон реки Камы в летнюю межень 1975 г. // Информ. Бюлл. / Ин-т биолог. внутр. вод, 1977. №36. С. 45–49.
8. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. 1975. 239 с.
9. Охупкин А.Г. Сукцессии фитопланктона при эвтрофировании и зарегулировании стока речных экосистем // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 4. С. 84–92.
10. Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Летний фитопланктон

- водохранилищ Камы и их притоков // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. V Поволжская гидроэкологическая конференция. Казань, 2009. С. 61–63.
11. Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов: ОГИЗ, 1947. 321 с.
12. Третьякова С.А. Фитопланктон Камских водохранилищ // Гидробиологическая характеристика водоемов Урала, Академия наук СССР, УрО. Свердловск. 1989. С. 58–69.

**SPATIAL–TEMPORAL CHANGES
OF PHYTOPLANKTON OF KAMA RESERVOIR**

© 2015 P.G. Belyaeva

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms,
Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Perm

Structural patterns, quantitative characteristics, distribution of algae taxa and dominant species have been analyzed on the basis of long-term observations (2004–2014 yrs.) and literature references review since 1937 yrs. in the Kama reservoir local phytoplankton.

Keywords: phytoplankton, water reservoir, structural patterns, dominant species