

Оригинальная статья

УДК 593.17:574.52(28)

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-146-162>

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ ПЛАНКТОНА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В РАЙОНЕ КЛИМОВСКОЙ УЗКОСТИ

С. В. Быкова [✉], В. А. Андреева

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

Поступила в редакцию 10.03.2021 г., после доработки 03.04.2021 г., принята 05.04.2021 г.

Аннотация. Предпринята попытка связать изменения количественных характеристик сообщества свободноживущих инфузорий планктона и характера их вертикального распределения с режимом работы ГЭС в водохранилище. Невысокие значения численности (8 – 1560 тыс. экз. /м³) и биомассы (0.1 – 66.9 мг / м³) инфузорий в толще воды и довольно широкий диапазон их варьирования в водохранилище обусловлены, вероятно, колебательным характером гидрологического режима в условиях зарегулированности. Вертикальное распределение свободноживущих инфузорий в планктоне приплотинного участка Куйбышевского водохранилища исследовалось в разное время суток в разные дни недели. Виды распределены во всей толще воды до дна с некоторым предпочтением поверхностных (0 – 2 м) и средних (4 – 10 м) слоев. Четкая привязанность отдельных видов к определенным слоям в условиях гомотермии отсутствует. Их незначительное преобладание на отдельных горизонтах обусловлено биологическими особенностями видов (например, перитрихи на ценобиях водорослей у поверхности), уходом от «пятен цветения» и т.д. Данных в пользу вертикальных миграций или «турбулентного переноса» пока не выявлено. Влияние недельного типа режима регулирования работы Жигулевской ГЭС, при котором в конце рабочей недели, вероятно, уменьшается амплитуда колебания многих гидрологических параметров, проявляется в увеличении в это время численности и биомассы инфузорий в планктоне. Показано, что характер внутрисуточного изменения усредненных характеристик сообщества инфузорий в толще воды в среднем одинаков для варианта сообщества в рабочие дни и находится в противофазе с изменением численности сообщества в выходные дни: максимум численности в рабочие дни регистрировался в вечернее время (20.00), а в выходные – днем (14.00).

Ключевые слова: инфузории, вертикальное распределение, суточная и недельная динамика, режим работы гидроэлектростанции (ГЭС), водохранилище

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН (№ АААА-А17-117112040039-7 и АААА-А17-117112040040-3).

Для цитирования. Быкова С. В., Андреева В. А. Пространственно-временное распределение инфузорий планктона Куйбышевского водохранилища в районе Климовской узкости // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 146 – 162. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-146-162>

[✉] Для корреспонденции. Лаборатория экологии простейших и микроорганизмов Института экологии Волжского бассейна РАН.

ORCID и e-mail адреса: Быкова Светлана Викторовна: <https://orcid.org/0000-0002-4486-9416>, svbykova514@gmail.com; Андреева Вера Андреевна: <https://orcid.org/0000-0001-7546-7519>, begema@mail.ru.

ВВЕДЕНИЕ

При исследовании пространственного распределения гидробионтов в водохранилищах чаще ограничиваются изучением их распределения по продольному профилю и не всегда учитывают характер их распределения в толще воды. Исследования же суточных изменений характера вертикального распределения инфузорий планктона в водохранилищах (Мамаева, 1979; Жариков, Ротарь, 1994) вообще очень редки. Сведения о вертикальном распределении инфузорий приводятся обычно в виде единовременных исследований, в лучшем случае – с учетом сезонных особенностей (Paranjare, 1987; Feng et al., 2014) и, как правило, в морях (Агамалиев, 1983, 2017; Olli et al., 1998; Pérez et al., 2000; Fenchel, Juel Hansen, 2006) или стратифицированных озерах (Rossberg, Wickham, 2008). Исследования изменения вертикального распределения инфузорий в течение суток проводились в разные сезоны на крупных озерах: оз. Байкал (Оболкина, 2015) и оз. Севан (Жариков, 2010). Несмотря на сделанные выводы, механизмы формирования вертикального распределения планктонных организмов, особенно простейших, в природных водах до сих пор «находятся в области предположений» (Оболкина, 2015; с. 80).

В волжских водохранилищах характер вертикального распределения инфузорий исследовался лишь в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах (Мамаева, 1979; Жариков, 2000). В Рыбинском водохранилище показано предпочтение видами разных горизонтов и зависимость их распределения от ветрового волнения, солнечной инсоляции и т.д. (Мамаева, 1979). В Куйбышевском водохранилище «в условиях гомотермии распределение инфузорий в толще воды аналогично таковому в озерах при температурной стратификации, независимо от сезона года» (Жариков, 2000, с. 68). При этом внутрисуточный характер вертикального распределения инфузорий определяли «не температура или биологические миграции, а турбулентный перенос». В. В. Жариков показал наличие «турбулентной гидрологической стратификации», которая определяется захватом воды ГЭС с глубины 10 м и при которой в Куйбышевском водохранилище выделяется три слоя воды (0 – 4 м, 4 – 10 м и от 10 м и до дна), «передвигающиеся с разной скоростью и в разном направлении относительно друг друга, на границе которых возникают резкие градиенты гидрологических показателей» (т.е. скорости и направления течения) (Жариков, 2000, с. 68).

В целом в водохранилищах, где функционирование экосистемы зависит от работы ГЭС, в распределении организмов в толще воды помимо действия комплекса физических, химических и биотических факторов ключевую роль, скорее всего, играют гидрологические, а именно: скорость, направление движения воды, уровень, а также факторы, связанные с типом регулирования работы ГЭС. Недельно-суточное регулирование работы Жигулевской ГЭС предполагает, что в часы пиковой электрической нагрузки (дневные часы и рабочие дни) она развивает повышенную мощность по сравнению с ночными часами и выходными днями и увеличивается забор воды из верхнего бьефа, что может приводить к увеличению скорости, снижению уровня в верхнем бьефе и другим последствиям.

Цель работы – выявить изменение количественных характеристик сообщества инфузорий в толще воды и характера их вертикального распределения в течение суток в разные дни недели в водохранилище с недельно-суточным типом регулирования режима работы ГЭС.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Вертикальное распределение инфузорий исследовали в районе Климовской узкости Куйбышевского водохранилища (с. Климовка) (рис. 1) с интервалом 6 часов 19 – 20 июля 2011 г. и 23 – 28 августа 2012 г. В 2012 г. отбор проб осуществляли в течение 3 суток (сутки через сутки), приходящихся на конец рабочей недели (1-е сутки, 23 – 24.08.2012), выходные дни (2-е сутки, 25 – 26.08.2012) и начало рабочей недели (3-и сутки, 27 – 28.08.2012). Пробы отбирали в русловой части водохранилища батометром Дьяченко, через 2 м до горизонта 10 м и через 5 м в слоях воды ниже 10 м до дна. Глубина станций отбора проб в 2011 г. была 15 м, в 2012 г. – 18 – 20 м.



Рис. 1. Схема района расположения станции проведения исследований

Fig. 1. Map of the research station location

на и коэффициент сходства Сьеренсена. При построении дендрограммы различий видового состава инфузорий использовали евклидово расстояние, группировку выполняли методом Уорда. Статистическую обработку (первичная статистика: средние, пределы (*min* – *max*); корреляционный анализ) и графическую визуализацию данных проводили с помощью программ Excel 15.0 (из пакета Microsoft Office, 2013), SigmaPlot 12.5 (Systat Software, 2013), Statistica 12 (Statsoft, 2014).

Видовое определение и количественный учет инфузорий проводили на сулемовых препаратах (Ротарь, 1995). Температуру, pH, содержание кислорода и его насыщение измеряли полевым многопараметрическим зондом DS5X (Hach Environmental, USA). Для оценки видового разнообразия и сходства видового состава инфузорий использовали стандартные индекс видового разнообразия Шеннона

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические условия. В июле 2011 г. погода была ясной и безветренной. В августе 2012 г. первые двое суток погода, напротив, была ветреной, а на третьи – штилевой, способствующей сохранению образованного в результате нагонных явлений большого «пятна» цианобактерий в поверхностном горизонте (ярко выраженное к 8.00 ч утра). Температурный режим характеризовался гомотермией почти во всем столбе воды (24 – 25.5°C в июле 2011 г. и 21 – 22°C в августе 2012 г.). В августе 2012 г. к третьим суткам наблюдения средняя в столбе воды температура снизилась почти на градус (от 22.23 до 21.37°C). Прозрачность воды в период исследования в 2011 г. была 0.6 – 0.7 м, а в 2012 г. колебалась в пределах 1.4 и 2.4 м (в среднем около 2 м). Содержание кислорода в столбе воды колебалось от 7.2 до 9.1 мг/л, что вполне благоприятно для гидробионтов.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНФУЗОРИЙ

Ввиду отсутствия подробных (почасовых) данных по режиму работы Жигулевской ГЭС за 2012 г. в качестве образца взяли график (рис. 2, *a*), приведенный в работе А. В. Рахубы (2012). Допуская, что цикличность работы ГЭС сохраняется и в 2012 г., можно получить ориентировочное представление по расходам воды через ГЭС и уровню воды в разные часы и дни недели. Расход воды через турбины максимален вечером (20 ч) и уменьшается к утренним часам (4 – 6 ч). Примечательно, что к концу рабочей недели (четверг – пятница) амплитуда колебания расхода воды и, соответственно, уровня уменьшается (см. рис. 2, *a*). Непосредственно в период наблюдений 23 – 28 августа 2012 г. уровень воды в верхнем бьефе постепенно снижался (рис. 2, *b*), вероятно, из-за снижения притока, который уменьшался к выходным дням. Сброс воды уменьшался к концу недели и вновь увеличивался к началу недели (рис. 2, *в*).

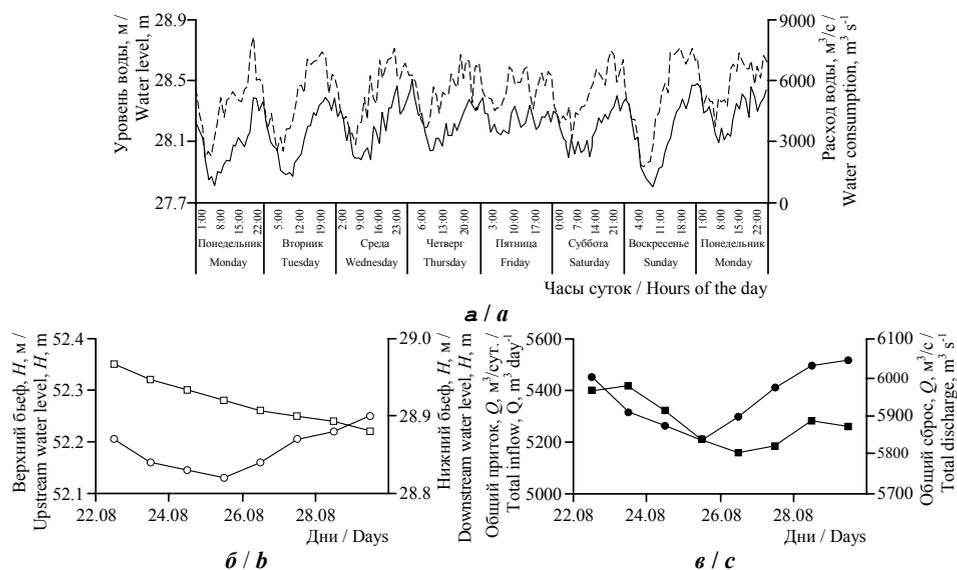


Рис. 2. Гидрологические характеристики Куйбышевского водохранилища в районе Жигулевской ГЭС: *a* – пример динамики расхода воды (- - -) и уровня воды (—) в нижнем бьефе Жигулевской ГЭС за период с 01.08.2011 (понедельник) по 08.08.2011 г. (вторник) (по: Рахуба, 2012, с изменениями); *b* – среднесуточный уровень воды в верхнем (□) и нижнем (○) бьефах; *в* – общий приток (■) и сброс (●) воды за период с 22.08.2012 г. по 29.08.2012 г., пост – Куйбышевский гидроузел (по: ГИС-портал центра регистрации и кадастра, <http://gis.vodinfo.ru/>)

Fig. 2. Hydrological parameters of the Kuibyshev reservoir in the area of the Zhigulevskaya HPS: *a* – an example of the dynamics of water flow (- - -) and water level (—) in the downstream of the Zhigulevskaya HPS from August 1, 2011 (Monday) to August 8, 2011 (Tuesday) (according to: Rahuba, 2012, with changes); *b* – average daily water level in the upper (□) and lower (○) reaches; *c* – total water inflow (■) and discharge (●) for the period from August 22, 2012 till August 29, 2012, Kuibyshev hydrological post (Available at: <http://gis.vodinfo.ru/>)

Общая характеристика сообщества инфузорий в планктоне в июле 2011 г. и августе 2012 г. За период исследования численность инфузорий была невелика и колебалась в диапазоне 8 – 1560 тыс. экз./м³, биомасса – 0.1 – 66.9 мг/м³. В период наблюдения в течение трех полных суток в 2012 г. наметились тенденции к снижению среднесуточных показателей численности, видового богатства и, напротив, к увеличению видового разнообразия (табл. 1). В целом в июле при большем прогреве всей массы воды средняя численность вдвое, а биомассы втрое выше, чем в августе. Видовое разнообразие в 2011 г., напротив, заметно снижено по сравнению с 2012 г. при довольно сходном числе видов за суточную съемку в оба года (см. табл. 1).

Таблица 1. Характеристики сообществ (и пределы их колебаний) инфузорий в столбе воды за сутки в июле 2011 г. и августе 2012 г.

Table 1. Characteristics of ciliates communities (and limits of their fluctuations) in the water column per day in July 2011 and August 2012

Дата / Date	Численность, экз./л / Abundance, cells L ⁻¹	Биомасса, мкг / л / Biomass, µg L ⁻¹	Число видов / Number of species	Индекс Шеннона / Shannon Index
19 – 20.07.11	<u>443</u> 60 – 1560	<u>19.5</u> 0.7 – 66.9	23	1.95
23 – 24.08.12	<u>218</u> 20 – 828	<u>4.9</u> 0.4 – 16.8	26	2.88
25 – 26.08.12	<u>101</u> 8 – 480	<u>4.0</u> 0.1 – 15.2	24	3.00
27 – 28.08.12	<u>97</u> 8 – 588	<u>4.7</u> 0.5 – 27.9	19	3.13

Примечание. В числителе – среднее, в знаменателе – *min* – *max*.

Note. The average in the numerator, *min*–*max* in the denominator.

Всего в июле выявлено 23 вида, а в августе в отдельные сутки – от 19 до 26 видов (суммарно за трое суток – 35 видов). Сходство по Сьеренсену между сообществами 2011 и 2012 г., несмотря на сезонные и годовые различия, довольно высоко и составило 66%. Существенные отличия коснулись доминирующего комплекса видов. В июле 2011 г. по сравнению с августом 2012 г. был выше вклад инфузорий сем. Vorticellidae (60 и 17% общей численности соответственно). В августе 2012 г., напротив, большее развитие получили инфузории рода *Rimostrombidium* (45% численности) по сравнению с 2011 г. (14%). «Классический» волжский доминант *Tintinnopsis cylindrata* в 2011 г. входил в доминирующий комплекс (10% численности), а в 2012 г. являлся субдоминантом (7 – 8%). Отсутствующий в августе 2012 г. *Epistylis procumbens* Zacharias, 1897 в июле 2011 г. формировал 12% численности и 71% биомассы.

Почасовое изменение усредненных в столбе воды характеристик сообществ инфузорий в разные дни недели. В рабочие дни ход изменения средней в столбе воды численности инфузорий по часам одинаков: максимум численности регистрируется при максимальном сбросе воды во второй половине дня в 19 – 20 ч и, соответственно, минимальном уровне воды в верхнем бьефе, а при снижении расхода воды к утренним часам численность инфузорий тоже снижается (рис. 2, а, 3).

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ

В выходные же дни – в отсутствие повышенного потребления электроэнергии промышленными предприятиями – численность увеличивается с утра, достигает максимума к 14.00. Довольно часто показатели видового разнообразия меняются в противофазе с изменением численности или биомассы: например, в 2012 г. к 20.00 численность увеличивается, а индекс Шеннона снижается (см. рис. 3).

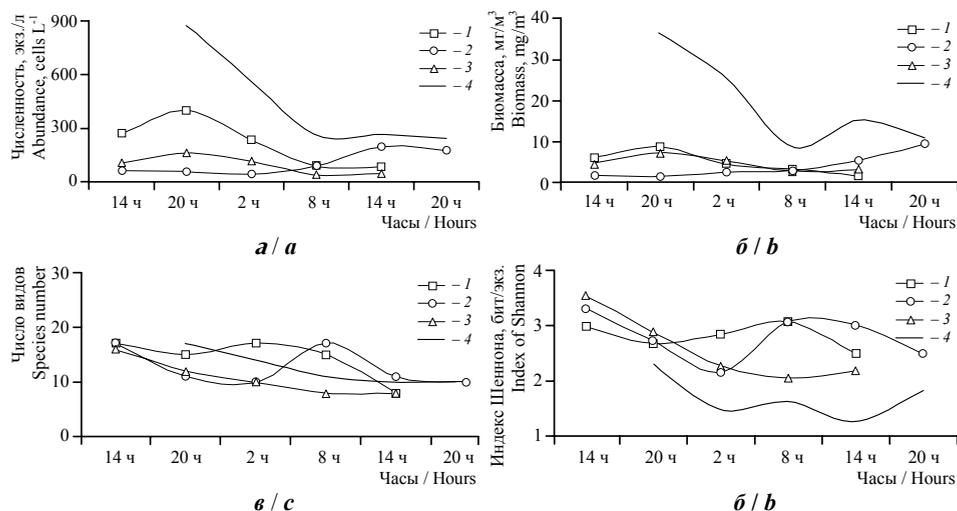


Рис. 3. Почасовое изменение средних в столбе воды численности (а), биомассы (б), видового богатства (в) и видового разнообразия (г) инфузорий в разные дни недели 23 – 28.08.2012 (1 – 3) и 19 – 20.07.2011 (4): 1 – четверг – пятница, 2 – суббота – воскресенье, 3 – понедельник – вторник, 4 – вторник – среда

Fig. 3. Hourly change in the average water column abundance (a), biomass (b), species richness (c) and species diversity (d) of ciliates on all days of the week of August 23–28, 2012 (1–3) and July 19–20, 2011 (4): 1 – Thursday – Friday, 2 – Saturday – Sunday, 3 – Monday – Tuesday, 4 – Tuesday – Wednesday

Почасовое изменение вертикального распределения инфузорий. Четкой закономерности в распределении инфузорий в толще воды в зависимости от времени суток и дня недели не выявлено. Единственно, что можно отметить – это довольно частое расположение максимумов численности инфузорий в слое воды 4 – 10 м в августе 2012 г. и в более низких горизонтах в июле 2011 г. (рис. 4), вероятно, связанное с более интенсивным «цветением» воды и концентрированием цианобактерий у поверхности в этот период. При всем разнообразии распределения инфузорий по горизонтам в разное время суток в рабочие дни максимум численности регистрировался в вечернее время (20.00) в слое воды 2 – 4 м, а в выходные – днем (14.00) на поверхности (см. рис. 4).

Распределение по вертикали видов и отдельных групп видов. Явное предпочтение и четкая привязанность видов к определенным слоям, характерные для стратифицированных водоемов, отсутствуют. Предпочтение тех или иных слоев обу-

словлено биологическими особенностями видов (перитрихи на ценобиях водорослей), уходом от «пятен цветения» и т.д. Наиболее часто встречающиеся виды: *Vorticella* spp. на ценобиях водорослей, мелкие *Rimostrombidium* spp., крупный *Rimostrombidium lacustris* и *T. cylindrata* имели частоту встречаемости, за небольшим исключением, выше 75% во всех выделенных зонах (0 – 2 м, 4 – 10 м, ниже 10 м) с тенденцией незначительного снижения ко дну (табл. 2). В целом в условиях гомотермии виды присутствуют во всей толще воды. Большее предпочтение поверхностных (0 – 2 м) и средних (4 – 10 м) слоев по вкладу инфузорий в общую численность характерно для видов: *E. procumbens*, *Balanion planctonicum*, *Vorticella* spp., *Askenasia volvox* и гипотрих. Довольно удивительно увеличение к нижним слоям вклада видов, относящихся к родам *Rimostrombidium*, *Limnostrombidium*, *Pelagostrombidium*, *Urotricha* (см. табл. 2).

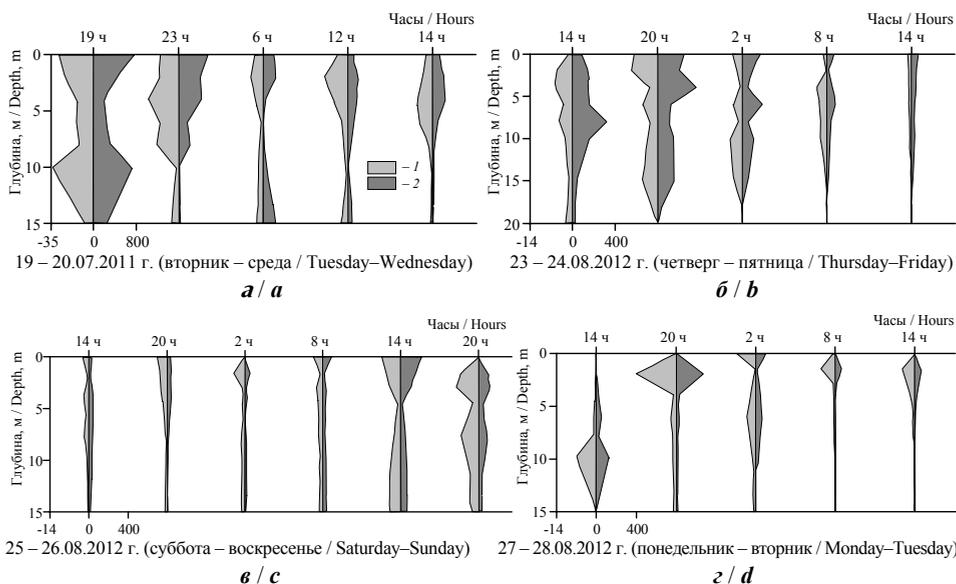


Рис. 4. Вертикальное распределение численности и биомассы инфузорий в июле 2011 г. (а) и августе 2012 г. (б – д): 1 – численность, N , экз./л; 2 – биомасса, B , мг/м³
Fig. 4. Vertical distribution of the abundance and biomass of ciliates in July 2011 (a) and August 2012 (b – d): 1 – abundance, N , cells L⁻¹; 2 – biomass, B , mg m⁻³

Что касается изменения распределения отдельных видов в разное время суток, то лишь *R. lacustris* демонстрировал более-менее четкое распределение: в дневные часы он сосредоточивался в поверхностных и приповерхностных горизонтах, а в ночные – в придонных. Остальные хореотрихи собирались у поверхности, в основном к 20.00 (рис. 5). Перемещение по вертикали в течение суток пиков численности уротрих (отр. Proodontida), возможно, несколько напоминает миграции: днем они собирались у поверхности и в средних слоях на глубине 5 м, а ночью – на глубине 10 м и более (см. рис. 5). Тинтиниды более-менее равномерно распре-

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ

делялись в толще в вечернее и ночное время, а к утру в будни их количество уменьшалось, в выходные дни ночью и утром они отсутствовали в толще, днем собирались у поверхности, а вечером – ближе ко дну.

Таблица 2. Роль основных структурообразующих видов инфузорий в разных слоях воды за весь период исследования

Table 2. Role of the main structure-forming ciliates species in several water layers over the entire study period

Виды / Species	Частота встречаемости, % / Frequency of occurrence, %			Численность, экз. / л / Abundance, cells L ⁻¹			Вклад в общую численность, % / Contribution to the total abundance, %		
	Слой, м / Layers, m								
	0–4	4–10	>10	0–4	4–10	>10	0–4	4–10	>10
<i>Askenasia volvox</i> (Eichwald, 1852)	14	14	3	1	1	0	0.3	0.5	0.1
<i>Balanion planctonicum</i> (Foissner, Oleksiv et Müller, 1990)	24	22	22	10	7	2	3.0	3.7	1.3
<i>Epistylis procumbens</i> Zacharias, 1897	30	24	14	22	14	7	6.7	7.0	3.9
<i>Limnostrombidium viride</i> (Stein, 1867)	22	32	38	3	4	6	0.9	2.3	3.3
<i>Pelagostrombidium mirabile</i> (Penard, 1916)	20	17	22	2	2	2	0.8	0.9	1.2
<i>Rimostrombidium lacustris</i> (Foissner, Skogstad & Pratt, 1988)	88	79	76	25	16	20	7.9	8.0	11.8
<i>Rimostrombidium</i> spp.	86	76	81	45	41	46	14.0	20.6	27.1
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. & Cam., 1892	76	71	54	30	18	17	9.2	9.4	10.1
<i>Urotricha</i> spp	38	36	38	6	9	8	1.8	4.5	4.6
<i>Vorticella</i> spp.	92	82	84	153	71	52	47.6	35.9	30.5
<i>Hypotricha</i> spp.	52	35	24	10	3	2	3.2	1.7	1.1

Примечание. *Rimostrombidium* spp. = *R. humile* (Penard, 1922) + *R. hyalinum* (Mirabdulaev, 1985); *Urotricha* spp. = *U. farcta* Clap. et Lachmann, 1859 + *U. furcata* Schewiakoff, 1892.

Note. *Rimostrombidium* spp. = *R. humile* (Penard, 1922) + *R. hyalinum* (Mirabdulaev, 1985); *Urotricha* spp. = *U. farcta* Clap. et Lachmann, 1859 + *U. furcata* Schewiakoff, 1892.

Полное отсутствие какое-то время вида в толще воды может свидетельствовать либо о его незначительных численностях («следовые» количества) при достаточно неравномерном распределении, либо о синхронном инцистировании (что маловероятно), либо о резкой смене водных масс и т.д.

ОБСУЖДЕНИЕ

Существует много рассуждений на тему тех или иных вариантов вертикального распределения гидробионтов в водоемах и их причин. Считается, что вертикальное распределение, например, зоопланктона в целом – это «результатирующая активных и пассивных перемещений животных, которые являются адаптацией к неоднородностям распределения и динамическим изменениям абиотических и биотических факторов среды» (Дроботов, 2014). Важную роль в этих перемещениях играют свет и температура как факторы, непосредственно регулирующие обилие фитопланктона – первого звена трофической цепи, и опосредованно – обилие зоопланктона. Поскольку данные факторы подвержены сезонным и суточным ритмам, то и для вертикальных перемещений гидробионтов характерна периодичность (Кипрушина, 2009). С условиями освещенности и питания, в первую очередь, связывают и распределение фототрофных протистов (динофлагеллят, «фото-

трофной» инфузории *Mesodinium rubrum*) и факторы, регулирующие их миграционное поведение; но конечная причина, стоящая за этой стратегией, не ясна (Olli et al., 1998; Fenchel et al., 2006; Jephson, 2012).

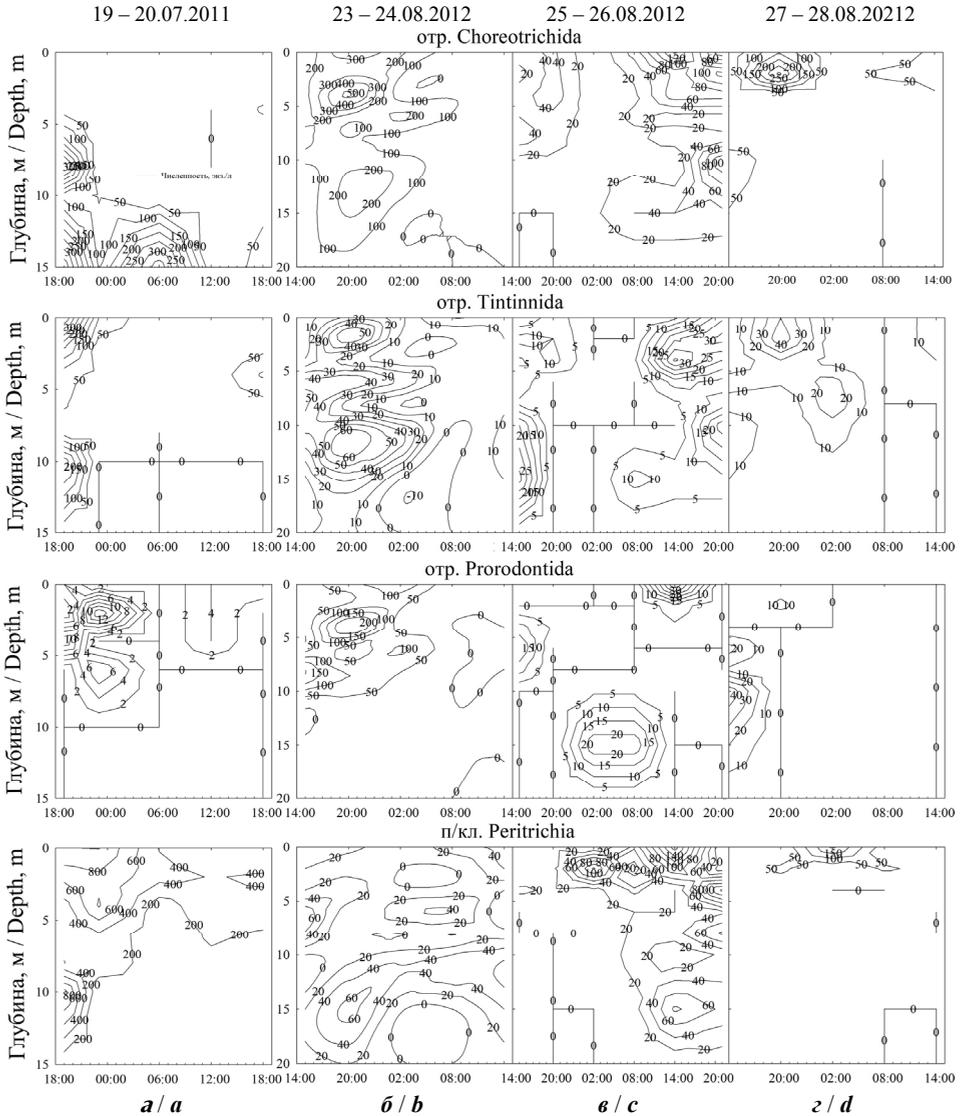


Рис. 5. Изменение вертикального распределения численности отдельных таксонов инфузорий в течение суток в разные дни недели: *a* – 19 – 20.07.2011 г.; *б* – *г* – 23 – 28.08.2012 г.

Fig. 5. Changes in the vertical distribution of the abundance of separate ciliates taxa during the day on all days of the week: *a* – July 20, 2011; *b*–*d* – August 23–28, 2012

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ

Для инфузорий оз. Байкала показано (Оболкина, 2015) их концентрирование на глубине 20 – 25 м в дневные часы в солнечные дни весной, и в приповерхностных слоях (0 – 1, 0 – 5 м) в ночные и предутренние часы. По мнению Л. А. Оболкиной (2015, с. 88), распределение инфузорий в этот период связано «с перемешиванием воды, и отражает разные стадии оседания весеннего планктона». В подледный период скопления инфузорий в дневное время часто обнаруживаются в поверхностном слое воды, а основным регулирующим фактором в их распределении служит освещенность и гидродинамика; температура, вероятно, не играет особой роли (Эггерт, 1973; Оболкина, 2015). В. М. Каплин (1970) отводил решающую роль в распределении инфузорий пищевому фактору и гидродинамике. Существует предположение (Эггерт, 1973), что имеющие место вертикальные суточные миграции инфузорий носят пассивный характер под влиянием суточной конвекции и горизонтальных течений. Для вертикального распределения инфузорий в оз. Севан характерно избегание инфузориями в дневные часы поверхностного слоя воды (0 – 3 м), что обусловлено в условиях высокой прозрачности высокогорного водоема негативным воздействием на них УФ лучей (Жариков, 2010). В стратифицированных, более трофных (чем оз. Байкал и оз. Севан) озерах инфузории занимают то положение в толще водоема, которое соответствует экологическим требованиям видов по температуре, газовому режиму, уровню питательных веществ, возможности укрыться от хищников и т.д. (Zingel, 2005; Fenchel, 2012; Vykova, 2015).

В литературе практически отсутствуют, за небольшим исключением (Jonsson, 1989), исследования, касающиеся возможных механизмов, с помощью которых поддерживается неслучайное распределение планктонных инфузорий в толще воды. К примеру, тинтиниды в морских системах часто скапливаются у поверхности (Агамалиев, 1983; Jonsson, 1989; Paranjape, 2011; Feng et al., 2014). По мнению Jonsson (1989) у большинства инфузорий конечной причиной направленного плавания к поверхности является гравитация. При этом отрицательный геотаксис (стремление вверх) является результатом взаимодействия между скоростью погружения организма, скоростью плавания, кувыркания и прыжков, асимметрией формы тела или плотности клетки и т.д. Таким образом, распределение инфузорий в столбе воды является результирующей величин вертикальной скорости плавания–оседания и скорости турбулентности воды (Jonsson, 1989). Это довольно важное заключение, поскольку в литературе многие авторы не учитывают гидрологические факторы, которые приобретают первостепенное значение в условиях зарегулированных рек.

В случае с инфузориями Куйбышевского водохранилища кластеризация данных методом Уорда показала большую обособленность сообщества конца рабочей недели (1-е сутки, кластер V), в то время как сообщества выходных дней (2-е сутки, кластеры I и IV) и начала недели (3-и сутки, кластеры II и III) объединены в один кластер (рис. 6), несмотря на то, что по видовому составу в целом более близкими (на 71% по коэффициенту Сьеренсена) оказались сообщества, развивающиеся в рабочие дни недели.

Обособленность сообщества инфузорий конца рабочей недели объясняется, вероятно, меньшей амплитудой колебания расхода воды и, соответственно, уровня воды в эти дни (см. рис. 2, а). Конечно, выводы, сделанные по данным, получен-

ным в разные периоды (гидрологические – в июле 2011 г., а гидробиологические – в августе 2012 г.), не вполне корректны; тем не менее они позволяют предположить причину, по которой численность в первые сутки (четверг – пятница)

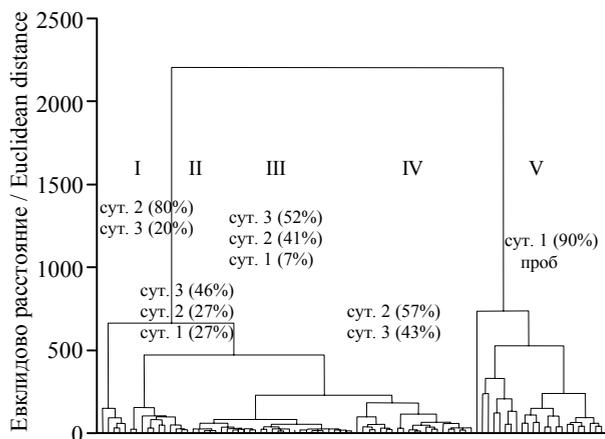


Рис. 6. Кластеризация данных методом Уорда (I – V – номера кластеров). В скобках указана доля проб в кластере, относящихся к определенным суткам.

Fig 6. Clustering of data by the Ward method (I–V are cluster numbers). The percentage of samples in each cluster related to certain days is shown in parentheses

значительно (вдвое) выше (см. табл. 1, рис. 6). При этом биомасса меняется незначительно (см. табл. 1) за счет того, что в составе доминирующего комплекса крупный *R. lacustris* сменяет мелкий *R. hyalinum*. Причины данной замены непонятны, но можно предположить, что это связано с адаптивными преимуществами более крупного вида как сильного пловца, способного противостоять более сильным гидрологическим возмущениям в начале рабочей недели. По немногочисленным совпадающим гидрологическим и гидробиологическим данным 2012 г., выявлена достоверная положительная корреляция удельного числа видов инфузорий с уровнем воды в верхнем бьефе ($r = 0.84$, при $p < 0.05$) и численности инфузорий – с уровнем воды в верхнем бьефе и общим притоком воды (соответственно $r = 0.75$ и $r = 0.73$, при меньшем уровне значимости $p < 0.1$). Таким образом, недельное регулирование работы ГЭС явно сказывается на функционировании сообщества инфузорий. Влияние же суточного цикла работы ГЭС проявляется в том, что к 20.00, как правило, увеличиваются численность и биомасса и уменьшается видовое разнообразие. Гидрологические особенности режима водохранилища сказываются на сообществе инфузорий и опосредованно, через другие гидробионты, например, цианобактерии, массовое развитие которых отрицательно влияет на инфузорий и распределение которых напрямую зависит не только от ветрового перемешивания, но и от турбулентности, скорости течения, притока и сброса воды и т.д. Так, резкому снижению показателей развития сообщества инфузорий в утренние часы на третьи сутки способствовало массовое скопление цианобактерий в условиях штиля.

Четких закономерностей в динамике вертикального распределения инфузорий на данном этапе исследования не выявлено. Резкое уменьшение общей численности на всех горизонтах, а не просто ее перераспределение по слоям в течение суток и, следовательно, уменьшение средней в толще воды численности инфузорий на протяжении исследованного периода, может свидетельствовать как о смене сообщества с поступившими сверху водами, так и быть результатом недостаточной

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНFUЗОРИЙ

периодичности отбора проб (6 ч, а не 4 ч; сутки через сутки, а не подряд без перерыва). Отсутствие последовательного и постепенного изменения численности отдельных видов / таксонов (вплоть до отсутствия вида в толще воды на протяжении какого-то времени) (см. рис. 5), вероятно, тоже свидетельствует в пользу того, что их распределение является не результатом вертикальных миграций, а, скорее, результатом притока с водными массами. Таким образом, поскольку полученные данные ставят больше вопросов, чем дают ответов, а многие выводы остаются на уровне предположений, работа по изучению вертикального распределения инфузорий в условиях водохранилищ будет обязательно продолжена. При этом в дальнейшем необходимо иметь точные гидрологические данные (расход и уровень воды, скорость течения воды на разных горизонтах и т. д.), синхронные по времени с отбором гидробиологических проб. Несмотря на огромную трудоемкость работ, связанных с изучением динамики вертикального распределения инфузорий по часам и суткам, вероятно, имеет смысл непрерывного отбора материала в течение всего недельного цикла работы ГЭС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показанное различие в развитии сообществ инфузорий в рабочие и выходные дни, видимо, достаточно для того, чтобы прийти к заключению о значительном, если не определяющем, воздействии на гидробионтов в водохранилище гидрологических факторов. Влияние недельно-суточного регулирования режима работы ГЭС проявляется, в частности, в том, что в рабочие дни максимум численности инфузорий регистрируется в вечернее время, а в выходные – днем. Кроме того, уменьшение в конце рабочей недели общего притока и амплитуды колебаний уровня воды и расходов воды, вероятно, способствует формированию более высоких средних показателей численности и биомассы инфузорий в это время. Говорить о четких и однозначных закономерностях в вертикальном распределении инфузорий, связанных с пусками ГЭС, биологическими миграциями, «турбулентным переносом» и т.д. пока преждевременно. Тем не менее, регистрируемые довольно низкие, по сравнению с озерами, численность и биомасса инфузорий в среднем в столбе воды водохранилища, вероятно, обусловлены нестабильным характером гидрологического режима.

Авторы выражают благодарность А. В. Рахубе за предоставленные данные по физико-химическим параметрам, измеренным с помощью многопараметрического зонда.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агамалиев Ф. Г. Инфузории Каспийского моря : Систематика, экология, зоогеография. Л. : Наука : Ленингр. отд-ние, 1983. 253 с.

Агамалиев Ф. Г. Разнообразие и экология планктонных инфузорий Каспийского моря // Жизнь Земли. 2017. Т. 39, № 2. С. 139 – 146.

Гис-портал центра регистрации и кадастра : Информационная система по водным ресурсам и водному хозяйству бассейнов рек России [Электронный ресурс]. URL: <http://gis.vodinfo.ru> (дата обращения 28.01.2021).

Дроботов А. В. Пространственная структура и несинхронные вертикальные миграции зоопланктона в стратифицированном меромиктическом озере : дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2014. 135 с.

Жариков В. В. Специфика водохранилищ Волги как среды обитания гидробионтов (на примере свободноживущих инфузорий) // Теоретические проблемы экологии и эволюции : Третьи Любимцевские чтения. Тольятти : ИЭВБ РАН, 2000. С. 64 – 72.

Жариков В. В. Состав, экология и распределение инфузорий // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала : Наука Дагестанского науч. центра РАН, 2010. С. 134 – 167.

Жариков В. В., Ротарь Ю. М. К оценке реакции свободноживущих инфузорий водохранилищ Средней и Нижней Волги на изменения некоторых факторов среды // Биоиндикация : теория, методы, приложения / под ред. Г. С. Розенберга. Тольятти : ИЭВБ РАН, 1994. С. 205 – 225.

Каплин В. М. К экологии пелагических инфузорий Байкала // Известия Биологического географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете. 1970. Т. 23, вып. 1. С. 104 – 117.

Кипрушина К. Н. Сезонная динамика вертикального распределения зоопланктона открытой части Южного Байкала (район Больших Котов) // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. 2009. Т. 2, № 1. С. 39 – 44.

Мамаева Н. В. Инфузории бассейна Волги: Экологический очерк. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1979. 150 с.

Оболкина Л. А. Планктонные инфузории озера Байкал. Новосибирск : Наука. Сиб. отделение, 2015. 231 с.

Рахуба А. В. Экспериментальные исследования суточного режима водообмена в пограничной зоне слияния р. Сок и Саратовского водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2012. Т. 14, № 1 – 3. С. 784 – 790.

Ротарь Ю. М. Планктонные инфузории Куйбышевского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 161 с.

Эггерт М. Б. Суточное вертикальное распределение зимнего зоопланктона в пелагиали озера Байкал // Гидробиологический журнал. 1973. Т. 9, вып. 1. С. 36 – 46.

Вукоча S. V. Ecological specificity and spatial and temporal distribution of ciliates from the pelagic plankton of a fresh meromictic waterbody // Inland Water Biology. 2015. Vol. 8, № 2. P. 166 – 176. <https://doi.org/10/7868/S0320965215020035>

Fenchel T. Protozoa and oxygen // Acta Protozoologica. 2012. Vol. 52. P. 11 – 20.

Fenchel T., Juul Hansen P. Motile behaviour of the bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum* // Marine Biology Research. 2006. Vol. 2, № 1. P. 33 – 40.

Feng M., Zhang W., Xiao T. Spatial and temporal distribution of tintinnid (Ciliophora : Tintinnida) communities in Kongsfjorden, Svalbard (Arctic), during summer // Polar Biology. 2014. Vol. 37, № 2. P. 291 – 296.

Jephson T. Diel Vertical Migration in Marine Dinoflagellates. Lund : Lund University, 2012. 32 p.

Jonsson P. R. Vertical distribution of planktonic ciliates- an experimental analysis of swimming behaviour // Marine Ecology Progress Series. 1989. Vol. 52, № 1. P. 39 – 53.

Olli K., Heiskanen A. S., Lohikari K. Vertical migration of autotrophic micro-organisms during a vernal bloom at the coastal Baltic Sea – coexistence through niche separation // Eutrophication in Planktonic Ecosystems : Food Web Dynamics and Elemental Cycling. Dordrecht : Springer, 1998. P. 179 – 189.

Paranjape M. A. The seasonal cycles and vertical distribution of tintinnines in Bedford Basin, Nova Scotia, Canada // Canadian Journal of Zoology. 1987. Vol. 65, № 1. P. 41 – 48. <https://doi.org/10.1139/z87-007>

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИНФУЗОРИЙ

Pérez M. T., Dolan J. R., Vidussi F., Fukai E. Diel vertical distribution of planktonic ciliates within the surface layer of the NW Mediterranean (May 1995) // Deep Sea Research. Part I : Oceanographic Research Papers. 2000. Vol. 47, № 3. P. 479 – 503.

Rosberg M., Wickham S. A. Ciliate vertical distribution and diel vertical migration in a eutrophic lake // Fundamental and Applied Limnology. 2008. Vol. 171, № 1. P. 1 – 14.

Zingel P. Vertical and seasonal dynamics of planktonic ciliates in a strongly stratified hypertrophic lake // Lake Verevi, Estonia – A Highly Stratified Hypertrophic Lake. Dordrecht : Springer, 2005. P. 163 – 174.

Spatiotemporal distribution of planktonic ciliates in the Kuibyshev water reservoir in the area of Klimovskaya narrowing

S. V. Bykova , V. A. Andreeva

*Samara Federal Research Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences
10 Komzina St., Togliatti 445003, Russia*

Received: 10 March 2021 / revised: 3 April 2021 / accepted: 5 April 2021

Abstract. The paper attempts to link changes in quantitative characteristics of the community of free-living planktonic ciliates and the nature of their vertical distribution with the operation mode of the hydroelectric power station in the reservoir. Low values of the abundance (8–1,560 thousand cells / m³) and biomass (0.1–66.9 mg / m³) of ciliates in the water column, and a fairly wide range of their variation in the reservoir are probably due to the oscillatory nature of the hydrological regime in the regulated river conditions. The vertical distribution of free-living planktonic ciliates of the near-dam section of the Kuibyshev reservoir was studied at all times of the day on all days of the week. The species were distributed throughout the water column to the bottom with some preference for the surface (0–2 m) and medium (4–10 m) layers. There was no clear attachment of individual species to certain layers in the conditions of homothermy. The preference for certain horizons is due to some biological characteristics of the species (for example, peritriches on the coenobia of algae in the surface layers), departure from “blooming spots”, etc. No data in favor of vertical migrations or “turbulent transport” has yet been revealed. The influence of the weekly regime of regulation of the Zhigulevskaya HPS, in which at the end of the working week, the fluctuation amplitude of many hydrological parameters probably decreases, is manifested in an increase in the abundance and biomass of planktonic ciliates at this time. The nature of the daily change in the average ciliates abundance in the water column was the same for a variant of the community in working days and was in antiphase with the change in the community abundance on weekends, namely: the maximum number on working days and on weekends was recorded in the evening (20.00) and in the daytime (14.00), respectively.

Keywords: ciliates, vertical distribution, daily and weekly dynamics, hydroelectric power station (HPS) operation mode, reservoir

Funding. The work was carried out within the framework of the State Task of the Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences (No. AAAA-A17-117112040039-7 and AAAA-A17-117112040040-3).

For citation: Bykova S. V., Andreeva V. A. Spatiotemporal distribution of planktonic ciliates in the Kuibyshev water reservoir in the area of Klimovskaya narrowing. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 2, pp. 146–162. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-2-146-162>

 *Corresponding author.* Laboratory of Ecology of Protozoa and Microorganisms, Institute of Ecology of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Svetlana V. Bykova: <https://orcid.org/0000-0002-4486-9416>, svbykova514@gmail.com; Vera A. Andreeva: <https://orcid.org/0000-0001-7546-7519>, begema@mail.ru.

REFERENCES

- Agaamaliyev F. G. *Infuzorii Kaspiiskogo moria: Sistematika, ekologiya, zoogeografiya* [Ciliates of the Caspian Sea: Systematics, Ecology, Zoogeography]. Leningrad, Nauka Publ., 1983. 232 p. (in Russian).
- Agamaliyev F. G. Planktonic ciliates of the Caspian sea. *Zhizn' Zemli*, 2017, vol. 39, no. 2, pp. 139–146 (in Russian).
- Gis-portal tsentra registratsii i kadastra: Informatsionnaya sistema po vodnym resursam i vodnomu khoziaistvu basseinov rek Rossii [Elektronnyi resurs]* [Gis-portal of the Registration and Cadastre Center: Information System on Water Resources and Water Management of Russian River Basins. Electron. resource]. Available at: <http://gis.vodinfo.ru> (accessed 28 January 2021) (in Russian).
- Drobotov A. V. *Spatial Structure and Asynchronous Vertical Migrations of Zooplankton in a Stratified Meromictic Lake*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Krasnoyarsk, 2014. 135 p. (in Russian).
- Zharikov V. V. Specificity of Volga reservoirs as a habitat for aquatic organisms (on the example of free-living ciliates). *Teoreticheskiye problemy ekologii i evolyutsii* [Theoretical Problems of Ecology and Evolution]. Togliatti, Institut ekologii Volzhskogo basseina RAN Publ., 2000, pp. 64–72 (in Russian).
- Zharikov V. V. Composition, ecology and distribution of ciliates. In: *Ekologiya ozera Sevan v period povysheniya yego urovnya* [Ecology of Lake Sevan During the Period of Its Level Increase]. Makhachkala, Nauka Dagestanskogo nauchnogo tsentra RAN Publ., 2010, pp. 134 – 167 (in Russian).
- Zharikov V. V., Rotar Yu. M. To an assessment of the reaction of free-living ciliates of reservoirs in the Middle and Lower Volga to changes in some environmental factors. In: *Bioindikatsiya: teoriya, metody, prilozheniya*. Pod red. G. S. Rozenberga [G. S. Rosenberg, ed. Bioindication: Theory, Methods, Applications]. Togliatti, Institut ekologii Volzhskogo basseina RAN Publ., 1994, pp. 205–225 (in Russian).
- Kaplin V. M. To the ecology of pelagic ciliates of Lake Baikal. *Bulletin de l'Institut Scientifique de Biologie et de Geographie a l'Universite d'Irkoutsk*, 1970, vol. 23, no. 1, pp. 104–117 (in Russian).
- Kiprushina K. N. Seasonal dynamics of vertical distribution of zooplankton at the open part of the Southern Baikal (Bolshie Koty site). *The Bulletin of Irkutsk State University, Ser. Biology. Ecology*, 2009, vol. 2, no. 1, pp. 39–44 (in Russian).
- Mamaeva N. V. *Infuzorii basseina Volgi: Ekologicheskii ocherk* [Ciliates of the Volga River Basin: An Ecological Essay]. Leningrad, Nauka Publ., 1979. 150 p. (in Russian).
- Obolkina L. A. *Planktonic Ciliates of Lake Baikal*. Novosibirsk, Nauka Publ., 2015. 231 p. (in Russian).
- Rakhuba A. V. The experimental research of the daily mode of water exchange in the border zone where the river Sok and the Saratov reservoir merge. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*, 2012, vol. 14, no. 1–3, pp. 784–790 (in Russian).
- Rotar' Yu. M. *Planktonic Ciliates of the Kuibyshev Reservoir*. Diss. Cand. Sci. (Biol.). Saint Petersburg, 1995. 161 p. (in Russian).
- Eggert M. B. Daily vertical distribution of winter zooplankton in the pelagial of Lake Baikal. *Hydrobiological Journal*, 1973, vol. 9, iss. 1, pp. 36–46 (in Russian).
- Bykova S. V. Ecological specificity and spatial and temporal distribution of ciliates from the pelagic plankton of a fresh meromictic waterbody. *Inland Water Biology*, 2015, vol. 8, no. 2, pp. 166–176. <https://doi.org/10/7868/S0320965215020035>
- Fenchel T. Protozoa and oxygen. *Acta Protozoologica*, 2012, vol. 52, pp. 11–20.
- Fenchel T., Juel Hansen P. Motile behaviour of the bloom-forming ciliate *Mesodinium rubrum*. *Marine Biology Research*, 2006, vol. 2, no. 1, pp. 33–40.

Feng M., Zhang W., Xiao T. Spatial and temporal distribution of tintinnid (Ciliophora: Tintinnida) communities in Kongsfjorden, Svalbard (Arctic), during summer. *Polar Biology*, 2014, vol. 37, no. 2, pp. 291–296.

Jephson T. *Diel Vertical Migration in Marine Dinoflagellates*. Lund, Lund University, 2012. 32 p.

Jonsson P. R. Vertical distribution of planktonic ciliates- an experimental analysis of swimming behaviour. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, vol. 52, no. 1, pp. 39–53.

Olli K., Heiskanen A. S., Lohikari K. Vertical migration of autotrophic micro-organisms during a vernal bloom at the coastal Baltic Sea – coexistence through niche separation. In: *Eutrophication in Planktonic Ecosystems: Food Web Dynamics and Elemental Cycling*. Dordrecht, Springer, 1998, pp. 179–189.

Paranjape M. A. The seasonal cycles and vertical distribution of tintinnines in Bedford Basin, Nova Scotia, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 1987, vol. 65, no. 1, pp. 41–48. <https://doi.org/10.1139/z87-007>

Pérez M. T., Dolan J. R., Vidussi F., Fukai E. Diel vertical distribution of planktonic ciliates within the surface layer of the NW Mediterranean (May 1995). *Deep Sea Research. Part I: Oceanographic Research Papers*, 2000, vol. 47, no. 3, pp. 479–503.

Rosenberg M., Wickham S. A. Ciliate vertical distribution and diel vertical migration in a eutrophic lake. *Fundamental and Applied Limnology*, 2008, vol. 171, no. 1, pp. 1–14.

Zingel P. Vertical and seasonal dynamics of planktonic ciliates in a strongly stratified hypertrophic lake. In: *Lake Verevi, Estonia – A Highly Stratified Hypertrophic Lake*. Dordrecht, Springer, 2005, pp. 163–174.