

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ РСФСР
ИРКУТСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им. А. А. ЖДАНОВА

На правах рукописи

УДК 574.583(571.5)

АВДЕЕВ Василий Викторович

БАКТЕРИОПЛАНКТОН САЯНО-ШУШЕНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА

03.00.18 - Гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск - 1987

Работа выполнена в Димнологическом институте СО АН СССР

Научный руководитель - доктор биологических наук, профессор
М.И.Новожилова

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Н.С.Печуркин,
кандидат биологических наук
Э.А.Максимова

Ведущая организация: Институт биологии внутренних вод АН СССР

Защита состоится "10" февраля 1988 г. в _____ час. на
заседании специализированного Совета (К.063.32.03) при Иркут-
ском государственном университете им.А.А.Жданова по адресу:
664003 Иркутск. ул.Суха-Батова 5. корпус 4, аудитория 35.

учной библиотеке ИГУ

каб. 1987 г.

7/2/88 Е.С.Купчинская

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Создание водохранилищ на Енисее в различных географических зонах от юга Сибири до Заполярья представляет как научный, так и практический интерес. В основных направлениях развития народного хозяйства СССР на 1986-2000 гг., принятых 27 съездом КПСС, предусматриваются меры по дальнейшему улучшению организации рационального использования водных ресурсов и охране вод. Поэтому при создании водохранилищ очень важно проследить за ходом микробиологических процессов до зарегулирования реки плотиной ГЭС, а также в первые годы их существования. В этот период в водоем поступает большое количество органического вещества, вымытого из элитых почв и наземной растительности. Минерализация всей этой массы органического вещества осуществляется с участием микроорганизмов, в результате чего идет процесс самоочищения, что тесно связано с проблемой чистой воды. Поэтому в составе комплексных проблем Саяно-Шушенского региона изучение бактериопланктона имеет огромное теоретическое и практическое значение.

Цель и задачи исследований. Целью настоящей работы являлось изучение закономерностей формирования бактериопланктона в глубоководном Саяно-Шушенском водохранилище с интенсивным водообменом на первом этапе его существования, роли бактерий в трофических связях водной экосистемы и в процессах самоочищения водоема.

Задачи исследования сводились к следующему. I. Выяснить сезонные и межгодовые колебания общей численности бактерий, физиологических групп, участвующих в круговороте углерода до зарегулирования стока верхнего Енисея. Изучить скорость размножения, продукцию бактерий, их элиминацию в зоне затопления. По полученным данным дать прогноз формирования бактериопланктона в первые го-



ды наполнения водохранилища. 2. Проследить изменения формирования бактериопланктона в сезонном и межгодовом аспектах под влиянием новых условий. Определить скорость размножения, продукцию бактериопланктона, их выедание, бактериальную деструкцию для оценки их роли в биологической продуктивности и трансформации органического вещества. 3. Определить первичную продукцию и деструкцию органического вещества, а также изменения их количественных характеристик по акватории водохранилища. 4. Выяснить закономерности пространственного распределения гетеротрофных, фенолоксиляющих, нефтеоксиляющих и целлюлозоразрушающих микроорганизмов. 5. Дать количественную характеристику микрофлоры грунтов Саяно-Шушенского водохранилища.

Научная новизна. Впервые получены реперные фоновые материалы по состоянию микробиоценозов верхнего Енисея в зоне затопления Саяно-Шушенского водохранилища и в первые годы его наполнения.

Впервые для верхнего Енисея изучен характер сезонной динамики численности и биомассы бактерий, их скорости размножения, продуцирования и интенсивности потребления бактерий зоопланктоном как до зарегулирования реки плотиной ГЭС, так и в первые годы наполнения водохранилища. Дана оценка роли бактерий в деструкции органического вещества, определена эффективность использования бактериями энергии на рост (K_2).

Микробиологические исследования, проведенные в 1980-1984 гг., дали возможность оценить данный нами ранее прогноз на формирование бактериопланктона в Саяно-Шушенском водохранилище.

Практическая значимость. Материалы диссертации внедрены в Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства; Отдел водохранилищ и охраны окружающей среды ЛО Гидропроекта; Управление эксплуатации Саяно-Шушенского

водохранилищ. Кроме того, полученные результаты могут быть использованы в службе Госкомгидромета в качестве фона для оперативного контроля состояния водных масс Саяно-Шушенского водохранилища.

Апробация работы. Материалы диссертационной работы докладывались на IV Всесоюзном лимнологическом совещании (Лиственичное на Байкале, 1977); на IV Всесоюзном совещании проблем экологии Прибайкалья, Иркутск, 1979); на прогнозной комиссии при ВСФ СО АН СССР (Иркутск, 1979); на региональном совещании программы "Сибирь, Чистый Енисей" (Красноярск, 1983); на V гидробиологическом съезде (Тольятти, 1986); на международном совещании стран-членов СЭВ (Москва, 1986); на лабораторных семинарах.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 9 работ.

Объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и описки литературы. Материалы диссертации изложены на 156 страницах машинописного текста, иллюстрированы 27 рисунками, 34 таблицами. Список цитируемой литературы включает 155 наименований.

Материал и методы исследований. Материалом для написания настоящей работы послужили результаты исследований бактериопланктона в зоне затопления Саяно-Шушенского водохранилища (1975-1978 гг.) и первые годы его наполнения (1980-1984). Всего проведены 52 съемки, исследовано 1100 проб воды, 10 проб грунта, поставлено 230 опытов по изучению времени удвоения численности и биомассы бактериопланктона, его продукции и элиминации за счет зоопланктона и простейших, по 40 опытов на первичную продукцию и деструкцию органического вещества и бактериальную деструкцию. Опыты ставили в 2-3 повторностях, которые экопонировали 24 часа непосредственно в водоеме. До зарегулирования верхнего Енисея в 1975-1978 годах проводили еженедельные, ежемесячные и межгодовые наблюдения. В период наполнения водохранилища посезонно - зима (приплотинный плес), весна, лето, осень (1980, 1981, 1982, 1984 гг.); а в 1983 г. ежемесячно-

с июня по октябрь на 3-6 гидрологических разрезах. Каждый разрез включал русловую и прибрежную станции. Вертикальное распределение микроорганизмов изучалось на I0-I4 горизонтах в зависимости от глубины водохранилища. Отбор проб осуществлялся батометром Молчанова в стерильную посуду.

Общую численность бактерий определяли прямым микроскопическим счетом на мембранных фильтрах марки "Сынпор" (диаметр пор 0,23 мкм) по методу А.С.Разумова (1932). При учете бактерий просчитывали 20 полей зрения под микроскопом Биолам Л-2II при общем увеличении $\times 1375$. Для получения средних размеров клеток каждого типа (кокков, палочек и др.) проводили по 100 измерений на каждом плесе изучаемого водохранилища посезонно. В воде и донных отложениях определяли количество бактерий различных физиологических групп по стандартным методикам (Горбенко, 1961; Родина, 1965; Романенко, Кузнецов, 1974). Определяли сезонные изменения численности гетеротрофных бактерий, растущих на РПА:IO, фенолоксиляющих на среде Столбунова (1972); нефтеоксиляющих на среде Раймонда (1961); целлюлозоразрушающих на среде Гетчинсона.

Скорость размножения и интенсивность выедания бактерий определяли по методу А.С.Разумова (1948) в модификации М.В.Иванова (1955) одновременно для бактериопланктона и для гетеротрофных бактерий. Бактериальную продукцию рассчитывали по формуле (Винберг, 1971; Гак, 1975), потребление бактерий зоопланктоном по формуле (Романова, Зонов, 1964). Эффективность использования бактериями энергии на рост (K_2) определяли по формуле Бюкенена и Фульмера (1930). Продукцию и деструкцию органического вещества определяли скляночным методом (Винберг, 1960). Результаты исследований обработаны методами статистики по Л.Ф.Лакину (1979).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Характеристика бактериопланктона верхнего Енисея до его зарегулирования

Наблюдения за динамикой численности бактерий в 1975-1978 гг. в естественном режиме реки позволили установить два максимума: весенний и осенний. Весенний пик общей численности бактерий (ОЧБ), до 3,9 млн кл/мл, обусловлен значительным поступлением взвешенных и растворенных органических веществ с водосборной площади талями водами. В этот период наблюдалась максимальная мутность воды до 310 г/м³ и ее минимальная прозрачность 30-60 см. В последующие месяцы происходило снижение ОЧБ, мутность воды в это время уменьшалась до 30-90 г/м³, а прозрачность возрастала до 1 м и более, хотя расход воды оставался высоким (до 5510 м³/сек). Это объясняется тем, что основной смыв органического вещества с водосборной площади происходил в мае во время половодья, а с дождевыми водами поступление его снижалось. И лишь в сентябре вновь отмечалось увеличение концентрации микроорганизмов в воде, в среднем до 2,20 млн кл/мл, хотя показатели мутности воды были минимальными - до 2,6 г/м³, а прозрачности максимальными - до 3,10 м. Следовательно, в этот период основную роль на формирование бактериопланктона в реке оказывают биологические процессы, а именно: в августе максимального развития в воде достигали диатомовые и протококковые водоросли (Трифонов, 1972). Биомасса фитопланктона составляла 16-70 мг/м³ в районе Чаа-Холь и 8-32 мг/м³ в районе Пойдово, и в это же время значения БПК наибольшие. Резкое снижение бактерий в воде наступало во второй половине осени и зимой.

В межгодовой динамике распределения бактерий можно отметить их неравномерность. Так, наиболее богата бактериальным населением вода верхнего Енисея была в 1976 г. В 1978 г. плотность бактерий несколько ниже предыдущих показателей, а менее населена бак-

териями вода была в 1975 и 1977 гг. (табл. I). Распределение бактерий в водной толще реки неоднородно, чаще всего придонные горизонты воды богаче населены бактериями.

Таблица I

Общая численность бактерий в воде верхнего Енисея на створе Пойлово

| Год | Количество исследованных проб | Процент проб воды, в 1 мл которых содержится бактерий | | | |
|------|-------------------------------|---|---------|---------|---------|
| | | до 1 млн | 1-2 млн | 2-3 млн | 3-4 млн |
| 1975 | 44 | 18,1 | 18,1 | 59,2 | 4,6 |
| 1976 | 53 | 3,8 | 20,8 | 56,6 | 18,8 |
| 1977 | 53 | 17,0 | 43,4 | 39,6 | 0 |
| 1978 | 30 | 0 | 46,7 | 43,3 | 10,8 |

Основными морфологическими формами являлись кокки, палочки, реже вибрионы, дрожжеподобные клетки и колониальные формы бактерий. В основном это мелкие формы бактерий, объемы которых колеблются от 0,12 до 0,50 мкм³, в среднем кокки - 0,12, палочки - 0,38 мкм³. Эти величины несколько меньше, чем, например, в Днепре - соответственно 0,14 и 0,50 мкм³ (Гак, 1967). Минимальные объемы отмечены в 1976 и 1978 гг., а максимальные в 1975, 1977 гг. Биомасса бактериопланктона изменялась аналогично ОЧБ от 0,08 до 1,49 г/м³. Следует отметить, что в речном планктоне верхнего Енисея основным компонентом является бактериопланктон и, несмотря на мелкие размеры клеток, но высокую численность, биомасса их в 5-20 раз выше биомассы водорослей.

Среднегодовой бактериосток верхнего Енисея составил в 1975 г. - 49, 1976 г. - 31, 1977 г. - 38 тыс. тонн, и он меньше бактериостока таких рек, как Десна в 2 раза, Днепр - 8 раз (Гак, 1975) и выше почти в 10 раз рек Северного Байкала - Верхней Ангары, Кичеры (Нечесов, 1979).

Изучение скорости размножения бактерий показало, что наи-

меньшее время удвоения бактерий летом (в среднем 18-37 час, константа скорости роста $-0,23-0,98 \cdot \text{сут}^{-1}$), осенью и зимой оно возрастало до 33-54 час, достигая максимальной величины в поверхностных слоях воды - 31-85 час, а минимальных - в придонном горизонте - 15-28 час.

Суточная продукция бактерий минимальна зимой - 0,30-0,32 млн кл/мл. В этот период и самый низкий Р/В-коэффициент (0,20-0,31) и минимальное потребление бактерий - всего 3-22% от продуцируемой биомассы бактерий. Летом продукция бактерий максимальна, и ее значения возрастают в сравнении с зимними в 5-8 раз, Р/В-коэффициента - в 3 раза. В среднем для лета 55% бактериальной продукции потреблялось следующим трофическим уровнем. Необходимо отметить, что высокие показатели потребления бактерий до 75% наблюдались лишь в придонных горизонтах. В осенний период продукция бактерий несколько ниже, чем летом. Такая же закономерность отмечалась и в потреблении бактерий. В целом можно сказать, что продукция бактерий в реке слабо используется следующим трофическим уровнем - всего 41-51% от всей продуцируемой биомассы бактерий. Столь низкий уровень потребления бактерий обусловлен низкой концентрацией зоопланктона в реке.

Численность гетеротрофных бактерий за исследуемый период колебалась от 513 до 4186 кл/мл. Динамика количества их в воде верхнего Енисея в основном совпадала с характером сезонных изменений ОЧБ. Распределение гетеротрофов в толще воды по створу неравномерное. Чаще всего (76%) был богат придонный горизонт. Межгодовая динамика распределения гетеротрофов и ОЧБ не совпадала.

Время удвоения гетеротрофных бактерий было наименьшим в сентябре 1975г. (20 час) и в июне-августе 1977г. (24-26 час), а максимальным в марте (80-83 час). Необходимо отметить, что в придонном слое воды отмечалось наименьшее время удвоения гетеротро-

фов. Надо полагать, что в этом биотопе создаются благоприятные условия для их развития.

Для всего периода исследований (1975-1978 гг.) индекс соотношения ГБ/ОЧБ·100% изменялся в пределах 0,02-0,18%. В межгодовой динамике отмечались сравнительно небольшие колебания с некоторым уменьшением их к 1978 г. В целом для верхнего Енисея вода может быть отнесена к категории "чистой".

Динамика развития фенолоксиляющих, целлюлозоразрушающих и нефтеоксиляющих бактерий не совпадала. Так, максимум в развитии фенолоксиляющих бактерий приходился на июнь и сентябрь 1975 г. (863-1480 кл/мл) и август 1976 г. (2249-3585 кл/мл). В 1976 г. содержание их было выше, чем в 1975 г. в 1,3-2,7 раза. Количество целлюлозоразрушающих микроорганизмов высокое весной и осенью - до 10 кл/мл, а нефтеоксиляющих микроорганизмов весной и летом - до $1 \cdot 10^4$ кл/мл.

Таким образом, выяснив особенности микробивных процессов верхнего Енисея и сопоставив его по аналогии с природными условиями тех рек, где уже созданы водоемы, мы дали прогноз по формированию бактериопланктона Саяно-Шушенского водохранилища (Дрыккер, Авдеев, 1980). Саяно-Шушенское водохранилище на участке верхнего Енисея с горным водосбором и высокой мутностью воды будет играть роль отстойника при осаждении значительной части бактерий и, следовательно, снижении численности бактериопланктона в водохранилище по сравнению с рекой. По продольной оси водохранилища предполагается уменьшение численности бактерий от верхней части к нижней с одновременным некоторым нарастанием плотности бактериально-го населения в придонном горизонте и в грунтах водохранилища. В нижней части водохранилища высокая численность бактерий (1,0-2,0 млн кл/мл) сохранится в слоях одной и двойной прозрачности. Биомасса бактериопланктона в Саяно-Шушенском водохранилище в различ-

ные сезоны года можно ожидать на уровне 0,5-2 г/м³. Наиболее вероятно, что создаваемое водохранилище по степени развития бактериопланктона будет характеризоваться как "олиготрофный водоем".

Общее количество бактерий в воде и донных отложениях Саяно-Шушенского водохранилища

Изучение динамики ОЧБ Саяно-Шушенского водохранилища было начато с 1980 г. Анализ полученных результатов показал, что содержание бактериопланктона в воде Саяно-Шушенского водохранилища в период его наполнения колебалось от 0,39 до 2,33 млн кл/мл. По средним данным, эти колебания составляли $0,56 \pm 0,05 - 1,30 \pm 0,08$ млн кл/мл. Количество проб воды, в 1 мл которых содержалось до 1 млн клеток бактерий, составляло 70,3% от всех выполненных анализов в течение 1980-1984 гг., от 1 до 2 млн - 29,1%, а от 2 до 3 млн - 0,06%. В целом для всего водоема за эти годы исследования ОЧБ составила в среднем $0,96 \pm 0,07$ млн кл/мл. В межгодовой динамике больших различий не выявлено, следует лишь отметить сравнительно небольшое увеличение ОЧБ к 1984 году.

По акватории водохранилища количественный и качественный состав бактериопланктона неоднороден. Так, наиболее богато населена бактериями зона выклинивания, за нею следует верхняя и средняя, а менее-нижняя часть водохранилища (рис.1). Это говорит о том, что на формирование бактериопланктона на отдельных плесах оказывают влияние такие факторы, как поступление аллохтонного органического вещества из залитых почв и с паводковыми водами с водосборной площади, развитие фитопланктона и зоопланктона, образование больших глубин с первых годов его наполнения, аккумуляция теплых речных вод, большой коэффициент водообмена, а также резкие колебания уровня воды в водохранилище.

Изучение вертикального распределения бактериопланктона в водной толще Саяно-Шушенского водохранилища показало его нерав-

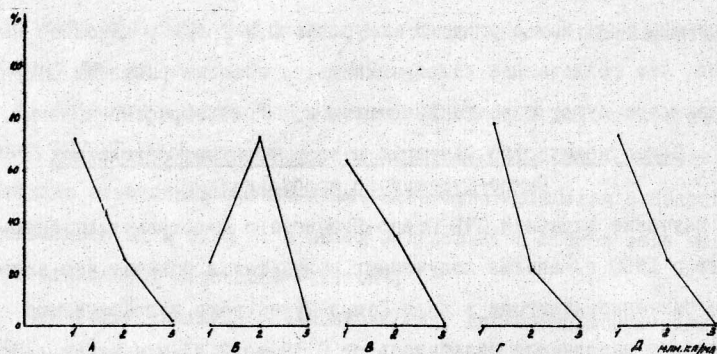


Рис 1. Частота встречаемости ОЧБ в Саяно-Шушенском водохранилище по наблюдениям 1980-1984 гг.

А - речной участок; Б - зона выклинивания; В - верхний; Г - средний; Д - нижний плесы водохранилища.

номерность. Чаще всего высокие концентрации бактерий отмечались в верхних слоях воды - 0,4 и 0,10 м, что соответствует зоне активного фотосинтеза и деструкции органического вещества. Распределение бактерий в толще воды Саяно-Шушенского водохранилища сходно с таковым в глубоководных водохранилищах Братском и Бухтарминском.

В Саяно-Шушенском водохранилище с первых лет наполнения в основном определилась четкая закономерность в количественном распределении бактерий в водной толще. Из 16 приведенных исследований на водоеме 13 раз мы наблюдали уменьшение численности бактерий от зоны выклинивания к плотине, и лишь в трех случаях отмечали их повышение, а именно: летом 1980, осенью 1981 и весной 1982 гг. Следует отметить, что водообмен в 1980-1981 гг. был высоким. В последующие годы он уменьшился с 22,8 до 8,2 раз, и по мере продвижения воды к плотине заметно падает скорость течения, поэтому взвешенные в ней частицы вместе с бактериями оседают на дно, повышается прозрачность воды. В целом количественное распре-

деление бактерий по акватории водохранилища определяется наличием растворенного органического вещества, скоростью размножения бактерий и их элиминацией. При пике численности зоопланктона и простейших на Березовом и приплотинном плесах заметно снижалось количество бактерий.

До зарегулирования реки плотиной Саяно-Шушенской ГЭС, сезонная кривая численности бактерий была ярко выражена и имела два максимума: весенний и осенний. В первые годы наполнения водохранилища, сезонная кривая количества бактерий изменилась, а именно: весенний пик снизился и кривая имела один ярко выраженный летний максимум (табл. 2). Максимальная численность бактерий в июле совпала с наибольшим развитием фитопланктона (Баженова, 1985),

Таблица 2

Сезонная динамика ОЧБ (млн кл/мл) в различных плесах водохранилища в 1980-1984 гг.

| Плесы водохранилища | Месяц | | | | | |
|---------------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| | И | VI | VII | VIII | IX | X |
| Речной | - | 1,05 | 0,86 | 0,86 | 1,91 | 0,77 |
| Зона выклинивания | - | 1,35 | 1,23 | 1,05 | 1,21 | 1,32 |
| Верхний | - | 1,00 | 0,91 | 0,96 | 1,03 | 0,91 |
| Средний | - | 0,89 | 1,32 | 0,88 | 0,90 | 0,84 |
| Нижний | 0,73 | 1,06 | 1,43 | 0,92 | 0,78 | 0,85 |
| В среднем | 0,73± 0,09 | 1,06± 0,07 | 1,25± 0,10 | 0,95± 0,08 | 0,98± 0,14 | 0,98± 0,07 |

среди которых преобладали диатомовые водоросли. По расчетам автора, они составляли до 90% от общей численности фитопланктона. Сезонный ритм содержания бактерий в различных частях водохранилища в 1980-1981 гг. неодинаков (Авдеев, 1985), чаще он приходился на весну и осень. Первый совпадал с привносом органического вещества с паводковыми водами (Башенхаева, 1985), а второй с максимальным развитием и отмиранием фитопланктона (Гольд и др., 1985). Для всего водохранилища сезонные изменения (1980-1981 гг.) средних ве-

личин ОЧБ выражены слабо, и обусловлено именно тем, что в эти годы наблюдалась самая высокая проточность. Коэффициент водообмена был равен 22,8. В последующие годы (1982-1984) он изменился до 8,2. Сменилась и сезонная ритмика ОЧБ. Максимум их, как уже говорилось выше, приходился на июль. В целом для водоема сезонная динамика определяется сложным комплексом биотических и абиотических факторов, в первую очередь обуславливается наличием органических веществ аллохтонного и автохтонного происхождения, возрастанием численности зоопланктона и простейших, питающихся бактериями.

Микрофлора Саяно-Шушенского водохранилища представлена в основном кокковидными и палочковидными клетками различной величины и формы. Объемы бактериальных клеток в сравнении с рекой (до регулирования ее) возросли незначительно, в среднем в 1,3 раза и колебались от 0,20 до 0,64 мкм³. Четких закономерностей, которые мы наблюдали в реке в уменьшении или в увеличении объемов кокков или палочек в межгодовой динамике водохранилища, не отмечалось. Они имели широкий размах колебаний по сезонам, годам. Соотношение их в динамике варьирует. Несмотря на некоторое увеличение объема клеток, биомасса бактерий незначительна, и она изменялась от 0,111 до 1,350 г/м³, составляя в среднем за период исследований по водоему $0,443 \pm 0,012$ г/м³. Характер распределения бактериальной биомассы по акватории сходен с распределением ОЧБ, в то время как в других водохранилищах он не совпадает (Айдуконове, Печюлене, 1971). Изменения биомассы бактерий по сезонам и годам подчинены той же закономерности, которая отмечена для ОЧБ. По численности и биомассе бактерий не произошло увеличения их в связи с регулированием стока реки, как это отмечалось на Волжских, Днепровских и Иртышских водохранилищах, а произошло некоторое снижение. Биомасса бактерий Саяно-Шушенского водохранилища в 2-3 раз меньше, чем в Красноярском и Бухтарминском, соответственно и совпала с био-

массой Хантайского и Братского водохранилищ.

ОЧБ в донных отложениях Саяно-Шушенского водохранилища колебалась от 0,23 до 0,99 млрд/г. От верховьев к плотине по продольной оси численность бактерий нарастала с 0,23 до 0,72 млрд/г, так как незаиленный песок (речной и верхний участок водохранилища) сменяется заиленным в средней и нижней частях водохранилища в результате осаждения аллохтонного и автохтонного органических веществ на дно (взвеси, водоросли, листья, древесные остатки и сама древесина). В сезонной динамике бактериобентоса наблюдали следующее: минимальное содержание их зимой (0,58 млрд/г), а максимальное осенью (0,99 млрд/г). Весной и летом численность бактерий в грунтах колебалась в пределах 0,72-0,87 млрд/г.

Скорость размножения, интенсивность обмена и продукция бактериопланктона

На некоторых плесах водохранилища в отдельные годы время удвоения бактерий колебалось от 57 до 80 час (Березовый и приплотинный плесы осенью 1980, 1982 гг) в поверхностных слоях воды и от 39 до 40 час в придонных. Обогащение придонных горизонтов воды органическим веществом (Башенхаева, 1985) способствовало интенсивному размножению бактерий, о чем свидетельствовало закономерное снижение кислорода в этом горизонте (Сороковикова, 1985). Время удвоения бактерий в целом по водоему изменяется в широких пределах от 11 до 723 час, составляя в среднем 30-128 час, что характерно для водоемов олиготрофного типа (Гак, 1975). Самый низкий темп размножения бактерий наблюдался зимой, константа их скорости роста составляла $0,12-0,21 \text{ сут}^{-1}$, а высокий - летом (июле), в период максимального прогрева воды ($20,8^{\circ}\text{C}$) и максимального развития фитопланктона (константа скорости роста $-0,34-0,66 \text{ сут}^{-1}$). Следует отметить, что максимальная величина скорости размножения бактерий в первые годы наполнения водохранилища (июле) не совпа-

ла с таковой в реке до ее зарегулирования, в которой максимум развития наблюдался в июне.

Суточная продукция бактерий изменялась в пределах 0,14-1,35 млн кл/мл (Р/В-коэффициент - 0,21-0,76 сут⁻¹), а продукция биомассы бактерий - от 0,02 до 1,10 г/м³. В среднем за сезон вегетации в различные годы она составила 0,44 млн кл/мл·сут⁻¹, или 0,18 г/м³ (Р/В-коэффициент - 0,38 сут⁻¹). В динамике максимум наблюдался летом (июле) - 0,28-1,35 млн кл/мл·сут⁻¹ (валовая продукция - 0,07 гО₂/м³, бактерий - 0,40 г/м³), а минимум зимой - 0,14 млн кл/мл·сут⁻¹. Продукция биомассы бактерий не накапливается в водоеме, а примерно с такой же скоростью уменьшается в результате потребления их зоопланктоном и простейшими (0,16-1,18 млн кл/мл в сутки). В подледный период бактериальная масса потреблялась незначительно, составляя всего 0,16 млн кл/мл. В это время слабо развит зоопланктон, численность его минимальна, меньших концентраций достигали и простейшие, число которых не превышало 100 тыс. экз/м³. Весной, когда слабо развит фито- и зоопланктон, доминирующее положение занимали простейшие, численность которых достигала 1,45 млн экз/м³, потребление бактерий возрастало до 0,56 млн кл/мл. Летом при максимальном прогреве водной толщи трофогенного слоя (20,8°С) наблюдалась вспышка развития фитопланктона - 0,39-1,33 млн кл/м³, зоопланктона - 0,51-0,63 млн экз/м³ (Гольд и др., 1985) и простейших - до 1,55 млн экз/м³ (Калибердо, 1984), потребление бактерий в этот период максимально и составляло 1,18 млн кл/мл. Осенью элиминация бактерий снижалась в сравнении с летом в 1,6 раза. В целом для водоема продукция биомассы бактерий снижалась в 2 раза, а элиминация бактерий возросла в 0,7-2 раза. Это объяснимо тем, что концентрация зоопланктона, особенно в Березовом и приплотинном плесах водохранилища, увеличилась в сравнении с рекой в 20 тыс. раз (Гольд и др., 1985). На этих плесах практически

вся продуцируемая биомасса бактерий потребляется зоопланктоном и простейшими. Снижение величин бактериальной биомассы и ее продукции в первые годы наполнения водохранилища, возможно, связано с эффектом зарегулирования реки и возрастанием роли зоопланктона и простейших, которые начинают играть заметную роль в регуляции численности бактерий. Подобное снижение концентрации бактерий наблюдала Н.К.Гуляя (1975) на Усть-Каменогорском водохранилище.

Одной из основных функций бактерий в водоемах является разложение отмерших растений, животных, органических загрязнений. Исследования, проведенные на Саяно-Шушенском водохранилище по дыханию бактерий, показали, что интенсивно бактерии потребляли кислород на Березовом плесе в августе 0,07-0,77 мгО₂/сут, а на приплотинном плесе в июле 0,08-0,26·10⁻⁹ мгО₂/сут. Интересно отметить, что на этих плесах наиболее интенсивно бактерии потребляли кислород на глубине 2S-прозрачности. На этой же глубине отмечалась и максимальная продукция бактерий, а также их потребление. В среднем наиболее высокое суточное потребление кислорода бактериями наблюдалось на Березовом плесе, эта величина равна 0,21·10⁻⁹ мгО₂/кл. Коэффициенты (K₂) использования пищи водными бактериями на синтез бактериальной биомассы колебались от 3 до 61%, составляя в среднем 21%. Эти данные свидетельствуют о большой роли бактериопланктона в деструкции органического вещества и биологическом самоочищении водоема.

Содержание гетеротрофных бактерий в воде и донных отложениях

По развитию физиологических групп можно судить о специфике круговорота веществ в водохранилище. Несомненный интерес представляют микроорганизмы, участвующие в круговороте углерода. В первые годы наполнения Саяно-Шушенского водохранилища содержание гетеротрофов в воде изменялось в широких пределах - от 35 до 2477 кл/мл. Среднегодовые значения их численности колебались от 437±

± 43 до 810 ± 71 кл/мл, а в целом за весь период исследования для всего водохранилища число гетеротрофов составило 597 ± 63 кл/мл. Повышение численности гетеротрофов в первые годы заполнения наблюдалось в 1980 г. (в среднем 810 кл/мл). В последующие годы их число снизилось в 1,6 раза. Вертикальное распределение гетеротрофов в основном неравномерное и за некоторым исключением сходно с распределением ОЧБ.

Сезонная динамика гетеротрофов в различных плесах водохранилища не одинакова. В целом для водоема сезонное распределение численности гетеротрофов выявило в динамике два максимума - весенний и осенний, такую же закономерность отмечала Л.М.Сорокичкина (1985) в динамике биогенных элементов. Весенний максимум обусловлен притоком аллохтонного органического вещества и микроорганизмов, поступающих с бассейна во время половодья, осенний ^{возникает} за счет легкоусвояемого органического вещества после максимального развития водорослей.

Численность гетеротрофных бактерий не превышала 0,04-0,12% от ОЧБ, но на некоторых плесах она достигала 0,22% - там, где много плавающей древесины. В среднем за 5 лет исследования это отношение составило 0,07%. Таким образом, воды Саяно-Шушенского водохранилища можно отнести к категории "чистых", однако это не исключает возможности в дальнейшем загрязнения водоема остатками разлагающейся древесины.

В грунтах количество гетеротрофов колебалось от 26,6 тыс.кл/г до 1175 тыс. кл/г сырого грунта. В сезонной динамике отмечен максимум летом и осенью, а минимум зимой и весной.

Другие бактерии, участвующие в круговороте углерода, в воде водохранилища обнаружены в различных количествах. Так, содержание фенолоксилирующих бактерий изменялось от 9 до 555 кл/мл, составляя в среднем по водоему 100 ± 17 кл/мл. Численность нефтеокис-

ляющих бактерий колеблется в очень широких пределах от 0 до $1 \cdot 10^4$ кл/мл. Максимальное количество их было зафиксировано в 1982 и 1983 гг., а минимальное в 1981 г. По продольной оси водохранилища они увеличиваются от речного участка к плотине. Развитие их максимально летом (августе). В донных отложениях содержание бактерий, окисляющих соляровое масло, составляло $5 \cdot 10^4 - 5 \cdot 10^6$ кл/г сырого грунта. Присутствие целлюлозоразрушающих бактерий отмечалось как в водной толще, так и в грунтах. В водной толще количество их не превышало 10 кл/мл, а в грунтах - 500 кл/г сырого грунта. Большой процент обнаружения целлюлозоразрушающих микроорганизмов (1980-1984 гг. - 44-97% от 200 проанализированных проб) говорит о том, что в воде присутствует большое количество клетчатки в виде древесины, которая свободно плавает по водоему и это может неблагоприятно сказаться на санитарном состоянии водоема при НПУ.

Первичная продукция органического вещества
Саяно-Шушенского водохранилища

Полученные нами результаты по продукции и деструкции органического вещества представлены в табл.3, из которой видно, что наиболее продуктивным из плесов водохранилища является приплотинный,

Таблица 3

Продукция и деструкция органического вещества в Саяно-Шушенском водохранилище за вегетационный период 1983 г.

| Плеса | Месяц | Продукция | | | Деструкция | |
|------------------|-------|-------------------|--------------------|-------------------|--------------------|------|
| | | гС/м ² | гОВ/м ² | гС/м ² | гОВ/м ² | А/Р |
| Березовый | УІ | 0,06 | 0,15 | 0,78 | 1,93 | 0,08 |
| | УШ | 0,21 | 0,52 | 0,95 | 2,35 | 0,22 |
| | ІХ | 0,16 | 0,39 | 0,65 | 1,60 | 0,24 |
| Суммарная за год | | 18,45 | 45,75 | 86,20 | 211,20 | 0,22 |
| Приплотинный | УІ | 0,08 | 0,21 | 1,08 | 2,69 | 0,07 |
| | УШ | 0,26 | 0,63 | 0,95 | 2,35 | 0,27 |
| | ІХ | 0,17 | 0,41 | 1,25 | 3,09 | 0,13 |
| Суммарная за год | | 22,4 | 55,6 | 127,30 | 315,70 | 0,18 |

на этом плесе богато представлен фитопланктон (Гольд и др., 1985). Валовая суточная продукция в поверхностных слоях воды по плесам изменяется незначительно. Суммарная величина ее с июня по сентябрь (122 дня) составила $167,3-203,3$ ккал/м². Исходя из этого, можно отнести Саяно-Шушенское водохранилище к низкопродуктивным. По сравнению с годами наполнения водохранилища (1981-1982) (Гольд и др., 1985) в 1983 г. первичная продукция оказалась в 1,2-2 раза ниже, чем в 1982 г. и сопоставима с результатами 1981 г. Интенсивность фотосинтеза нарастала от июня к июлю, а с августа по сентябрь она снижалась. В июле фотосинтез достигал максимальных величин за счет прогрева водной толщи ($20,8^{\circ}\text{C}$), повышения прозрачности воды (до 5 м и более), а также за счет наибольшего развития фитопланктона, численность которого достигала $1680,8$ млн кл/м³, биомасса - $0,96$ г/м³. Фитопланктон в это время представлен главным образом (до 90%) диатомовым комплексом (Баженова, 1985).

Деструкция органического вещества осуществляется во всей водной толще. Максимальные ее значения типичны для поверхностного слоя воды (0,2 м), что не характерно для фотосинтеза. На глубине 1S и 3S (прозрачности по диску Секки) ее величины значительно варьируют. Ниже этих горизонтов деструкция уменьшается. Интересно отметить, что максимальная бактериальная продукция также наблюдалась в поверхностном слое воды и на глубинах 1S и 2S. Вероятно, это объяснимо наличием в горизонтах легкоминерализуемых органических веществ, выделяемых фитопланктоном в процессе фотосинтеза (Saunders, 1972). По акватории водохранилища изменение интенсивности распада органического вещества аналогично изменению интенсивности фотосинтеза. В сезонных изменениях деструкционных процессов наблюдался один пик, и он приходился на август. Следует отметить, что максимальная деструкция органического вещества не совпадала с максимумом валового фотосинтеза. Аналогичная картина

имела место и в 1981-1982 гг. В 1983 г. так же, как и предыдущие годы исследования, в Саяно-Шушенском водохранилище проявлялся отрицательный биологический баланс. Деструкция органического вещества превышала величину валовой продукции в 1,5 раза.

Значения A/R в трофическом слое и во всем столбе воды под 1 м² колеблются от 0,21 до 0,32 в 1981-1982 гг. и от 0,18 до 0,22 в 1983 г. Столь низкие значения A/R говорят о том, что в биологических процессах велика роль аллохтонного органического вещества, которое поступает в водохранилище с водосбора во время половодья и летне-осенних паводков, а также из затопленной древесины и почв.

ВЫВОДЫ

1. В результате зарегулирования верхнего Енисея плотиной Саянской ГЭС произошли изменения в сезонной и межгодовой динамике численности и биомассы бактерий, выраженные в замене весеннего и осеннего максимума их развития на летний, в уменьшении амплитуды колебаний соответствующих показателей по годам. Происшедшие изменения в экосистеме Саяно-Шушенского водохранилища обусловлены его морфометрией, водообменом, температурой воды, концентрацией органического вещества и динамикой развития фито- и зоопланктона.

2. Общая численность бактерий снизилась в 2,4, биомасса - 1,6 раза и в среднем составила по водохранилищу - $0,96$ млн кл/мл, $0,443$ г/м³ соответственно. Время удвоения бактерий возросло в 2-2,8 раза, и среднесезонная величина изменялась от 30 до 128 часов. Суточная продукция бактерий уменьшилась в 2 раза, в среднем по водоему она составила $0,44$ млн кл/мл, или $0,18$ г/м³, P/B-коэффициент - $0,38$ сутки⁻¹. Элиминация бактерий в водохранилище увеличилась в 2 раза. Наиболее интенсивное потребление бактерий происходило летом, на среднем и нижнем плесах, где зоопланктоном и простейшими выедалось от 78 до 100% бактериальной продукции, на основании этого можно предположить, что роль бактерии в трофических связях значи-

тельна.

3. Дыхание бактерий изменялось от 0,05 до $0,77 \cdot 10^{-9}$ мг O_2 /кл. Максимальное потребление кислорода приходилось на лето. Доля бактерий в дыхании всего планктонного сообщества достигала 61%, что является свидетельством огромной роли бактерий в деструкции органического вещества и в биологическом самоочищении водоема.

4. Распределение общей численности бактерий и физиологических групп микроорганизмов в толще воды неравномерное, максимальные значения отмечались в слое активного фотосинтеза. По экватории отмечено уменьшение ОЧБ, гетеротрофов, фенолоксиляющих бактерий от верхней к нижней части водохранилища, а нефтеоксиляющих и целлюлозоразрушающих микроорганизмов повышение.

5. Сезонный ритм развития гетеротрофов в водохранилище по сравнению с рекой не изменился и имеет два максимума: весенний за счет поступления органического вещества во время половодья и (более высокий) осенний, связанный с отмиранием планктона. Среднегодовые значения гетеротрофов за период вегетации составили по водоему 597 кл/мл. Количество фенолоксиляющих, нефтеоксиляющих, целлюлозоразрушающих микроорганизмов в воде в основном максимально летом и осенью.

6. Саяно-Шушенское водохранилище, по полученным данным, — низкопродуктивный водоем, так, фотосинтез фитопланктона на единицу водной поверхности не превышал 0,44–0,68 г O_2 /м². Суммарная продукция органического вещества с июня по сентябрь (1983 г) составила 167,3–203,3, а деструкция — 772–1154 ккал/м². Максимальных значений фотосинтез достигал в июле, а деструкционные процессы в августе. В целом деструкция превышала величину валовой продукции в 1,5 раза за счет аллохтонного органического вещества, что сказывается на проявлении отрицательного биологического баланса в водохранилище.

7. По общей численности и биомассе бактерий, скорости их размножения, величинам первичной продукции водохранилище можно характеризовать как олиготрофное. Индекс соотношения ГБ/ОЧБ (%) за период исследований (1975–1984 гг.) составил 0,01–0,12%. Исходя из этого, воды Саяно-Шушенского водохранилища можно отнести к категории "чистых".

8. Содержание микроорганизмов в грунтах невысокое и зависит от типа грунта. Колебания ОЧБ составили 0,23–0,99 млрд кл/г, гетеротрофов — 26,6–1175 тыс. кл/г сырого грунта. От верховья к плотине их численность возрастает.

9. Прогноз, данный нами до зарегулирования верхнего Енисея по количественному и качественному изменению бактериопланктона, его формирования и трофности водоема, в результате полученных данных в первые годы наполнения водохранилища оправдался. Поэтому полученные результаты по микробиологическим показателям дают возможность прогнозировать характер соответствующих изменений в многолетних аспектах на другие водохранилища подобного типа. На основании этого мы можем предположить, что формирование бактериопланктона в нижерасположенном Майнском водохранилище будет протекать аналогично Саяно-Шушенскому водохранилищу.

10. Наполнение водохранилища продолжается, поэтому сейчас необходимо провести (до НПУ) мероприятия по очистке ложа водохранилища от древесины, так как в дальнейшем это может привести к ухудшению качества воды и изменению трофности водоема.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Петрова В.И., Дряккер В.В., Авдеев В.В. Сезонная динамика р. Енисей до создания Саянского водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоемах. — Лиственичное на Байкале, 1977. — С. 162–165.

и др.
2. Дряккер В.В., Петрова В.И., Авдеев В.В. Оценка качества

вод р. Енисей по химическим и микробиологическим показателям//
Проблемы экологии Прибайкалья. - Иркутск, 1979. - С.12-13.

3. Дрюккер В.В., Авдеев В.В. Бактериопланктон верхнего Енисея и его формирование в Саяно-Шушенском водохранилище//Методические аспекты прогнозирования природных явлений Сибири. - Новосибирск: Наука, 1980. - С.23-29.

4. Авдеев В.В. Микробиологическая характеристика Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы наполнения (1980-1981)// Комплексные исследования экосистем бассейна р. Енисей. - Красноярск, 1985а. - С.90-97.

5. Авдеев В.В. Бактериопланктон Саяно-Шушенского водохранилища в первые годы наполнения//Круговорот вещества и энергии водоемов. - Иркутск, 1985б. - С.4-5.

6. Дрюккер В.В., Авдеев В.В., Башенхаева Н.В. и др. Формирование гидробиологического режима и качества вод водохранилищ р. Енисей//Круговорот вещества и энергии водоемов. - Иркутск, 1985в. - С.157-158.

7. Петрова В.И., Авдеев В.В. Бактериопланктон водохранилищ р. Енисей//Биологические проблемы Севера. - Якутск, 1986а. - С.97.

8. Дрюккер В.В., Авдеев В.В., Башенхаева Н.В. и др. Гидробиологический и гидрохимический режим водохранилищ р. Енисей// У Гидробиологический съезд. - Тольятти, 1986б. - С.48-50.

9. Дрюккер В.В., Авдеев В.В., Башенхаева Н.В. и др. Состояние экосистемы р. Енисей и прогноз ее изменения при создании водохранилищ//Комплексные методы контроля качества природной среды. - Москва, 1986в. - С.47.

с. 24

HE 00536 от 02 11 87

Заказ 782 Тираж 100

Отпечатано в ИЗК СО АН СССР