

## ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ТАЙШИРСКОМ И ДУРГУНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ (ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ)

© 2020 г. Д. Б. Косолапов<sup>a, b, \*</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,  
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

<sup>b</sup>Череповецкий государственный университет, Череповец, Россия

\*e-mail: dkos@ibiw.ru

Поступила в редакцию 13.01.2018 г.

После доработки 06.02.2019 г.

Принята к публикации 22.07.2019 г.

В двух недавно образованных крупнейших в Монголии Тайширском и Дургунском водохранилищах, расположенных в Котловине Больших озер, в течение пяти лет изучали пространственное распределение гетеротрофного бактериопланктона. Общая численность бактерий в водохранилищах и водотоках, на которых они созданы, варьировала в пределах  $(2.5–14.5) \times 10^6$  кл./мл, биомасса – 45–386 мг С/м<sup>3</sup>. Эти показатели достигали значений, характерных для эвтрофных вод, в обоих водохранилищах, но в Дургунском водохранилище они были в среднем в 1.4 раза выше по сравнению с Тайширским. Полученные данные свидетельствуют, что бактериопланктон этих водохранилищ в период проведения исследований находился в стадии становления. Основу численности и биомассы бактерий составляли одиночные клетки (в среднем 91% общей биомассы). Более крупные агрегированные и нитевидные бактерии вносили существенно меньший вклад в формирование общей биомассы сообщества (в среднем 6.7 и 2.3% соответственно) и достигали наибольшей численности и биомассы в литорали водохранилищ.

*Ключевые слова:* бактериопланктон, пространственное распределение, межгодовая динамика, водохранилища, Монголия

DOI: 10.31857/S0320965220040105

### ВВЕДЕНИЕ

В Монголии в современный период происходит ускорение темпов роста промышленного производства и увеличение объемов жилищного строительства. Это требует больших затрат электроэнергии, с целью получения которой в стране осуществляется сооружение ГЭС, что приводит к зарегулированию рек и образованию водохранилищ. Изучение формирования биологических сообществ водохранилищ необходимо для понимания общих закономерностей структурно-функциональной организации этих искусственных экосистем на разных этапах их существования. Это особенно важно при исследовании водных экосистем в засушливых регионах, к которым относится Котловина Больших озер в Западной Монголии (Мурзаев, 2006).

В Монголии традиционно развито скотоводство, и в настоящее время происходит возрастание поголовья сельскохозяйственных животных, вследствие чего в водоемы и водотоки повышается поступление органических веществ и соедине-

ния биогенных элементов. Также увеличивается добыча полезных ископаемых. Кроме того, в условиях современных климатических изменений наблюдается рост количества атмосферных осадков, усиливаются поверхностный сток и испаряемость, снижается уровень и водообмен озер и расход рек. Все эти факторы способствуют эвтрофированию водных экосистем Монголии (Gomboluudev et al., 2010).

Гетеротрофные бактерии являются важным компонентом пресноводного и морского планктона, вносят значительный вклад в формирование его биомассы и продуктивности, активно участвуют в минерализации органических веществ, круговороте элементов, образовании и потреблении парниковых газов, служат важным пищевым объектом для протистов и многоклеточного зоопланктона (Копылов, Косолапов, 2008; Azam et al., 1990; Kato, 1996; Simon et al., 1992). Определение уровня количественного развития и изучение пространственно-временной динамики бактерий необходимы при исследовании круго-

ворота углерода и других биогенных элементов в водных экосистемах, а также процессов их самоочищения и формирования качества воды.

Цель работы – исследовать количественное распределение и межгодовую динамику бактериопланктона в Тайширском и Дургунском водохранилищах (Котловина Больших озер, Западная Монголия) в первые годы их существования.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в августе 2011–2015 гг. на двух крупнейших в Монголии водохранилищах: Тайширском (46°43' с.ш., 96°41' в.д., 1701 м над уровнем моря) и Дургунском (48°20' с.ш., 92°48' в.д., 1156 м над уровнем моря). Эти водоемы расположены в западной части страны на территории Говь-Алтайского и Ховд аймаков, в Котловине Больших Озер, которая относится к Центрально-Азиатскому бессточному бассейну. Климат в местности резко континентальный, преимущественный ландшафт – сухие степи, полупустыни и пустыни (Мурзаев, 2006). На этих водохранилищах построены самые мощные в стране ГЭС. Сооружение Тайширской ГЭС закончено в 2007 г. в верховьях крупнейшего водотока Западной Монголии – р. Завхан. В Тайширском водохранилище, длина которого ~35 км, максимальная глубина в районе плотины ~40 м, воду из поверхностного слоя отбирали в центральной и прибрежной частях его верхнего, среднего и приплотинного участков, а также в р. Завхан в ~1 км выше подпора и в 0.5 км ниже плотины ГЭС. Дургунская ГЭС построена в 2008 г. на протоке Чонохарайх, которая вытекает из оз. Хар-Ус и через ~50 км впадает в оз. Хар. В Дургунском водохранилище, длина которого ~4 км, воду отбирали в верховьях и приплотинной части, в протоке Чонохайрайх – на участках ~1 км выше подпора и ~1 км ниже плотины. Более подробное описание этих водоемов и водотоков дано в работе Крылова и др. (2014).

Воду для микроскопических исследований сразу же после отбора проб фиксировали 40%-ным формалином до конечной концентрации 2%, хранили в темноте при температуре 4°C не более 1 мес. Общую численность и размеры бактериопланктона, а также численность и размеры одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДА-ФИ (Porter et al., 1983) и микроскопа Olympus BX51 (Япония), соединенного с цифровой камерой и персональным компьютером. Сырую биомассу бактерий получали путем умножения их численности на средний объем клеток ( $V$ , мкм<sup>3</sup>). Содержание углерода в бактериальных клетках ( $C$ , фг С/кл) рассчитывали по уравнению:  $C = 120V^{0.72}$  (Norland, 1993).

Параллельно с отбором проб измеряли глубину, прозрачность, температуру, электропроводность и pH воды, а также концентрацию растворенного кислорода. Для этого использовали портативный многопараметрический зонд “YSI Model 85” (“YSI, Inc.”, США) и портативный pH-метр “Hanna HI 98129” (“HANNA instruments”, США).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Максимальные глубины обнаружены на приплотинных участках водохранилищ, минимальные – в их прибрежной части и на незарегулированных участках водотоков (табл. 1). В Тайширском водохранилище прозрачность воды была существенно выше, чем в Дургунском. В августе температура воды на исследованных участках водоемов и водотоков варьировала в пределах 9.8–25.3°C. Наибольшие значения отмечены в 2011 и 2012 гг. В системе: протока Чонохарайх – Дургунское водохранилище температура была выше по сравнению с р. Завхан и Тайширским водохранилищем. В Тайширском водохранилище электропроводность воды обычно уменьшалась от верховьев к плотине ГЭС. Такой закономерности в распределении этого показателя в менее крупном Дургунском водохранилище не обнаружено. Значения pH воды находились в слабощелочном диапазоне и незначительно отличались между обследованными водными объектами. В период проведения наблюдений кислородный режим водоемов и водотоков был благополучным для развития гидробионтов: концентрация кислорода постоянно превышала 70% растворимости.

В августе 2011–2015 гг. общая численность бактериопланктона в Тайширском водохранилище варьировала в пределах  $(2.51–12.56) \times 10^6$  кл./мл, в среднем  $(6.74 \pm 2.47) \times 10^6$  кл./мл. Наибольшие значения зарегистрированы в пелагиали и литорали приплотинного плеса в 2013 г., наименьшие – в литорали приплотинного плеса в 2015 г. и в верховьях водохранилища в 2011 и 2015 гг.

В Дургунском водохранилище общая численность варьировала от  $5.34 \times 10^6$  до  $14.46 \times 10^6$  кл./мл (в среднем  $(9.60 \pm 2.69) \times 10^6$  кл./мл). Наибольшие значения отмечены в верховьях водохранилища в 2013 г. и на приплотинном участке в 2014 г., наименьшие – в верховьях в 2012 г. и на приплотинном участке в 2011 и 2012 гг.

Средние объемы бактериальных клеток изменялись в Тайширском водохранилище от 0.031 до 0.286 мкм<sup>3</sup>, в Дургунском – от 0.038 до 0.234 мкм<sup>3</sup>. Средние за 5 лет наблюдений значения этого показателя в исследованных водоемах оказались примерно одинаковыми – 0.109 и 0.103 мкм<sup>3</sup> соответственно.

Биомасса бактериопланктона в Тайширском водохранилище изменялась в пределах 45–386 (в среднем  $153 \pm 89$ ) мг С/м<sup>3</sup>, в Дургунском водохра-

**Таблица 1.** Пределы колебаний физико-химических параметров в Тайширском и Дургунском водохранилищах, р. Завхан и протоке Чонохарайх в августе 2011–2015 гг.

Водный объект	<i>H</i>	<i>Z</i>	<i>T</i>	<i>EC</i>	pH	O <sub>2</sub>
Тайширское вдхр.	0.5–30	370–600	16.5–22.9	130–267	7.55–9.01	7.84–9.26
Река Завхан						
выше водохранилища	0.4–1.2	До дна	13.7–20.1	124–254	7.83–8.70	8.22–9.17
ниже водохранилища	0.5–0.8	До дна	9.8–18	156–280	7.95–8.57	7.88–10.25
Дургунское вдхр.	0.5–13	60–210	19.6–25.0	187–234	7.22–9.2	7.32–8.53
Протока Чонохарайх						
выше водохранилища	0.5–2	80–100	14.7–21.8	185–231	7.54–8.50	7.21–7.67
ниже водохранилища	0.5–1.2	До дна	19.7–25.3	189–231	7.70–8.89	7.31–9.03

Примечание. Глубина (*H*, м), прозрачность (*Z*, см), температура (*T*, °C), электропроводность при 25°C (*EC*, мкСм/см), pH воды, концентрация растворенного кислорода (O<sub>2</sub>, мг/л).

нилище – в пределах 111–377 (в среднем  $209 \pm 67$ ) мг С/м<sup>3</sup>. Хотя средняя биомасса бактерий была выше в Дургунском водохранилище, максимальное за весь период наблюдений значение этого параметра зарегистрировано в августе 2012 г. в приплотинном плесе Тайширского водохранилища. В Тайширском водохранилище наиболее высокая биомасса наблюдалась там, где бактерии имели наибольшие размеры, в Дургунском водохранилище – на участках с максимальной численностью бактерий.

Количество бактериопланктона в Тайширском водохранилище превышало таковое на незарегулированных участках р. Завхан и увеличивалось от верховьев к приплотинному участку (рис. 1а). Размеры клеток, наоборот, были меньше в водохранилище по сравнению с рекой (рис. 1б). Соответственно различия биомассы бактериопланктона на зарегулированных и незарегулированных участках реки оказались менее заметны. Наибольшие значения биомассы отмечены в приплотинном плесе водохранилища (рис. 1в). Численность и биомасса бактерий в р. Завхан ниже плотины ГЭС была больше, чем на участке реки, расположенном выше водохранилища.

По сравнению с системой Тайширского водохранилища и р. Завхан различия микробиологических показателей между разными участками Дургунского водохранилища и протоки Чонохарайх были менее заметны (рис. 1а–1в), хотя в среднем количество бактериопланктона было наибольшим (при наименьших размерах) в приплотинной части водохранилища, а его размеры и биомасса – в протоке ниже плотины. В среднем биомасса бактерий в протоке Чонохарайх превышала таковую в Дургунском водохранилище: 236 и 208 мг С/м<sup>3</sup> соответственно.

Показатели количественного развития бактериопланктона в глубоководных и прибрежно-мелководных участках водохранилищ в разные годы соотносились по-разному (рис. 2, 3). Например, в Дургунском водохранилище в 2011 и 2014 гг. численность и биомасса бактерий были выше в литорали, а в остальные годы – в пелагиали. По-

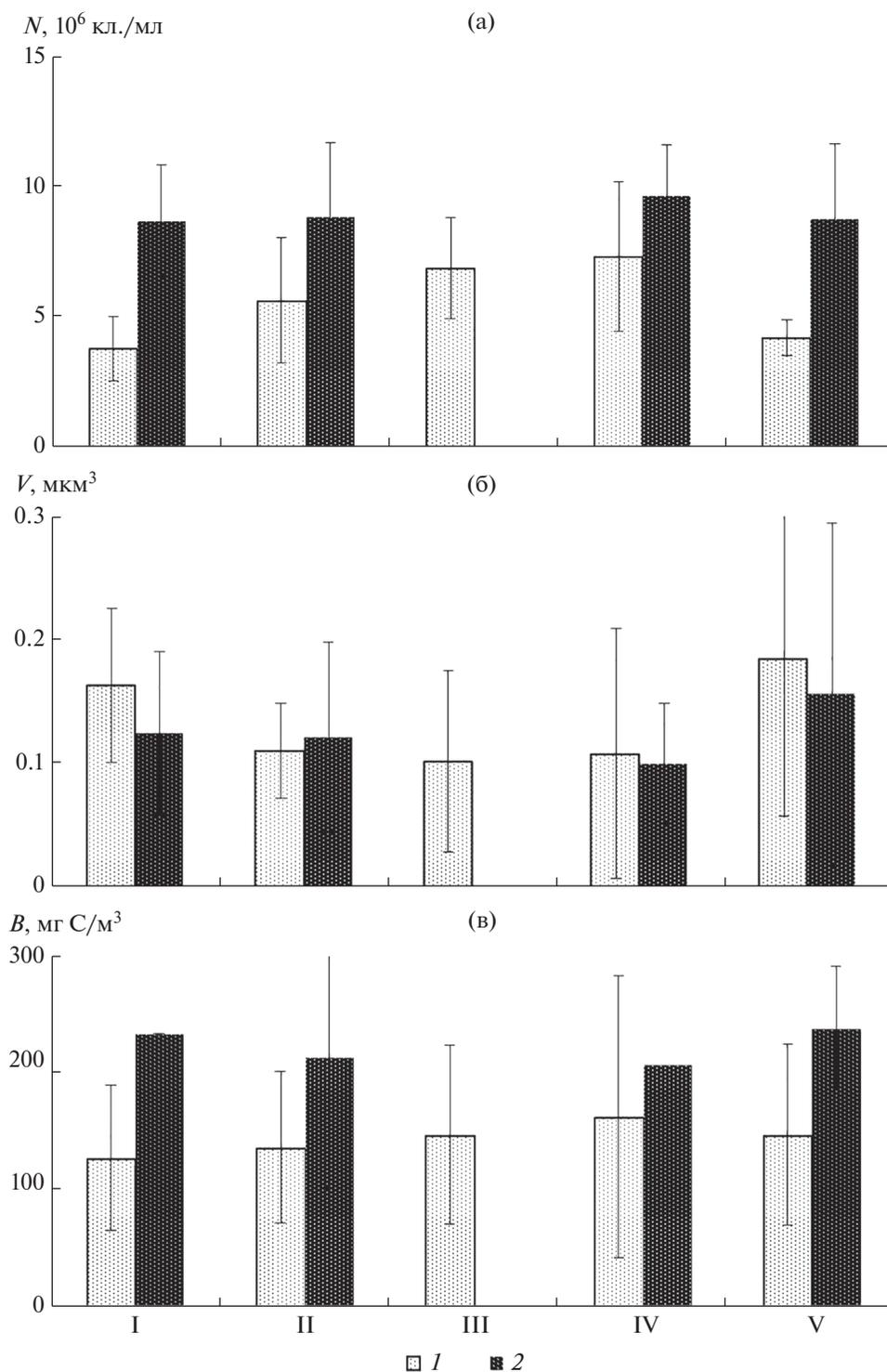
видимому, на характер пространственного распределения бактериопланктона существенное влияние оказывают характер водного и температурного режимов года и метеорологические условия во время проведения исследований, в частности, сила и направление ветра, осадки и др.

В Тайширском водохранилище максимальная средняя численность бактериопланктона ( $(9.36 \pm 2.36) \times 10^6$  кл./мл) была в 2013 г., т.е. на седьмой год его существования, минимальная (в среднем  $(4.06 \pm 1.14) \times 10^6$  кл./мл) – в 2015 г. (рис. 4а). Максимальная средняя биомасса ( $275 \pm 87$  мг С/м<sup>3</sup>) отмечена в 2012 г. при максимальном среднем объеме клеток ( $0.217 \pm 0.083$  мкм<sup>3</sup>) (рис. 4б, 4в). Минимальные размеры клеток (в среднем  $0.047 \pm 0.020$  мкм<sup>3</sup>) и биомасса (в среднем  $54.7 \pm 8.9$  мг С/м<sup>3</sup>) бактерий зарегистрированы в 2011 г.

Количество и биомасса бактериопланктона на незарегулированном участке р. Завхан, расположенном выше Тайширского водохранилища, были меньше таковых в водохранилище (рис. 4). Межгодовая динамика этих показателей в реке отличалась от таковой в водохранилище: они достигали максимума в 2014 г. ( $5.34 \times 10^6$  кл./мл и 189 мг С/м<sup>3</sup>), минимума – в 2011 г. ( $2.16 \times 10^6$  кл./мл и 53.6 мг С/м<sup>3</sup>). Во все годы, за исключением 2015 г., бактерии в реке были крупнее, чем в водохранилище, и достигали максимальных размеров ( $0.248$  мкм<sup>3</sup>) в 2012 г.

В Дургунском водохранилище наибольшие численность и биомасса бактерий зарегистрированы в 2013 г., на шестой год его существования –  $(11.80 \pm 1.94) \times 10^6$  кл./мл и  $278 \pm 69$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно (рис. 5). Наиболее крупные размеры бактерий (в среднем  $0.199 \pm 0.031$  мкм<sup>3</sup>), как и в Тайширском водохранилище, обнаружены в 2012 г. В протоке Чонохарайх выше водохранилища максимальную численность наблюдали в 2015 г., максимальные размеры и биомассу, как и в водохранилище, – в 2013 г.

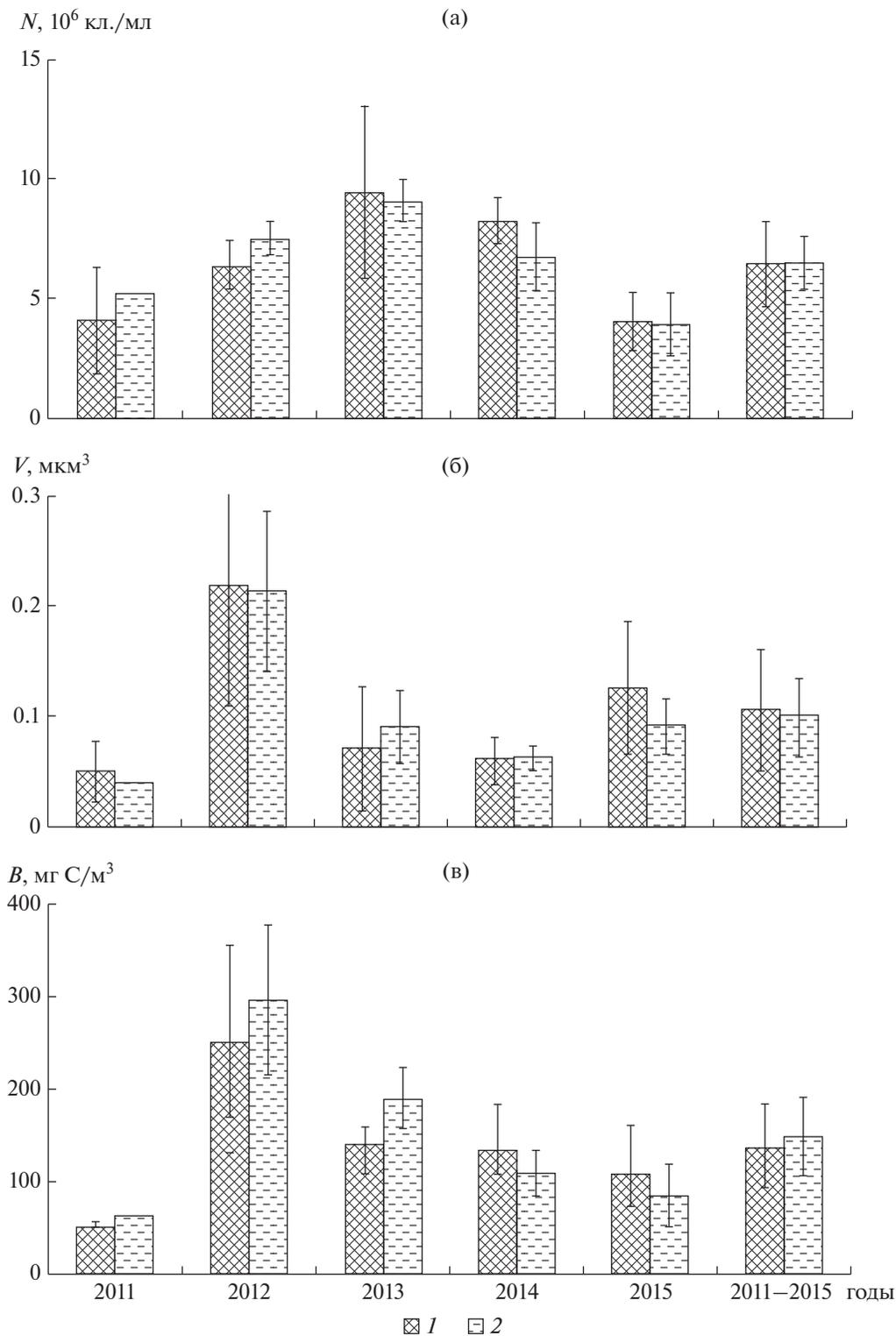
Размерно-морфологическую структуру бактериопланктона изучали в августе 2015 г. Основу численности и биомассы бактериопланктона ис-



**Рис. 1.** Средние за 2011–2015 гг. значения численности ( $N$ ,  $10^6$  кл./мл) (а), среднего объема клеток ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) (б) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг С/м}^3$ ) (в) бактериопланктона в верхней (II), средней (III) и нижней (IV) частях Тайширского (1) и Дургунского (2) водохранилищ и в водотоках выше (I) и ниже (V) этих водохранилищ (1, 2).

следованных водохранилищ и водотоков составляли одиночные клетки, объем которых оказался в среднем равным  $0.091 \mu\text{м}^3$ . На долю этих клеток приходилось 91.0% биомассы бактерий (табл. 2).

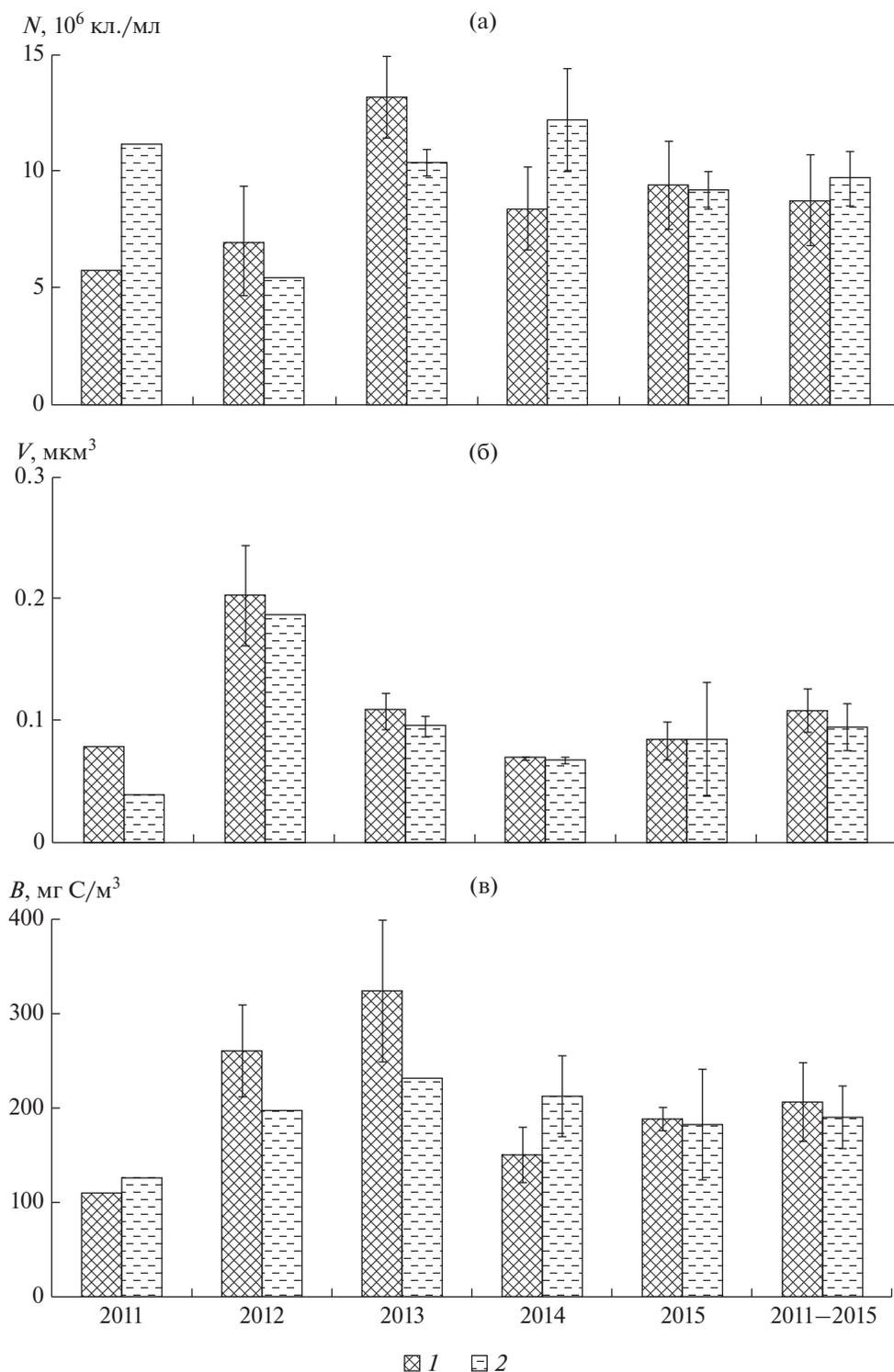
Более крупные агрегированные (прикрепленные к детритным частицам и образующие микроколонию) бактерии (средний объем клеток  $0.177 \mu\text{м}^3$ ) и нитевидные бактерии ( $2.363 \mu\text{м}^3$ ) были минор-



**Рис. 2.** Численность (а), средний объем клеток (б) и биомасса (в) бактериопланктона в пелагиали (1) и литорали (2) Тайширского водохранилища в 2011–2015 гг.

ными компонентами сообщества. Их вклад в формирование биомассы бактериопланктона составил в среднем 6.74 и 2.23% соответственно.

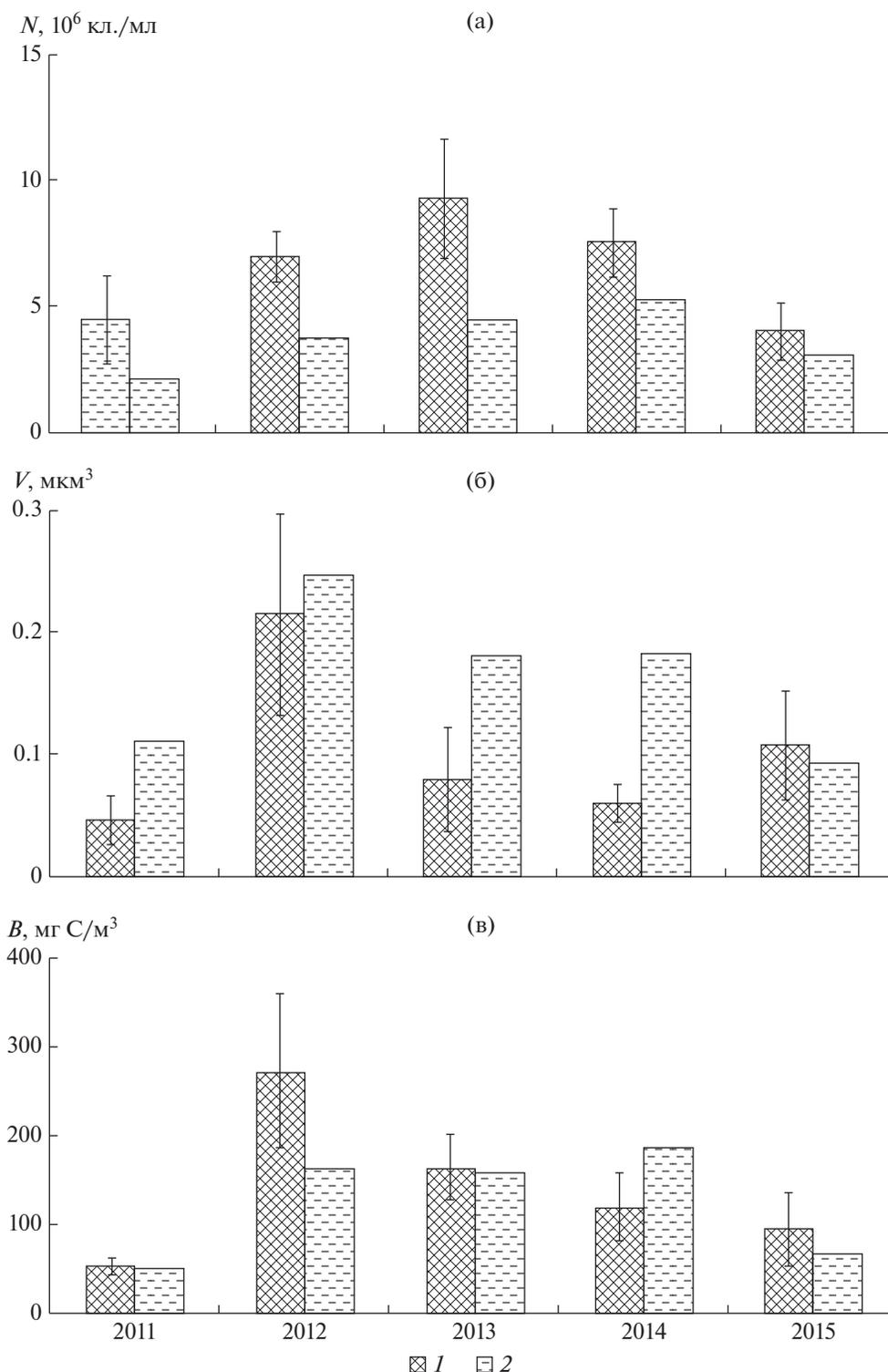
В Тайширском водохранилище доля в бактериопланктоне одиночных клеток была выше, а доля агрегированных и нитевидных бактерий ни-



**Рис. 3.** Численность (а), средний объем клеток (б) и биомасса (в) бактериопланктона в пелагиали (1) и литорали (2) Дургунского водохранилища в 2011–2015 гг.

же, по сравнению с Дургунским. Вклад этих трех групп в формирование общей бактериальной биомассы в двух водохранилищах в среднем равнялся 92.4 и 86.6%, 6.0 и 9.6%, 1.6 и 3.8% соответ-

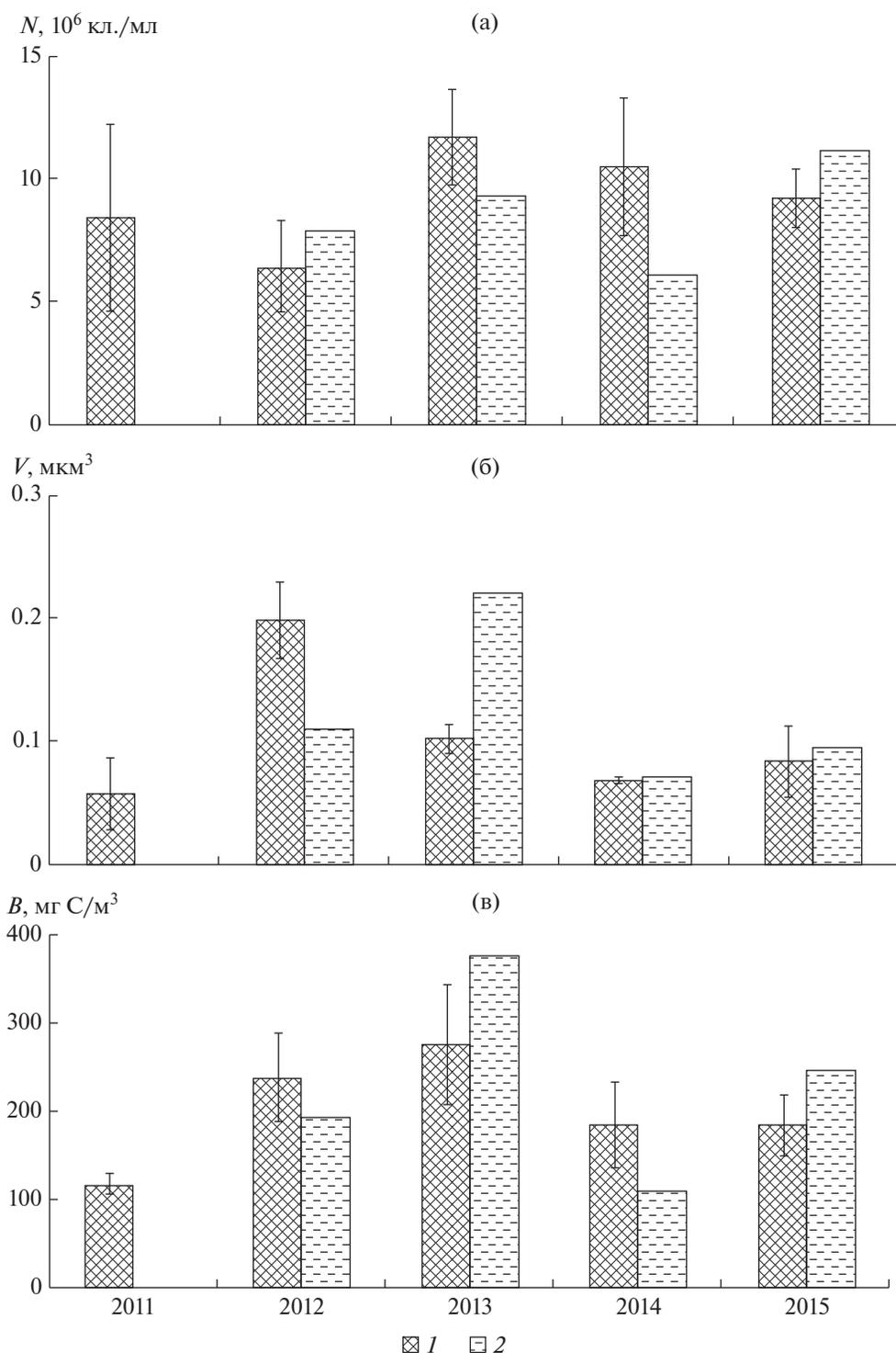
ственно. Доля агрегированных бактерий достигала наибольших значений в литорали Дургунского водохранилища — 11.2–13.0% биомассы бактериопланктона. В Тайширском водохранилище



**Рис. 4.** Численность (а), средний объем клеток (б) и биомасса (в) бактериопланктона в Тайширском водохранилище (1) и р. Завхан (2) выше водохранилища в 2011–2015 гг.

она также была выше в литоральной зоне. Нити вносили наибольший вклад (6.74%) в формирование биомассы бактериопланктона в литорали верховьев Дургунского водохранилища. В водо-

токах доля одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий в биомассе сообщества изменялась в пределах 92.2–95.5, 3.0–6.4 и 1.1–2.1% соответственно.



**Рис. 5.** Численность (а), средний объем клеток (б) и биомасса (в) бактериопланктона в Дургунском водохранилище (1) и протоке Чонохорайх (2) выше водохранилища в 2011–2015 гг.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В Тайширском и Дургунском водохранилищах зарегистрирована высокая численность и биомасса гетеротрофного бактериопланктона, харак-

терная для эвтрофных вод (Копылов, Косолапов, 2007). При этом необходимо учитывать, что наши исследования проведены в августе, когда количество бактерий в водохранилищах, в том числе расположенных в Центральной Азии, обычно до-

**Таблица 2.** Биомасса бактериопланктона (*B*) и вклад в ее формирование одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий в исследованных водных объектах в августе 2015 г.

Место отбора проб	<i>B</i> , мг С/м <sup>3</sup>	Доля группы бактерий, %		
		одиночные	агрегированные	нити
Тайширское вдхр.				
Верховье, пелагиаль	85.8	93.94	4.13	1.93
литораль	115.8	91.12	7.13	1.75
Средняя часть пелагиаль	69.4	96.11	2.43	1.47
литораль	92.7	88.86	9.69	1.45
Приплотинный участок пелагиаль	169.0	95.22	2.70	2.08
литораль	50.0	89.05	9.89	1.07
Река Завхан выше водохранилища	68.2	92.50	5.42	2.08
ниже водохранилища	83.1	95.54	2.98	1.48
Дургунское вдхр.				
Верховье пелагиаль	179.6	87.20	9.46	3.34
литораль	141.8	80.22	13.04	6.74
Приплотинный участок пелагиаль	198.0	93.55	4.51	1.94
литораль	223.8	85.37	11.24	3.39
Протока Чонохарайх выше водохранилища	249.3	93.50	5.37	1.14
ниже водохранилища	210.8	92.21	6.37	1.42

стигает своих наибольших значений (Кожова, Мамонтова, 1979).

Несмотря на общие черты (оба пресные, крупные, расположены на плоскогорье, в зоне аридного климата), эти водохранилища имеют и ряд различий, обусловленных, главным образом, типом их формирования. Тайширское водохранилище образовано на р. Завхан и относится к озерному типу. Меньшее по размерам Дургунское водохранилище принадлежит к каньонному типу. Оно образовано на протоке Чонохарайх, вытекающей из эвтрофного оз. Хар-Ус, воды которого поступают в водохранилище и во многом определяют условия существования гидробионтов. Характерная особенность Дургунского водохранилища — многочисленные плавающие тростниковые острова, приносимые из заболочиваемых участков озера. При разрушении этих образованных материал, из которых они состоят, оседает на дно, что способствует дополнительному эвтрофированию водоема. В результате этого уровень трофии и количественное развитие бактериопланктона в Дургунском водохранилище выше, чем в Тайширском. Однако в последнем бактериальные параметры варьировали в более широких пределах, в том числе из-за его больших размеров. Объем клеток бактерий оказался более вариabельным, чем их количество: коэффициенты вариации этих показателей в Тайширском водохранилище

составили 70.9 и 36.7%, в Дургунском — 50.5 и 28.0% соответственно.

Как и в большинстве других водных экосистем, включая водохранилища (Копылов, Косолапов, 2008), основу численности и биомассы бактериопланктона Тайширского и Дургунского водохранилищ и водотоков, на которых они образованы, представляли одиночные клетки. Зарегулирование реки и протоки пока не привело к заметному изменению количества и доли в сообществе бактерий, прикрепленных к взвешенным частицам. При исследовании небольшого водохранилища, расположенного на юго-западе США, установлено, что количество агрегированных бактерий мало изменялось вдоль его продольного профиля. Небольшое увеличение происходило только в его озерной части (до 30% общей численности). В реке выше и ниже водохранилища агрегированные бактерии составляли в среднем 42–45 и 19–32% численности бактериопланктона соответственно (Kondratieff, Simmons, 1985). Соотношение одиночных бактерий и бактерий, прикрепленных к детритным частицам, в сообществе зависит от уровня развития и физиологического состояния фитопланктона. Количество агрегированных бактерий, как правило, возрастало в периоды интенсивного цветения воды фитопланктоном. Другие факторы также оказывали влияние. Так, в речной части водохранилища, расположен-

ного в субтропической зоне США, бактерии, прикрепленные к частицам взвеси, составляли большую часть биомассы сообщества во время летних штормов, в остальные периоды преобладали одиночные бактерии. В промежуточной зоне водохранилища шторма не влияли на количество одиночных бактерий, оно почти не изменялось и было существенно выше количества агрегированных бактерий (Lind, Varcena, 2003).

После возведения плотин на реках на их зарегулированных участках происходят значительные трансформации, оказывающие существенное влияние на сообщества гидробионтов: замедляется скорость течения воды и водообмен, усиливаются колебания уровня и седиментация, изменяются температурный и кислородный режимы, возникает стратификация водной толщи и др. (Авакян и др., 1987). Уровень развития бактериальных сообществ в водохранилищах в значительной степени определяется их гидрологическими и гидрохимическими характеристиками и гидрометеорологическими условиями. Межгодовые колебания метеорологических и гидрологических условий, влияющих на время водообмена, является “ключевым фактором лимнологии водохранилищ” (Straškraba et al., 1993). Гидрохимический режим водохранилищ формируется под влиянием процессов, происходящих в самом водоеме, на его водосборной площади и в прибрежно-мелководной зоне. Литораль занимает небольшую часть Тайширского и еще меньшую Дургунского водохранилищ. За исключением периода таяния снега и льда, поступления органических веществ и биогенных элементов с водосборной площади играют незначительную роль в функционировании этих водных экосистем, что связано с бедностью почв и растительного покрова и небольшим количеством выпадающих осадков. По-видимому, в водохранилищах гетеротрофные бактерии для своего метаболизма используют в основном субстраты, образуемые фитопланктоном.

При изучении структурно-функциональных характеристик бактериопланктона равнинных водохранилищ Европы, в частности построенных на реках Волга и Днепр, выявлены основные стадии его сукцессии (Гак, 1975; Михайленко, 1999; Романенко, 1985). Первая стадия характеризуется активизацией бактериальных процессов вследствие действия “эффекта затопления”. В бактериальном сообществе преобладают быстрорастущие популяции, активно потребляющие лабильные органические вещества. Примерно через 10–15 или более лет наступает вторая стадия – период стабилизации, который характеризуется уменьшением количества и продукции бактерий. По-видимому, наши исследования, начатые в 2011 г., – на пятый год существования Тайширского водохранилища и на четвертый год существования Дургунского водохранилища – проводились в период становления бактериопланктона. В дальнейшем можно ожидать уменьшения его количества и активности, и, соответственно, замедления процессов

микробного разложения органических веществ и, следовательно, самоочищения водохранилищ. Однако для выявления тенденций многолетних изменений бактериопланктона этих водоемов необходимы дальнейшие исследования. Пока можно только констатировать, что в последние два года исследований (2014–2015 гг.) в обоих водохранилищах отмечалось уменьшение бактериальной численности и биомассы (рис. 4, 5). В то же время, по данным А.В. Крылова и др. (2014), зоопланктон Тайширского и Дургунского водохранилищ уже окончательно сформировался и сейчас находится на этапе стабилизации.

В водохранилищах наблюдаются пространственные изменения вдоль продольного градиента от реки к плотине, формируемого по мере того, как течение реки замедляется, и свойства экосистемы изменяются с лотических на лентические. В результате замедления течения и водообмена происходят изменения физических, химических и биологических характеристик (Straškrabova et al., 2005). Обычно вдоль продольного профиля водохранилища выделяют три основные зоны: речную, промежуточную и озерную, которые могут различаться и по трофическому статусу (Lind, 2002).

В результате исследования водохранилищ Европы и Америки выявлены особенности продольного распределения бактериальных сообществ (Comerma et al., 2001; Lind, 2002; Lind, Varcena, 2003; Straškrabova et al., 2005). В речной зоне водохранилищ бактерии (и частично фитопланктон) контролируются в основном “снизу” запасами субстратов и биогенных элементов. В промежуточной зоне с увеличением количества протистов начинает преобладать “контроль сверху”, поскольку эти организмы – главный фактор, влияющий на биомассу, продукцию, структуру, морфологию и разнообразие бактерий (Jürgens, Matz, 2002; Simon et al., 1992). В нижней части промежуточной зоны многоклеточный зоопланктон, поступающий из озерной зоны, оказывает сильное воздействие на все компоненты микробной “петли”. В озерной зоне водохранилищ динамика планктона сходна с таковой в озерах, расположенных в таких же климатических условиях, хотя накладывает отпечаток то, что в водохранилищах меньше период водообмена и более выражена горизонтальная гетерогенность.

В Тайширском водохранилище численность и биомасса бактериопланктона выше, чем в р. Завхан, и они постепенно уменьшаются от его верховьев к плотине (рис. 1). Размеры бактерий, наоборот, больше в реке по сравнению с водохранилищем. Микробиологические показатели на участке реки ниже плотины ГЭС превышают таковые на ее участке выше водохранилища.

Различия в количественном развитии бактериопланктона между различными участками Дургунского водохранилища и протокой Чонохараих выражены менее явно по сравнению с Тай-

ширским водохранилищем (рис. 1). Если численность бактерий в приплотинной части Дургунского водохранилища выше, чем в его верховьях и протоке, то их биомасса, наоборот, выше в протоке. По-видимому, в первую очередь это связано с тем, что в Дургунское водохранилище поступают эвтрофные воды оз. Хар-Ус. Кроме того, характер продольного распределения бактериопланктона во многом зависит от степени развития зоопланктона, которая, как показано ранее, определяется скоростью течения, а также типом и площадью затопляемых участков суши (Крылов и др., 2014). Если в Дургунском водохранилище численность и биомасса зоопланктона уменьшаются по направлению от верховьев к плотине, то в Тайширском, наоборот, увеличиваются. В верховье Дургунского водохранилища в общей численности и биомассе зоопланктона больше доля ракообразных, чем в верховье Тайширского водохранилища, где обнаружены только коловратки. В приплотинной части Дургунского водохранилища зоопланктон характеризуется меньшей долей ветвистых ракообразных, чем в Тайширском водохранилище. В связи с этим важно понимать, что кладоцеры, в частности дафнии, способны оказывать мощное воздействие на все компоненты микробной трофической сети, выедавая как одиночных, так и агрегированных бактерий, а также их основных потребителей – простейших (Degans et al., 2002; Kato, 1996).

Исследуемые водохранилища расположены в Центрально-Азиатском бессточном бассейне, характеризующимся резко континентальным засушливым климатом. Закономерности формирования и функционирования биологических сообществ водохранилищ аридной зоны изучены гораздо хуже по сравнению с водохранилищами, расположенными в регионах с нормальным и избыточным увлажнением. В последние десятилетия в Центрально-Азиатском бассейне происходят существенные изменения, связанные с локальными и глобальными антропогенными и климатическими факторами. В результате в этом регионе изменяются уровенный, температурный и кислородный режимы, характер стратификации, минерализация и трофический статус озер, рек и водохранилищ, что приводит к значительной перестройке их биологических сообществ. Все это обосновывает необходимость дальнейшего продолжения исследований микробных сообществ водохранилищ. В частности, важным представляется вопрос о факторах, регулирующих развитие бактериопланктона в таких искусственных экосистемах как водохранилища, представляющих собой “гибрид” реки и озера (Kimmel et al., 1990). Знание этих факторов будет способствовать пониманию того, как углерод и другие биогенные элементы циркулируют в планктонных трофических сетях. В эвтрофном водохранилище каньонного типа (Испания) продукция бактериопланктона регулировалась запасами субстратов и биогенных элементов, а его количество и активность в речной части контролировались

консументами, в озерной части – консументами и концентрацией биогенных элементов (Gasol et al., 2002). Исследования олигомезотрофного водохранилища (Франция) в первые годы после его образования показали, что активным метаболизмом обладает только малая часть (0.04–3.23%) планктонных бактерий, однако именно они отвечают за метаболизм всего бактериального сообщества (Jugnia et al., 2000). С использованием корреляционного и регрессионного анализов установлено, что активность бактериопланктона этого водохранилища зависит в основном от температуры (на 80%) и концентрации легкоокисляемых растворимых органических веществ, таких как аминокислоты и моносахариды.

**Выводы.** Тайширское и особенно Дургунское водохранилища характеризуются высоким уровнем развития бактериопланктона, характерным для мезо- и эвтрофных вод. По-видимому, в период проведения наших исследований бактериопланктон этих недавно образованных водоемов находился в стадии своего становления. В дальнейшем можно ожидать наступления периода стабилизации и уменьшения количества и активности бактерий, хотя темпы и характер протекания процесса в Тайширском и Дургунском водохранилищах, вероятно, будут различными. Изучение закономерностей распределения и динамики бактериопланктона и факторов, их регулирующих, необходимо для прогноза ответных реакций бактериальных сообществ в различных ситуациях и моделирования функционирования и формирования качества воды водохранилищ.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5). Экспедиционные исследования проведены при финансовой и организационной поддержке Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкини В.П., Шаранов В.А. 1987. Водохранилища. Москва: Мысль.
- Гак Д.З. 1975. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. Москва: Наука.
- Кожова О.М., Мамонтова Л.М. 1979. Бактериопланктон ангарских водохранилищ и статистические методы его анализа. Ленинград: Гидрометеиздат.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. матер. межд. конф. Санкт-Петербург: Изд-во “Лема”. С. 176.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. Москва: Изд-во Современ. гуманитар. ун-та.

- Крылов А.В., Солонго Д., Мэндсайхан Б. 2014. Зоопланктон Дургунского и Тайширского водохранилищ (Западная Монголия) в конце периода наполнения // Аридные экосист. Т. 20. № 2(59). С. 48.
- Михайленко Л.Е. 1999. Бактериопланктон днепровских водохранилищ. Киев: Ин-т гидробиол. НАН Украины.
- Мурзаев Э.М. 2006. О самом северном проникновении сухих пустынь // Очерки физической географии Монголии. Улаанбаатар: Бэмби сан. С. 452.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.
- Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. 1990. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer. P. 477.
- Comerma M., Garcia J.C., Armengol J. et al. 2001. Planktonic food web structure along the Sau Reservoir (Spain) in summer 1997 // Int. Rev. Hydrobiol. V. 86. P. 193.
- Degans H., Zöllner E., Gucht K. et al. 2002. Rapid Daphnia-mediated changes in microbial community structure: an experimental study // FEMS Microbiol. Ecol. V. 42. № 1. P. 137.  
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2002.tb01003.x>
- Gasol J.M., Comerma M., Garcia J.C. et al. 2002. A transplant experiment to identify the factors controlling bacterial abundance, activity, production, and community composition in a eutrophic canyon-shaped reservoir // Limnol. Oceanogr. V. 47. № 1. P. 62.  
<https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.1.0062>
- Gomboluudev P., Natsagdorj L., Sarantuya G. 2010. Climatic changes on the Mongolian territory and their consequences // Ecological consequences of biosphere processes in the ecotone zone of southern Siberia and Central Asia. Ulaanbaatar: Bembi san Publishing House. P. 41.
- Jürgens K., Matz C. 2002. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria // Antonie Van Leeuwenhoek. V. 81. № 1–4. P. 413.  
<https://doi.org/10.1023/A:1020505204959>
- Jugnia L.B., Richardot M., Debroas D. et al. 2000. Variations in the number of active bacteria in the euphotic zone of a recently flooded reservoir // Aquat. Microb. Ecol. V. 22. P. 251.  
<https://doi.org/10.3354/ame022251>
- Kato K. 1996. Bacteria – a link among ecosystem constituents // Res. Popul. Ecol. V. 38. P. 185.
- Kimmel B.L., Lind O.T., Paulson L.J. 1990. Reservoir primary production // Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. New York: Wiley-Interscience. P. 109.
- Kondratieff P.F., Simmons G.M., Jr. 1985. Microbial colonization of seston and free bacteria in an impounded river // Hydrobiologia. V. 128. P. 127.
- Lind O. 2002. Microbial production and reservoir zone trophic states // Lake and Reservoir Management. V. 18. P. 129.
- Lind O.T., Barcena E. 2003. Riverine and transition zone bacterioplankton community dynamics in response to pulsed river inflow // Hydrobiologia. V. 504. P. 79.  
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008510.07516.49>
- Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Boca Raton: Lewis Publishers. P. 303.
- Pernthaler J. 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // Nat. Rev. Microbiol. V. 3. № 7. P. 537.  
<https://doi.org/10.1038/nrmicro1180>
- Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. V. 25. № 5. P. 943.
- Simon M., Cho B.C., Azam F. 1992. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 86. P. 103.
- Straškraba M., Tundisi J.G., Duncan A. 1993. State-of-the-art of reservoir limnology and reservoir management // Comparative reservoir limnology and water quality management. Dordrecht: Kluwer Acad. Pub. P. 213.
- Straškrabova V., Šimek K., Vrba J. 2005. Long-term development of reservoir ecosystems – changes in pelagic food webs and their microbial component // Limnetica. V. 24. № 1–2. P. 9.

## Spatial Distribution and Interannual Dynamics of Bacterioplankton in the Taishir and Durgun Reservoirs (Western Mongolia)

D. B. Kosolapov<sup>1,2,\*</sup>

<sup>1</sup>*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

<sup>2</sup>*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

\*e-mail: [dkos@ibiw.ru](mailto:dkos@ibiw.ru)

Spatial distribution and interannual dynamics of the abundance and biomass of heterotrophic bacterioplankton were evaluated in two large freshwater recently formed reservoirs (the Tayshir and Durgun reservoirs, the Great Lakes Depression, Western Mongolia). The total number of bacteria ranged from  $2.5 \times 10^6$  to  $14.5 \times 10^6$  cells/mL, biomass – from 45 to 386 mg C/m<sup>3</sup>. These parameters reached the level of eutrophic waters in both reservoirs, but they were on average 1.4 times higher in the Durgun reservoir. Probably, the bacterioplankton of the reservoirs was in the formation stage. Free-living cells were the basis of the number and biomass of bacterioplankton. They averaged 91.0% of the total biomass. The larger aggregated and filamentous bacteria contributed significantly less to the total biomass of the community: an average of 6.7 and 2.3%, respectively, and reached the highest abundance and biomass in the littoral zone of the reservoirs.

**Keywords:** bacterioplankton, spatial distribution, interannual dynamics, reservoirs, Mongolia