

А.Н. ДЗЮБАН

**ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
И ЦИКЛ МЕТАНА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ
ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ**

**Учреждение Российской академии
наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН**

БИБЛИОТЕКА

ИНВ. № 63362

Ярославль 2010

УДК 579.68(28) + 556.114.7
ББК 28.082

Ответственный редактор
доктор биологических наук А.И. Копылов

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор М.Б. Вайнштейн
доктор биологических наук В.Я. Костяев

А.Н. Дзюбан

Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус, 2010. 192 с.

В монографии обобщены результаты многолетних (1974–2005) исследований микробиологических процессов деструкции органического вещества и сопряженного с ними цикла метана в донных отложениях внутренних водоемов. Впервые дана полная количественная оценка потоков аэробной и анаэробной деструкции в грунтах водоемов разного происхождения, миктичности, трофического статуса, географического положения и степени антропогенного воздействия. Установлено, что деструкция органического вещества в донных отложениях играет важную роль в круговороте углерода пресноводных экосистем. В зависимости от гидрологического типа, уровня трофии и антропогенной загрязненности водоемов на долю илов приходится до 50-75% валового распада Сорг летом и до 90% в подледный период. Показано, что анаэробные процессы распада в отложениях играют важную роль во всех внутренних водоемах, а большинство из них – доминирующую. При этом в осадках продуктивных озер и водохранилищ решающий вклад в анаэробную деструкцию принадлежит процессам метаногенеза. Обсуждены экологические факторы, определяющие уровень валовой деструкции в донных отложениях. Показано, что основными среди них являются обеспеченность лабильными соединениями, Red/Ox условия в грунтах и кислородным режимом водоема в целом.

Монография рассчитана на гидробиологов, микробиологов, экологов и специалистов в области охраны и использования водных ресурсов, а также студентов-биологов.

Библиогр. назв. 476. Илл. 49. Табл. 67.

*Издание осуществлено при финансовой поддержке программы
Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России: оценка состояния и
фундаментальные основы мониторинга»*

ISBN 978-5-904234-14-0

© Дзюбан А.Н., 2010
© ИБВВ РАН, 2010
© Издательство Принтхаус, 2010

ВВЕДЕНИЕ

Донные отложения водоемов (иначе – осадки, илы, грунты, седименты, наносы) являются важнейшей составной частью всех водных систем. Интерес к донным отложениям со стороны специалистов из различных областей науки, не ослабевающий в течение многих десятилетий [Post, 1882; Омелянский, 1917; Alsterberg, 1922; Перфильев, 1926; Lundqvist, 1927; Birge, Juday, March, 1928; Pearsall, 1929; Алабышев, 1932; Россолимо, 1937; Кузнецов, 1949; Страхов, 1954; Ohle, 1958; Семенович, 1973; Wetzel, 1975; Драбкова, 1981; Широков, 1987; Lima, 2001; Выхристюк, Варламова, 2003], свидетельствует как о значимости этого объекта, так и о недостаточной изученности иловых осадков и их роли в водоемах. Последнее обусловлено чрезвычайным физико-химическим разнообразием отложений, гетерогенностью донных комплексов и в особенности бактериобентосных сообществ, трудностями при отборе грунтовых образцов с сохранением естественной структуры и состава ила, сложностью экспериментальных исследований в природных условиях.

Имеющиеся сведения по разным проблемам донных отложений показывают очень важную, но не однозначную роль донного комплекса в функционировании водных экосистем. Депонирование в отложениях биогенных соединений позволяет поддерживать высокий биопродукционный потенциал водоемов [Ohle, 1962; Россолимо, 1967], однако их избыточное накопление и выделение оказывает евтрофирующее воздействие [Kamp-Nielsen, 1974; Мартынова, 1984]; сорбция аллохтонных, в том числе, токсичных веществ служит важнейшим механизмом естественного очищения вод [Rybak, 1969; Широков, 1987], в то же время, трансформация подобных седиментов анаэробным бактериальным сообществом может вызывать эффект «вторичного загрязнения» вод не менее токсичными продуктами распада [Vallentyne, 1957; Романенко, 1985; Burton, 1991; Дзюбан, 1999]. Особое внимание уделяется изучению значимости илов в процессах круговорота органического вещества и роли в них бактериального населения [Vallentyne, 1957; Кузнецов, 1970; Дзюбан, 1987; Adams, Eck, 1988], а также изучению цикла метана, как геохимически значимой составляющей деструкционных потоков [Беляев и др., 1981; Koyata, 1981; Кузнецов, Саралов, Назина, 1985; King, 1992; Дзюбан, 1994]. Существует проблема соотношения анаэробных и аэробных процессов деструкции органического вещества – прежде всего в илах, где плотность микробного населения на три порядка выше, чем в водной толще. Однако недостаточность сопоставимых количественных характеристик отдельных звеньев цик-

ла углерода в водоемах и неполнота комплексных оценок на современном уровне не позволяли до последнего времени получить ясное представление об этой глобальной проблеме.

На современном этапе развития экологии стало очевидным, что без учета микробных процессов деструкции органического вещества в донных отложениях и цикла метана, как важнейшей ее составляющей, невозможен прогресс в изучении путей и масштабов трансформации вещества и энергии в водоемах – необходимой теоретической основы понимания функционирования водных экосистем для сохранения и рационального использования их ресурсов.

Монография, предлагаемая вниманию читателей, представляет собой обобщение материалов, полученных автором за 30-ти летний период исследований на разнотипных водных объектах разных географических и климатических зон, в сопоставлении с данными наблюдений других исследователей. Основное внимание в ней уделено рассмотрению тех проблем деструкции органического вещества и цикла метана в пресноводных системах, полнота изучения и ясность понимания которых еще недостаточны. Поэтому цель настоящей работы – анализ и обсуждение данных исследований по следующим направлениям:

1. Сопоставление характеристик донных отложений как природного комплекса и среды обитания организмов, участвующих в микробных процессах распада органических соединений (физико-химический состав осадков, Red/Ox условия, количественные характеристики и структура бактериобентосного сообщества) для выведения общих закономерностей.

2. Получение новых данных о скоростях аэробных и анаэробных процессов деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов разного типа и уровня трофии для полной количественной оценки протекающих в них валовых деструкционных потоков.

3. Определение пространственно-временных закономерностей в ходе иловых деструкционных процессов и основных экологических факторов, обуславливающих их интенсивность и направленность.

4. Установление количественных характеристик растворенного метана в разнотипных донных отложениях и водных массах внутренних водоемов – концентраций, пространственного распределения, сезонной динамики.

5. Получение данных о скоростях микробных процессов круговорота метана в донных отложениях водоемов с различными гидрологическими режимами и уровнями продуктивности, выявление основных

факторов, влияющих на интенсивность этих процессов в различных условиях.

6. Анализ вклада отдельных процессов цикла метана в суммарную деструкцию органического вещества в донных отложениях. Оценка выноса метана в атмосферу из водоемов.

7. Выявление роли процессов деструкции органического вещества и цикла метана в донных отложениях разнотипных пресноводных водоемов в функционировании их экосистем.

Автор выражает искреннюю благодарность директору ИБВВ РАН Александру Ивановичу Копылову за всестороннюю организационную и товарищескую поддержку, а также всем сотрудникам и помощникам, оказывавшим содействие в выполнении работы, и в особенности коллегам-участникам экспедиционных исследований – А.И. Саралову, А. Даукшта, Р. Пашкаускасу, М.Б. Вайштейну, В.М. Горленко, И.Н. Крыловой, Д.Б. Косолапову, Э.С. Бикбулатову. Автор выражает признательность В.Я. Костяеву за ценные советы и замечания при подготовке рукописи книги.

Автор считает своим долгом с теплотой и глубокой признательностью вспомнить своего учителя – д.б.н., чл.-корр. АН СССР, проф. С.И. Кузнецова.

Монография опубликована при финансовой поддержке программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»

Некоторые этапы исследований проведены при финансовой помощи Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 96-05-65402, 97-04-48170, 98-04-48417, 9-04-63100-к, 03-05-64883, 08-05-00079).

ГЛАВА 1. СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ЦИКЛА МЕТАНА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

Первые попытки научных исследований донных осадков относятся к концу XIX-го – первой трети XX-го веков [Post, 1882; Omelianski, 1906; Амалицкий, 1891; Гильзен, 1912; Birge et al., March, 1928; Pearsall, 1929]. Были предложены различные классификации донных отложений: по морфологическим признакам (Потонье, по [Кузнецов, 1952]), по гранулометрическому составу [Кленова, 1948], по механическому составу с учетом содержания различных элементов – карбонатов, силикатов, органического вещества (ОВ), железа, марганца [Страхов, 1954]. Были установлены закономерности зонального распределения озерных отложений, влияние на них особенностей подстилающих пород [Алабышев, 1932]. Однако в подобных классификациях игнорируется участие живого населения водоемов в формировании отложений.

Наиболее подробную классификацию для озерных илов предложил Г. Лундквист [Lundqvist, 1927] в зависимости от содержания и качественного состава минеральных компонентов, а также от структуры и количества органических включений. В дальнейшем С.И. Кузнецов модифицировал систему Г. Лундквиста, уточнив ее и заменив иностранные термины [Кузнецов, 1952]: озерные глины, руды, мел, диатомовый ил, тонкодетритный ил, грубодетритный ил, водорослевый ил, торфянистый ил.

В последние десятилетия, кроме природных озер, появились, и стали интенсивно изучаться искусственные водоемы – водохранилища. В формировании отложений водохранилищ большое значение имеет аллохтонный материал, а также переработка залитых почв и угодий, размыв берегов. В.П. Курдин [1959] предложил схему, где грунты водохранилищ разбиты на 3 класса по степени их трансформации. В устоявшихся водоемах, к которым сейчас относится большинство водохранилищ [Водоохранилища мира, 1979], выделены: илистый песок, песчаный ил, серый ил, переходный ил и торфянистый ил.

При описании донных отложений водоемов (и участков) озерного типа лимнологи и водные экологи до настоящего времени используют в основном схему Лундквиста – Кузнецова, лишь при необходимости делая специальные дополнения.

Одновременно с получением первых сведений о физических и химических свойствах илов пресноводных озер [Гильзен, 1912; Birge, et al., 1928] начинается их микробиологическое исследование [Николаева,

Сулима, 1913; Омелянский, 1917]. Возникает интерес к проблеме функционирования донного сообщества в целом – как части озерной экосистемы, например, при обсуждении их роли в кислородном режиме водоемов [Alsterberg, 1927]. Формируется представление о важной роли бактериального населения осадков как биохимических агентов процессов трансформации ОВ, и, в частности, с образованием метана [Омелянский, 1917]. Из илов выделяются и изучаются микроорганизмы – деструкторы различных органических соединений [Waksman, Joffe, 1922; Grey, Thornton, 1928].

Основные системные лимнологические и эколого-микробиологические исследования озер, заложившие фундаментальные представления о круговороте органического вещества в водных экосистемах, о деструкционных потоках и роли в них микробного звена были развернуты в 30-е и 40-е годы XX в. [Perfiliev, 1929; Карзинкин, Кузнецов, 1931; Naumann, 1932; Россолимо, 1934; Винберг, 1934; Кузнецов, 1934; 1939; Кузнецов, Хартулари, 1936; 1941; ZoBell, 1939; Хартулари, 1939].

Особое внимание уделяется в это время комплексному изучению донных отложений. Исследуется седиментация [Россолимо, 1937] и химический состав грунтов [Дексбах, 1934; Сперанская, 1935; Казаков, Товбин, 1939], в особенности содержание ОВ и тех элементов, которые обуславливают активность иловых микроорганизмов [Коншин, 1935; Кузнецов, 1937; Кузнецов и др., 1939]. Для понимания условий функционирования донного сообщества проводятся измерения окислительно-восстановительного потенциала (Red/Ox) в илах и на границе вода – ил [Кузнецов, 1935; Pearsall, Mortimer, 1939]. Обнаруживается структурная неоднородность поверхностных отложений, обусловленная деятельностью микроорганизмов [Perfiliev, 1929; Ohle, 1933] и неоднородностью Red/Ox условий [Пельш, 1939].

Изучаются масштабы, локализация и динамика выделения со дна озер метана [Россолимо, 1932]. Исследуются микробные процессы распада органического вещества в илах, особенно с выделением газов [Кузнецов, 1934; Кузнецов, Кузнецова, 1935; Хартулари, 1939] и их роль в поглощении растворенного кислорода [ZoBell, 1939; Стальмакова, 1941], в выделении загрязняющих воду веществ [Корсакова, 1939] и в кислородном режиме водоемов в целом [Alsterberg, 1927; Yoshimura, 1938]. Подчеркивается, что в анаэробном распаде органического вещества илов основное место принадлежит процессам, идущим с образованием метана [Кузнецов, Хартулари, 1941]. Хотя технические возможности не позволили провести адекватные количественные оценки и сопоставления, происходящих в донных отложениях

микробных процессов деструкции ОВ и цикла метана, но были сделаны очень важные шаги для понимания проблемы и направления дальнейших исследований [Кузнецов, 1949].

Во второй половине XX в. изучение донных отложений пресноводных систем было продолжено и расширено. Научному углублению этих работ способствовали новые методические подходы, а также усовершенствование приборов.

Физико-химические свойства отложений как среды обитания сообщества бактерий – основных деструкторов органического вещества изучены достаточно полно.

Выявлены широкие пределы колебаний окислительно-восстановительных условий в илах и связь величины Red/Ox-потенциала с наличием доступного для микроорганизмов органического вещества и с деятельностью донных бактериальных сообществ [Кузнецов, 1935; Пельш, 1939; Кузнецов, Романенко, 1963; Vineg, 1975; Fessenow, Baynes, 1978; Драбкова, 1981; Романенко, 1985; Дзюбан, 1999; 2006].

Установлена зависимость запаса органического вещества (ОВ) в донных отложениях от генезиса, продуктивности и гидрологического режима водоемов. Суммарное содержание органической части в расчете на сухую пробу колеблется от 5–10% в высокоминерализованных осадках олиготрофных озер [Дексбах, 1934; Семенович, 1973; Ponzi et al., 1972; Franco, Ponzi, 1972; Выхристюк, 1973] до 75–80% в торфянистых и водорослевых илах [Сперанская, 1935; Казаков, Товбин, 1939; Титов, 1951; Кордэ, 1956; Cranwell, 1976; Драбкова, 1981; Дзюбан, 1983; 1985; Мартынова, 1986]. В грунтах водохранилищ зольность обычно выше, чем в соответствующих им по уровню трофии озерах, а общее количество органической части варьирует от 1–10% в глинах и песках проточных участков до 50–70% в илах озеровидных плесов [Старикова, 1959; Цыба, Мирошниченко, 1965; Курдин, 1959; 1961; Буторин и др., 1975; Дзюбан, 1979а; Законнов, 1995; Выхристюк, Варламова, 2003].

Показана качественная неоднородность ОВ донных отложений – значительная его часть состоит из «лигнино-гумусового комплекса» [Сперанская, 1935; Коншин, 1935; 1951], практически не усваиваемого бактериями [Кузнецов и др., 1939]. Для активной жизнедеятельности микроорганизмы нуждаются в органических соединениях, легко подвергающихся ферментативному гидролизу [Кузнецов, 1937]. На долю этих «подвижных форм» углерод- и азотсодержащих веществ в составе ОВ разнотипных осадков приходится 10–45% от $N_{\text{общ}}$ и 5–40% от $C_{\text{общ}}$ [Сперанская, 1935; Кузнецов и др., 1939; Паламарчук, Басс, 1973;

Rocklinton, 1976; Дзюбан, 1979в; 1983]. Причем, количественные характеристики ОВ отложений существенно изменяются в толще илового профиля – в более глубоких слоях доля лабильных веществ снижается [Титов, 1951; Molongoski, Klug, 1980; Klump et al., 1989]. Отмечены также сезонные колебания этих показателей, характер динамики которых зависит от особенностей внутриводоемных продукционных процессов и гидрологических условий [Cahet, Gadel, 1976; Мартинкинен, Тамошайтис, 1977; Дзюбан, 1989].

Зарегистрировано наличие в донных отложениях сахаров, аминокислот и витаминов, целлюлозы [Valentine, 1959; Dewendren et al, 1974; Wunderlich, 1977]. Имеется достаточно обширная литература, где приводятся данные о содержании в илах пресноводных водоемов растворенного метана [Koyama, 1953; Deuser, 1973; Беляев и др., 1975а; 1975б; 1979; Carpenberg, 1976; Barber et al., 1979; Абрамочкина и др., 1987; Klump, 1989; Дзюбан, 1989а; Boon, Sorrell, 1991; Thebrath et al., 1993; Мартынова, 1995; 1996; Косолапов, Намсараев, 1995; Takeshi et al., 1997; Намсараев и др., 1995; 1998; 1999; Utsumi et al., 1998; Дзюбан, 1999; 2002б; Гальченко, 1994; Гальченко и др. 2001; Кузнецова, Дзюбан, 2005; Федоров и др., 2005].

В целом сведений о физико-химических свойствах донных отложений накоплено много, однако некоторые из полученных характеристик устарели, другие далеки от полноты или выполнены для нужд других областей знаний и малоинформативны при гидробиологических экосистемных исследованиях круговорота органического вещества. Совершенно недостаточно сведений по Red/Ox условиям в илах и их динамике. Практически отсутствуют данные о биохимической доступности органического вещества илов и о содержании лабильных форм ОВ. Недостаточно исследованы особенности распределения растворенного метана в донных отложениях разнотипных внутренних водоемов, его пространственная и сезонная динамика.

Бактериальное население донных отложений пресноводных водоемов изучалось многими исследователями в различных аспектах. Имеется оценка общего количества бактериобентоса (ОКБ) как традиционными [1939; Кузнецов, 1952; Сорокин, 1958; Романенко, 1966; Драбкова, 1971; 1981; Драбкова, Чеботарев, 1974; Духовна, Михайленко, 1976; Дзюбан, 1977б; 1978а; Дзюбан, Тимакова, 1986], так и более современными методами [Velju, Albright, 1986; Дзюбан, Крылова, 2000б; Горбенко и др., 1992; Дзюбан и др., 1998; 2001а].

Оказалось, что плотность ОКБ в грунтах колеблется очень широко и зависит, в первую очередь, от содержания в них лабильного органического вещества. В большинстве озер и водохранилищ наиболее «за-

селенными» являются самые поверхностные слои илов, которые постоянно пополняются из водной толщи легкоокисляемым субстратом [Экзерцев, 1948; Заварзина, 1955; Ohle, 1958; 1962; Overbeck, 1968; Кузнецов, 1970]. Сезонная динамика ОКБ имеет 2–3 пика, обусловленных временем поступления на дно автохтонных и аллохтонных соединений [Кузнецов, 1952; Романенко, 1966; Драбкова, 1971; 1981; Рыбинское..., 1972; The River Volga, 1979; Дзюбан, 1989a].

Накоплены материалы о численности бактерий, осуществляющих терминальные процессы аэробной и анаэробной деструкции ОВ, таких как – сапрофитные, углеводородокисляющие, маслянокислые, метанобразующие, сульфатредуцирующие [Кузнецов, 1952; Крашенинникова, 1959; Романенко, 1966; Brock, 1971; Rheinheimer, 1974; Беляев, 1974; Carpenberg, 1974a; Kohl, Libuschka, 1975; Чеботарев, 1975; Molongoski, Klug, 1976; Павельева, Васильева, 1977; Gorlenko, 1978; Саралов, Дзюбан, 1978b; Jones et al., 1979; Саралов и др., 1979; 1980a; Teylor, 1982; Moaledy, Overbeck, 1982; Postgate, 1984; Babenzien, 1987; Marty, 1993; Schallenberg, 1993; Намсараев и др., 1995; Земская и др., 1997; Горленко и др., 1999; Дзюбан и др., 2005].

Полученные сведения дали возможность судить о структуре иловых бактериоценозов и об особенностях распределения бактерий в донных отложениях, а так же позволили выделить в них экологические зоны – аэробную и анаэробную, каждая из которых подразделяется на экологические ниши [Горленко и др., 1977]. Первая зона присуща осадкам аэрируемых водоемов. В илах стратифицированных продуктивных озер она формируется на самой поверхности лишь периодически. Здесь особо важная роль принадлежит сообществу аэробных «сапрофитных» микроорганизмов, разрушающих лабильные ОВ белковой и углеводной природы [Романенко, 1966; Genovese, Bruni, 1975; Максимова и др., 1995]. Глубже, с падением парциального давления O_2 формируется ниша микроаэрофильных бактерий, в частности метанокисляющих [Малашенко и др., 1987]. В анаэробной зоне, присущей илам продуктивных водоемов и полисапробных участков, богатых лабильным ОВ с низким Eh (показатель Red/Ox), находится ниша первичных бродильщиков из рода *Clostridium*, разрушающих сахара, крахмал, клетчатку, некоторые белки, и достигающих там высокой численности [Дзюбан, 1978a; 2005; Саралов, 1982; Кузнецов и др., 1985]. Продукты брожения – CO_2 , H_2 , жирные кислоты и другие восстановленные соединения создают условия для облигатных анаэробов, использующих эти продукты, – сульфатредуцирующих и метанобразующих бактерий [Горленко и др., 1977; Кузнецов и др., 1985].

Имеются единичные данные о функциональном состоянии некото-

рых «экологически значимых» [Горленко и др., 1977] групп бактерий при воздействии различных факторов среды и о сезонной динамике их численности [Hamman, Ottow, 1976; Tezuka, 1979; Саралов, 1982; Романенко, 1985; Bak, 1988; Zhilina, Zavarzin, 1994; Дзюбан и др., 2001д; Дзюбан, 2005]. Однако полнота изучения отдельных представителей доминирующих в донных отложениях бактериальных ценозов – деструкторов весьма различна. Явно не хватает комплексных исследований численности, динамики и активности бактериобентоса внутренних водоемов. Из экологически значимых групп микроорганизмов, населяющих отложения, совершенно недостаточное внимания уделяется изучению маслянокислых бактерий, являющихся важнейшим звеном анаэробного распада ОВ.

Деструкция органического вещества в донных осадках и ее роль в функционировании водоемов – один из основных вопросов лимнологии и водной экологии, привлекающий внимание специалистов разных областей науки на протяжении многих десятилетий.

На начальных этапах лимнологических исследований основная роль в потреблении растворенного в воде кислорода отводилась планктонным организмам [Thienemann, 1928]. Г. Альстерберг впервые выдвинул идею об участии донных отложений в поглощении кислорода из водной толщи и считал их вклад в этот процесс решающим [Alsterberg, 1927]. Работы, проведенные позже С.И. Кузнецовым на стратифицированных озерах, показали, что расход кислорода в гипolimнионе продуктивных водоемов и создание там анаэробной зоны обусловлены дыханием бактериопланктона [Кузнецов, 1934; 1939]. Другие лимнологи считали, что роль илов в потреблении кислорода важна, особенно в перемешиваемых озерах [Yoshimura, 1938]. В целом деструкционная «деятельность» иловых бактерий рассматривалась в это время как часть проблемы кислородного режима водоемов, хотя процессы анаэробного распада органического вещества в донных отложениях и его микробные носители изучались уже достаточно глубоко [Кузнецов, 1935; Кузнецов, Кузнецова, 1937; Кузнецов, Хартулари, 1941].

Результатом работ 30-х – 50-х гг. стало представление о водоемах как о целостной экосистеме, для понимания функционирования которой необходимо изучение различных процессов круговорота органического вещества [Винберг, 1934; 1960; Кузнецов, 1952]. Были намечены основные направления системных гидроэкологических (в том числе микробиологических) исследований [Кузнецов, 1949; Винберг, 1965; 1967; 1970] и дана оценка донных отложений как важнейшей части экосистемы, представляющей собой депо органических соединений и влияющей на биопродукционный потенциал водоемов [Кузнецов,

1950; 1952; 1959].

Получить количественные оценки процессов деструкции (Д) органического вещества, идущих в донных отложениях при естественных условиях, долгое время не удавалось по методическим причинам. Было ясно, что мерой аэробного распада в илах может служить количество потребленного ими кислорода, однако опыты по расходу O_2 в иловых болтушках [ZoBell, 1938; Стальмакова, 1941; Несмеянов, 1950; Hargrave, 1969; 1972a; Strzelczyk, Donderski, 1975; Тарасова, Зимин, 1978], не отражали природные процессы.

Для экспериментов с неповрежденными иловыми отложениями Г.Г. Винбергом в 1937 г. [Винберг, 1960], а затем и другими исследователями были применены колпаки, изолирующие часть дна с придонной водой [Стальмакова, 1941; Семенович, 1957; Акимов, 1971]. Ввиду большой трудоемкости работ со стационарными колпаками было предложено проведение соответствующих опытов в герметично закрывающихся стратометрических трубках, содержащих вырезанную со дна грунтовую колонку вместе с придонной водой [Hayes, McAulay, 1959; Гамбарян, 1962; Рыбас, 1966; Романенко, Романенко, 1969].

Первые же работы по этой методике выявили различное толкование механизмов поглощения кислорода донными отложениями. Ряд исследователей придавал большое значение чисто химическим процессам окисления [Hayes, McAulay, 1959; Hayes, 1961; Hargrave, 1972a], отмечая зависимость их роли от характера грунта [Акимов, 1971]. Другие – считали долю химического поглощения кислорода илами малозначащей по сравнению с биологической [Neame, 1975; Edberg, 1976; Hunging, 1979].

Еще Л.Л. Россолимо [1938] отмечал, что известную роль в поглощении кислорода из придонного слоя воды могут играть, кроме бактерий, различные представители бентоса. На это указывают и другие исследователи [Hargrave, 1972b; Neame, 1975; Provini, Marshetti, 1976], однако их оценка значимости дыхания животного населения илов неоднозначна. Одни авторы [Edwards, Rolley, 1965] относят весь потребляемый отложениями кислород за счет зообентоса. Другие полагают, что даже в евтрофных озерах аэробная бактериальная деструкция составляет не менее 75% [Carey, 1967; Pieczinska, 1972; Edberg, 1976], а в олиготрофных и мезотрофных водоемах роль бактериального дыхания еще более значима [Щербаков, 1967; Волга и ее жизнь, 1978].

Исследований поглощения донными отложениями кислорода в полевых условиях проводилось достаточно много [Семенович, 1957; Hayes, McAulay, 1959; Hayes, 1961; Edwards, Rolley, 1965; Rühle, 1966; Carey, 1967; Hargrave, 1969; 1972b; Pamatmat, 1971; Edberg, Hooten,

1973; Viner, 1975; Edberg, 1976; Provini, Marshetti, 1976; 1978; Hunging, 1979; Nerwkla, 1979; 1982; Wisniewski, 1989; Мизандровцев, 1990; Güss, 1998]. Однако лишь ограниченная часть подобных исследований сопровождалась микробиологической характеристикой илов [Акимов, 1971; Гамбарян, 1968; Rybak, 1969; Романенко, Романенко, 1969; Драбова, 1971; 1981; Иватин, 1973; Ярушек, 1973; Neame, 1975; Jones, 1976a; 1976b; Jones, Orlandi, 1979].

Лишь к 80-м годам XX в., когда изучение микробных процессов деструкции органического вещества в донных отложениях разнотипных внутренних водоемов приняло системное направление, оформилось цельное понимание этой проблемы [Романенко, Романенко, 1969; Драбова, 1971; 1981; Дзюбан, 1977a; 1978a; 1978б; 1979a; 1979б; 1983; 1985; 1987б; 1989a; Davydova, Drabkova et al., 1978; Саралов, Дзюбан, 1978б; Саралов и др., 1979; 1980a; Godino-Orlandi, Jones, 1981; Романенко, 1989 Дзюбан и др., 1987].

Экспериментальными исследованиями, выполненными с натуральными донными отложениями в природных условиях и с применением ингибиторов было показано, что расход O_2 на химические реакции в большинстве грунтов составляет не более 1–7% от общего его поглощения. И лишь в высокопродуктивных водоемах и полисапробных участках, в илах, богатых восстановленными соединениями, доля химического поглощения кислорода может возрасти до 10–25% [Дзюбан, 1979в; 1987a]. В тех же экспериментах была установлена граница илового слоя с активными аэробными процессами распада ОВ, составляющая в зависимости от характера отложений от 0.5 до 1.5 см. выявлены почасовая и многосуточная динамика этих процессов [Дзюбан, 1983]. Результаты экспериментов и методических разработок позволили выработать новую схему полевых исследований [Дзюбан, 1987a].

Был отмечен ряд особенностей аэробной деструкции ОВ в отложениях в зависимости от притока кислорода из придонных слоев воды [Neame, 1975; Viner, 1975; Sweerts et al., 1991; Guss, 1998], от обилия органического вещества и плотности бактериального населения [Акимов, 1971; Hargrave, 1972a; Иватин, 1973; Strzelczyk, Donderski, 1975; Nerwkla, 1982; Mackin, Swider, 1989;]. Однако более полные материалы по экологии аэробных процессов деструкции ОВ в донных отложениях пресноводных водоемов удалось получить лишь с расширением географии исследований и с увеличением типологического разнообразия изучаемых водных объектов [Драбова, 1971; 1981; Дзюбан, 1977a; 1978б; 1979в; 1983; 1984; 1985].

Было выявлено, что основными факторами, обуславливающими интенсивность аэробной деструкции в грунтах, являются обеспеченность

органическими соединениями и характер перемешивания водных масс [Драбкова, 1981; Дзюбан, 1979в; 1989а; Klump et al., 1989]. В разнотипных водоемах было показано, что ее минимальные показатели характерны для минерализованных осадков, а максимальные наблюдаются в илах голомиктических высокотрофных водоемов [Дзюбан, 1983; 1985]. Сезонная динамика аэробной деструкции выражена двухвершинной кривой с пиками при летнем прогреве илов и осенью [Романенко, Романенко, 1969; Иватин, 1973, Newkirk, 1982; Дзюбан, 1987б; 1989а]. Изучены особенности иловой минерализации зимой [Дзюбан, 1980; 1989] и ее изменения под влиянием антропогенных загрязнений [Дзюбан, 1992; Mallo et al., 1993].

Отсутствие методов общей количественной оценки в илах анаэробных процессов распада органического вещества в природных условиях долгое время не позволяло адекватно судить о роли донных отложений во внутриводоемном цикле ОВ [Кузнецов, 1950; 1959; 1974; Винберг, 1967; 1970]. С использованием радиоизотопных меток ^{35}S и ^{14}C стало возможным проведение измерений *in situ* интенсивности сульфатредукции [Иванов, 1956], а также метаногенеза [Беляев, Иванов, 1975]. При этом анаэробную деструкцию нередко стали характеризовать по отдельным ключевым процессам анаэробного распада ОВ [Hall, Kleiber, Yesaki, 1972; Hallberg, 1973; Carpenberg et al., 1975; 1984; Михеев и др., 1990; 1994]. О разложении органического вещества судили также по динамике в придонных слоях воды аммиачного азота, летучих жирных кислот, H_2S [Foree, McCarty, 1970; Jones, 1976а; Molongoski, Klug, Michael, 1980], по потреблению глюкозы [Meyer-Reil, 1978], изменению величины Eh [Jones, 1976б]. Отмечали появление у дна избыточной углекислоты [Viner, 1975]. Однако и подобные подходы не решали проблему в целом.

Предложенный В.И. Романенко и С.И. Кузнецовым способ измерения общей деструкции ОВ по количественному учету выделяемой из иловой колонки в придонную воду метаболической CO_2 , а анаэробной составляющей – по разности между общей и аэробной деструкцией [Романенко, Кузнецов, 1972], позволил подойти к решению задачи адекватных количественных оценок валовых деструкционных потоков.

Было показано, что в илах, богатых органическими соединениями, анаэробный распад не уступает по величине аэробной минерализации [Кузнецов и др., 1974; 1985; Романенко, 1985; Дзюбан, 1977а; 1979а], а иногда и превышает ее [Дзюбан, 1979в; 1983; 1985; Саралов и др., 1979; 1980а]. Прослежена сезонная динамика анаэробной деструкции [Романенко, Романенко, 1969; Дзюбан, 1987б; 1989а], выявлена активизация процессов при антропогенном воздействии [Дзюбан, 1978б;

1984; 1993]. С усовершенствованием указанного метода и с использованием газохроматографического анализа CO_2 [Дзюбан, 1987а; 1992] установлено, что анаэробная деструкция ОВ в отложениях внутренних водоемов регистрируется повсеместно – даже в постоянно аэрируемых и минерализованных грунтах [Дзюбан, 1993; Дзюбан и др., 1989в; 1998].

Изучение отдельных анаэробных процессов в отложениях пресноводных водоемов и ареал исследований за последние годы весьма расширились [Koyata, 1981; Kato, Sakamoto, 1983; Lovley, Klug, 1982; Бонч-Осмоловская и др., 1987; Adams, van Eck, 1988; Capone, Kiene, 1988; Mallo et al., 1993; Намсараев и др., 1994; 1995; Decho, Herndl, 1995; Иванов и др., 2001]. Было показано, что анаэробный распад органического вещества в донных отложениях, состоящего на 30–60% из биополимеров, осуществляется поэтапно и различными группами анаэробных бактерий. Начальными стадиями являются гидролиз полимеров до мономеров и их сбраживание с образованием жирных кислот, спиртов и водорода. Эту стадию осуществляет гетерогенная микрофлора, где важнейшую роль играют бактерии из рода *Clostridium*. Затем восстановленные продукты брожения трансформируются ацетогенами до ацетата, водорода и CO_2 . На конечном этапе функционируют микроорганизмы, освобождающие систему от H_2 – метаногены и сульфатредукторы. Последние нуждаются в пуле сульфатов, поэтому в большинстве пресноводных систем, в отличие от соленых и содовых озер [Чеботарев, 1975; Oremland, Taylor, 1978; Горленко и др., 1999], их роль невелика. Основную роль терминальных деструкторов в донных анаэробных сообществах внутренних водоемов выполняют метаногены [Carpenberg, 1974а; 1974b; 1975; Carpenberg et al., 1984; Кузнецов и др., 1985; Bak, 1988; Мизеев и др., 1990; Намсараев и др., 1994; Гальченко и др., 2001].

Однако для получения валовых характеристик данных по отдельным процессам недостаточно, а практически полное отсутствие материалов по аэробной минерализации делают их малопригодными для экосистемных расчетов круговорота ОВ. Исследования по модифицированной схеме Романенко-Кузнецова с натуральными иловыми колонками [Романенко, Кузнецов, 1972] в комплексе с дополнительным анализом основных процессов, ведущих к ре-ассимиляции метаболитической CO_2 – метаногенеза и темновой ассимиляцией углекислоты дают наиболее полное представление о деструкции в илах [Дзюбан, 1999]. Полученные по указанной схеме данные свидетельствуют о высокой значимости иловых процессов деструкции ОВ в функционировании внутренних водоемов, а также вскрывают их экологические и

зональные особенности [Дзюбан, 2002а; 2002б; 2002г; 2003а; Кузнецова, Дзюбан, 2002].

Изучение цикла метана в водоемах на современном уровне стало возможным лишь с внедрением газохроматографических и радиоизотопных методов. Биохимия и микробиология метанобразования и метаноокисления изучены довольно полно [Zeikus et al., 1975; Daniels et al., 1977; Winfrey, Zeikus, 1977; Weimar, Zeikus, 1979; Balch et al., 1979; Winfrey, Zeikus, 1979; Mach et al., 1980; Lovley, Klug, 1982; 1983b; Hines, Buck, 1982; Teylor, 1982; Cloern, Cole, 1983; Kiener, Leisinger, 1983; Kirsop, 1984; Образцова и др., 1985; Boone et al., 1986; Fraser et al., 1986; Rimbaul et al., 1986; Sandbeck, Lidstrom, 1986; Babenzien et al., 1987; Vallini, 1987; Karhadkar et al., 1987; Yang, Okos, 1987; Бонч-Осмоловская и др., 1987; Oremland, Capone, 1988; Kuba et al., 1990; Kim, Daniels, 1991; Fetzer, Conrad, 1993; Kotsyubeko et al., 1993; Marty, 1993; Hoehler et al., 1994; Zaiss, 1996; Щербакова, Вайнштейн, 2000; Гальченко и др., 2001]. В результате этих исследований были вскрыты основные пути метаногенеза: 1 – органотрофный, когда на конечном этапе анаэробного распада ОВ бактериальным консорциумом метаногены для образования метана используют соли уксусной и муравьиной кислот, а также метанол и метилированные амины; 2 – автотрофный, с его образованием из CO_2 и H_2 .

Роль процессов цикла метана в общем деструкционном потоке в донных отложениях внутренних водоемов изучена совершенно недостаточно, несмотря на большой фактический материал, посвященный проблеме трансформации метана в озерах [Howard et al., 1971; Bryant, 1974; Rudd, Hamilton, 1978; Vogets, 1979; Zehnder, Brock, 1979; Kelly-Robertson, 1979; Rudd, Taylor, 1980; Fallon et al., 1980; Ellis-Evans, 1984; Kuivila et al., 1988; Adams, Eck, 1988; Chanton, Martens, 1988; Schuler et al., 1990; Bedard, Knowles, 1991; Oremland, 1993].

Исследования метаногенеза в осадках пресноводных водоемов выявили его локализацию, масштабы, некоторые экологические особенности [Mallard, 1972; Беляев и др., 1975б; 1979; 1981; Carpenberg, 1976; Strayer, Tiedje, 1978; Kelly, Chynoweth, 1980; Pedersen, Sayler, 1981; Ingvorsen, Brock, 1982; Oremland et al., 1982; Wuhrmann, 1982; Franzmann et al., 1991; Casper, 1992; 1996; Thebrath et al., 1993; Добрынин, 1993; Михеев и др., 1994; Намсараев и др., 1994; 1995а; 1995в; 1999; Buchholz et al., 1995; Косолапов, Намсараев, 1995; Nozhevnikova et al., 1997; Гальченко и др., 2001]. Наиболее активный метаногенез регистрируется в поверхностных (0–10 см) слоях илов евтрофных озер с низким Red/Ox потенциалом, при высокой численности метанообразующих бактерий. Причем, в продуктивных пресноводных системах

его интенсивность обычно выше, чем в морских [Barnes, Goldberg, 1976; Barber, Ensign, 1979; Kuivila, 1986].

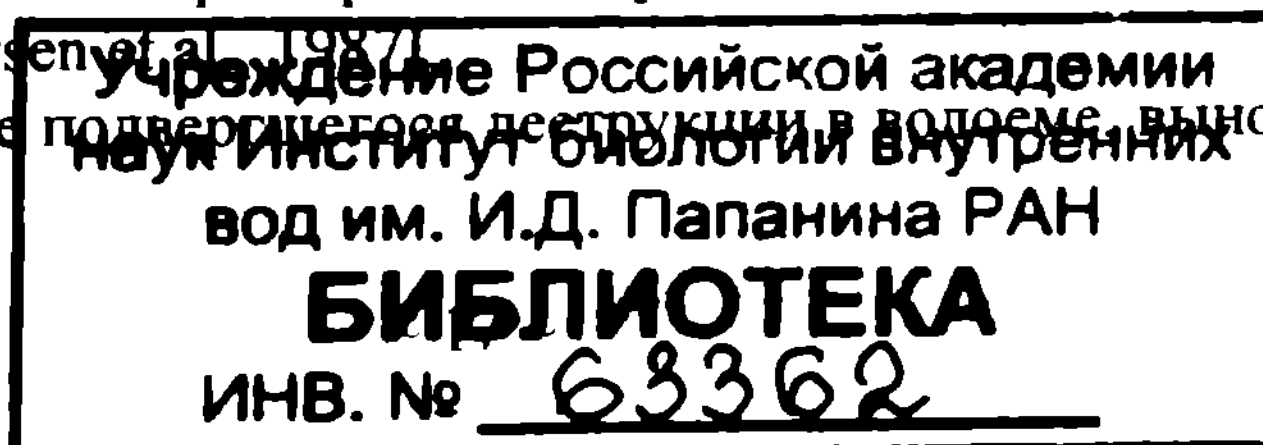
Температурная активизация метаногенов в экспериментах с культурами [Zeikus, Winfrey, 1976], в природных условиях не отмечается [Kelly, Chynoweth, 1981; Nozhevnikova et al., 1998; Ножевникова и др., 1999]. Обнаружены пространственная неоднородность [Koyama, 1976; Strayer, Tiedje, 1978; Shang-Shyng, 1998] и сезонная динамика метаногенеза [Sortell, Boon, 1992; Murase, 1998], а также стимулирующее влияние на этот процесс растительности и антропогенных загрязнений [Boon, Sortell, 1991; Hyvönen et al., 1998; Tavares et al., 1998; Дзюбан и др., 1998; 2000а; Дзюбан, Крылова, 2000; Федоров, Тамбиева, 2000]. Показано, что в илах водоемов образование метана на 40–90% происходит за счет восстановления CO_2 [Беляев и др., 1975б; 1979].

Несмотря на низкую концентрацию сульфатов в илах большинства пресноводных водоемов [Кузнецов, 1970; Выхристюк, Варламова, 2003], в анаэробных отложениях одновременно с процессами метаногенеза отмечается и сульфатредукция [Carpenberg et al., 1975; Беляев и др., 1981; Гальченко, 1994; Дзюбан, 2002а], причем в некоторых из них достаточно энергичная [Чеботарев, 1975; Parkin, Brock, 1981; Bak, 1988; Takkeshi et al., 1997; Горленко и др., 1999]. Однако ее вклад в анаэробный распад ОВ как правило не превышает 25% от метаногенеза [Ingvorsen, Brock, 1982; Кузнецов и др., 1985].

Окисление метана в водоемах происходит на границе аэробной и анаэробной зон [Rudd, Hamilton, 1978; Lindstrom, Somers, 1984; Kuivila et al., 1988; Adams, Eck, 1988; Bedard, Knowles, 1991; King, 1992; Намсараев и др., 1995в; Utsumi et al., 1998]. Потребление метана в окисленных грунтах регистрируется до 2–3 см глубины [Frenzel et al., 1990; Дзюбан, 1998; 1999], а в восстановленных отложениях, где есть приток O_2 – в самых поверхностных слоях и на границе вода – ил [Rudd, 1980; Remsen et al., 1989; Whiticar, Faber, 1986; Bosse et al., 1993; Sweerts et al., 1991; 1996а; 1996б]. Интенсивность илового метаноокисления максимальна в высокотрофных голомиктических водоемах и полисапробных участках, коррелируя с концентрацией CH_4 и содержанием лабильных фракций органического углерода [Devol, 1983; Schnell, King, 1995; Дзюбан, 1999; 2002г; 2004а; 2004б; Дзюбан и др., 2001б; 2005; Кузнецова, Дзюбан, 2005].

Имеются также сведения об окислении метана в анаэробных условиях различными бактериями с использованием связанного кислорода, биохимические пути которого различны [Zehnder, Brock, 1980; Alperin, Reebugh, 1985; Iversen et al., 1987].

Часть метана, не подвергшегося деградации в водоеме, выносится в



атмосферу. Особенно велика эмиссия этого газа из заболоченных водоемов и мелководных зарастающих макрофитами тропических акваторий [Devol et al., 1988; 1990; Galchenko et al., 1989; Chanton et al., 1993; Tavares et al., 1998; Nakamura et al., 1999a; 1999b; Engel, Melack, 2000; Lima et al., 2001].

В настоящее время значительное внимание уделяется изучению анаэробных процессов распада органического вещества, а также цикла метана в отложениях пресноводных озер [Намсараев и др., 1994; 1995a; Decho, Herndl, 1995; Старынин и др., 1995; Горленко и др., 1999; Гальченко и др., 2001; Иванов и др., 2001]. Однако совершенно недостаточно данных комплексных экологических исследований, позволяющих оценить роль иловых деструкционных процессов в круговороте органического углерода экосистем разнотипных внутренних водоемов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1. География исследований, материалы, краткое описание обследованных водоемов

Для выполнения поставленных задач проводились исследования на более 60-ти разнотипных водоемов, расположенных в различных географических и климатических зонах, которые можно разделить на 3 неравные группы.

Первая группа наиболее разнообразна и многочисленна. Это – естественные 47 озер различной морфометрии, типа перемешивания водных масс, химизма и уровня трофии, расположенные в Прибалтике, Карелии, Подмосковье, республике Мари-Эл, в бассейнах Верхней Волги и Северной Двины, а также в пойме Нижнего Амура. Большинство из них не имеют стока или слабопроточны. Поэтому донные отложения, сформировавшиеся за многие тысячи лет, стабильны и имеют характерные черты, отражающие их географическое расположение, особенности подстилающих пород, водосбора, трофического статуса, что свойственно озерному литогенезу [Алабышев, 1932; Ohle, 1958; Россолимо, 1964; Драбкова, 1981].

Вторая группа – 13 крупных водохранилищ: Волжского каскада и Камского каскадов, Шекснинское и Цимлянское на Дону. Эти водоемы имеют недолгую историю, и процессы формирования в них донных отложений еще не закончены [Буторин, 1969; Авакян, Широков, 1987]. В водохранилищах есть как речные, так и озеровидные участки, различающиеся по гидрологическому режиму и уровню продукционных

процессов в водной толще. Эти различия, а также географическое расположение, разнообразие затопленных почв и угодий обуславливают большую «пятнистость» водохранилищных грунтов, неоднородность и изменчивость их структуры и свойств [Буторин и др., 1975; Широков, 1987].

Третья группа – техногенные водные объекты (ТВО): Накопитель Амурского ЦБК, р. Серовка в зоне г. Череповца, Отстойник Костромской ГРЭС. Донные осадки ТВО насыщены различными отходами, токсичными для большинства гидробионтов [Dzyuban et al., 1996], что отмечается и другими исследователями в подобных объектах [Chapman, 1989].

В настоящей работе обобщены результаты полевых исследований на водоемах и лабораторных опытов более чем за 30-ти летний (1972–2005 гг.) период. Сбор полевых материалов, постановка натурных экспериментов и их первичная обработка проводилась на оснащенных судах (водохранилища) или машинах-лабораториях (озера) ИБВВ РАН (АН СССР). А также на стационарах и в лабораториях: Пединститута г. Даугавпилс (Латвия), Вьртсъярвской лимнологической станции (Эстония), БИН ЛАН (Литва), Карельского филиала АН СССР, ИЭВЭП ДО РАН (Хабаровск), на базе ИБВВ «оз. Плещеево» (Переславль-Залесский). Экспедиционные работы велись обычно летом при максимальных значениях (для данной климатической зоны и гидрологического режима) температурной и кислородной стратификации водных масс, а также интенсивности продукционно-деструкционных процессов. Изучение многих озер (Латвия, Эстония, Литва) и водохранилищ (Волжский каскад) продолжалось в течение ряда лет. На некоторых объектах велись сезонные наблюдения (озера Северо-Двинской системы, оз. Доткас в Латвии, Шекснинское и Саратовское водохранилища, техногенная зона у г. Череповца). По озеру Плещеево и Рыбинскому водохранилищу, кроме многолетних сезонных съемок, удалось выполнить наблюдения в течение полного годового цикла.

Среди обследованных водоемов имеются малоизученные или совсем неизвестные широкому кругу гидроэкологов. Поэтому необходимо привести о них хотя бы самые краткие сведения (табл. 1–3), полученные в основном автором, а также взятые из литературы [Буторин, 1969; Водоохранилища мира, 1979; Даукшта, 1969; Дзюбан, 1975–1988; 2000–2002; Дзюбан и др., 1986–1990; Романенко, 1985; Саралов и др., 1978–1980; 1988].

Таблица 1

Общая характеристика обследованных озер

Озеро	S , км ²	H , м макс.	Тип перемешивания вод	Уровень трофии
Латвия				
Дридзас	7.4	65	Димиктический	Олиготрофный
Бригенес	1.4	45	Тот же	Олиго- мезотрофный
Разнас	56	17	Тот же	Мезотрофный
Ата	1.8	8	Тот же	Тот же
Ростовка	0.02	7	Тот же	Тот же
Лукнас	4.6	15	Тот же	Тот же
Вишки	3.6	20	Тот же	Тот же
Стропу	4.2	7	Голомиктический	Тот же
Заболотниеку	0.2	30	Димиктический	Мезо-евтрофный
Доткас	0.2	3.5	Полимиктический	Евтрофный
Кивренка	0.1	2	Голомиктическое	Дистрофный
Эстония				
Тивера	0.04	6	Димиктический	Мезотрофный
Линоярв	0.03	11	Тот же	Гипертрофный
Мустъярв	0.22	9	Тот же	Хтонио- евтрофный
Пиккаярв	0.09	12	Тот же	Дистрофный
Литва				
Друкшай	44.8	35	Димиктический	Евтрофный
Мари-Эл				
Морской глаз	<0.01	37	Димиктический	Олиготрофный
Югдем	0.03	10	Меромиктический	Тот же
Кононьер	0.11	23	Тот же	Хтонио- мезотрофный
Изьер	0.01	20	Тот же	Мезотрофный
Куер	0.07	27	Тот же	Тот же
Черный Кичиер	0.05	8	Тот же	Евтрофный
Большой Кичиер	0.48	16	Тот же	Тот же
Карагаер	0.03	4	Тот же	Тот же
Мочальер	0.02	25	Тот же	Гипертрофный
Карелия				
Пертозеро	13.4	14	Димиктический	Олиго- мезотрофный
Вороновская ламба	0.01	13	Тот же	Олиго- дистрофный
Гальозерская	<0.01	4	Тот же	Мезотрофный
Бассейн Верхней Волги и Подмосковье				
Белое,	1280	6	Голомиктический	Мезотрофный

Озеро	S , км ²	H , м макс.	Тип перемешивания вод	Уровень трофии
Вологской обл.				
Плещеево	51.4	25	Димиктический	Мезо-евтрофный
Белое,				
Московской	0.03	12	Тот же	Евтрофный
обл.				
Неро	51.7	5	Полимиктический	Гипертрофный
Видогощь	0.21	16	Димиктический	Тот же
Лесное	<0.01	2	Голомиктический	Дистрофный
Северо-Двинская водная система				
Сиверское	9.6	25	Димиктический	Олиго- мезотрофный
Кубенское	431	6	Голомиктический	Мезотрофный
Благовещенское	1.2	6	Тот же	Тот же
Зауломское	5.5	10	Димиктический	Тот же
Вазеринское	0.6	8	Тот же	Дистрофный
Покровское	1.9	4	Голомиктический	Евтрофный
Ферапонтово	1.5	13	Димиктический	Хтонио- евтрофный
Кишемское	1.3	5	Голомиктический	Дистрофный
Пойма Нижнего Амура				
Удиль	330	6	Голомиктический	Мезо-евтрофный
Омми	0.9	5	Голомиктический	Евтрофный

Примечание. S – площадь, H – глубина.

Таблица 2

Общая характеристика обследованных водохранилищ
(по: Авакян, Широков, 1990; Водохранилища мира, 1979)

Водохранилище	L, км	S, км ²	H, м		K _{вод} , в год
			максимальная	средняя	
Волжский каскад					
Иваньковское	145	327	19	3.9	10.6
Угличское	136	249	23	5.0	10.1
Рыбинское	250	4550	30	5.6	1.9
Горьковское	448	1591	21	5.5	6.1
Чебоксарское	341	1270	21	4.7	20.9
Куйбышевское	510	6150	41	9.3	4.2
Саратовское	312	1831	31	7.0	19.1
Волгоградское	540	3117	41	10	8.0
Камский Каскад					
Камское	300	1915	30	6.4	4.2
Воткинское	360	1065	28	8.8	5.8
Нижекамское	270	1000	14	2.8	6.6

Бассейны Дона и Шексны					
Шекснинское (без оз. Белое)	120	381	20	3.3	2.5
Цимлянское	360	2700	28	8.0	0.9

Примечание. L – длина, $K_{\text{вод}}$ – коэффициент водообмена. Другие обозначения, как в табл. 1.

Таблица 3

Общая характеристика техногенных водных объектов

Название	S , км ²	H , м (макс.)
Водоем – накопитель Амурского ЦБК	1.2–7.2	9–16
Устье р. Серовка (г. Череповец)	< 0.001	< 0.5
Отстойник техногенных сбросов Костромской ГРЭС	0.05	3.5

Примечание. Обозначения, как в предыдущих таблицах.

2.2. Методы исследований

2.2.1. Общие методы

Для получения общей гидробиологической характеристики водоемов на них проводились, помимо углубленного изучения донных отложений, физико-химические, микробиологические и продукционные исследования водной толщи и осадков, методы и расчеты которых описаны в работах и руководствах [Родина, 1965; Meynell, Meynell, 1965; Алекин и др., 1973; Edberg, Hooten, 1973; Nakala, 1974; Романенко, Кузнецов, 1974; B  rer, 1977; Lee, Fuhrman, 1987; Кузнецов, Дубинина, 1989; Андруз и др., 1999].

В зависимости от размеров и гидрологических особенностей водоемов на них устанавливалась сетка станций для изучения наиболее характерных глубоководных и литоральных участков. На каждой станции определяли лотом глубину и прозрачность по диску Секи. Воду для физико-химических и газохроматографических анализов отбирали плексигласовым батометром Рутнера, для микробиологических исследований – отборником Францева со стерильными склянками.

Цветность воды оценивали по хромово-кобальтовой шкале. Температуру измеряли ртутным термометром или электронным термистором, кислотность (рН) и окислительно-восстановительный потенциал (Еh) среды – на иономерах ЭВ – 74 и Radelkis. Концентрацию растворенного кислорода определяли скляночным методом по Винклеру или с помощью кислородометров КЛ – 115 и Sanare – 2. Содержание в воде

всех форм углекислоты оценивали титрованием 0.1 N раствором HCl в присутствие метил-рот или газохроматографически [Кузнецова, Дзюбан, 2002], сероводорода – йодометрически.

Концентрацию растворенного метана (в воде и илах) определяли методом фазового равновесия [Naguib, 1978; Bolle et al., 1986; Большаков, Егоров, 1995] на газовом хроматографе Chrom-5 с пламенно-ионизационным детектором: длина колонок – 2.4 м, T° термостата – 36 °C, сорбент – Porapak – N и Porapak – Q, газ носитель – гелий.

Донные отложения в зависимости от их физических свойств и глубины водоема отбирали коробчатым дночерпателем Экмана-Берджи, позволяющим сохранять структуру отложений, а так же стратометром и штанговым бентометром. Субпробы для посевов, химических анализов и экспериментов извлекали из отдельных горизонтов стерильными трубками.

Измерения Eh и pH проводили сразу же после отбора иловых колонок, пробы для лабораторных анализов замораживали или фиксировали. О содержание в грунте органического вещества (ОВ) судили по органическому углероду (C_{орг}), который определяли двумя методами: 1 – мокрое сжигание пробы в присутствии AgSO₄ с последующей отгонкой CO₂ в титрованный раствор щелочи [Сорокин, 1958]; 2 – сухое сжигание на газохроматографическом анализаторе CNH – 1 с анализом в грунтах общих форм азота и водорода. Обеспеченность грунтового комплекса лабильным ОВ оценивали по содержанию легкогидролизуемых фракций углерода и азота (C_{усв} и N_{усв}), которые выделяли обработкой пробы 5% H₂SO₄ [Waksman, Tenney, 1927; Тюрин, 1934; Кузнецов и др., 1939; Дзюбан, 1979a] и анализировали указанными методами. Содержание в грунтах H₂S и сульфидов определяли путем отгонки на приборе Бунзена-Сорокина, сульфатов – титрованием болтушки с ализарином «S» [Кузнецов, Дубинина, 1989].

Темновую ассимиляцию CO₂ (ТА) и сульфатредукцию (СР) определяли с помощью ¹⁴C и ³⁵S меток, измеряя β-излучение препаратов на счетчиках Волна – 3 и Mark – 2. Микроскопические исследования выполнялись с использованием как проходящего освещения под микроскопом Ergoval и традиционных красителей [Кузнецов, Дубинина, 1989], так и современным эпифлуоресцентным способом на микроскопе Люмам – 2 с флуорохромами акридин оранжевый и DAPI [Hobbie et al., 1977; Porter, Feig, 1980].

Определение в водной толще первичной продукции фитопланктона и деструкции ОВ проводили скляночным методом в кислородной (как правило) модификации, применяя иногда параллельные радиоуглерод-

ные измерения. Постановка опытов и последующие расчеты по [Кузнецов, Дубинина, 1989].

2.2.2. Модифицированные и авторские методы и разработки

Общее количество бактерий в донных отложениях определяли прямым методом, разработанным для учета бактерий в воде [Карзинкин, Кузнецов, 1931; Разумов, 1947] и затем модифицированным для илов. Для этого иловые болтушки фильтровали через мембранные фильтры с последующей окраской бактерий различными красителями и подсчетом клеток под микроскопом [Родина, 1965; Романенко, Кузнецов, 1974]. Основная трудность при этом – максимально полное отделение бактерий от минеральных и детритных частиц, что было решено с применением детергентов и мягкой обработки ультразвуком [Valju, Albright, 1986; Дзюбан, Горбенко, 1989б].

Для получения микроскопических препаратов 1 мл пробы илов вносили в колбу с 19 мл 0.5% раствора K_2SO_4 (или 0.01 М пирофосфата натрия), приготовленного на безбактериальной воде и суспензию обрабатывали 2 мин ультразвуком на приборе УЗНД – 2Т при частоте 22 кГц. Из 10 мл гомогената готовили разведение (1000–3000) на безбактериальном растворе детергента и центрифугировали 15 мин на ЦФ – Janetzki K – 23 при 750 g. Затем 1 мл супернатанта фильтровали через мембранный фильтр Сынпор с порами 0.17 мкм, окрашивали карболовым эритрозином и учитывали клетки под микроскопом Ergoval при общем увеличении = 1000. Для анализа пробы эпифлуоресцентным методом в супернатант добавляли флуорохромы [Bürer, 1977; Hobbie et al., 1977; Porter, Feig, 1980], фильтровали через обработанные суданом черным ядерные фильтры с порами 0.17 мкм, и подсчитывали клетки под микроскопом Люмам – 2 с общим увеличением = 1100.

Количество бактерий с активными окислительными транспортными системами (т.н. активнодышащие – АД) определяли микроскопированием по описанной схеме для проходящего света с окраской эритрозином, после инкубации проб с искусственным акцептором электронов йодфенил-нитрофенил-фенил тетразолия хлорида (INT) [Dutton et al., 1986], учитывая их по содержанию в клетках зерен формазана.

Расчеты производили по: [Кузнецов, Дубинина, 1989], учитывая разбавление проб донных отложений и диаметра фильтровальной воронки.

Численность бактерий различных физиологических групп в отложениях определяли путем посева илового материала на разнообразные и наиболее оптимальные для количественного учета конкретных мик-

роорганизмов питательные среды. Причем для решения поставленных в работе задач основное внимание было направлено на количественную оценку наиболее массовых, экологически значимых аэробных и анаэробных групп.

Пробы донных отложений обрабатывали сразу после их отбора. Для микробиологических посевов готовилась иловая болтушка и ряд ее 10-ти кратных разведений, которые для аэробов готовились на стерильной природной воде, для анаэробов – с добавкой восстановителей [Brock, O'Dea, 1977; Вайнштейн, Лауринавичус, 1988], а для маслянокислых бродильщиков – по специальной методике [Дзюбан, 1987в]. Приготовление стандартных сред производили по [Кузнецов, Дубинина, 1989].

Численность так называемых «сапрофитных бактерий» – аэробных гетеротрофов, основных деструкторов лабильного органического вещества различной природы, учитывали на агаризованных белковых средах (РПА и РПА:10) в чашках Петри путем глубинного посева эликвоты иловой болтушки с инкубацией 5–10 суток при температуре 20–25 °С. О количестве бактерий, окисляющих углеводороды, фенол, клетчатку судили, используя метод 10-ти кратных разведений, по их росту на минеральных средах с добавкой соответствующих субстратов. Мицеллярные грибы – аэробные деструкторы труднодоступных соединений лигнино-гумусового комплекса учитывали на сусло-агаре в чашках Петри поверхностным посевом.

При количественном анализе анаэробного бактериального комплекса основное внимание уделялось массовым и экологически значимым группам [Горленко и др., 1977] – маслянокислым, метаногенам и сульфатредукторам, разрушающим в анаэробных условиях основной спектр органических соединений донных отложений. Численность метанобразующих бактерий определяли по методу С.С. Беляева [1974] на жидкой среде способом крайних разведений в герметичных флаконах, регистрируя появление метана в газовой фазе после 30 дней инкубации. Сульфатредуцирующих – на полужидкой среде Постгейта – С [Postgate, 1984] при посеве ряда разведений в пробирки под герметичными пробками. Гниlostные – на РПА с ацетатом свинца в чашках Петри с инкубацией в анаэроостате.

Особое внимание уделяли изучению маслянокислых бактерий (МКБ) из рода *Clostridium* [Berge's manual..., 1974], которые, сбраживают соединения углеводной природы и являются не только важнейшими деструкторами ОВ, но служат главными предшественниками сульфатредукторов и метаногенов [Горленко и др., 1977]. До недавнего времени в руководствах по водной микробиологии [Родина, 1965; Романенко, Кузнецов, 1974] предлагались прописи безазотистых сред,

причем, только для учета одного вида – *C. pasteurianum*. Однако они не пригодны для определения численности бактерий [Мишустин, Емцев, 1974], т.к. дают сильно заниженные результаты [Кузнецов и др., 1985]. Основная причина этого в том, что на «жестких» солевых средах хорошо растут лишь специфические виды клостридий [Madsen, Licht, 1992], а из МКБ выживает незначительная часть клеток [Ljungdahi, 1989] с активным нитрогеназным комплексом.

Включение в питательные среды восстановителей, ростовых веществ и витаминов, снижающих гибель бактерий в период лаг фазы [Hamman, Ottow, 1976], позволило значительно оптимизировать выделение клостридий из почв [Мишустин, Емцев, 1974] и повысить на 2–3 порядка их учет в иловых осадках водоемов [Дзюбан, 1978a]. Разработанная автором схема, которая включает предпосевную подготовку проб, систему выполнения разведений иловой болтушки на специальных растворах, предотвращающих т.н. субстратный шок, и новые прописи сред [Дзюбан, 1987в], позволяет вести количественный учет экологически значимых видов *Clostridium* [Дзюбан, 2005]: *C. pasteurianum*, сбраживающий простые углеводы типа глюкозы, *C. butyricum*, разрушающий крахмал и некоторые другие сложные углеводы, *C. felsineum*, сбраживающий пектин, *C. acetobutylicum*, помимо углеводов усваивающий белки и выдерживающий низкие значения pH.

Деструкция органического вещества в донных отложениях. Для валовой оценки интенсивности распада ОВ в грунтах водоемов основным методом до сих пор является измерение скорости выделения ими в придонную воду метаболической CO₂, а аэробной деструкции – потребления поверхностью илов растворенного кислорода. В настоящей работе использовался метод стеклянных стратометрических трубок [Гамбарян, 1962; Романенко, Романенко, 1969], который в отличие от метода колпаков [Семенович, 1957], цилиндров и другого стационарного оборудования [Wisniewski, 1989; Güss, 1998] позволяет мобильно обследовать обширные зоны а в глубоководных водоемах и участках он незаменим.

После ряда лабораторных экспериментов и полевых исследований, метод со стратометрическими трубками был автором модифицирован – внесены конструктивные дополнения, уточнены возможности его использования и условия постановки опытов, [Дзюбан, 1987a]. Для снятия ряда химико-аналитических проблем были применены электрометрическая регистрации O₂ и газохроматографический анализ CO₂ [Дзюбан, 1992; Кузнецова, Дзюбан, 2002]. В целом указанная схема проста и позволяет быстро получить натурные, в отличие от чисто ма-

тематических расчетных [Mackin, Swider, 1989], адекватные и воспроизводимые данные.

Основные ее этапы таковы: 1 – дночерпателем отбирается монолит донных отложений с ненарушенной структурой, 2 – стеклянными трубками ($L \sim 30\text{--}40$ см, $D \sim 4$ см) из монолита вырезаются иловые колонки, высотой 3–4 см, 3 – трубки с илом и параллельные трубки через сифон осторожно заполняются придонной водой с промывкой, 4 – в одну из пар вносится антисептик для контроля химического потребления O_2 (1 мл раствора Hg_2Cl_2) или другой ингибитор и трубки герметично (через клапан) закрываются резиновыми пробками, 5 – все трубки экспонируются в черных мешках при естественной температуре. Время экспонирования зависит от температуры, характера отложений и содержания в воде кислорода и варьирует от 6–12 ч летом до 72 ч зимой [Дзюбан, 1987а]. После экспонирования вода в трубках осторожно перемешивается и сливается для анализа содержания в ней кислорода, углекислоты и метана.

Аэробная деструкция ($D_{\text{аэр}}$) определяется по количеству поглощенного кислорода в трубках с илами за вычетом контроля и величины химического поглощения O_2 с последующим пересчетом на углерод по дыхательному коэффициенту = 0.85. Прибавка выделившейся углекислоты характеризует деятельность всего бактериоценоза и отражает общую деструкцию ($D_{\text{общ}}$). Разница между этими величинами дает представление об анаэробной составляющей ($D_{\text{ан}}$) [Кузнецов, Дубинина, 1989]. Однако в этих расчетах не учитывались процессы реассимиляции углекислоты (РА), происходящие, в частности, при метаногенезе (МГ) и темновой ассимиляции CO_2 (ТА), что ведет к значительному недоучету как общей, так и анаэробной деструкции. Поэтому по результатам исследований автора предложена новая схема более полного расчета валового распада органического вещества в донных отложениях – суммарной деструкции ($D_{\text{сум}}$), а также полной анаэробной деструкции ($D_{\text{ан-п}}$) [Дзюбан, 1999; Кузнецова, Дзюбан, 2002]:

$$D_{\text{сум}} = D_{\text{общ}} + \text{РА (расход C/CO}_2 \text{ при ТА и МГ)}, \text{ отсюда}$$
$$D_{\text{ан-п (полная)}} = (D_{\text{общ}} + \text{РА}) - D_{\text{аэр}} \text{ или } D_{\text{сум}} - D_{\text{аэр}}$$

В этих расчетах в величину РА входит лишь 50% от расхода C/CO_2 при МГ [Дзюбан, 1999].

Интенсивность процессов цикла метана в водоемах оценивается двумя способами – с помощью радиоизотопной техники – введением в пробы воды и грунтов ^{14}C препаратов [Беляев, Иванов, 1975; Беляев и др., 1975а; 1975б] и газохроматографическим методом по разности

концентраций метана между контролем и опытом [Саралов, 1979; Boon, Sogrell, 1991; Kim, Daniels, 1991; Ивановская и др., 1991]. Первый из них весьма чувствителен, что важно при изучении морских осадков [Гальченко и др., 1994; Намсараев и др., 1995в], поскольку скорость микробных процессов здесь, как правило, значительно ниже, чем в пресноводных озерах [King, 1992]. Однако этот метод косвенный, вызывает сомнения в полноте оценок [Reeburg et al., 1991], и для их устранения требует внесения различных ^{14}C -меток и сложного анализа продуктов окисления CH_4 [Русанов и др., 1998]. Вторым методом, которым выполнена настоящая работа, – прямой и позволяет проследить весь цикл метана по единой схеме его газохроматографического анализа, прост в расчетах и более широко используется в работах на пресноводных озерах.

Эксперименты по определению образования и потребления метана в донных отложениях проводили в специально сконструированных для этих целей стратометрических флаконах [Дзюбан, 1992; Кузнецова, Дзюбан, 2002].

Для каждого опыта готовили серию флаконов по схеме [Дзюбан, 1992]:

1– нижняя часть цилиндра заполняется иловой колонкой нужной толщины, на которую через верхнее горлышко наслаивается придонная вода и сосуд герметично закрывается, используя инъекционные иглы;

2– контрольная пара флаконов, а также придонная вода, разлитая в герметичные склянки, фиксируются раствором сулемы (Hg_2Cl_2);

3– в первую пару опытных флаконов (в аэробных водах) добавляется ингибитор метаноокисления [Торп, Кнаулес, 1982; Hjord et al, 1985] и вместе со второй парой (без добавок) они инкубируются в светонепроницаемых мешках 8–24 ч при T °С водоема, затем пробы во флаконах фиксируются и перемешиваются;

4– в лаборатории с помощью инъекционных игл во всех флаконах создается газовая фаза из инертного газа, в течение 1 часа межфазовое парциальное давление CH_4 во флаконе выравнивается и пробы анализируются на газовом хроматографе с пламенно-ионизационным детектором и сорбентом Porapac-N по уже описанной схеме.

При расширении задач возможно дополнение описанной схемы экспериментов: послойный отбор отложений для изучения стратификации процессов, прерывистая инкубация с многократным отбором проб на газовый анализ, параллельное исследование действие различных добавок и ингибиторов. Опыты с водой проводили в склянках объемом 60 мл с силиконовыми пробками и колпачками с отверстиями.

Расчеты концентрации метана, интенсивности его образования (МГ) или потребления (МО) и выделения из грунтов в воду (ВМ) осуществляли по разности его содержания между контролем (К) и различными вариантами опытов (ОП), учитывая объемы (ила, воды, газовой фазы) [Naguib, 1978; Саралов, 1979; Кузнецов, Дубинина, 1989; Дзюбан, 1999], а также площадь поверхности грунтового колонки-монолита для расчета ВМ [Дзюбан, 2002б]. Общая схема их такова:

$$\begin{aligned} \text{МГ (анаэробные условия)} &= \text{ОП (без добавок)} - \text{К} \\ \text{МГ (аэробные условия)} &= \text{ОП (с ингибитором МО)} - \text{К} \\ \text{МО} - 1 &= \text{ОП (с ингибитором МО)} - \text{ОП (без добавок)} \\ \text{МО} - 2 &= \text{К} - \text{ОП (с ингибитором МГ)} \\ \text{ВМ} &= \text{ОП (с монолитом без добавок)} - \text{К (с монолитом)} \end{aligned}$$

Для количественной оценки скорости эмиссии CH_4 с поверхности водного зеркала была сконструирована простейшая поплавковая камера [Дзюбан, 2009, 2010]. Она состоит из квадратной плексигласовой крышки (размером 50×50 см и высотой 15 см) с отверстием в центре (диаметром 1,2 см) под пробку из силиконовой резины для отбора газовых проб и пенопластовой рамы высотой 5 см, на которой герметично крепится крышка.

При постановке опыта поплавковую камеру опускали на поверхность воды с открытым отверстием в крышке для выравнивания парциального давления газов внутри камеры. Через 30 мин отверстие закрывали пробкой и фиксировали время начала опыта, а камера, прикрепленная шнуром к вехе или буйку, оставалась на плаву 12–24 ч. При этом небольшая волновая рябь (до 30 см) не оказывает никакого воздействия на ход эксперимента, но при резком порывистом ветре и волне >50 см (что крайне редко на малых водоемах) его лучше прервать до затишья.

В начале инкубации и по ее окончании через пробку шприцем отбирали пробы газа (в трех повторностях по 5 см³), переносили их в закупоренные пенициллиновые флаконы с 30%-ным раствором NaCl и фиксировали 0.1 мл насыщенного раствора Hg_2Cl_2 . Избыток жидкости выдавливался при этом из перевернутого вверх дном флакона через вторую шприцевую иглу. Содержание в пробах CH_4 анализировали на газовом хроматографе. Оценка эмиссии метана (ЭМ) производилась по формуле:

$$\text{ЭМ (мл) } \text{CH}_4 / (\text{м}^2 \text{ сут}) = (M_2 - M_1) \times 4 \times 24 / t.$$

где M_1 – содержание CH_4 во всей камере в начале опыта, M_2 – в конце опыта; 4 – коэффициент перевода от водной площади в камере к 1 м²; 24.1 – коэффициент перевода на 1 сут, t – время инкубации, ч.

В процессе обработки данных использовали различные версии стандартных программных пакетов для персональных компьютеров Statistica и Excel, которые позволили провести стандартный корреляционный и регрессионный анализ [Лакин, 1968].

ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Степень заселения донных отложений разнообразными организмами, их численность, состав и активность на разных этапах превращения органического вещества в большой степени обусловлены характерными особенностями самих отложений. Мощность, строение, механический и химический состав илов значительно различаются в отдельных водоемах в зависимости от их генезиса и гидрологического режима, морфометрии и водного питания, климатических условий местности и окружающего ландшафта, подстилающих пород и хозяйственной деятельности человека.

Структура донных отложений и особенности физико-химических условий в них, столь различные в разнотипных пресноводных экосистемах [Кузнецов, 1949; Коншин, 1951; Kamp-Nielsen, 1974; Романенко, 1985; Vosjan, 1987], во многом определяют развитие и деструкционную активность микробного населения [Zeikus, Winfrey, 1976; Горленко и др., 1977]. Поэтому в работе особое внимание было уделено изучению широкого спектра грунтов различных внутренних водоемов [Дзюбан, 1979а; 1979в; 1983; 1985; 1987б; 1989а; 1999; 2002а; 2006; Дзюбан и др., 1986; 1989в; 2001б].

В настоящей главе представлена краткая физико-химическая характеристика типичных донных отложений внутренних водоемов. Однако в ней приведена лишь часть из имеющихся данных, которые, по мнению автора, наиболее важны при решении поставленных в работе задач. Это – Red/Ox потенциал илов (Eh), общее количество органического вещества в виде $C_{орг}$, общее количество азота ($N_{общ}$), концентрация растворенного метана (CH_4) (табл. 4), а также состав ОВ – легкоусвояемые фракции ($C_{усв}$), лигнино-гумусовая фракция, клетчатка, C/N, C/H (табл. 5).

Окислительно-восстановительные условия среды, как известно, регламентируют биохимические процессы распада ОВ [Работнова, 1957; Fetzer, Conrad, 1993] и напрямую влияют на общий ход деструкционных потоков в донных отложениях [Драбкова, 1971; Genovese, Bruni, 1975; Горленко и др., 1977; Fessenow, Baynes, 1978]. В свою очередь, Red/Ox-потенциал на поверхности грунтов различных внутренних водоемов и

его изменения по глубине колонки [Пельш, 1939] зависят от характера перемешивания водных масс (аэрации), уровня продуктивности экосистемы [Pearsall, 1929], обилия и состава аллохтонных поступлений ОВ, и варьируют весьма широко [Кузнецов, Романенко, 1963; Драбкова, 1966; Rybak, 1969; Дзюбан, 1999; 2002a].

Таблица 4

**Физико-химическая характеристика типичных донных отложений
озер, водохранилищ и техногенных водных объектов
в летний период (слой 0–5 см)**

Внешний вид и расположение в водоеме	Eh, мВ	C _{орг} (общий), мг/дм ³	N _{общ} , мг/дм ³	CH ₄ , мл/дм ³
Озера разной трофии и миктичности				
Пески и глины открытой литорали	180–60	2.8–6.2	0.1–0.2	0.1–0.3
Грунты зарастающей литорали	90–(-30)	7.8–12	0.4–1.1	1.4–25
Отложения профундали олиго- и мезотрофных озер	120–10	9.8–15	0.4–0.8	0.3–11
Торфяники дистрофных озер	–	16–30	0.2–0.6	0.1–2.2
Илы голомиктических продуктивных озер	60–(-60)	13–18	0.7–2.6	4.7–27
Отложения хтониевтрофных озер	0–(-80)	9.7–16	0.7–1.1	1.7–4.8
Илы димиктических евтрофных озер	60–(-80)	7–20	0.8–1.7	2.8–32
Илы гипертрофных озер	> -100	15–22	0.7–2.2	27–64
Водохранилища с участками различного уровня загрязнений				
Промытые пески	180–90	0.2–1.7	0.1–0.2	< 0.1
Загрязненные пески и глинистые грунты	100–20	2.8–7	0.2–0.9	0.1–6
Закисленные грунты и илы вдали от населенных мест	90–40	2–15	0.2–0.9	0.1–2
Стратифицированные осадки вблизи городов и предприятий	60–(-20)	10–30	0.9–2.1	1–15
Черные газифицирующие грунты в зоне сброса бытовых отходов	30–(-70)	15–60	1.1–3.2	10–80
Техногенные водные объекты				
Осадки с пятнами нефти, имеющие резкий запах, газифицирующие грунты	20–(-110)	> 40	0.9–4.2	20–180

Таблица 5

Фракционный состав органического вещества в типичных донных отложениях озер, водохранилищ и техногенных водных объектов в летний период (слой 0–5 см)

Внешний вид и расположение в водоеме	Состав ОВ, % от C _{орг}			C/N	C/H
	C _{усв}	Лигнино- гумус	Клет- чатка		
Озера разной трофии и миктичности					
Пески и глины открытой литорали	10–20	30–40	2–6	12–15	–
Грунты зарастающей литорали	12–30	52–76	13–37	14–16	2.5–8.5
Отложения профундали олиго- и мезотрофных озер	10–26	58–70	5–11	12–18	5.2–7.6
Торфяники дистрофных озер	4–8	70–84	14–17	22–50	–
Илы голомиктических продуктивных озер	15–32	52–68	9–16	7–12	5.1–6.4
Отложения хтониоевтрофных озер	16–28	60–71	12–18	8–21	7.8
Илы димиктических евтрофных озер	14–27	56–63	10–16	7–12	4.2–6.4
Илы гиперевтрофных озер	21–34	40–55	10–15	7–9	1.1–2.0
Водохранилища с участками различного уровня загрязнений					
Промытые пески	4–19	68–75	0.6–2.2	7–12	7.1–10
Загрязненные пески и глинистые грунты	9–16	70–78	4–20	5–18	5.5–7.2
Заиленные грунты и илы вдали от населенных мест	10–20	66–72	7–14	7–15	2.3–6.8
Стратифицированные осадки вблизи городов и предприятий	15–33	40–82	10–22	5–20	1.7–2.8
Черные газлирующие грунты в зоне сброса бытовых отходов	10–30	–	–	10–25	–
Техногенные водные объекты					
Осадки с пятнами нефти, имеющие резкий запах, газлирующие грунты	< 10	40–85	10–55	>25	–

В летний период, судя по величине Eh, окислительные условия (от +160 до +60 мВ) сохраняются не только в песчанисто-глинистых грун-

тах прибрежных участков всех водоемов, но также на поверхности минерализованных детритных илов глубоководных зон умеренно продуктивных озер и водохранилищ. Однако уже на глубине 2–5 см основная часть донных отложений – даже в аэрируемых котловинах и на участках зарастающей литорали – находится в умеренно восстановленном состоянии (показатели Eh здесь $< +60$ мВ (табл. 4)).

В мелкодетритных газирующих илах профундальных зон высокопродуктивных озер и в черных полисапробных отложениях загрязняемых участков водохранилищ Red/Ox потенциал стабильно низок (табл. 4), достигая в подповерхностных слоях -80 мВ. Минимальные же значения этого показателя (-110 – -220 мВ) регистрируются в илах гипертрофных озер и в осадках техногенных водоемов [Дзюбан, 2002г].

Зимой, особенно к концу подледного периода, в поверхностных слоях отложений озер и водохранилищ наблюдается снижение показателей Eh, причем восстановленные условия формируются не только в илах глубоководных зон, но также на литоральных участках [Дзюбан, 1989а; Дзюбан и др., 1999а].

Органические вещества – один из главных компонентов донных отложений. Их количество, происхождение, состав и доступность, наряду с Red/Ox потенциалом, обуславливают развитие в илах тех или иных групп микроорганизмов и определяют интенсивность осуществляемых ими биохимических процессов.

По общему запасу органических соединений, обеспеченности азотом (C/N) и лабильными фракциями ОВ донные отложения внутренних водоемов весьма существенно различаются в зависимости от их происхождения, географического расположения, подстилающих пород, продуктивности и степени антропогенного воздействия [Cranwell, 1976]. Водоемы, осадки которых богаты органическим углеродом, можно разделить условно на две группы.

К первой группе относятся дистрофные и другие слабопродуктивные озера и водохранилища (или их участки), где донные отложения формируются под сильным влиянием болотного стока, размываемых торфяников и лесных почв, а также остатков высшей водной растительности. Типичными представителями этой группы являются такие дистрофные и хтонио-мезотрофные (гумозные) озера как: Кивринка, Пиккаярв (Прибалтика), Лесное (Ярославская обл.), Кишемское (Вологодская обл.) Кононьер (Мари-Эл). Сходные условия наблюдаются на некоторых участках северных водохранилищ – Верхнекамского, Воткинского, Рыбинского, а также в техногенных водных объектах. В осадках этой группы содержание C_{org} достигает $30\text{--}40$ мг/см³, соотношение C/N макси-

мально (25–50), а лабильные фракции ОВ не превышают 7–12% от $C_{\text{орг}}$ [Дзюбан, 1983]. Органический комплекс в подобных грунтах перегружен различными трудноминерализуемыми веществами, как лигнин, гумус, клетчатка (табл. 5), а часто и токсичными соединениями, как фенолы, смолы, нефть, ПАВ и др. [Dzyuban et al., 1996].

Вторую группу составляют высокопродуктивные водоемы, типичными представителями которых являются озера Доткас, Лиоярв, Друкшай (Прибалтика), Видогощь, Неро (Верхневолжский бассейн), Кичиер, Мочальер (Мари-Эл). К ним можно отнести также озеровидные плесы Ивановского и Горьковского водохранилищ, а также полисапробные участки других водоемов, мелкодетритные илы которых формируются за счет автохтонного ОВ [Misztal, Gorniak, 1993] с высоким содержанием $C_{\text{усв}}$ и низким C/N. В их составе регистрируется, судя по соотношению C/N [Дзюбан, 1983], повышенное содержание восстановленных соединений (табл. 5).

В большинстве озер мезотрофного и мезоевтрофного типа, а также на основной части донного ложа водохранилищ Верхней и Средней Волги в органическом комплексе донных отложений содержание $C_{\text{орг}}$ составляет 8–15 мг/см³, доля лабильной фракции ОВ – около 10%, а соотношение C/N варьирует в пределах 8–18.

Наименьшей концентрацией (0.2–7 мг C/см³) органических веществ характеризуются минерализованные отложения олиготрофных озер, глинистые осадки водоемов Нижней Волги и Цимлянского водохранилища, а также грунты литоральных зон и речных участков. Однако содержание в них лабильных соединений достаточно велико – до 12–15%, а в окисленных иловых отложениях Цимлянского водохранилища достигает 25–30% при низком соотношении C/N и C/H (табл. 5).

Содержание растворенного метана в поверхностных слоях (0–5 см) донных отложений внутренних водоемов варьирует очень широко – от 0.05–0.3 мл СН₄/дм³ в песчанисто-глинистых грунтах открытой литорали озер и в промытых песках речных зон водохранилищ вдали от населенных пунктов до 25–80 мл/дм³ в детритных илах профундали высокопродуктивных озер и полисапробных участков водохранилищ, что соответствует колебаниям в разнотипных отложениях окислительно-восстановительных (Eh) условий (табл. 4).

В анаэробных илах котловин продуктивных водоемов распределение метана в верхнем 0–5 см слое, как правило, достаточно равномерно. В аэрируемых же отложениях концентрация СН₄ по глубине грунтовой колонки значительно изменяется. В пограничном с водой горизонте (0–1 см) она всегда минимальна, возрастающая с глубиной, – в илах

уже в поверхностном (1–2 см) слое, а в песках и песчанистых грунтах достигает максимума на глубине 3–5 см [Дзюбан, 1998; 1999; 2002a].

В осадках техногенных водных объектов концентрация метана, как правило (даже при их аэрации), очень велика и часто значительно превышает пределы его растворимости, достигая 90–180 мл $\text{CH}_4/\text{дм}^3$ [Дзюбан, 2002б; 2002г].

Сезонная динамика органического вещества в донных отложениях, обусловленная в основном поступлением на дно отмирающих водорослей и грубодетритных частиц макрофитов, чаще всего имеет вид одно- или двухвершинной кривой со слабовыраженными поздне-летним и осенним подъемами [Мартинкинене, Тамошайтис, 1977; Экосистема..., 1989]. Лишь на отдельных участках в зарастающей литорали динамика концентраций ОВ может быть весьма существенной (рис. 1)

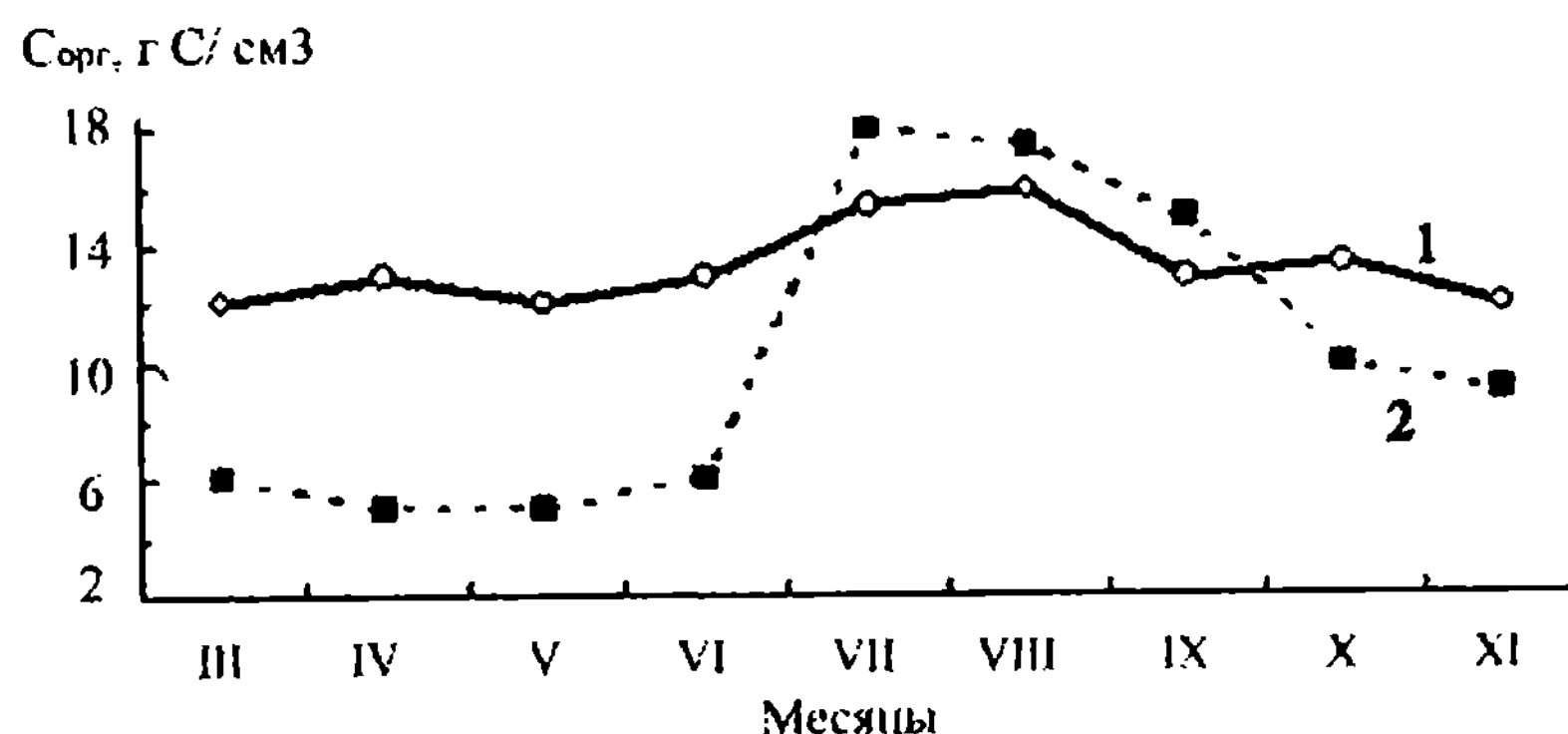


Рис. 1. Сезонная динамика содержания $C_{\text{орг}}$ в профундальных (1) илах и грунтах зарастающей литорали (2) оз. Плещеево в 1984 г.

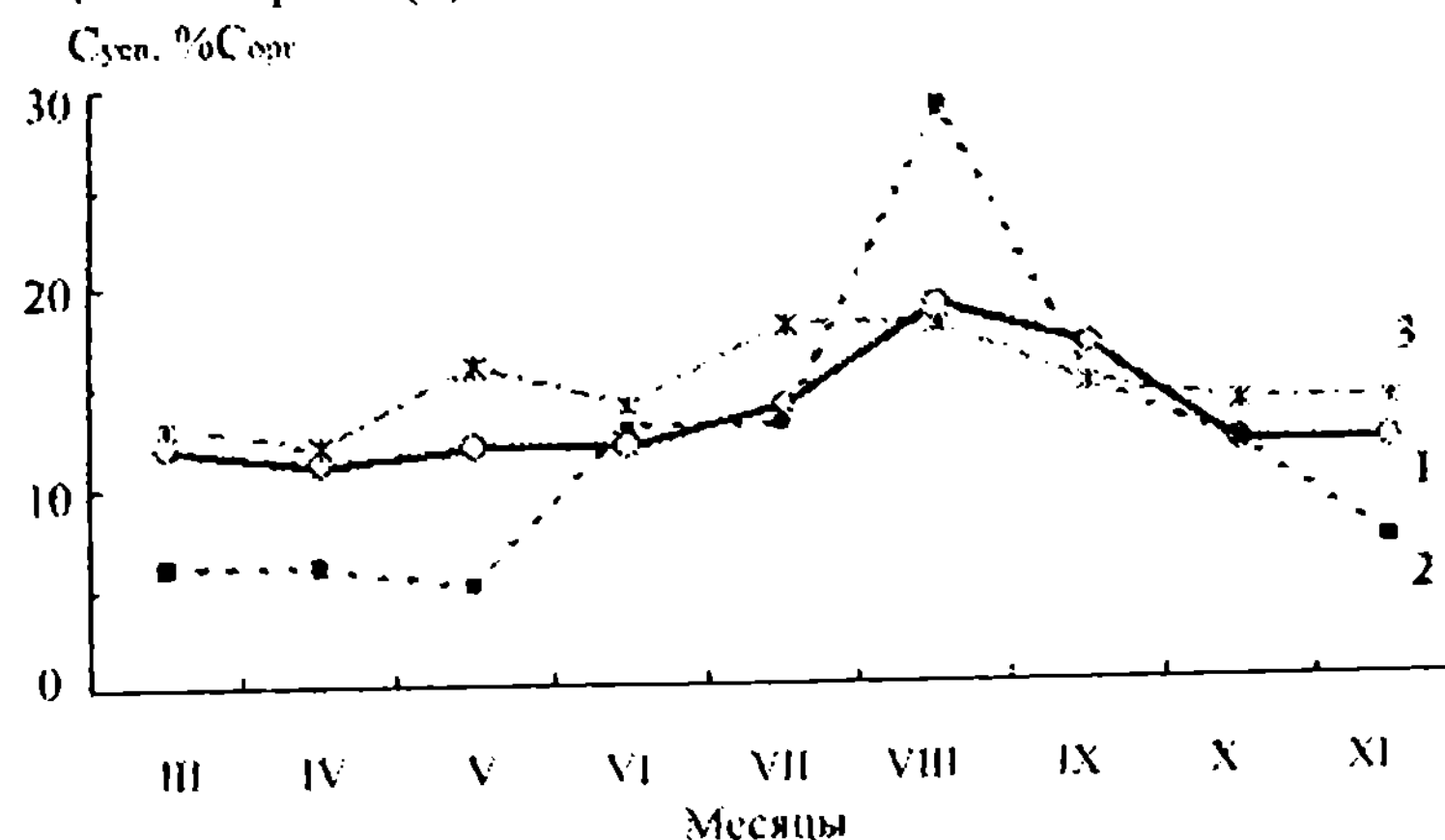


Рисунок 2. Сезонная динамика содержания легкоусвояемых форм ОВ ($C_{\text{ув}}$) в донных отложениях различных участков оз. Плещеево в 1984 г. 1 – илы профундали, 2 – грунты зарастающей литорали, 3 – илы устья р. Трубеж

Содержание в грунтовом комплексе лабильных фракций ОВ имеет, как правило, более выраженную и сложную динамику. Она еще в большей степени зависит от продуктивности водоема, характеристики биотопа, гидродинамических особенностей и степени антропогенного воздействия [Дзюбан, 1989а; 2002б; 2005]. В профундальных илах большинства водоемов колебания C_{ycb} , как правило, незначительны и максимум наблюдается в конце массового развития фитопланктона. В прибрежных участках максимумы C_{ycb} более выражены и обусловлены поступлением лабильного ОВ со стоком или при вегетации и отмирании макрофитов (рис. 2).

ГЛАВА 4. БАКТЕРИАЛЬНОЕ НАСЕЛЕНИЕ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

Бактериальное население – важнейшее звено экосистем всех водных объектов, осуществляющее основные биохимические процессы распада органических соединений [Кузнецов, 1970]. Многообразие донных отложений в разнотипных внутренних водоемах, существенные различия физико-химических условий и обеспеченности доступными органическими соединениями обуславливают значительные колебания в них численности и состава бактериобентоса.

4.1. Общее количество бактерий

Определение общего количества бактерий (ОКБ) в грунтах прямым микроскопическим способом позволяет оценить микробную популяцию донных отложений в целом и раскрывает ее потенциальные возможности в процессах распада органического вещества.

В озерах пространственное распределение бактериобентоса в пределах одной топологической зоны, как правило, достаточно равномерно [Кузнецов, 1952; Гамбарян, 1962; Драбкова, 1978; 1981; Дзюбан, 1985; 1989б; 2002а]. Причем в литоральных грунтах, где содержание органического вещества низко независимо от продуктивности водоемов, ОКБ минимально и в большинстве из них не превышает $0.6-1.4 \times 10^9$ кл./см³. Лишь в грубодетритных осадках зарослей высшей водной растительности (оз. Видогощь, Неро, Мустьярв) и в прибрежных грунтах загрязняемых озер (оз. Вазеринское, Омми, Доткас) численность бактерий может достигать $3-5 \times 10^9$ кл./см³.

В поверхностных слоях илов профундальной зоны ОКБ выше, чем в литоральных грунтах и варьирует летом в пределах $1.1-7.8 \times 10^9$ кл./см³, отражая в целом уровень продуктивности озер (табл. 6) и обеспеченно-

сти осадков доступным органическим субстратом (табл. 5). Максимальная общая численность бактерий отмечается в мелкодетритных газирующих илах гиперевтрофных озер, а минимальная – в торфяниках дистрофных болотных водоемов [Даукшта, 1969; Дзюбан, 1983].

Таблица 6

Общее количество бактерий (N, 10⁹ кл/см³) в поверхностном слое (0–5 см) донных отложений озёр разного уровня трофии в летний период

Озера	Тро- фия	N	Озера	Тро- фия	N
Дридзас	Олиго	0.7–1.6	Стропу	М-Ев	0.9–2.1
Бригенес	То же	0.6–1.3	Плещеево	То же	0.8–3.9
Пертозеро	То же	1.1–2.2	Удыль	То же	1.1–4.9
Югдем	То же	0.6–2.1	Видогощь	То же	0.6–4.4
Вороновская ламба	О-Дис	1.9	Друкшяй	То же	3.2–4.6
Кондопожский зал. Онежского озера	О- Мезо	0.6–5.4	Белое, Мос- ковской обл.	Ев	1–9–2.4
Сиверское	То же	0.6–1.6	Доткас	То же	2.6–5.8
Морской глаз	То же	1.44	Черное	То же	1.9–2.2
Разнас	Мезо	0.9–1.2	Кичиер	То же	1.6–2.5
Заболотниеку	То же	0.9–1.1	Карагаер	То же	1.9–2.4
Ата	То же	1.2–1.8	Покровское	То же	2.8–3.2
Ростовка	То же	1.5–2.3	Омми	То же	5.2–6.4
Тивера	То же	1.9–2.9	Линоярв	Г-Ев	1.7–7.8
Гальозерская ламба	То же	2.8	Неро	То же	2.1–5.8
Кононър	Х- Мезо	1.1–2.1	Мочалър	То же	2.5–5.1
Белое, Вологодской обл.	Мезо	0.4–3.7	Залив ИгАЭС оз. Друкшяй	То же	2.4–6.2
Изър	То же	1.7–4.6	Мустъярв	Х-Ев	2.2–4.8
Куер	То же	3.2–3.8	Ферапонто- во	То же	3.2
Кубенское	То же	1.2–3.4	Пиккаярв	Дис	1.8–5.4
Благовещенское	То же	0.9–1.2	Кивренка	То же	0.6
Зауломское	То же	1.2–1.7	Кишемское	То же	0.7–1.1
Лукнас	То же	1.1–1.8	Лесное	То же	0.8
Вишки	То же	1.7–4.9	Вазеринское	То же	3.9–5.1

Примечание. Олиго – олиготрофный, О-Дис – Олиго-дистрофный О-Мезо – олиго-мезотрофный, Мезо – мезотрофный, М-Ев – мезо-евтрофный, Ев – евтрофный, Г-Ев – гиперевтрофный, Х-Мезо – хтонио-мезотрофный, Х-Ев – хтонио-евтрофный, Дис – дистрофный.

В водохранилищах, в соответствии с большой пестротой грунтов [Курдин, 1961; Законнов, 1995] и неоднородностью гидролого-биологических характеристик [Кузнецов, 1959, 1962; Буторин, 1969; Волга и ее..., 1978; The River ..., 1979], пространственное распределение бактериобентоса весьма неравномерно [Сорокин, 1958; Романенко, 1965; 1985; Духовна, Михайленко, 1976; Дзюбан, 1979в; 1998; 2003б].

Минимальная плотность бактерий, независимо от уровня продуктивности водоемов, отмечается в бедных $S_{орг}$ песках речных зон и открытых пляжей, не превышая, как правило, $0.3-0.8 \times 10^9$ кл./см³. Однако на локальных участках, расположенных вблизи городов и промышленных предприятий, ОКБ даже в песках достигает $2-6 \times 10^9$ кл./см³ (табл. 7), что является следствием накопления в них антропогенных органических соединений [Дзюбан, 1999; 2006].

В донных отложениях озеровидных плесов, представленных трансформированными грунтами, а также серыми, песчанистыми и глинистыми илами [Буторин и др., 1975; Дзюбан, 1977а; Закопнов, 2005], общая численность бактерий в среднем заметно выше, чем в грунтах проточных зон [Дзюбан, 1977б; 1999] и варьирует в пределах $0.9-5.3 \times 10^9$ кл./см³. Несмотря на отмеченную пятнистость распределения ОКБ, усредненные характеристики бактериобентоса на озеровидных участках, отличающихся замедленным водообменом и стабильным донным комплексом, в целом отражают трофический статус водоемов (табл. 7).

Особое место занимают водохранилища Камы, которые по общему содержанию бактерий в грунтах близки к мезо-евтрофным водохранилищам Волги [Дзюбан, 1983]. Однако по ряду функциональных микробиологических [Дзюбан, 1999] и продукционных [Романенко, 1965] характеристик эти водоемы существенно отличаются от Волжских и приближаются к продукционно – деструкционным показателям дистрофных или полигумозных озер [Дзюбан, 2003а]. Ранее уже было предложено условно отнести эти водохранилища к разряду «антропогенно дистрофных» [Дзюбан, 1983], поскольку в результате хронических поступлений в воду токсичных отходов [Балабанова, 1961] их планктонные сообщества стали функционировать по дистрофному типу [Романенко, 1965]. Фитопланктон там беден количественно [Кузьмин, 1977], и показатели его фотосинтеза минимальны для всей Волжско-Камской системы [Романенко, 1966]. В воде преобладают «биохимически жесткие» ОВ [Бикбулатов, Бикбулатова, 1977], а бактериальная деструкция низка [Дзюбан, 1983]. В результате на основной части донного ложа водохранилищ Камы сформировались отложения, содержащие трудноминерализуемые вещества как фенолы,

смолы, кислоты, нефтепродукты и другие соединения, вызывающие угнетение и даже гибель зообентоса [Громов и др., 1975].

В специфических осадках техногенных водных объектов (ТГВО), представляющих собой органо-минеральную массу из различных отходов, общая численность бактерий (табл. 8) достигает наибольших значений из всех обследованных внутренних водоемов – до $8-11 \times 10^9$ кл./см³ [Дзюбан, Крылова, 2000б; Дзюбан, 2002г].

Таблица 7

Общее количество бактерий (N, 10⁹ кл/см³) в поверхностных слоях грунтов различных участков водохранилищ в летне-осенний период

Водохранилища и участок	Тро- фия	N	Водохранилища и участок	Тро- фия	N
Иваньковское, речной	Ев	0.8–1.8	Волгоградское, речной	Ев	0.3–1.7
Там же, озерный		1.7–3.7	Там же, озерный		2.7–4.6
Угличское, речной**	Мезо	0.7–1.7	Камское, речной	*А- Д	1.8–2.4
Рыбинское, речной	Мезо	0.6–1.8	Там же, озерный		2.1–2.7
Там же, озерный		1.2–3.1	Воткинское, речной	*А- Д	0.6–1.8
Горьковское, речной	М- Ев	0.4–4.8	Там же, озерный		2.8–3.1
Там же, озерный		2.2–4.2	Нижнекамское, речной	Мезо	0.9–1.6
Чебоксарское, речной	М- Ев	0.9–2.3	Там же, озерный		2.1–3.2
Там же, озерный		0.9–3.6	Цимлянское, речной	Ев	1.8
Куйбышевское, речной	М- Ев	0.7–2.7	Там же, озерный		1.4–5.3
Там же, озерный		2.3–3.8	Шекснинское, речной	Мезо	1.2–6.1
Саратовское, речной	Мезо	0.3–2.7	Там же, озерный		1.9–4.3
Там же, озерный		1.4–2.9			

Примечание. *А–Д – антропогенно дистрофные водоемы. **озеровидная зона в этом водохранилище отсутствует. Остальные обозначения как в табл. 6.

Таблица 8

Общее количество бактерий (N , 10^9 кл/см³) в поверхностных слоях
донных осадков техногенных водных объектов (ТГВО)

ТГВО	N
Водоем-накопитель Амурского ЦБК	10.6–16.1
Устье р. Серовка	4.8–6.2
Отстойник техносбросов КГРЭС	3.1–7.2

4.2. Численность массовых групп аэробных и анаэробных бактерий– деструкторов органических соединений

Микробиологические исследования донных отложений, выполненные в разное время на разнотипных внутренних водоемах свидетельствуют о чрезвычайном разнообразии их бактериального населения: [Кузнецов, 1934; 1956; Сорокин, 1958; Hayes, Anthony, 1959; Драбкова, 1971; Драбкова, Чеботарев, 1974; Nakala, 1974; Kohl, 1974; Младова, 1975; Molongoski, Klug, 1976; 1977; Дзюбан, 1977б, 1978б, 1983; Godino-Orlandi, 1981; Overbeck, Moaledy, 1982; Романенко, 1985; Bak, 1988; Millis, 1989; Schallenberg, 1993; Земская и др., 1997; Горленко и др., 1999].

Однако из всего многообразия микроорганизмов можно выделить лишь несколько массовых функциональных групп аэробных и анаэробных бактерий, имеющих наибольшую геохимическую значимость для экосистем водоемов как деструкторов ОВ [Кузнецов, 1970; Горленко и др., 1977]. Из аэробов к ним, в первую очередь, относятся так называемые сапрофитные бактерии, разрушающие легкоусвояемые соединения белковой и углеводной природы, а также (в зависимости от экологической обстановки) бактерии, разрушающие жидкие углеводороды, фенолы, клетчатку, метанооксиляющие бактерии. Из анаэробных – маслянокислые бродильщики, метаногены и сульфатредукторы [Родина, 1950; Чеботарев, 1975; Zeikus, Winfrey, 1976; Gorlenko, 1978; Беляев и др., 1979; Tezuka, 1979; Кузнецов и др., 1985; Дзюбан, 1985, 1989а, 2002г, 2003б; Малашенко и др., 1987; Millis, 1989; Намсараев и др., 1994; 1999].

Численность и распределение микроорганизмов в донных отложениях определяются особенностями физико-химических условий, уровнем продуктивности водоемов и, как следствие, обеспеченностью органическими веществами [Hayes, 1961; Overbeck, 1968; Дзюбан, 1977б; 1983; 1999; 2004б; 2006].

В настоящем разделе дана количественная оценка лишь основных бактериальных групп – деструкторов ОВ в типичных иловых отложениях внутренних водоемов (табл. 9).

Таблица 9

Содержание в разнотипных отложениях (слой 0–5 см) внутренних водоемов бактерий массовых групп (СБ – сапрофтные аэробы, НОБ – нефтеокисляющие, МКБ – маслянокислые, МГБ – метаногены, СРБ – сульфатредукторы, кл./см³ в летний период

Донные отложения	СБ, ×10 ⁶	НОБ, ×10 ³	МКБ, ×10 ⁴	МГБ, ×10 ³	СРБ, ×10 ³
Озера разной трофии и миктичности					
Пески и глины открытой литорали	0.05–0.4	0.01–10	0.01–0.1	< 0.01	< 0.01
Отложения зарастающей литорали	0.3–5.3	0.01–1	1–110	0.1–21	0.05–18
Илы профундали олиго- и мезотрофных озер	0.08–1.6	0.05–10	1–100	0.01–1.7	0.1–2.1
Торфяники дистрофных озер	0.01–0.1	–	0.01–0.1	0.01–0.1	0
Илы голомиктических продуктивных озер	0.8–17	0.1–100	0.7–200	0.1–40	0.1–50
Отложения хтонио-евтрофных озер	0.2–1.1	–	1–50	0.1–7	0.05–3
Илы димиктических евтрофных озер	0.1–2.1	0.1–50	5–400	0.1–21	0.1–200
Илы гиперевтрофных озер	0.3–6.7	–	100–700	10–100	1–100
Водохранилища с участками различного уровня загрязнений					
Промытые пески речных участков и прибрежий	0.01–0.1	0.1–1	0.05–0.2	0	0
Загрязненные пески и глинистые грунты	0.05–2.0	1–110	1–22	0.01–1	0–5
Зайленные осадки вдали от населённых мест	1.1–8.6	0.5–10	0.1–10	0.1–11	0.05–2.5
Осадки вблизи городов и предприятий	1.5–9.2	10–250	2–710	0.3–25	0.1–10
Черные грунты в зоне сброса отходов	0.08–9.6	25–1000	10–1100	0.7–90	2.5–150
Техногенные водные объекты (ТГВО)					
Осадки с пятнами нефти и резким запахом, газифирующие грунты	0.1–2.8	25–2000	10–1700	25–100	70–480

Аэробные сапрофитные бактерии, разрушающие лабильные вещества белковой и углеводной природы, наиболее многочисленны в поверхностных слоях отложений евтрофных и мезотрофных водоемов с периодически аэрируемым гипolimнионом, где их плотность достигает летом $2-11 \times 10^6$ кл./см³ (табл. 9). При этом подавляющая часть клеток находится там обычно в активном вегетативном состоянии [Дзюбан, 1983]. В поверхностных илах высокопродуктивных водоемов (особенно меромиктических озер) весьма многочисленны также анаэробные сапрофитные бактерии – до 20×10^6 кл./см³ [Саралов и др., 1979; 1980а; Дзюбан, 1983].

В бедных легкоусвояемыми ОР промытых песках литоральных и речных участков, а также в илах олиготрофных и торфяниках дистрофных озер численность аэробных сапрофитных бактерий обычно не превышает 0.05–0.1 кл./см³. Причем более 50% из выделяемых там сапрофитных бактерий находится летом в состоянии спор [Дзюбан, 1985].

В аэробных ценозах илов практически повсеместно обнаруживаются также бактерии, окисляющие разнообразные жидкие углеводороды, которые достигают максимальной численности в техногенных осадках (табл. 9). На загрязняемых промышленными отходами акваториях из донных отложений в значительном количестве выделяются микроорганизмы, окисляющие фенолы и клетчатку, а также мицеллярные грибы [Романенко, 1961; 1985; Дзюбан, 1983; 2002г].

Среди анаэробного бактериального сообщества в донных отложениях подавляющей части пресноводных водоемов доминируют маслянокислые бактерии (МКБ) из рода *Clostridium*, суммарная численность которых варьирует от $0.1-200 \times 10^4$ кл./см³ в аэрируемых грунтах до $200-700 \times 10^4$ кл./см³ в илах высокопродуктивных озер, достигая в техногенных осадках $1100-1700 \times 10^4$ кл./см³ (табл. 9).

Сбраживая различные углеводы, маслянокислые бактерии осуществляют в водных экосистемах важнейший этап анаэробного распада органического вещества и служат главными предшественниками сульфатредукторов и метаногенов [Горленко и др., 1977]. Однако до недавнего времени достоверные сведения об этой важнейшей группе деструкторов были единичны [Дзюбан, 1978а; 1987в; Саралов, 1982], а прежние оценки, приводимые в литературе – сильно занижены [Кузнецов и др., 1985]. Включение в питательные среды восстановителей, ростовых веществ и витаминов позволило значительно оптимизировать выделение и количественный учет клостридий из иловых отложений водоемов [Дзюбан, 1978а].

Изучение распространения основных видов МКБ в донных отложениях разнотипных водоемов по модифицированной автором [Дзюбан,

1987в] схеме (см. главу 2) показало, что летом в большинстве илов весьма высока численность *C. pasteurianum*, *C. butyricum* и *C. felsineum*. Даже в литоральных и речных грунтах и аэрируемых илах олиготрофных озер их плотность составляет $0.05-1.1 \times 10^4$ кл./см³. Количество ацидотрофных бактерий *C. acetobutylicum* – напротив, в большинстве грунтовых проб низко. Лишь в черных грубодетритных илах хтониотрофных озер Эстонии численность этих бактерий достигает летом $0.1-0.5 \times 10^4$ кл./см³, где они доминируют в сообществе кластридий (рис. 3).

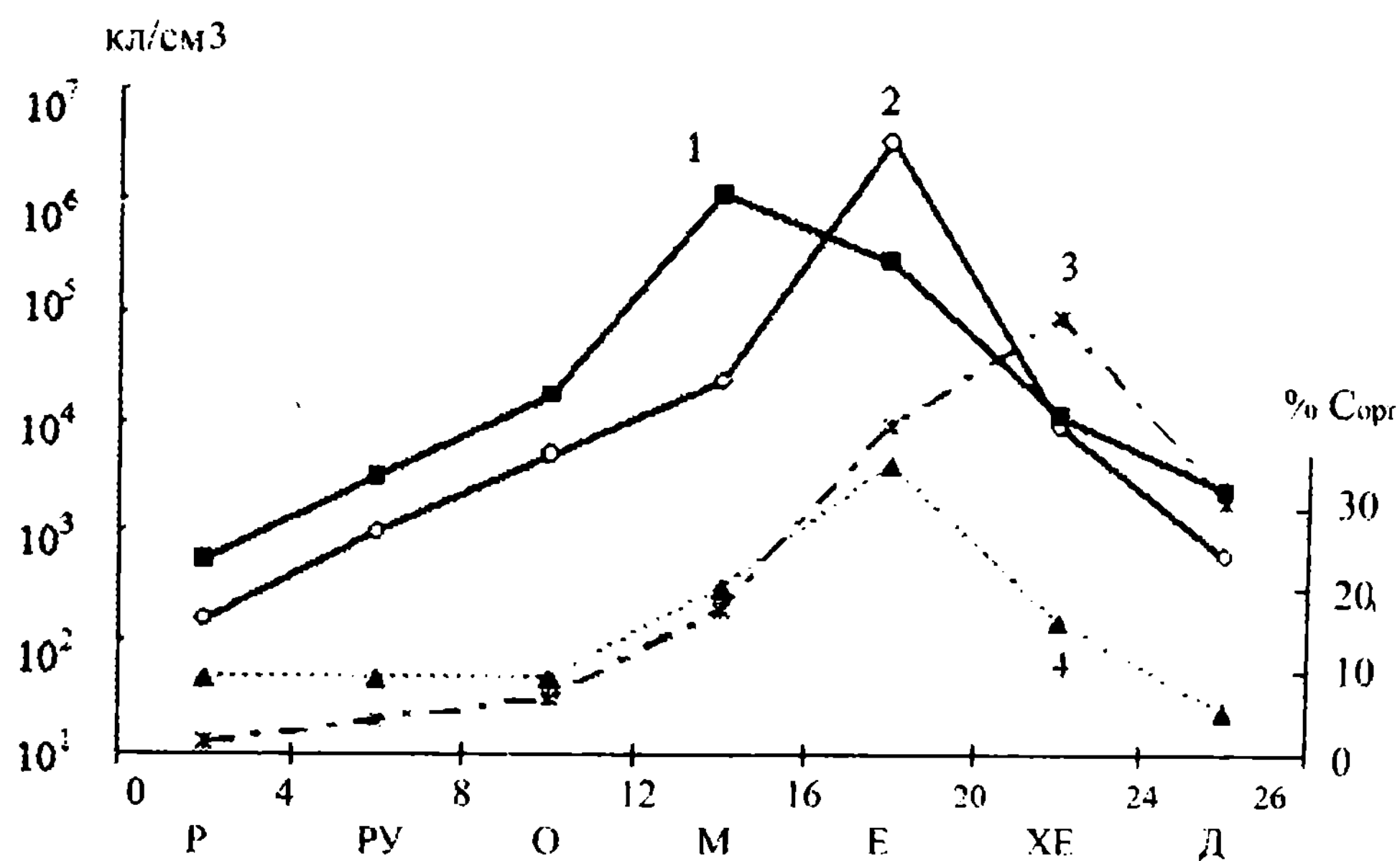


Рисунок 3. Численность МКБ в отложениях водоемов разного типа и уровня трофии. По оси абсцисс: содержание $C_{орг}$, мг/см³ сырого грунта, по оси ординат: слева – количество бактерий, кл $\times 10^n$, справа – $C_{усв}$, % от $C_{орг}$. Р – реки, РУ – речные участки водохранилищ, О, М, М, Е, ХЕ, Д – олиготрофные, мезотрофные, евтрофные, хтониоевтрофные, дистрофные водоемы соответственно. 1 – *C. pasteurianum*, 2 – *C. butyricum*, 3 – *C. acetobutylicum*, 4 – $C_{усв}$.

В целом максимум маслянокислых бактерий отмечается в восстановленных, богатых легкогидролизуемыми органическими веществами профундальных илах евтрофных озер, где преобладают представители вида *C. pasteurianum*, сбраживающих простые сахара [Stanier, et al., 1963]. Минимальное содержание всех видов МКБ характерно для окисленных песков открытой литорали (независимо от трофии водоемов), отличающихся малым запасом $C_{орг}$ и торфянистых отложений

дистрофных озер, органическое вещество которых бедно $C_{\text{усв}}$ и на 85–90% состоит из лигнино-гумусовых фракций [Дзюбан, 1983].

В грунтах зарастающей литорали, насыщенных гниющими остатками водной растительности, численность МКБ весьма высока, особенно в сравнении с другими аэрируемыми участками. Причем из выделяемых клостридий здесь преобладают виды, сбраживающие различные полисахариды – *C. butyricum* и *C. felsineum* (рис. 3).

В анаэробных зонах водоемов распад органических веществ завершается сульфатредуцирующими бактериями и метаногенами [Горленко и др., 1977]. Наиболее благоприятные условия для представителей этих групп строгих анаэробов имеются в донных отложениях с низким Red/Ox потенциалом. В первую очередь, – это профундальные илы стратифицированных продуктивных озер и сходные с ними грунты некоторых участков водохранилищ, а также техногенные осадки, где их численность особенно высока (табл. 9).

Однако для оптимального развития сульфатредукторов, кроме легкоусвояемых веществ, необходим постоянный подток сульфатов. Поэтому наибольшей численности – $100\text{--}500 \times 10^4$ кл./см³ – они достигают в илах меромиктических озер на гипсоносных породах [Чеботарев, 1975; Gorlenko, 1978], в грунтах загрязняемых участков водохранилищ [Романенко, 1985] и в осадках техногенных водных объектов [Дзюбан, 2002]. В донных же отложениях большинства пресноводных водоемов количество учитываемых на средах сульфатредукторов не превышает $0.1\text{--}1 \times 10^3$ кл./см³ [Дзюбан, 1983], а в торфяниках дистрофных озер, в промытых песках литоральных зон и речных участках водохранилищ они практически отсутствуют (табл. 9).

Большинство метанобразующих микроорганизмов, которые составляют систематически неоднородную экологическую группу, особенно чувствительны к присутствию растворенного кислорода и требовательны к низким значениям Eh среды [Zehnder, 1978; Fetzer, Congad, 1993]. Поэтому метаногены в количестве более $10\text{--}50 \times 10^3$ кл./см³ обнаруживаются лишь в глубоко восстановленных илах высокотрофных озер, а также в некоторых техногенных осадках [Carpenberg, 1974a; Беляев и др., 1979; Barber, 1979; Дзюбан, 1983; 2002a; 2002г; Marty, 1993]. В поверхностных слоях донных отложений голомиктических озер и основной акватории озеровидных плесов водохранилищ, где Red/Ox потенциал колеблется от +40 до -20, численность метанобразующих бактерий не превышает $1\text{--}12 \times 10^3$ кл./см³ [Беляев и др., 1979; Дзюбан, 1998], а в песчанистых грунтах с Eh около +80–100 она еще ниже – $0.01\text{--}0.1 \times 10^3$ кл./см³ (табл. 9).

4.3. Структура бактериальных сообществ донных отложений; сезонная динамика численности бактериобентоса

Структурная организация бактериальных сообществ в различных донных отложениях внутренних водоемов сложна [Горленко и др., 1977] и обусловлена особенностями и динамикой физико-химических условий в придонных слоях воды. Последние, в свою очередь, зависят от морфометрии и гидрологического режима водоемов, климата, а также степени антропогенного воздействия.

В подавляющем большинстве пресноводных озер и водохранилищ происходит постоянное или хотя бы периодическое перемешивание водных масс, при котором основная часть донного ложа снабжается растворенным кислородом. Бактериальное население подобных отложений, как сообщество в целом, можно охарактеризовать посредством совокупности следующих оценок: общее количество бактерий (ОКБ) и содержание в нем клеток с активными окислительными транспортными системами (т.н. активнодышащие – АД); численность и соотношение бактерий наиболее массовых аэробных и анаэробных групп, таких как сапрофиты-аэробы (СБ), потребляющие лабильные органические вещества; нефтеокисляющие бактерии (НОБ); фенолоокисляющие бактерии (ФОБ); маслянокислые бродильщики (МКБ), выделяющие H_2 , CO_2 , жирные кислоты и другие восстановленные соединения; сульфатредукторы (СРБ), продуцирующие токсичный для гидробионтов сероводород, и метаногены (МГБ).

Наиболее благоприятные условия для функционирования аэробного бактериобентоса имеются в литоральных грунтах озер и песках речных участков водохранилищ, а также в илах большинства олиготрофных и олиго-мезотрофных водоемов. В восстановленных илах стратифицированных продуктивных озер и в техногенных отложениях аэробное сообщество, судя по данным экспериментов, испытывает угнетение (табл. 10).

Исследования структурной организации бактериобентосных сообществ и анализ ее изменений под действием различных факторов проводились на основных 5-ти типах донных отложений: I – пески и слабозаиленные грунты; II – окисленные илы вблизи населенных мест; III – резко стратифицированные по Red/Ox илы в продуктивных и полисапробных перемешиваемых водоемах; IV – черные, глубоко восстановленные отложения котловин гипертрофных озер; V – техногенные грунты. Результаты анализа показали как происходит поэтапная перестройка микробных ценозов отложений из аэробных сообществ в анаэробные.

Таблица 10

Доля в бактериобентосе разнотипных отложений (слой 0–2 см)
бактериальных клеток с активными окислительными транспортными
системами (активнодышащих, АД) в период открытой воды

Донные отложения	АД, % от ОКБ	Донные отложения	АД, % от ОКБ
Озера разного типа		Водохранилища	
Пески и глины открытой литорали	59–77	Промытые пески речных участков и побережий	62–71
Грунты зарастающей литорали	24–51	Загрязненные пески и глинистые грунты	21–46
Илы профундали олиго- и мезотрофных озер	18–49	Заиленные осадки вдали от населенных мест	55–67
Торфяники дистрофных озер	–	Осадки вблизи городов и предприятий	31–47
Илы голомиктических продуктивных озер	12–44	Черные грунты в зоне сброса бытовых и тех. отходов	11–24
Отложения хтониотрофных озер	–	Техногенные водные объекты	
Илы евтрофных озер	0–36	Осадки с пятнами нефти, газифицирующие грунты	0–20
Илы гиперевтрофных озер	0		

Обогащение грунтов лабильными C_{org} -соединениями вначале ведет не только к общему росту обилия бактериобентоса, но и к увеличению его «активнодышащей» части. Однако дальнейшее накопление ОВ, в особенности восстановленных соединений, ведет к снижению Red/Ox-потенциала в среде и к резкому уменьшению численности аэробных групп бактерий, таких как сапрофиты-аэробы, нефтеокисляющие, фенолоокисляющие. При этом возрастает количество маслянокислых бро-дильщиков и сульфатредукторов (рис. 4). Подобная перестройка дон-ных бактериальных ценозов отмечается в водоемах различного типа [Дзюбан, 2003б; 2003в; 2006; Дзюбан и др., 1998; 2005].

Сезонная динамика численности бактериобентоса. Изучение её особенно важно для понимания динамики деструкционных процессов. Сезонные колебания плотности бактериального населения отложений в целом отражают обеспеченность осадков общим органическим веще-ством [Драбкова, 1975; Дзюбан, 1983; Schallenberg, 1993]. Наиболее выраженными они оказались на прибрежных участках, зарастающих высшей водной растительностью [Дзюбан, 1989а], и в зонах гидроди-намической активности, куда со стоковыми течениями поступает дет-рит из других участков [Mallo et al., 1993]. В зависимости от времени и

обилия поступлений $S_{\text{орг}}$ на дно водоемов, обусловленных их экологическими и гидрологическими особенностями, кривая численности бактериобентоса может иметь одно-, двух- или трех-вершинный характер [Драбкова, 1981; Дзюбан, 1989а]. В илах же глубоководных котловин, где органо-минеральная составляющая донного комплекса находится в более стабильном состоянии, сезонная динамика ОКБ, как правило, выражена слабее (рис. 5).

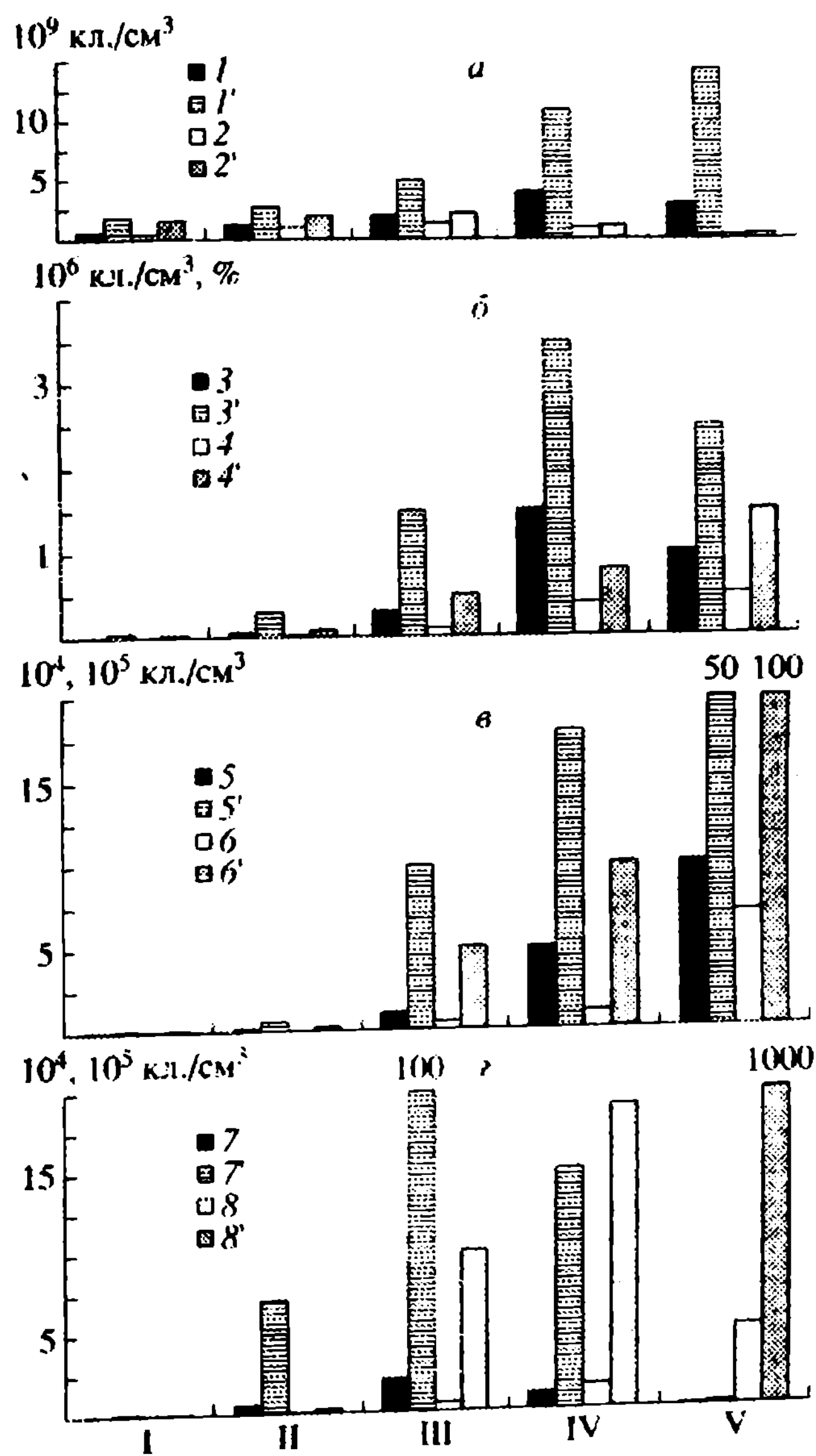


Рисунок 4. Структура бактериобентоса разнотипных ДО (I–V по оси абсцисс): 1, 1' – ОКБ (а), 2, 2' – АД (а), 3, 3' – СБ (б), 4, 4' – СБ/ОКБ (б), 5, 5' – НОБ (в), 6, 6' – ФОБ (в), 7, 7' – МКБ (г), 8, 8' – СРБ (г); 1 – 8 – минимальные значения, 1' – 8' – максимальные. Обозначение бактерий, как в табл. 9.

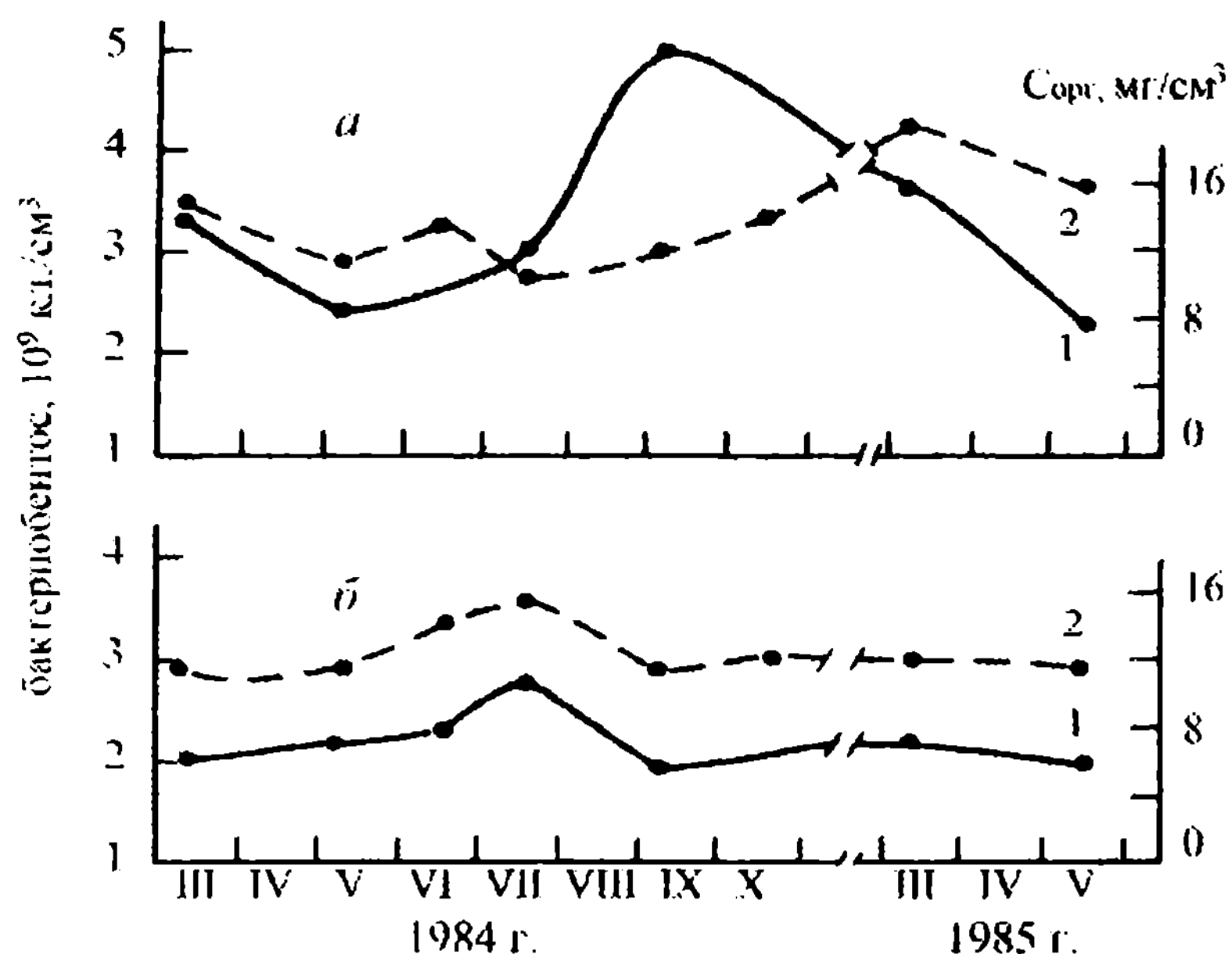


Рисунок 5. Сезонные изменения численности бактериобентоса, 10^9 кл/см³ (1) и концентрации в сыром грунте различных участков оз. Плещеево общего органического вещества, мг С/см³ (2). *а* – сублитораль, *б* – профундаль.

Изменения численности сапрофитов-аэробов в глубоководных, но аэрируемых мелкодетритных илах Рыбинского водохранилища (русло р. Мологи) иллюстрирует ответ бактериального сообщества на сезонные поступления в илы детрита, летом – при разложении фитопланктона, осенью – при распаде макрофитов (рис. 6).

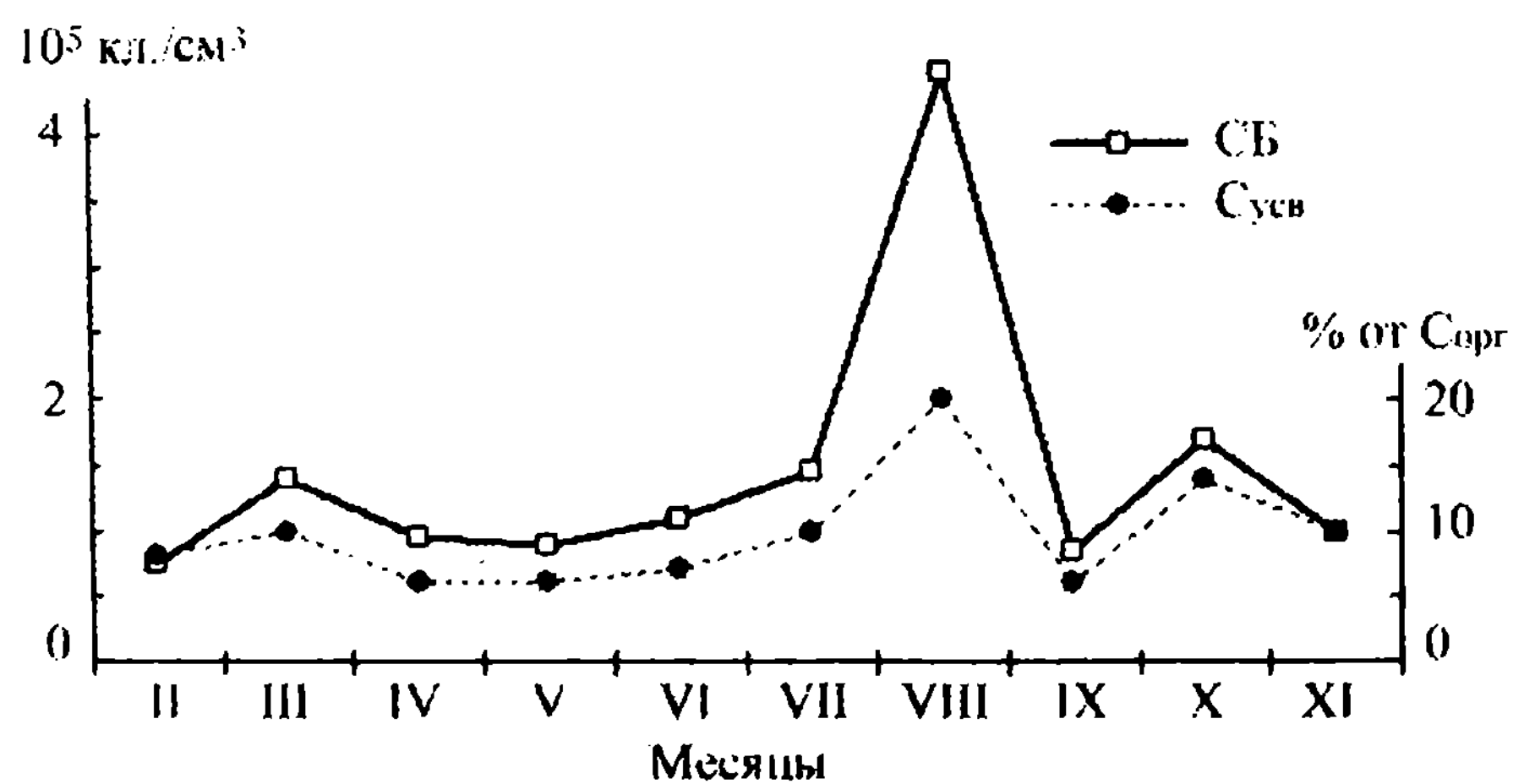


Рисунок 6. Зависимость сезонной динамики численности аэробных сапрофитных бактерий (СБ) от содержания лабильного органического вещества (C_{усл} % от C_{орг}) в илах Рыбинского водохранилища (ст. Молога) в 1987 г.

Об особенностях сезонной динамики плотности и физиологического состояния анаэробного бактериобентоса в разнотипных водоемах судили по материалам исследований, проведенных на оз. Плещеево и Рыбинском водохранилище. Где в период с марта по ноябрь в донных отложениях изучали сообщество строгих анаэробов – маслянокислых бродильщиков (МКБ), способных к спорообразованию [Дзюбан, 1998].

Черные восстановленные илы профундали оз. Плещеево имеют стабильные Red/Ox-условия, нарушаемые лишь в периоды весенне-осенней циркуляции, и достаточно обеспечены $C_{у\text{св}}$. Поэтому численность доминирующих здесь *C. butyricum* и *C. pasteurianum*, высока в течение всего года, а сезонные колебания невелики. Отложения зарастающей литорали, напротив, отличаются резкими сезонными изменениями состава $C_{орг}$ (табл. 4, 5), что определяет динамику развития МКБ. На протяжении всего периода здесь доминирует *C. butyricum* с максимумом в конце лета при максимальном содержании $C_{у\text{св}}$. В грунтах перемешиваемого Рыбинского водохранилища максимальная численность МКБ регистрируется в осенне-зимний период, когда завершается седиментация отмирающих водорослей и в илах создаются благоприятные условия для анаэробного бактериобентоса.

Большую часть года содержание спор МКБ в различных донных отложениях оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища не превышает 1–10% вегетативных клеток, то есть сообщество клостридий находится в активном состоянии. Сезонная динамика спорообразования на отдельных биотопах различается в зависимости от физико-химических условий. Однако в грунтах основной части этих и подобных водоемов [Дзюбан, 2005] максимальная споруляция у большинства МКБ регистрируется в начале осени и зимой.

Таким образом, важнейшие массовые группы бактериального сообщества, определяющие направленность деструкционных потоков в донных отложениях, испытывают сезонные и пространственные колебания, которые зависят от типа водоема и поступлений лабильных органических соединений.

ГЛАВА 5. ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ

5.1. Валовые оценки деструкции в отложениях озер

5.1.1. Озера Прибалтики

Озера Латвии, относящиеся к бассейну р. Даугавы и обследованные в летние периоды 1975 и 1985–1987 гг., расположены в одних клима-

тических условиях, но по морфометрии, гидролого-гидрохимическим и биологическим показателям они различны (табл. 11). Такая гетерогенность озер позволяет при сравнительном их изучении выявить влияние на биологические процессы отдельных внутриводоемных экологических факторов.

Таблица 11

**Общая и продукционная характеристика озер Латвии
в летний период (1975, 1985–1987 гг.)**

Озера	Уровень трофии	Миктичность	Z, м	pH	Ф	Д
					мг С/(л сут)	
Дридзас	Олиго	Ди-М	3.7	7.8–8.2	0.08	0.18
Бригенес	Тот же	Так же	4.0	7.6–8.4	0.09	0.25
Ата	Мезо	Так же	2.0	–	0.12	0.20
Ростовка	Тот же	Так же	2.2	6.9–8.1	0.09	0.16
Заболотниеку	Тот же	Так же	2.0	6.2–7.4	0.07	0.29
Лукнас	Тот же	Так же	2.2	7.9–8.8	0.21	0.25
Вишки	Тот же	Так же	2.6	7.9–8.8	0.18	0.20
Разнас	Тот же	Голо-М	3.3	7.6–7.9	0.12	0.08
Стропу	М-Ев	Так же	1.5	–	0.38	0.25
Доткас	Ев	Поли-М	0.6	7.1–9.6	0.9–2.5	0.7–1.4
Кивренка	Дис	Голо-М	2.0	5.8	0.007	0.02

Примечание. Z – прозрачность вод, Ф – фотосинтез фитопланктона (максимум), Д – деструкция ОВ в воде (максимум для фотического слоя), Ди-М – димиктические, Голо-М – голомиктические, Поли-М – полимиктические, остальное, как в табл. 6.

В наиболее глубоких димиктических озерах Дридзас и Бригенес интенсивность фотосинтеза фитопланктона в поверхностных слоях, как правило, не превышала 0.08 мг С/(л сут) [Дзюбан, 2002]. Поэтому, несмотря на обширность фотического слоя (судя по прозрачности воды), первичная продукция в них невелика и соответствует олиготрофному уровню продуктивности. В середине лета в водной толще этих озер регистрировалась температурная стратификация, однако содержание растворенного кислорода снижалось в гипolimнионе очень не-

значительно (рис. 7). Сходные физико-химические условия наблюдались в оз. Вишки и Лукнас, но по величине первичной продукции они соответствуют мезотрофному уровню. Представители следующей группы озер – Ростовское, Заболотниеку и Ата – по характеру перемешивания водных масс также относятся к димиктическому типу, но в период летней стагнации в гипolimнионе этих водоемов отмечался дефицит растворенного кислорода, а вода имела повышенную до 70° цветность и слабокислую (рН 6.2–6.7) реакцию [Дзюбан, 1985]. По комплексу трофических характеристик, в том числе по численности бактериопланктона и его деструкционной активности (рис. 7), они приближаются к водоемам мезо-евтрофного уровня продуктивности [Даукшта, 1969, Саралов, Даукшта, 1988].

Остальные из озер Латвии – Разнас, Стропу, Кивренка, Доткас – весьма мелководны (табл. 1) и благодаря этому схожи по гидрологическому режиму, а водная толща в них постоянно перемешивается. Первые три озера относятся к голомиктическому типу, оз. Доткас – к полимиктическому, так как в периоды безветренной жаркой погоды, благодаря имеющимся на дне холодным ключам, в нем происходит быстрая, но кратковременная стратификация воды. Однако по продукции фитопланктона эти водоемы резко различаются.

Так в высокеевтрофном оз. Доткас, где фотическая зона простирается практически до дна, интенсивность фотосинтеза фитопланктона у поверхности достигала летом 1.5–3 мг С/(л сут), а в дистрофном оз. Кивренка, расположенном среди верховых болот, суточная первичная продукция составляла в это же время лишь 0.01 мг С/л.

Крупные озера Разнас и Стропу по совокупности трофических характеристик – интенсивности фотосинтеза фитопланктона (табл. 11), который в середине лета составлял 0.12–0.25 мг С/(л сут), по численности и деструкционной активности бактериопланктона (рис. 7) – соответствуют водоемам мезотрофного уровня. Однако оз. Разнас является охраняемым природным объектом, а оз. Стропу находится в черте крупного города Даугавпилс и испытывает повышенную антропогенную нагрузку [Дзюбан и др., 1989в].

Следует также отметить, что оз. Доткас в разные фазы своего полимиктического режима весьма различается по физико-химическим и биологическим характеристикам водной массы (рис. 7 а, б). Поэтому результаты исследований, протекающих в его отложениях деструкции и цикла метана, рассматриваются для каждой фазы отдельно.

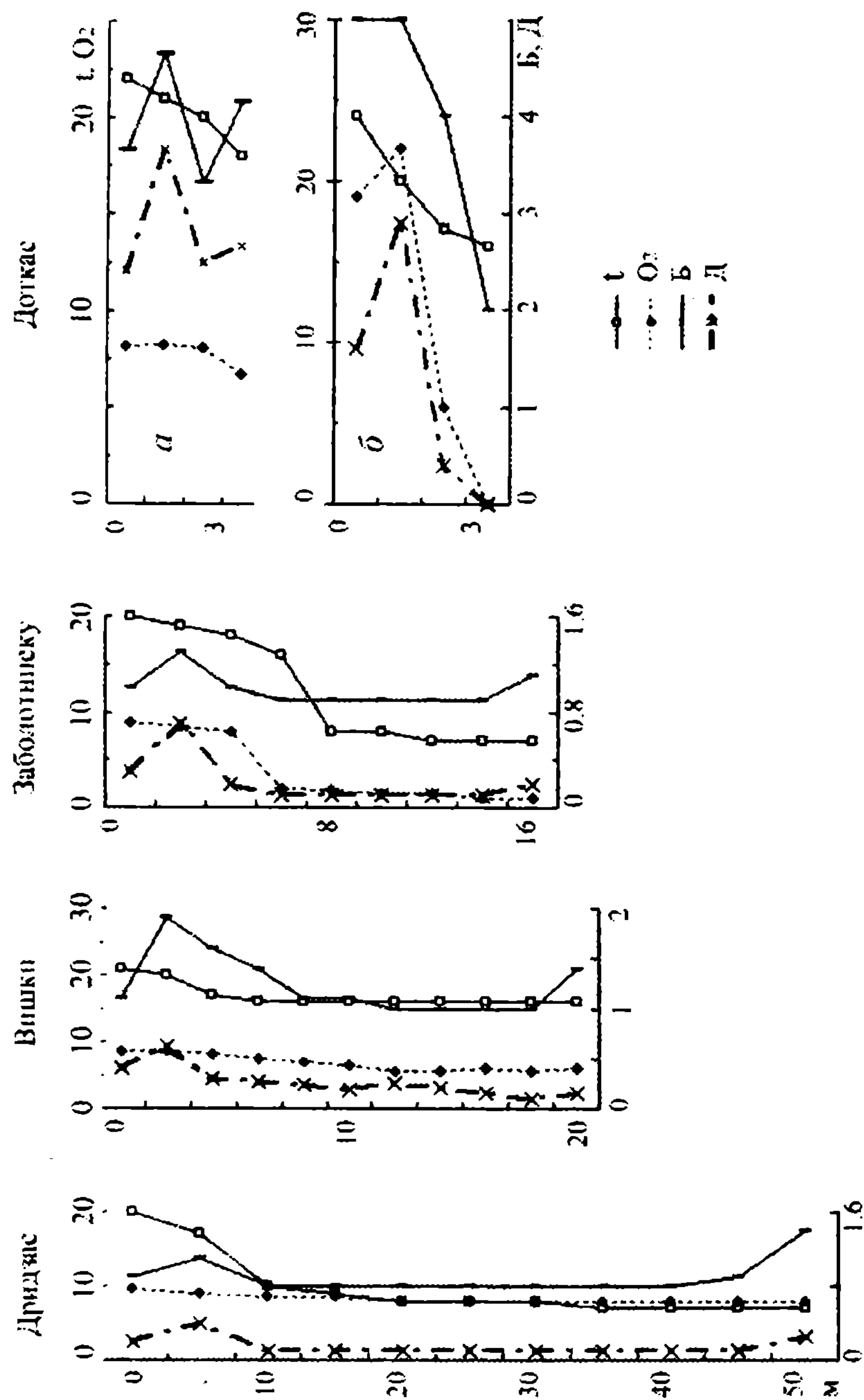


Рисунок 7. Вертикальное распределение в воде разнотипных озер Латвии (летние периоды 1975 и 1985–1987 гг.) температуры (t, °C), кислорода (O₂, мг/л) бактериопланктона, (Б, 10⁶ кл/мл), деструкции ОВ (Д, мг С/(л сут). Оз. Доткас при гомотермии (а) и стратификации (б).

Донные отложения. Гидролого-гидрохимические и продукционные особенности водоемов находят прямое отражение в структуре и свой-

ствах их донных отложений, которые в обследованных озерах Латвии отличались большим разнообразием (табл. 12).

Таблица 12

**Физико-химическая характеристика поверхностных слоев
донных отложений озер Латвии в летний период**

Озера	Учас - ток*	Описание грунта	Eh, mV 0-2/2-5 см	C _{орг} , г/дм ³	C _{усв} , %, C _{орг}	C/ N	S/SO ₄ ⁻² , г/дм ³
Дридзас	Лт	Глинистый песок	180/20	3.1	20	15	–
Там же	Пр	Глинистый ил	120/60	9.1	10	23	16
Бригенес	Пр	То же	110/–	10	14	14	18
Разнас	Лт	Глина	90/0	9.9	7	20	–
Там же	Пр	Мелкодет- ритный ил	100/0	12	13	13	12
Ата	Пр	Водоросле- вой ил	–	14	–	9	–
Вишки	Лт	Глинистый песок	90/-30	6.1	14	13	–
Там же	Пр	Мелкодет- ритный ил	80/10	8.5	13	17	18
Стропу	Лт	Слабоза- иленный песок	180/–	6.2	21	15	–
Там же	Пр	Грубодет- ритный ил	55/0	15	26	12	35
Лукнас	Пр	Глинистый ил	110/0	12	12	15	16
Ростовка	Пр	Торфяни- стый ил	–	18	–	26	–
Заболотниеку	Лт	Заиленный песок	–	5.9	10	–	–
Там же	Пр	Торфяни- стый ил	–	26	12	20	–
Доткас	Лт	Темный песок	40/-20	16	14	–	40
Там же	Пр	Черный ил	10/-115	20	26	8	75
Кивренка	Пр	Масса сфагнома	–	30	7	50	–

*Примечание. Лт – литораль, Пр – профундаль. C/N – соотношение C_{орг} и N_{обш}.

На различных участках озерные осадки не однородны. Так, в котловинах глубоководных олиготрофных оз. Дридзас и Бригенес преобладают глинистые илы с высокими показателями зольности и объемного веса, где концентрация органического углерода и общего азота не превышала 9–10 и 0.4–0.7 мг/см³ сырой пробы соответственно. В профундали голомиктических мезотрофных озер накапливаются мелкодетритные и водорослевые илы, которые характеризуются большей влажностью, меньшей зольностью [Дзюбан, 1985] и повышенным содержанием органического вещества. Невысокая величина C/N указывает на поступление в них автохтонного детрита. В стратифицированных мезо-евтрофных оз. Ростовском и Заболотниеку (с подтоком болотных вод) формируются торфянистые илы с содержанием $C_{\text{орг}} \approx 20$ мг/см³ и с высоким соотношением C/N (табл. 12).

Максимальная концентрация $C_{\text{орг}}$ отмечена в отложениях озер Доткас и Кивренка, где она достигала 20–30 мг/см³ или ~ 50% сухой навески. Однако состав органического комплекса в них различен. Черные водорослевые илы евтрофного оз. Доткас обогащены азотистыми соединениями и C/N в них составлял около 7–8. В дистрофном же оз. Киврека на дне накапливается слаборазложившаяся торфянистая масса, где C/N достигает 50.

В прибрежье водоемов обычно формируются песчанистые или глинистые литоральные грунты. В олиготрофных и голомиктических мезотрофных озерах на них приходится до 30–40% ложа, в других – незначительная береговая полоса. Таким грунтам свойственны большая плотность и низкое содержание органических веществ (табл. 12). В летний период эти участки постоянно аэрируются и прогреваются.

Гидродинамические и трофические особенности озер влияют также и на Red/Ox условия в отложениях, которые определяют пути функционирования илового бактериального сообщества. Так, в окисленных грунтах литорали и котловин олиготрофных озер показатели Eh, как правило, было выше +60. А темные илы котловин продуктивных водоемов отличались низкими значениями Eh, даже при наличии в придонных слоях воды растворенного кислорода (оз. Доткас) (рис. 7, табл. 12).

Различная обеспеченность донных отложений ОВ и влияние других экологических факторов обуславливают различия в численности и составе их микробного населения. Плотность бактериобентоса профундали Латвийских озер колебалась в пределах $0.7\text{--}2.3 \times 10^9$ кл./см³ сырого ила и соответствует трофическому уровню водоемов. В большинстве литоральных грунтов ОКБ одинаково низко (табл. 13). Лишь в зарастающих макрофитами мелководьях (оз. Вишки) ОКБ в заилен-

ном песке достигало в период исследований 2.2×10^9 кл./см³, не уступая глубоководным илам.

Распределение в грунтах микроорганизмов отдельных групп также неоднородно. Аэробные сапрофитные бактерии многочисленны в богатых лабильным ОВ отложениях продуктивных перемешиваемых озер и большая часть из них находилась в вегетативном состоянии. В грунтах олиготрофных и близких к ним по продуктивности мезотрофных водоемов численность сапрофитных бактерий ниже, а доля спор значительно выше. Минимум этих бактерий был отмечен в торфянике дистрофного оз. Кивренка, где в период наблюдений половина из них приходилась на споры (табл. 3).

Таблица 13

Численность бактерий в поверхностных слоях донных отложениях озер Латвии в летний период, кл./см³ сырого ила

Озера	Участок	ОКБ, ×10 ⁹	СБ, ×10 ³	МКБ, ×10 ³	СРБ, ×10 ³	МГБ, ×10 ³
Дридзас	Лт	0.71	68	—	0.2	0
Там же	Пр	0.86	117	10	1.0	0
Бригенес	Пр	1.29	95	100	1.3	0
Разнас	Лт	0.86	400	—	0.6	0.1
Там же	Пр	1.14	110	100	1.2	0.1
Ата	Пр	1.18	100	100	1.8	1.3
Вишки	Лт	2.20	765	—	2.7	0
Там же	Пр	2.20	5300	1700	3.0	0
Стропу	Лт	0.86	290	18	—	—
Там же	Пр	2.05	420	400	—	—
Лукнас	Пр	2.07	160	10	0.7	1.4
Ростовское	Пр	2.30	100	10	4.0	1.2
Заболотниеку	Лт	0.86	85	0.1	1.7	0
Там же	Пр	1.00	1100	10	3.0	6.2
Доткас	Пр	1.94	850	2100	1.0	0.2
Кивренка	Пр	0.57	10	1	0	0

Примечание. Обозначения, как в табл. 9 и 12.

Численность в отложениях мицеллярных грибов, как правило, не превышает 30×10^3 диаспор/см³, что для большинства озер составляет лишь 2–10% от количества сапрофитных бактерий. В озерах с подтоком болотных вод, как Ростовское, Заболотниеку и Лукнас, это соотношение достигало 40–55%. В торфянике же дистрофного оз. Кивренка количество высеваемых на сусло-агаре грибов было вдвое выше содержания вегетативных клеток сапрофитных бактерий (табл. 13).

Среди анаэробного сообщества наиболее массовыми оказались маслянокислые бактерии из рода *Clostridium*. Эти бактерии, обнаруженные во всех типах грунтов и на всех участках озер, сбраживают широкий спектр простых и сложных углеводов и являются первичным звеном анаэробного распада растительных остатков. Особенно много клостридий было выявлено в черных водорослевых илах евтрофного оз. Доткас (более 2.1×10^6 кл./см³), а также в отложениях профундали мезотрофных озер Разнас, Ата, Вишки, органический комплекс которых формируется (судя по соотношению C/N) за счет автохтонного детрита. В минерализованных грунтах литорали и в торфянистых осадках численность маслянокислых бактерий колебалась в пределах $0.1-10 \times 10^3$ кл./см³.

Сульфатредуцирующие и метанобразующие бактерии, представляют следующее за клостридиями звено бактериоценоза, ведущего анаэробный распад органических соединений. Численность микроорганизмов этих групп в отложениях обследованных водоемов невысока (табл. 13). Развитие сульфатредукторов тормозится, по-видимому, низкой концентрацией сульфатов (табл. 12), что свойственно озерам Латвии [Даукшта, 1969], а в голомиктических озерах их развитие тормозится также постоянной аэрацией грунтов. Поэтому даже в профундали водоемов с кислородной стратификацией количество этих бактерий не превышало 3–4 тыс. кл./см³. Метаногены более требовательны к окислительно-восстановительным условиям и к обеспеченности доступными ОВ. Лишь в илах оз. Заболотниеку с анаэробным гипolimнионом численность метанобразующих бактерий составляла 6.2×10^3 кл./см³ сырой пробы.

В распаде органических соединений, поступающих в донные отложения, в большей или меньшей степени, прямо или косвенно участвует весь разнообразный бактериоценоз илов. Однако в каждом озере, а порой и на разных участках одного водоема, условия жизнедеятельности для различных групп бактерий, населяющих илы, бывают не одинаковы.

Потребление бентосным сообществом растворенного кислорода происходит в основном за счет дыхания аэробного бактериобентоса [Carey, Energetics, 1967; Edberg, 1975], отражая его деструкционную активность. Однако возможны траты кислорода на чисто химические окислительные реакции и их необходимо учитывать [Дзюбан, 1977а; 1987а]. Исследования показали, что химическое потребление О₂ в различных отложениях колебалось в пределах 6–32%, а в некоторых, как торфяники оз. Кивренка и литоральные пески – в период исследований даже не регистрировалось (табл. 14).

Таблица 14

**Деструкция органического вещества в донных отложениях
озер Латвии в летний период**

Озера	Участок	ХПК, % от общего	ТА, мг С (дм ³ сут)	Валовая деструкция, г С/(м ² сут)			СР, мг S/(дм ³ сут)
				общая (D _{обш})	аэробная (D _а)	анаэробная (D _{ан})	
Дридзас	Лт	11	0.4	0.75	0.75	0	–
Там же	Пр	25	9.7	0.21	0.11	0.1	0.003
Бригенес	Пр	20	6.3	0.21	0.13	0.8	0.01
Разнас	Лт	0	0.6	0.07	0.06	0.01	–
Там же	Пр	6	4.7	0.35	0.14	0.21	0.007
Ата	Пр	32	4.6	0.3	0.13	0.17	–
Вишки	Лт	28	3.2	0.22	0.17	0.05	–
Там же	Пр	18	9.6	0.55	0.19	0.36	0.02
Стропу	Лт	10	0.5	0.09	0.08	0.01	–
Там же	Пр	7	16	0.3	0.14	0.16	0.07
Лукнас	Пр	13	6.1	0.48	0.37	0.11	0.02
Ростовское	Пр	25	–	0.26	0.1	0.16	–
Заболотниеку	Лт	0	1.1	0.13	0.07	0.06	–
Там же	Пр	–	27	0.52	0	0.52	–
Доткас-1 *	Пр	24	52	1.19	0.45	0.74	0.09
Доткас-2	Лт	11	2.8	0.8	0.34	0.46	0.05
Там же	Пр	–	31	2.64	0	2.64	0.11
Кивренка	Пр	0	0.4	0.05	0.04	0.01	–

Примечание. * Доткас – 1 – период перемешивания вод, Доткас – 2 – период стратификации; ТА – темновая ассимиляция СО₂, СР – сульфат-редукция. Остальные обозначения, как в предыдущих таблицах

Понимание путей потребления илами кислорода позволило выполнить корректные расчеты аэробной деструкции ОВ в отложениях озер Латвии. В июле она составляла 0.04–0.45 г С/(м² сут). Минимальной D_{аэр} оказалась в торфянике оз. Кивренка, где преобладают лигниногумусовые фракции ОВ, а максимальной – в богатых C_{гтв} илах оз. Доткас при ветровом перемешивании водной толщи. В такие периоды вода насыщается кислородом и аэробное бактериальное сообщество илов быстро активизируется (оз. Доткас – 1).

Анаэробная деструкция регистрировалась во всех озерах и грунтах, хотя ее интенсивность значительно колебалась. Максимальной она оказалась в профундальных илах во время кратковременных периодов

стратификации водной толщи (оз. Доткас – 2). В это время распад органических веществ протекал исключительно за счет деятельности анаэробных бактерий и достигал $2.6 \text{ г С}/(\text{м}^2 \text{ сут})$. Весьма энергично анаэробные процессы шли и в других илах с низким Red/Ox (табл. 14). В минерализованных и аэрируемых литоральных грунтах, а также в торфянике дистрофного оз. Кивренка анаэробный распад не превышал $0.01\text{--}0.06 \text{ г С}/(\text{м}^2 \text{ сут})$.

Совокупная оценка деятельности бактериобентоса в распаде органического вещества, или общая деструкция ($D_{\text{общ}}$ по выделению CO_2), складывается из двух потоков – аэробного и анаэробного. Как показали исследования, интенсивность, локализация и соотношение этих потоков, а также результирующая величина распада ОВ находятся в зависимости от ряда экологических факторов.

Максимальная общая иловая деструкция отмечается в водоемах двух типов, где сочетание экологических условий, определяющих активность бактериального сообщества, различно. Первая группа – высокотрофные озера с богатыми $\text{C}_{\text{усв}}$ аноксичными илами, как оз. Доткас – 2 и Заболотниеку, где регистрировался мощный, но исключительно анаэробный распад ОВ. Вторая группа – неглубокие продуктивные озера с аэрируемой водной толщей, как Вишки, Лукнас и в особенности Доткас – 1, где деструкция органического вещества шла равно энергично обоими путями. Обеспеченность легкоусвояемым автохтонным детритом, аэрация и прогрев отложений способствуют образованию и активному функционированию в этих водоемах сложного бентосного бактериоценоза. Самый поверхностный слой илов занимает многочисленное аэробное сообщество, которое интенсивно поглощает кислород и способствует созданию в более глубоких слоях условий для активной жизнедеятельности анаэробных бактерий.

В профундальных илах остальных олиготрофных и мезотрофных водоемов общая деструкция ОВ обычно в 1.5–2.5 раза ниже максимальной. Это обусловлено, в первую очередь, весьма малым запасом лабильного органического вещества, а также окислительными Red/Ox условиями, при которых потенциал анаэробного бактериального сообщества не может быть реализован полностью.

Минимальной общая деструкция оказалась в грунтах литоральных участков ряда водоемов и в отложениях дистрофного озера Кивренка. Недостаток органического вещества в песчанистых грунтах и перегруженность торфяника трудноусвояемыми фракциями обусловили здесь общее слабое развитие бактериобентоса и низкую интенсивность как аэробных, так и анаэробных процессов (табл. 14).

Пространственная структура донных отложений во многих озерах неоднородна и, как правило, выходит за рамки традиционной схемы литораль – профундаль. Поэтому в некоторых озерах Латвии со сложным рельефом донного ложа были проведены более подробные исследования. Анализ результатов на полуразрезе по глубоководному олиго-мезотрофному оз. Дридзас показал, что микробные процессы распада ОВ и трансформации CH_4 протекали в грунтах весьма неравномерно. Несмотря на относительную монотонность физико-химических условий и постоянную аэрацию дна, были обнаружены зоны – зарастающая литораль (3 м) и участок ложа перед свалом в котловину (глубина 20–30 м), где происходила значительная активизация не только аэробного, но и анаэробного бактериобентоса (рис. 8).

Так, в прибрежной кромке промытых песков интенсивность распада ОВ, как отмечалось и ранее [Дзюбан, 1983], минимальна. Однако уже на глубине 3-х м, где благодаря гидродинамическим особенностям водоема концентрируются остатки высшей водной растительности, она возрастала в 2.5 раза за счет резкой интенсификации анаэробных процессов. Второй значительный подъем общей деструкции был обнаружен на глубине 30 м перед свалом в котловину, где в аэрируемых, но обеспеченных $\text{C}_{\text{орг}}$ и $\text{C}_{\text{усв}}$ илах [Дзюбан, 2004б] также преобладал анаэробный распад.



Рисунок 8. Динамика процессов деструкции ОВ (Д) в донных отложениях различных участков оз. Дридзас (июль 1986 г.) на разрезе от побережья до котловины. 1 – общая Д, 2 – аэробная Д, 3 – анаэробная Д.

Помимо подробных исследований деструкции ОВ, в грунтах измерялись также интенсивности процессов темновой ассимиляции CO_2 и сульфатредукции. Первый из них колебался весьма сильно, достигая

экологически значимых величин в богатых C_{ycb} илах с пониженным Red/Ox (табл. 12), а второй оказался повсеместно низок (табл. 14).

Протекающий в донных отложениях распад органического вещества является звеном общего процесса его трансформации, однако попытки оценить экологическую роль деструкции в илах единичны [Драбкова, 1981]. При сопоставлении данных по деструкции в воде $D_{вод}$ (рис. 7) и по $D_{общ}$ в грунтах, рассчитанных по профилям, становится очевидной бо́льшая значимость деструкции в илах. В летний период $D_{общ}$ составляла в глубоких стратифицированных озерах 14–17% от суммарной D в воде и илах, в перемешиваемых мезотрофных – 22–23%, а в дистрофном оз. Кивренка более 50% [Дзюбан, 1985].

Озера Эстонии и Литвы – группа димиктических водоемов, обследованных в летние периоды 1977–1978 и 1985–1987 гг.

Озера Эстонии расположены в лесистой юго-восточной части республики между моренными грядами, перемежающимися заболоченными низинами. Влияние ландшафта на озера весьма существенно, что особенно заметно по данным изучения дистрофного оз. Пиккаярв и хтонио-евтрофного Мустьярв, где воды имеют высокую цветность и кислую реакцию (табл. 15).

Евтрофное димиктическое оз. Друкшай – крупнейшее в бассейне р. Дисна – расположено на холмисто-моренном рельефе в северо-восточной части Литвы. На его берегу была построена Игналинская АЭС, техногенные воды которой сбрасывались в глубокий залив, ставший специфическим водоемом [Пашкаускас, 1986]. В результате температура вод залива летом при работающей АЭС была на 5–10° выше, чем в поверхностных слоях озера, что сказывалось на его трофических показателях (табл. 15).

В озерах Эстонии максимум активности фитопланктона приходился на слои 1–2 м, а в водах литовского оз. Друкшай иногда регистрировались два пика интенсивности фотосинтеза [Саралов, Пашкаускас, Дзюбан и др., 1988; Дзюбан, 2002].

Во всех озерах этой группы к середине лета наблюдалась температурная и кислородная стратификация, однако с рядом особенностей в отдельных водоемах. В наиболее продуктивных оз. Лиоярв и Друкшай растворенный O_2 исчезал задолго до дна и в водной толще формировался мощный анаэробный гипolimнион. В остальных – содержание кислорода снижалось плавно, но у дна его концентрация была различна (рис. 9). В дистрофном оз. Пиккаярв и Тивера сохранялись микроаэрофильные условия (O_2 около 3–5 мг/л), а в оз. Мустьярв в различные летние съемки состояние придонных слоев воды колеба-

лось от микроаэробного до анаэробного [Саралов, Дзюбан, Крылова, 1980а; Дзюбан, 2002а; 2003а).

Таблица 15
Общая и продукционная характеристика озер Эстонии и Литвы
в летний период (1977–1978, 1985–1987 гг.)

Озера	Уровень трофии	Мик-тич-ность	Z, м	pH	Цв, градусы	Ф	Д
						мг С/(л сут) в фотическом слое	
Тивера	Мезо	Ди-М	2.2	7.1–8.3	65	0.86	0.29
Пиккаярв	Дис	«–»	0.9	5.5–5.9	240	0.03	0.07
Мустъярв	Х-Ев	«–»	0.8	4.8–5.2	300	1.1	1.2
Линоярв	Г-Ев	«–»	0.9	6.2–9.5	20	1.4–2.2	1.1–1.5
Друкшай	Ев	«–»	3.7	6.8–9.5	10	0.8–1.4	0.4–0.8
Залив ИгАЭС	Г-Ев	Голо-М	0.6	9.5	–	1.8	1.6

Примечание. Обозначения, как в табл. 6 и 11.

В высокопродуктивных озерах Друкшай и особенно Линоярв, была зарегистрирована специфическая вертикальная динамика деструкции бактериопланктона [Саралов, Пашкаускас, Дзюбан, 1988; Дзюбан, 2002а]. В отличие от других водоемов Прибалтики второй пик деструкции, располагавшийся над самым анаэробным гипolimнионом, был в некоторые периоды немногим ниже, чем обычный – эпилимниальный (рис. 9). Это возможно при мощном притоке со дна продуктов распада, в частности, метана [Горленко и др., 1977; King, 1992].

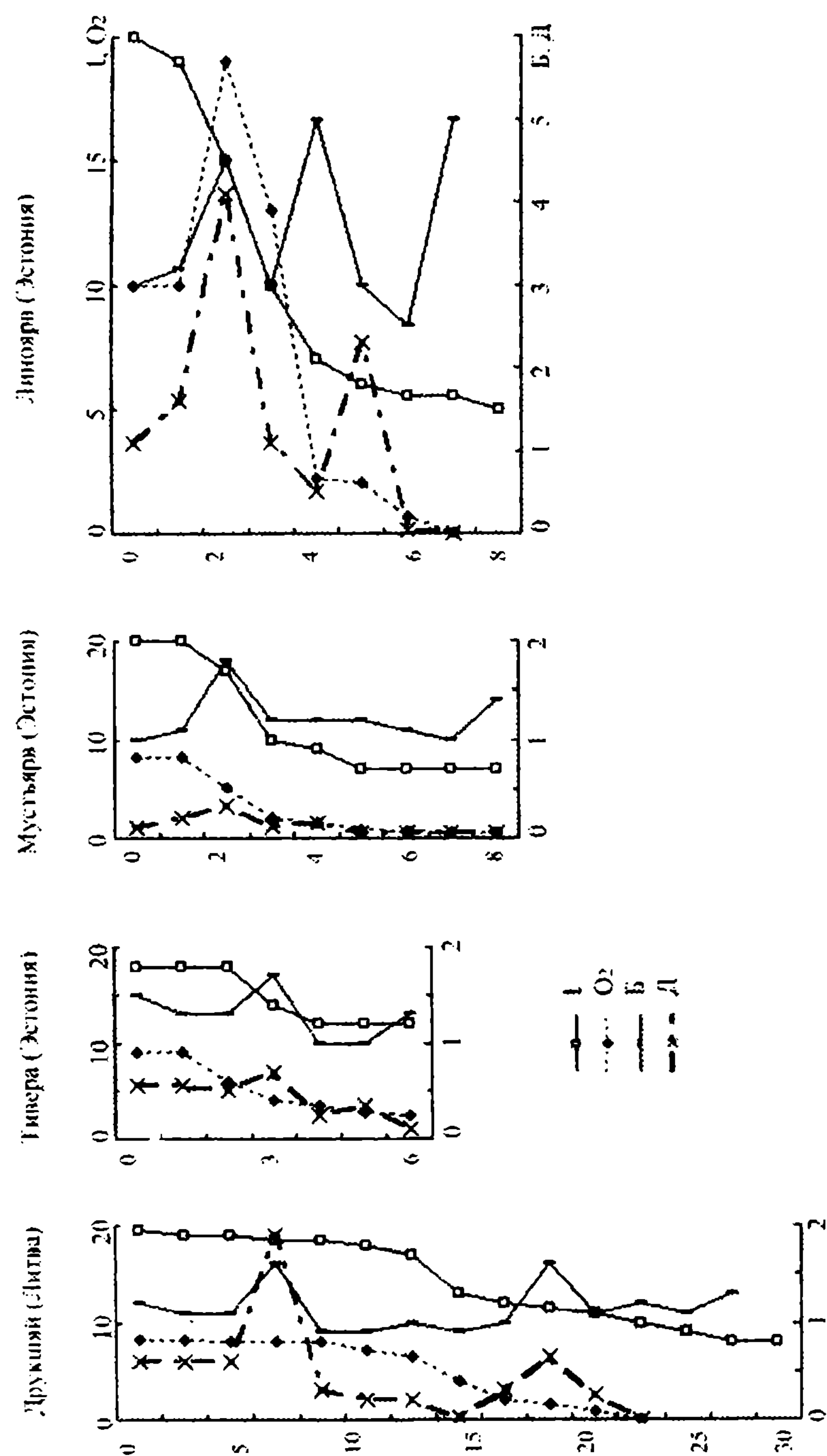


Рисунок 9. Вертикальное распределение в воде разнотипных озер Эстонии и Литвы (июль 1986 г.): температуры (t , °C), кислорода (O_2 , мг/л), бактериопланктона (B , 10^6 кл/мл), деструкции ОВ (D , мг С/(л сут)).

Донные отложения озер Эстонии, сформировавшиеся под сильным влиянием ландшафта, имеют общие черты и характеризуются обилием

торфянистых частиц. Котловина же гипертрофного оз. Линоярв заполнена светлым газирующим илом.

Грунты оз. Друкшяй иные. В профундали это – черный детритный ил, в литорали – промытые или слабозаиленные пески, а в заливе Игналинской АЭС – техногенные вязкие осадки с резким запахом (табл. 16).

Таблица 16
Физико-химическая характеристика поверхностных слоев донных отложений озер Эстонии и Литвы в летний период

Озера	Уча сток	Описание грунта	Eh, mV (0-2/2-5 см)	C _{орг} , г/дм ³	C _{усв} , % C _{орг}	C/N	S/SO ₄ ⁻² , мг/см ³
Тивера	Пр	Глинисто-торфянистый ил	60/-10	12.6	15	14	11
Пик-каярв	Лт	Торфяник	–	10.3	8	15	–
Там же	Пр	Торфянистый ил	–	16.3	9	16	60/-
Мустъярв	Лт	Торфяник	90/-10	10.5	9	18	–
Там же	Пр	Торфянистый ил	-20/-	9.3	10	13	40/- 40
Линоярв	Лт	Грубодетритный ил	60/-40	6.2	14	9	10
Там же	Пр	Водорослевой ил	-220/-	9.3	22	6	8.5
Друкшяй	Лт	Слабозаиленный песок	210 / –	2.8	12	–	–
Там же	Пр	Мелкодетритный ил	-40/- 140	9.8	21	9	30
Залив ИгАЭС	Пр	Черный ил с резким запахом	60/-110	11.4	14	12	120

Примечание. Обозначения участков, как в табл. 12.

Во всех озерах донные отложения профундальных участков отличались низкими значениями Eh – от слабо восстановленных торфяников, до глубоко восстановленных черных и газирующих илов. Концентрация органического углерода во всех илах оказалась достаточно велика. Но содержание в них C_{усв} и величина C/N значительно варьировали, указывая на различные источники поступление ОВ – автохтонный или аллохтонный (табл. 16).

В прибрежье обычно формируются песчанистые или глинистые литоральные грунты. Однако в озерах Эстонии и в прибрежье преобладают торфяники или в разной степени переработанные части макрофитов. Red/Ox условия в таких грунтах варьировали от слабо окисленных до слабо восстановленных. Содержание лабильных веществ в них, как правило, невелико, но хороший прогрев и обеспеченность кислородом, а также постоянный принос аллохтонных ОВ с берегов создают в подобных зонах хорошие условия для деструкционной деятельности бактериального населения [Дзюбан, 1985; 1989а; Дзюбан, Косолапов, 1992]. Концентрация сульфатов в илах оказалась в целом низкой и лишь в техногенных осадках содержание S/SO₄ достигало 120 мг/см³ (табл. 16).

Содержание и состав ОВ в донных отложениях, а также другие экологические факторы обуславливают различия в численности и составе их бактериального населения. Общее количество бактериобентоса в профундали озер Эстонии и Литвы оказалось выше, чем в водоемах Латвии, варьируя в пределах 1.9–9.2×10⁹ кл./см³ сырого ила, что соответствует более высокому в большинстве из них трофическому уровню. В литоральных торфянистых грунтах ОКБ также было достаточно велико, лишь в песках открытого прибрежья оз. Друкшяй оно не превышало 0.6×10⁹ кл./см³ (табл. 17).

Таблица 17

Численность бактерий в поверхностных слоях донных отложений озер Эстонии и Литвы в летний период, кл/см³ сырого ила

Озера	Участок	ОКБ, ×10 ⁹	СБ, ×10 ⁴	МКБ, ×10 ⁴	МГБ, ×10 ³	СРБ, ×10 ³
Тивера	Пр	1.9–2.1	20	110	1.4	1.2
Пиккаярв	Лт	2.2	12	1	–	–
Там же	Пр	5.4	105	14	–	–
Мустъярв	Лт	2.9	7	8	–	–
Там же	Пр	3.1–4.8	20–50	11–75	1.2	0.7
Линоярв	Лт	2.9	120	180	2.5	0.1
Там же	Пр	4.9–9.2	30–40	90–700	100	1
Друкшяй	Лт	0.6	5	0.6	–	–
Там же	Пр	1.9–3.1	70–160	20–200	1.3–25	7
Залив ИгАЭС	Пр	4.3	670	750	2.9	100

Примечание. Обозначения как в табл. 9 и 12.

Распределение в грунтах микроорганизмов отдельных групп бактерий-деструкторов соответствовало обеспеченности лабильными ОВ и Red/Ox условиям.

В прибрежных грунтах преобладали аэробные сапрофитные бактерии, численность которых колебалась в зависимости от содержания ОВ в пределах $5-120 \times 10^4$ кл./см³. В илах профундали большинства озер наиболее многочисленными оказались маслянокислые бродильщики $11-700 \times 10^4$ кл./см³, а в осадках оз. Друкшяй и особенно в газифицирующих отложениях гипертрофного оз. Линойярв очень велико было количество метаногенов, достигавших $25-100 \times 10^4$ кл./см³. Численность сульфатредуцирующих бактерий в большинстве грунтов была низкой и лишь в техногенных осадках залива Игналинской АЭС они достигали 100×10^3 кл./см³ (табл. 17). Последнее в целом отражает не только колебания в обеспеченности осадков доступными ОВ, но также наличие пула растворимых сульфатов.

Как уже было отмечено выше, Red/Ox потенциал в основной части донных отложений обследованных озер Эстонии и Литвы, вследствие комплекса эколого-ландшафтных особенностей, низок. Поэтому интенсивность аэробных процессов в них оказалась ниже, чем в водоемах Латвии, несмотря на более высокие в целом показатели общей численности бактериобентоса и запаса $C_{орг}$. После поправки на химическое поглощение O_2 , которое варьировало от 0 до 22%, размах аэробной деструкции ОВ в них составил 0.015–0.23 г С/(м² сут). Минимум отмечался в литоральных грунтах дистрофного оз. Пиккаярв и прибрежных песках оз. Друкшяй, максимум – в аэрируемых илах профундали оз. Тивера (табл. 18).

Анаэробная деструкция отмечалась во всех озерах, что отражает благоприятную экологическую обстановку для доминирующих в отложениях анаэробных сообществ. Исключением были литоральные грунты в оз. Пиккаярв и Друкшяй, где она была весьма низкой (табл. 18). В профундальных илах оз. Друкшяй, Линойярв и осадках залива Игналинской АЭС интенсивность анаэробного распада оказалась очень высокой, достигая 0.9–2.4 г С/(м² сут).

Общая иловая деструкция в основной части отложений озер Эстонии и Литвы составила 0.2–2.6 г С/(м² сут) с максимумом в илах гипертрофных водоемов – оз. Линойярв и залива ИгАЭС. В озере распад органических соединений протекал исключительно анаэробным путем, а в заливе, осадки которого при турбулентном перемешивании воды постоянно пополняются растворенным кислородом, минерализация шла за счет анаэробных и аэробных процессов. Минимальной общая деструкция ОВ была, как и следовало ожидать, в литоральных грунтах

дистрофного оз. Пиккаярв и в песках открытого побережья оз. Друкшай (табл. 18).

Таблица 18
Деструкция органического вещества в донных отложениях озер
Эстонии и Литвы в летний период

Озера	Участок	ХПК, % от общего	ТА, мг С/ (дм ³ сут)	Валовая деструкция, г С/(м ² сут)			СР, мг S/ (дм ³ сут)
				общая	аэробная	анаэробная	
Тивера	Пр	17	1.2	0.82	0.23	0.59	0.01
Пик- каярв	Лт	22	–	0.06	0.05	0.01	–
Там же	Пр	10	–	0.23	0.08	0.15	<0.01
Мустъяр в	Лт	5	1.1	0.33	0.17	0.16	–
Там же	Пр	0	–	0.21	0.02	0.19	–
Линоярв	Лт	7	0.7	0.22– 0.39	0.12– 0.19	0.1–0.2	0
Там же	ПР	–	–	1.4–2.1	0	1.4–2.1	< 0.01
Друкшай	Лт	0	0.01	0.05	0.05	< 0.01	–
Там же	Пр	–	0.9	0.8–1.1	0	0.8–1.1	0.03
Залив ИгАЭС	Пр	15	3.2	2.58	0.21	2.37	1.28

Примечание. Обозначения, как в табл. 12 и 14.

Процессы темновой ассимиляции СО₂ и сульфатредукции протекали в озерах Эстонии и Литвы слабо. Лишь в заливе Игналинской АЭС образование Н₂С шло весьма энергично, составляя 1.28 мг S/(дм³ сут).
Для более углубленного изучения особенностей распределения деструкционных процессов по донному ложу разнотипных озер были выполнены исследования по профильным разрезам на озерах Мустъярв (июль 1985 г.) и Друкшай (июль 1986 г.). На первом из них точки отбора проб для экспериментов располагались от побережья до центральной части (рис. 10). На втором – точки для постановки экспериментов, ввиду сложного рельефа дна озера, были расположены по изломанной трассе от западного берега к восточному в залив ИгАС с пересечением в центре озера двух котловин глубиной 30 и 31 м (рис. 11).

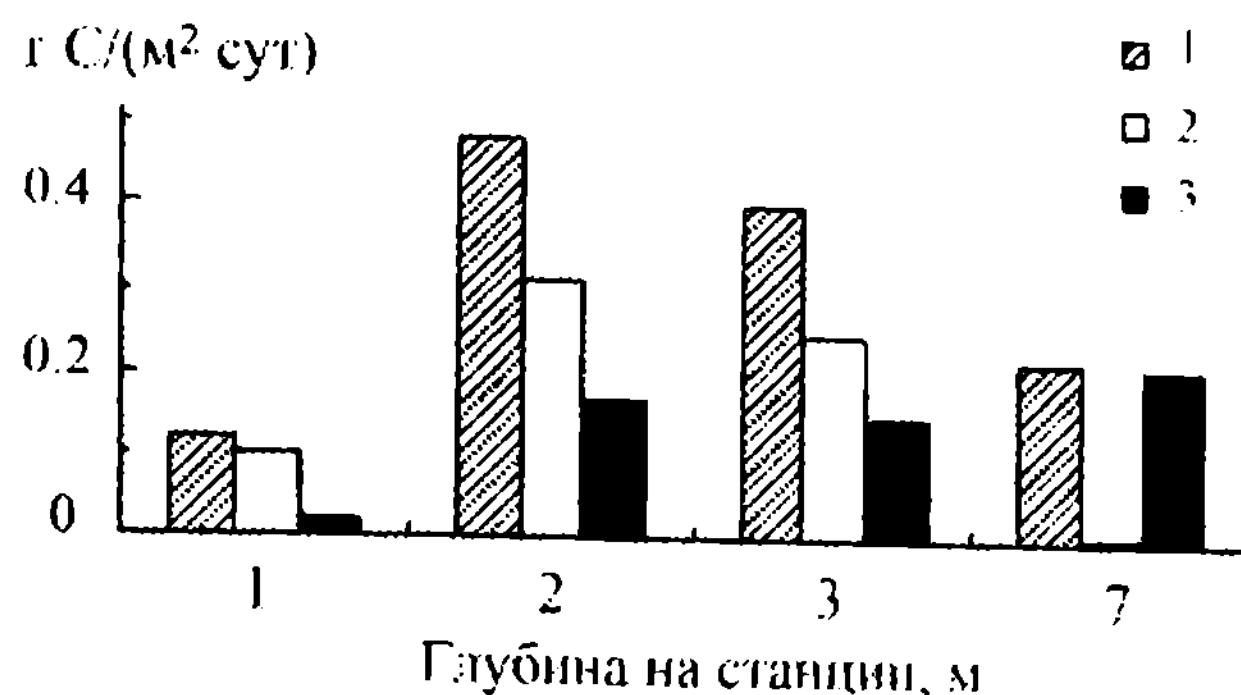


Рисунок 10. Динамика процессов деструкции ОВ (Д) в донных отложениях различных участков оз. Мустьярв (июль 1985 г.) на разрезе от побережья до котловины. Обозначения, как в рис. 8.

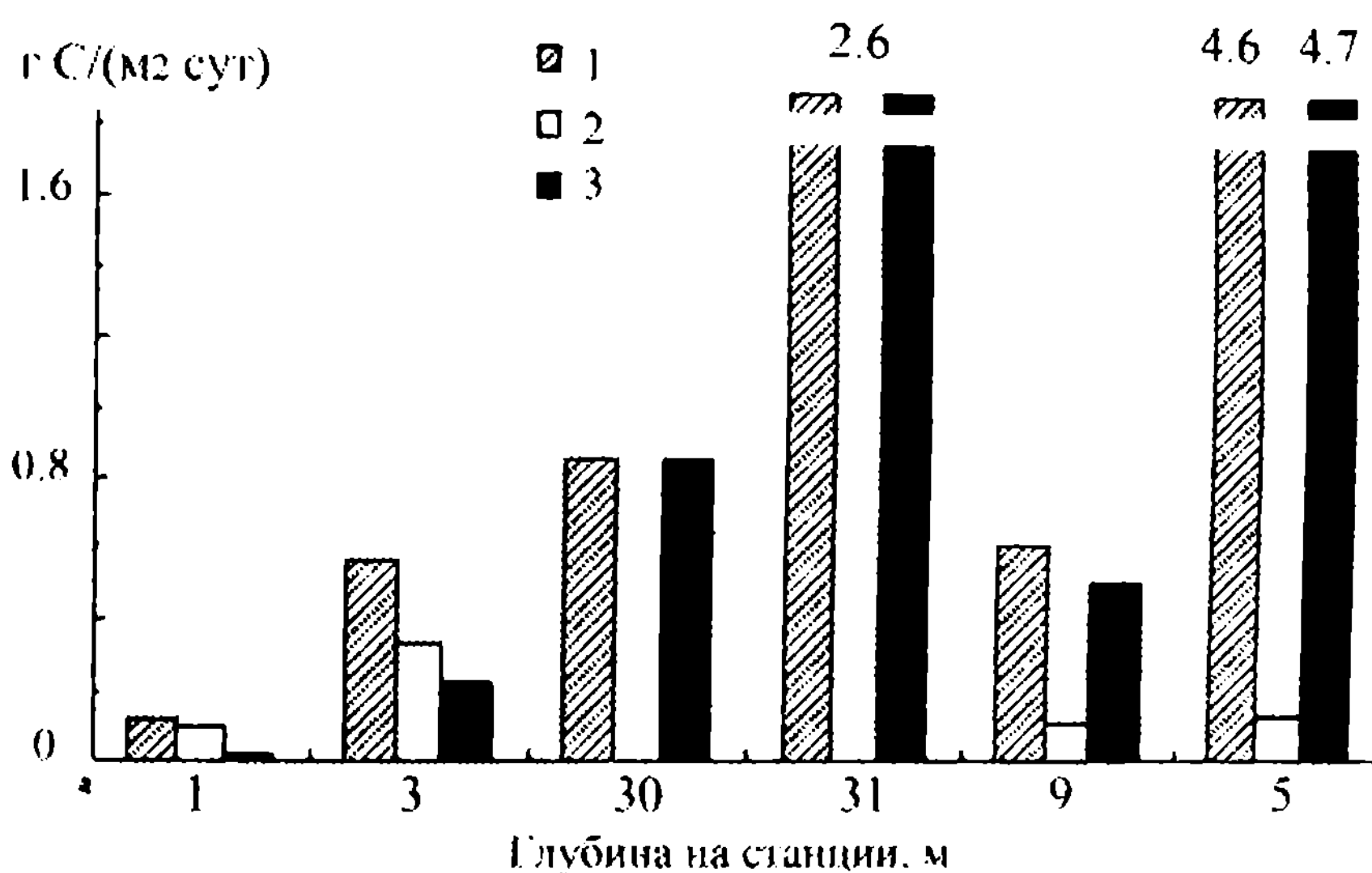


Рисунок 11. Динамика процессов деструкции ОВ (Д) в донных отложениях различных участков оз. Друкшай (июнь 1986 г.) на разрезе от побережья через первую (30 м) и вторую (31 м) котловины до сбросного залива Игналинской АЭС. Обозначения, как в рис. 8.

В оз. Мустьярв минимальная иловая деструкция отмечалась в прибрежном торфянике, что регистрировалось и в предыдущих исследованиях [Дзюбан, 1983], а максимальная – на пологом донном склоне непосредственно перед свалом в котловину, где в условиях притока кислорода энергично протекали как аэробные, так и анаэробные процессы (рис. 10).

На разрезе вдоль оз. Друкшай в прибрежной кромке промытых песков интенсивность распада органического вещества была мини-

мальной, затем возрастала за счет сочетания аэробных и анаэробных процессов, и в анаэробных котловинах достигала максимума. Как отмечено ранее [Саралов, Пашкаускас, Дзюбан, 1988], в первой из них с глубиной 30 м деструкция протекает в основном с выделением CO_2 , а во второй котловине (31 м) – с образованием CH_4 .

На участке залива Игналинской АЭС масштабы иловой деструкции также различались. В устьевой части, вдали от зоны выброса технологических вод, распад ОВ ни по масштабу, ни по соотношению процессов, не отличался от такового в озере. В крайней точке, вблизи выбросов, величина общего распада резко возрастала за счет активизации анаэробной деструкции (рис. 11).

5.1.2. Озера центра европейской России

Озера Северо-Двинской водной системы – это цепочка судоходных водоемов, соединяющих бассейны Северной Двины и Волги. Изучение озер Северо-Двинской водной системы проводилось в различные сезоны 1983 г.: в период биологической весны (4–9 июня), во время максимального прогрева водной толщи (10–20 августа) и осенью (29 сентября – 4 октября).

Обследованные водоемы различаются по типу миктичности и уровню трофии [Дзюбан, 1987б]. Их условно можно разделить на три группы. Первая – небольшие голомиктические озера: Благовещенское, Покровское и Кишемское (средняя глубина 1–2.8 м) с плоским рельефом дна, постоянно перемешиваемой водной массой и низкой прозрачностью (табл. 19) из-за большого количества взвесей. Расположенные вокруг водоемов болота оказывают существенное влияние на формирование всего биоценоза и в особенности донных отложений. Вторая – более глубокие димиктические озера: Сиверское, Зауломское, Ферапонтово и Вазеринское, имеющие выраженную профундальную котловину, глубиной от 9 до 26 м, где в период стратификации, как правило, формируется анаэробный гиполимнион. В первых двух озерах прозрачность вод довольно высока – 1.3–1.7 м, в двух других она низкая (табл. 19). Однако причины этого различны. В полигумозном оз. Ферапонтово цветность вод достигает 80–120° хромово-кобальтовой шкалы, а в маленьком оз. Вазеринское вода содержит большое количество взвеси, постоянно взмучиваемой из глинистого дна проходящими судами. Самое крупное из озер Северо-Двинской системы – Кубенское, имеющее площадь 150 км² и среднюю глубину 3 м. Характерная особенность его гидрологического режима – посто-

янное ветровое перемешивание водной толщи в результате чего происходит активная аэрация донного ложа.

Таблица 19

Общая и продукционная характеристика озер Северо-Двинской водной системы (июнь – август – октябрь 1983 г.)

Озера	Уровень трофии	Миктичность	Z, м	pH	Ф	Д
					мг С/(л сут) в фотическом слое	
Кубенское	Мезо	Голо-М	0.7	7.8–8.2	0.03–0.2	0.06–0.3
Благовещенское	Тот же	Так же	0.6	7.9	0.04–0.4	0.02–0.2
Кишемское	Дис	Так же	0.5	6.6	0.05–0.2	0.02–0.1
Вазеринское	Тот же	Ди-М	0.3	–	0.05–0.1	0.02–0.1
Зауломское	Мезо	Так же	1.3	7.6–7.9	0.06–0.2	0.03–0.3
Покровское	Ев	Голо-М	0.7	8.4	0.07–0.8	0.02–0.4
Сиверское	О-Мезо	Ди-М	1.7	7.4–7.9	0.01–0.2	0.01–0.2
Ферапонтово	Х-Ев	Так же	0.6	7.6	0.6	0.3

Примечание. Обозначения, как в табл. 6 и 11.

Основная часть озер Северо-Двинской водной системы относится к среднепродуктивным. Валовая первичная продукция в среднем за вегетационный период 1983 г. составила в них 0.2–0.4 мг С/(м² сут). В наиболее продуктивных озерах – Ферапонтово и Покровское средняя продукция фитопланктона превысила 0.5 г С/(м² сут), что соответствует евтрофному уровню, а в оз. Кишемском, с признаками дистрофирования, она составила лишь 0.13 г С/(м²сут) (табл. 19).

Данные по вертикальной динамике биологических процессов в воде (рис. 12) позволили с большой достоверностью рассчитать интенсивности образования и распада ОВ в водной толще озер. Оказалось, что весной и осенью эти процессы в большинстве из них были сбалансированы с некоторым превышением первичной продукции. В августе же продукция в мелководных озерах превышала деструкцию, а в глубоководных наблюдалась противоположная тенденция.

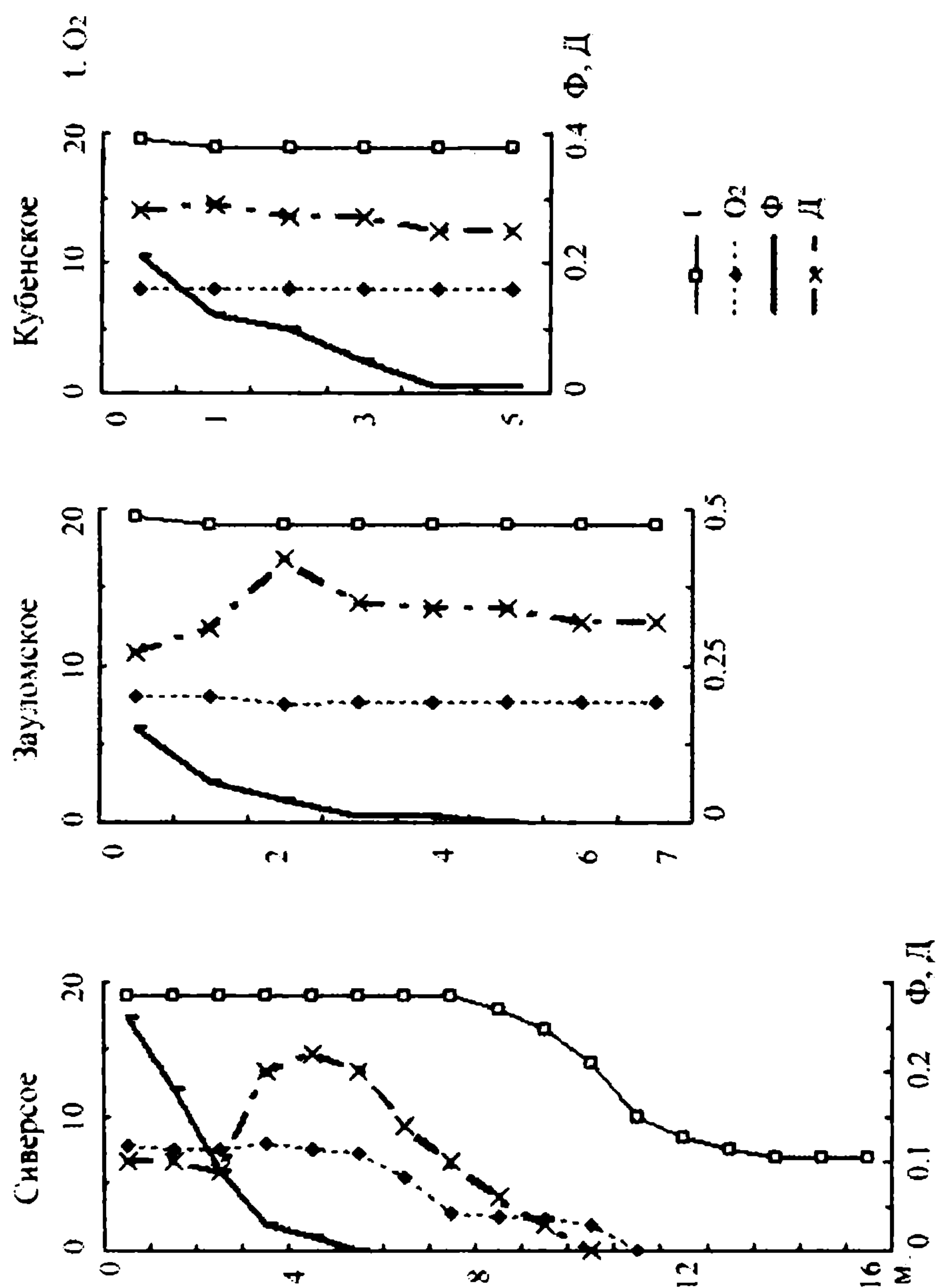


Рисунок 12. Вертикальное распределение в воде разнотипных озер Северо-Двинской водной системы (август 1983 г.): температуры (t , °C), кислорода (O_2 , мг/л), фотосинтеза фитопланктона (Φ) и деструкции ОВ ($Д$), мг С/(л сут).

Формирование структуры донных отложений и физико-химические условия в большинстве водоемов находятся под воздействием болотного стока, особенно в озерах Ферапонтово Благовещенское, Кишемское и Покровское, где имеются грубодетритные и торфянистые илы. В оз. Зауломское и Сиверское сформировались водорослевые илы, а в оз.

Кубенское и Вазеринское – плотные глинистые осадки; в литоральных участках преобладают песчанистые грунты.

Содержание $C_{орг}$ во всех водоемах Северо-Двинской водной системы оказалось высоким (табл. 20). Особенно выделяются по этому показателю высокопродуктивные оз. Благовещенское, Ферапонтово и Покровское, где $C_{орг}$ достигает 28–36 мг/см³ сырой пробы. Наименьшее содержание общего ОВ было отмечено в песках и глинистых илах. Концентрация $N_{общ}$ в большинстве отложений невелика, поэтому и соотношение C/N было высоким, особенно в торфянистых грунтах (>20). В илах продуктивных оз. Покровское и Благовещенское (иногда и в других) C/N снижалось до 6–8, что указывает на поступления значительного количества автохтонных ОВ.

Red/Ox условия в донных отложениях практически всех водоемов были в начале лета благоприятны для аэробных сообществ. Восстановленными оказались лишь грунты оз. Вазеринское, где показатели Eh были отрицательными – от -20 у поверхности до -80 в слое 2–5 см (табл. 20). При этом низкие соотношения C/N во многих осадках свидетельствуют о значительном содержании в органическом комплексе восстановленных соединений [Казаков, Товбин, 1939; Kamp-Nielsen, 1974; Дзюбан, 1983], используемых анаэробами.

На долю легкогидролизуемого углерода – то есть различных природных сахаров, гемицеллюлозы и других углеводов – в донных отложениях водоемов Северо-Двинской водной системы приходилось от 7 до 42% от $C_{орг}$ (табл. 20). В целом исследованные илы по этому показателю соответствуют отложениям высокопродуктивных озер [Дзюбан, 1983]. Исключение составляют лишь торфянистые илы оз. Кишемское и глинистые грунты оз. Вазеринское. Донные отложения большинства озер весьма богаты также легкоусвояемыми соединениями азота, которым С.И. Кузнецов [1970] придавал особое значение в жизнедеятельности микробного сообщества илов. Их содержание достигает 51–58% от $N_{общ}$, а соотношение C/N в гидролизате заметно меньше, чем в исходном органическом комплексе. Концентрация в отложениях растворимых сульфатов в целом оказалась невысокой, лишь в черных профундальных грунтах оз. Сиверское их содержание достигало 43–69 г S/дм³ (табл. 20).

Общая численность бактерий в грунтах озер Северо-Двинской водной системы как по отдельным водоемам и участкам, так и в различные сезоны менялась незначительно, варьируя в пределах $0.8–2.4 \times 10^9$ кл./см³, и соответствовала уровню трофии изученных водоемов (табл. 21).

Таблица 20

Физико-химическая характеристика донных отложений озер Северо-Двинской водной системы (пределы колебаний с июня по октябрь)

Озеро	Уча с ток	Внешний вид	*Eh, mV 0-2/2-5 см	C _{орг} , г/дм ³	C _{усв.} % C _{орг}	S/SO ₄ ⁻² , г/дм ³	C/N	C/H
Кубенское	Лт	Глинистый песок	180/11 0	6.5-15	25- 40	11	7-9	5-7
Там же	Пр 1	Глинистый ил	175/40	6.6-17	20- 33	15	7-13	4- 10
Там же	Пр 2	То же	160/-	7.2-20	30	11	10- 14	5-8
Благовещенское	Пр	Мелко- детритный ил	160/ 40	18-36	31- 42	9-37	7-16	4-8
Кишемское	Пр	Грубо- детритный ил	140 / -	13-28	9-18	9-35	14- 19	6-8
Вазеринское	Пр	Глинистый ил	-20/-80	7.7-26	7-10	24	16- 26	3-6
Заудомское	Пр	Мелко- детритный ил	40/10	15-22	26- 30	7-31	8-25	6- 10
Покровское	Пр	Грубо- детритный ил	70/-20	14-21	25- 33	8.2	9-12	4-8
Сиверское	Лт	Детритный песок	-	7.2	28	43	-	4
Там же	Пр 1	Черный ил	20/-40	9.3-17	16- 32	16- 69	9-12	4-5
Там же	Пр 2	Зайленный песок	110/- 10	9.5-23	6-22	10- 25	10- 19	7-9
Ферапонто- во	Пр	Грубо- детритный ил	10/-60	28	-	-	17	5

Примечание. *Измерения Eh проведены в июне, Пр 1 и Пр 2 – различные участки в глубоководных зонах.

Аэробные сапрофиты в донных отложениях озер развивались очень неравномерно с колебаниями от $1-3 \times 10^4$ кл./см³ в оз. Сиверское и Кишемское до $4.5-9.9 \times 10^6$ кл./см³ в осадках более продуктивных водоемов. В целом их количество отражало обеспеченность илов легкоусвояемыми органическими соединениями.

Из маслянокислых бактерий, являющихся основным звеном анаэробного распада различных простых и сложных углеводов, определялась численность *Clostridium pasteurianum*, *C. butyricum* и *C. acetobutylicum*. Хотя большинство обследованных озер мелководны и поверхностные слои их отложений постоянно обеспечиваются растворенным

кислородом, анаэробные маслянокислые бактерии оказались повсюду довольно многочисленными – особенно *C. pasteurianum* и *C. butyricum*.

В летний период общее количество маслянокислых клостридий в донных отложениях продуктивных озер достигало $2-8 \times 10^6$ кл./см³, а в профундальных илах озер Зауломского и Вазеринского, несмотря на более благоприятные для анаэробов условия, их количество оказалось значительно ниже. Численность сульфатредукторов варьировала в донных отложениях большинства озер Северо-Двинской системы в пределах $0.1-35 \times 10^3$ кл./см³, достигая в черных илах оз. Сиверское $50-75 \times 10^3$ кл./см³ сырой пробы (табл. 21).

Таблица 21

Численность бактерий в грунтах озер Северо-Двинской водной системы (пределы колебаний с июня по октябрь), кл./см³ сырого ила

Озеро	Участок	ОКБ, ×10 ⁹	СБ, ×10 ⁴	МКБ, ×10 ⁴	СРБ, ×10 ³
Кубенское	Лт	–	120–510	0.1–81	0.1–3
Там же	Пр-1	0.9–1.4	85–135	7–81	0.1–7
Там же	Пр-2	0.8–1.1	99–130	80–830	18
Благовещенское	Пр	1.2–2.2	135–990	7–270	1–7
Кишемское	Пр	0.8–1.6	3–400	2.5–145	10–25
Вазеринское	Пр	0.4–2.1	23–350	11–220	20–35
Зауломское	Пр	1.3–1.8	90–300	7–20	1–15
Покровское,	Пр	1.8–2.8	10–450	8–18	25–35
Сиверское,	Лт	0.4–1.2	1–12	0.7–11	0.2–7
Там же	Пр-1	2.4–2.7	1–160	1–830	50–75
Там же	Пр-2	0.6–1.4	10–75	0.7–20	3–17
Ферапонтово	Пр	2.6	–	35	–

Примечание. Обозначения участков как в табл. 9 и 20.

Интенсивность и направленность процессов распада органического вещества в донных отложениях за период наблюдений значительно менялись. В начале июня вода мелководных озер прогрелась до 15–18 °С и валовая иловая деструкции составила 0.1–0.25 г С/(м² сут). Подавляющая ее часть (60–100%) шла в это время за счет аэробной минерализации ОВ, и была особенно энергичной в озерах Благовещенское и Покровское. Наиболее активный анаэробный распад С_{орг} (40% от общей деструкции) регистрировался в профундальных илах оз. Сиверское (табл. 22).

Таблица 22

Деструкция органического вещества в донных отложениях озер
Северо-Двинской водной системы в 1983 г., г С/(м² сут)

Озеро	Учас- ток	4–9 июня			10–20 августа			29 сентября – 4 октября			*СР, мг S/ (дм ³ сут)
		об- щая	аэроб- ная	анаэ- робная	об- щая	аэроб- ная	анаэ- робная	об- щая	аэроб- ная	анаэ- робная	
Кубенское Там же Там же	Лг	0.12	0.12	0	0.06	0.06	0	–	–	–	–
	Пр 1	0.13	0.12	0.01	0.09	0.07	0.02	–	–	–	< 0.01
	Пр 2	0.1	0.1	0	0.08	0.06	0.02	–	–	–	–
Благовещен- ское	Пр	0.27	0.21	0.06	0.4	0.03	0.1	0.09	0.07	0.02	0.04
Кишемское,	Пр	0.16	0.15	0.01	0.17	0.15	0.02	0.1	0.09	0.01	0.01
Вазеринское,	Пр	0.15	0.11	0.04	0.1	0	0.1	0.08	0.05	0.03	0.01
Зауломское,	Пр	0.22	0.17	0.05	0.25	0.17	0.08	0.14	0.1	0.04	0.01
Покровское,	Пр	0.25	0.17	0.08	0.26	0.17	0.09	0.16	0.11	0.05	0.01
Сиверское, Там же Там же	Лг	0.03	0.03	0	0.07	0.05	0.02	–	–	–	< 0.01
	Пр 1	0.2	0.12	0.08	0.16	0	0.16	0.05	0.01	0.04	0.16
	Пр 2	0.12	0.1	0.02	0.18	0.1	0.08	0.04	0.04	0	–

Примечание. Обозначения участков, как в табл. 20. *Максимальные величины за сезон [Соколова, 1989].

В августе, когда фитопланктон достиг максимальной продуктивности, в озерах Сиверское и Вазеринское образовался бескислородный гипоплимнион. В остальных водоемах, судя по обилию МКБ, также возникли условия, способствующие активизации анаэробного бактериоценоза. В это время большого увеличения иловой деструкции не отмечалось, но доля анаэробного распада даже в аэрируемых грунтах оз. Кубенское и литоральных песках оз. Сиверское возросла до 27–44% от общего соответственно. А в профундали стратифицированных водоемов деструкция ОВ шла исключительно анаэробным путем (табл. 22).

В начале октября температура вод во всех водоемах снизилась до 7–9 °С, произошло их насыщение кислородом и создание в донных отложениях окислительных условий. Интенсивность деструкционных процессов в илах значительно снизилась. Лишь в отложениях продуктивных озер Покровское и Зауломское общая иловая деструкция ОВ благодаря большому запасу $C_{y_{св}}$ продолжала оставаться достаточно высокой – 0.15 г С/(м² сут). Несмотря на такое снижение активности бактериобентоса, распад ОВ в донных отложениях превышал осенью деструкцию в воде в 1.1–4.2 раза.

Интенсивность сульфатредукции в грунтах большинства озер оказалась во все сезоны низкой [Соколова, 1989] и лишь в черных профундальных илах оз. Сиверское она составляла 0.16 мг S/(дм³ сут).

Сопоставление сезонных расчетов по деструкции, идущей в грунтах и в воде, [Дзюбан, 1987б; Дзюбан и др., 1987] показало, что вклад грунтов в водоемах Северо-Двинской системы заметно весомее, чем в озерах и водохранилищах средневропейской полосы [Кузнецов и др., 1974; Драбкова, 1981; Дзюбан, 1983]. Это объясняется двумя главными причинами. Первая – в результате географического расположения озер температура воды даже в летнее время не достигает оптимума развития бактериопланктона [Романенко, 1982], что приводит к недоокислению ОВ в водной толще и поступлению на дно большого количества легкоусвояемых соединений. Вторая – из-за мелководности большинства озер недоокисление лабильных веществ проявляется в них еще значительней, о чем свидетельствует постоянное преобладание в водной толще первичной продукции над деструкцией в расчете на 1 м² площади.

Озера бассейна Верхней Волги и Подмосковья – группа разнотипных водоемов: крупные озера Белое (Вологодская обл.), Плещеево и Неро (Ярославская обл.), а также совсем небольшие водоемы, исследования на которых проводились в летние периоды 1976, 1983–1987, 1990–1995 гг.

Самое крупное оз. Белое (1280 км²), относящееся к бассейну Верхней Волги, мелководное мезотрофное озеро с нейтрально-щелочными водами. После заполнения в 1963 г. Шекснинского водохранилища, входит в его состав. Глубокое мезо-евтрофное оз. Плещеево со слабо-щелочными водами и мелководное полимиктическое гипертрофное оз. Неро географически близки, но относятся к различным водным бассейнам [Озера..., 1970]. Димиктическое гипертрофное оз. Видогощь в Тверской области окружено болотами и подпитывается ими. Евтрофное оз. Белое-Косино со слабо-щелочными водами расположено в ближнем Подмосковье. Маленькое дистрофное оз. Лесное с кислыми водами находится в зоне осушенных сфагновых болот близ пос. Борок Ярославской области (табл. 23)

Таблица 23

Общая и продукционная характеристика озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья в летний период (1976, 1983–1987, 1990–1995 гг.)

Озера	Уровень трофии	Миктичность	Z, м	pH	Ф	Д
					мг С/(л сут) в фотическом слое	
Белое (Вологодская обл.)	Мезо	Ди-М	1.1	7.6–8.0	0.21–0.3	0.12–0.2
Плещеево	М-Еев	Та же	3.2	7.9–9.2	0.4–0.8	0.2–0.7
Неро	Г-Ев	Голо-М	1.0	8.0–9.4	1.2–2.4	0.7–2.1
Видогощь	Ев	Ди-М	1.0	7.1–8.6	0.8	0.6
Лесное	Дис	Голо-М	0.8	5.4	0.01	0.02
Белое (Московская обл.)	Ев	Ди-М	1.1	7.8–8.4	1.2	1.1

Примечание. Обозначения, как в табл. 6 и 11.

Для продуктивных озер Видогощь и Плещеево характерна резкая кислородная стратификация вод к середине лета [Дзюбан, 1989, 2002], поэтому донные отложения профундали в это время находятся в глубоко анаэробных условиях. В мезотрофном оз. Белое (Вологодская обл.) водные массы испытывают постоянное ветровое перемешивание, и его грунты аэрированы (рис. 13) на всей площади.

Обращает внимание, что в большинстве обследованных озер этой группы первичная продукция фотосинтеза фитопланктона превосхо-

дит деструкцию в воде, что свидетельствует об обогащении донных отложений лабильными ОВ.

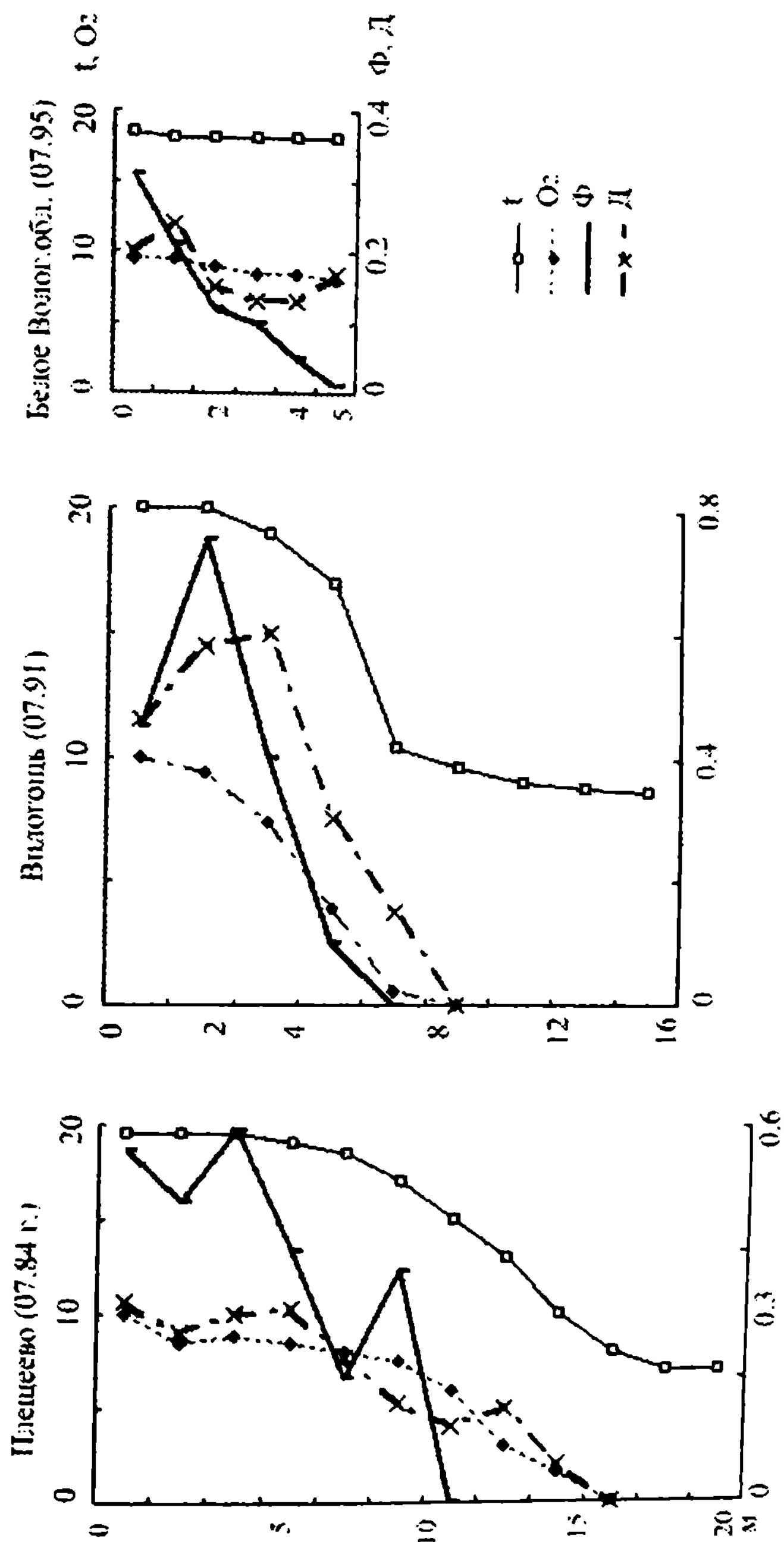


Рисунок 13. Вертикальное распределение в воде разнотипных озер Верхней Волги в летние периоды: температуры (t , °C), кислорода (O_2 , мг/л), фотосинтеза фитопланктона (Φ) и деструкции ОВ (D), мг С/(л сут).

Различный ландшафт, особенности гидродинамических и трофических характеристик обусловили несхожесть и большое разнообразие

донных отложений в озерах. Окисленные пески литоральных участков в большинстве из них бедны и общим $C_{орг}$ и лабильным ОВ. Но грунты зарастающих побережий гипертрофных озер Неро и Видогощь представляют собой богатую $C_{ycв}$ песчано-растительную массу, обладающую восстановленными свойствами (табл. 24).

Разнообразные отложения глубоководных зон обследованных озер отличались между собой по важнейшим характеристикам еще больше. В голомиктических водоемах Red/Ox поверхностных слоев донных осадков был высок и условия для аэробных бактериальных сообществ – благоприятны. При этом, в глинистых илах мезотрофного оз. Белое содержание лабильных фракций ОВ достигало 16%, в то время как в торфянике дистрофного озера – лишь 8% от общего.

В высокопродуктивных водоемах донные отложения профундальных участков характеризуются низкими значениями Eh – от умеренно восстановленных илов мелководного полимиктического оз. Неро, до глубоко восстановленных черных и газифицирующих илов оз. Видогощь. Концентрация органического углерода во всех илах достаточно велика, а содержание $C_{ycв}$ достигает 20–32%. Соотношение C/N и C/H в них варьирует, указывая однако, что основной источник формирования органического комплекса осадков – поступления автохтонных лабильных соединений (табл. 24).

Концентрация сульфатов в донных отложениях большинства обследованных озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья в целом низка [Экосистема озера Плещеево, 1989; Дзюбан, 1989а; Косолапов, 1995]. Лишь на некоторых участках озер Плещеево, Неро и Белое Московской области, испытывающих локальное антропогенное воздействие, содержание S/SO_4 возрастало до 40–80 мг/см³ [Саралов, Дзюбан, 1978б; Дзюбан, 1992].

Особенности Red/Ox условий в донных отложениях, содержание и состав ОВ и другие экологические факторы обуславливают различия в численности и составе их бактериального населения.

Общее количество бактерий в профундальных илах обследованных озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья колебалось в широких пределах – от 2.0×10^9 кл./см³ в евтрофном оз. Белое-Косино до 5.6×10^9 кл./см³ сырой пробы в мезотрофном оз. Белое Вологодской области. Причем ОКБ в жидких илах гипертрофного оз. Неро оказалось сопоставимо с подобной характеристикой торфяника дистрофного оз. Лесное (табл. 25). То есть общая численность бактериобентоса не коррелировала с уровнем их трофии, как отмечалось в других группах озер близкого ландшафта. В литоральных грунтах ОКБ варьировало в пределах $0.6–2.9 \times 10^9$ кл./см³, отражая в целом их обеспеченность $C_{орг}$.

Таблица 24

**Физико-химическая характеристика поверхностных слоев донных
отложений озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья**

Озеро	Уча- сток	Внешний вид	Eh, mV 0-2/2-5 см	C _{орг} , мг/см ³	C _{усв} , % C _{орг}	C/ N	C/ H
Белое (Во- логод. обл.)	Лт-1	Мелкий песок	140/30	0.8	10	12	13
Там же	Лт-3	Заиленный песок	90/20	2.4	12	7	—
Там же	Пр	Глинистый ил	40/-20	7.9	16	8	6
Плещеево	Лт 1	Песок	125/40	1.2	9	12	14
Там же	Лт 2	Темный детритный песок	70/10	7.3	24	14	8
Там же	Сб-Л	Песчани- стый ил	40/-60	10.9	20	11	—
Там же	Пр	Черный мелкодет- ритный ил	-30/-60	23	20	10	4
Неро	Лт	Темный детритный песок	90/10	7.2	16	14	12
Там же	Пр	Черный водоросле- вый ил	10/-80	24	32	7	5
Видогощь	Лт	Заиленный песок	20/-10	14.1	17	14	12
Там же	Пр	Черный мелкодет- ритный ил	-80/-120	16.4	28	8	2
Лесное	Пр	Торфяник	90	28	8	24	18
Белое (Моск. обл.)	Лт 1	Песок	105	1.1	10	12	—
Там же	Лт 2	Темный детритный песок	60	4.4	22	14	—
Там же	Пр	Черный водоросле- вый ил	-90	36	24	7	4

Примечание. Лт-1 – литораль открытая, Лт-2 – зарастающая, Лт-3 – загряз-
няемая, Суб-Л – сублитораль.

В прибрежных грунтах преобладали аэробные сапрофитные бактерии, численность которых колебалась в зависимости от содержания $C_{\text{усв}}$ от $1-6 \times 10^4$ кл./см³ в песках открытой литорали до $230-460 \times 10^4$ кл./см³ в детритных осадках участков, зарастающих макрофитами или загрязняемых. На загрязненных участках были многочисленны также нефтеокисляющие бактерии (табл. 25).

В профундальных илах продуктивных озер наиболее многочисленными оказались маслянокислые бродильщики – до 240×10^4 кл./см³. Количество сапрофитных бактерий составляло от $2-9 \times 10^4$ кл./см³ в глубоких котловинах до 210×10^4 кл./см³ в осадках мелководного оз. Неро. Численность сульфатредуцирующих бактерий в большинстве грунтов была низкой и лишь в профундальных илах озер Плещеево и Белое-Косино, с достаточным пулом растворимых сульфатов (Саралов, Дзюбан, 1978б; Косолапов, 1995), их количество составляло $6-25 \times 10^3$ кл./см³ (табл. 25).

Таблица 25

Численность бактерий в поверхностных слоях донных отложений озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья, кл./см³ сырого ила

Озеро	Участок	ОКБ, ×10 ⁹	СБ, ×10 ⁴	НОБ, ×10 ³	МКБ ×10 ⁴	СРБ, ×10 ³
Белое (Вологод. обл.)	Лт-1	1.9	24–156	1–10	0.01	< 0.01
Там же	Лт-3	2.9	456	1000	0.1–4	< 0.01
Там же	Пр	3.5–5.6	36–87	10	1–2.5	0.01
Плещеево	Лт-1	0.6–0.9	1–4	0.1–10	5–10	–
Там же	Лт-2	2.2–5.4	12–234	0.1	9–430	0.1
Там же	Сб-Л	2.0–4.8	140–296	1–10	4–110	0.8
Там же	Пр	2.6–3.1	2–20	1	20–220	0.9–25
Неро	Лт	1.2	3–17	1–100	–	–
Там же	Пр	2.2–4.6	2–210	0.1	10–240	0.1–10
Видогощь	Лт	1.8	21	–	0.1–1	0.01
Там же	Пр	4.8	7	–	10–220	7
Лесное	Пр	2.6	0.4	< 0.01	0.1–2	< 0.01
Белое (Москов. обл.)	Лт-1	1.2	6	–	1	–
Там же	Лт-2	2.9	17	10	1–10	0.1
Там же	Пр	2.1	9	–	10–130	6.4

Примечание. Обозначения как в табл. 9 и 24.

Интенсивность и направленность процессов распада ОВ в донных отложениях водоемов бассейна Верхней Волги и Подмосковья, а также их отдельных участков сильно различались. Аэробная деструкция за

вычетом ХПК, составлявшего 4–17%, колебалась в летний период в пределах 0.03–0.48 г С/(м² сут), а в котловинах продуктивных водоемов вообще отсутствовала (табл. 26). Минимальной она была в бедных С_{орг} и С_{усв} песчанистых грунтах побережий и в торфянике дистрофного оз. Лесное – 0.03–0.17 г С/(м² сут), а максимальной – в сублиторальных осадках продуктивных озер Плещеево и Видогощь, где в условиях высокой обеспеченности ОВ и при благоприятном Red/Ox интенсивность минерализации составляла 0.21–0.48 г С/(м² сут).

Анаэробная деструкция регистрировалась практически повсеместно, за исключением промытых литоральных песков голомиктического оз. Белое Вологодской области (табл. 26).

Таблица 26

Деструкция органического вещества в донных отложениях озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья в летний период

Озеро	Участок	ХПК, % общего	ТА, мг С/ (дм ³ сут)	Валовая деструкция, г С/(м ² сут)			СР, мг S/ (дм ³ сут)
				общая	аэробная	анаэробная	
Белое (Вологод. обл.)	Лт-1	0	0.15	0.03	0.03	0	0
Там же	Лт-3	17	2.11	0.09	0.09	0	<0.01
Там же	Пр	9	0.34	0.05–0.14	0.05–0.07	0–0.07	0.02
Плещеево	Лт-1	0	0.1–0.3	0.03–0.09	0.03–0.06	0–0.03	0
Там же	Лт-2	5	0.1–1.15	0.12–0.44	0.09–0.16	0.03–0.28	<0.01
Там же	Сб-Л	11	4.21	0.38	0.21	0.17	0.01
Там же	Пр	0–10	1.35	0.11–0.21	0–0.09	0.08–0.12	0.05–1.7
Неро	Лт	6	–	0.26	0.13	0.13	–
Там же	Пр	0	–	4.2	0	4.2	0.03–0.9
Видогощь	Лт	12	1.56	1.24	0.48	0.76	<0.01
Там же	Пр	0	1.12	2.2	0	2.2	0.14
Лесное	Пр	–	0.09	0.06	0.04	0.02	0
Белое (Моск. обл.)	Лт-1	4	–	0.12	0.1	0.02	<0.01
Там же	Лт-2	10	–	0.32	0.17	0.15	<0.01
Там же	Пр	0	–	0.16	0	0.16	0.36

Примечание. Обозначение участков, как в предыдущих таблицах.

Максимальный анаэробный распад ОВ (по выделению CO_2) регистрировался в профундальных илах гипертрофных озер Неро и Видогощь, достигая в летний период 2.2–4.2 г С/(м² сут).

Величина общей иловой деструкции ОВ в донных отложениях озер бассейна Верхней Волги и Подмосковья колебалась по всем типам грунтов от 0.03 до 4.2 г С/(м² сут). Максимум был приурочен к котловинам гипертрофных озер Неро и Видогощь, где распад шел исключительно анаэробных путем. Однако достаточно высокая $D_{\text{общ}}$ была также в тех отложениях, где активно протекали одновременно аэробные и анаэробные процессы, как в сублиторали оз. Плещеево, а также на участках зарастающей литорали гипертрофных озер. Минимальной общей деструкция ОВ была, как и следовало ожидать, в бедных $S_{\text{орг}}$ литоральных песках открытых побережий (табл. 26).

Интенсивность темновой ассимиляции CO_2 в различных донных отложениях обследованных озер составляла 0.09–4.2 мг С/дм³. Скорость сульфатредукции колебалась от 0–0.01 мг S/(дм³ сут) в песках и торфянике до 0.36–1.17 мг S/(дм³ сут) в илах озер Белое-Косино и Плещеево (табл. 26).

5.1.3. Карстовые озера республики Мари-Эл

К этой группе относятся небольшие и совсем маленькие озера, площадью от 0.01 до 0.48 км² (табл. 1), исследования которых проводились в июне 1976 г. Озера расположены в юго-восточной части республики Мари-Эл с гипсоносными породами, где развиваются карстовые явления и образуются провальные воронки, заполненные водой. В этих карстовых водоемах за счет вымывания подземными водами гипсов создавалась разница в удельном весе поверхностных и глубинных вод, что препятствует их весенней и осенней циркуляции – так называемая меромиксия [Рузский, 1916]. Первое экологическое описание части этих озер, относящихся к бассейну р. Иеть, было проведено С.И. Кузнецовым [1942] и продолжено В.М. Горленко [1973].

Обследованные карстовые (в основном меромиктические) водоемы при наличии общих экологических характеристик весьма различаются по трофическому статусу. Это: олиготрофные озера Морской глаз и Югдем; мезотрофные Изьер, Куер, Большой Кичиер; хтонио-евтрофное Кононьер; евтрофные Черный Кичиер и Карагаер; гипертрофное Мочальер [Саралов, Вайнштейн, Дзюбан, 1979; Дзюбан, 1983]. Были обнаружены и другие экологически важные отличия (табл. 27).

Таблица 27

Общая и продукционная характеристика карстовых меромиктических озер Мари-Эл (20–30 июня 1976 г.)

Озера	Уровень трофии	Z, м	H ₂ S у дна, мг/л	Ф	Д
				мг С/(л сут) в фотическом слое	
Морской глаз	Олиго	2.1	<0.01	0.005	0.01
Югдем	Тот же	5.5	<0.01	0.04	0.07
Кононьер	Х-Мезо	4.1	1.6	0.07	0.09
Изьер	Мезо	3.2	0.5	0.10	0.14
Куер	Тот же	3.1	5.0	0.09	0.12
Большой Кичиер	Тот же	1.4	12	0.46	0.47
Черный Кичиер	Ев	1.3	32	0.51	0.50
Карагаер	Тот же	1.5	6.5	0.40	0.36
Мочальер	Г-Ев	0.9	–	1.22	0.64

Примечание. Обозначения, как в табл. 6 и 11.

Так в олиготрофных озерах (димиктическом Морской глаз и меромиктическом Югдем) H₂S в воде обнаружено не было, а в других низкопродуктивных водоемах его содержание у дна не превышало 0.5–1.6 мг/л. В более продуктивных озерах концентрация сероводорода достигала в придонных слоях воды 12–32 мг H₂S/л. Прозрачность вод, которая влияет на глубину фотического слоя и степень реализации потенциала фототрофов, также резко различалась.

Изучение в карстовых озерах вертикальной динамики физико-химических и трофических характеристик водной толщи оказалось важным не только для последующих экосистемных продукционно-деструкционных расчетов, но и для понимания экологических особенностей функционирования этих водоемов.

Полученные данные показали, что даже в таких мелководных водоемах, как евтрофное оз. Карагаер, растворенный O₂ далеко не доходит до дна и зона фотосинтеза фитопланктона сужена подпирающим ее снизу сероводородным слоем (рис. 14). Если до этого слоя доходит световая энергия, то возможен процесс бактериального анаэробного фотосинтеза. Экологически значимые масштабы этого процесса были выявлены на озерах Мари-Эл с помощью ¹⁴C-метода В.М. Горленко [1973]. Так в оз. Кононьер был обнаружен четко выраженный металимниальный пик бактериального фотосинтеза (рис. 14), что необходимо учитывать при изучении продуктивности подобных озер.

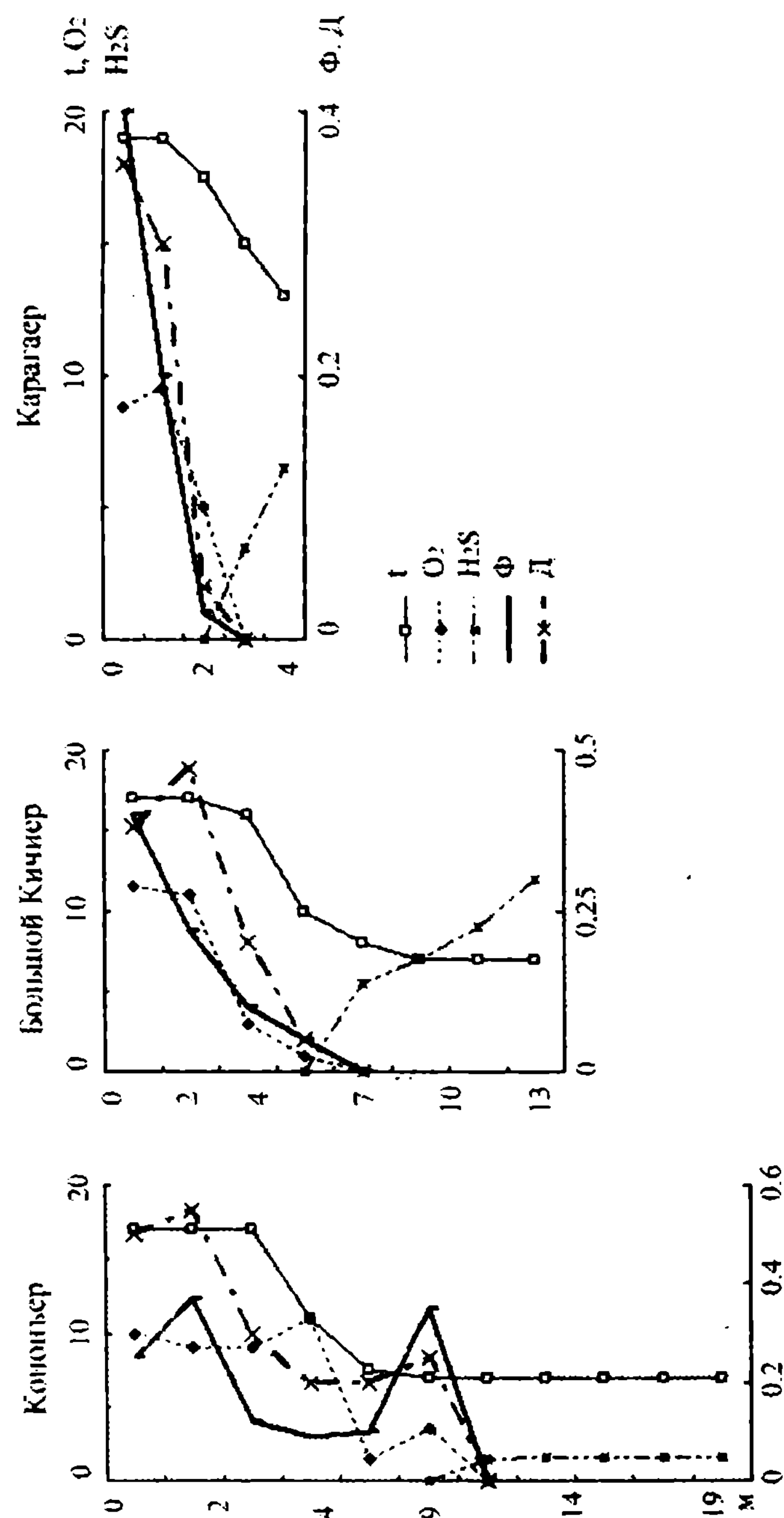


Рисунок 14. Вертикальное распределение в воде карстовых озер Мари-Эл (июнь 1976 г.): температуры (t , °C), кислорода и сероводорода (O_2 и H_2S , мг/л), фотосинтеза фитопланктона (Φ) и деструкции ОВ ($Д$), 1×10^{-2} мг С/(л сут).

Донные отложения водоемов обнаруживают принципиальное сходство, поскольку имеют единое происхождение и сформировались на основе сходных подстилающих пород. Вместе с тем, в большинстве озер заметно влияние на илообразование лесисто-заболоченного

ландшафта, проявляемое обилием в осадках грубодетритных или торфянистых частиц. Продукционные особенности водоемов нашли свое отражение в обеспеченности донных отложений органическим веществом и в особенности его легкодоступными соединениями.

Кроме плотной глины, формирующей дно клинообразного и глубокого оз. Морской глаз (табл. 1) и литоральных песков олиготрофного оз. Югдем, все грунты озер оказались богаты $C_{орг}$ (табл. 28). Особенно велико было содержание в них $C_{усв}$ – выше, чем во многих других водоемах и составляло с литоральными грубодетритными осадками от 16 до 36% от $C_{орг}$. В котловине гипертрофного оз. Мочальер, где крестьяне долгие годы проводили замочку лыка, сформировался серый сильно газирующий вязкий ил с содержанием $C_{усв}$ до 32%.

Таблица 28

Физико-химическая характеристика поверхностных слоев донных отложений карстовых озер Мари-Эл в летний период

Озера	Участок	Внешний вид	$C_{орг},$ г/дм ³	$C_{усв},$ % $C_{орг}$	C/N	C/H
Морской глаз	Пр	Плотная глинистая масса	2.1	9	–	–
Югдем	Лт	Глинистый песок	1.8	–	14	12
Там же	Пр	Глинистый ил	12.7	20	16	8
Кононьер	Лт	Грубодетритный грунт	12.4	16	18	10
Там же	Пр	Мелкодетритный ил	9.1	36	8	7
Изьер	Лт	Грубодетритный ил	15.8	23	14	8
Там же	Пр	Водорослевый ил	14.3	25	18	5
Куер	Лт	Грубодетритный ил	16.5	–	–	–
Там же	Пр	Водорослевый ил	13.8	25	15	5
Большой Кичиер	Лт	Торфянистый ил	15.5	17	9	–
Там же	Пр	Черный мелкодетритный ил	13.6	27	8	5
Черный Кичиер	Лт	Торфянистый ил	21.0	–	–	–
Там же	Пр	Черный детритный ил	9.7	28	8	4
Карагаер	Пр	Черный мелкодетритный ил	10.2	30	9	5
Мочальер	Лт	Грубодетритный грунт	18.2	–	–	–
Там же	Пр	Серый газирующий ил	16.8	32	7	3

Примечание. Обозначение участков, как в табл. 12.

Органические вещества прибрежных осадков, судя по соотношениям C/N и C/H, имеют в основном аллохтонное происхождение и представляют собой обедненные энергией и в значительной степени окисленные вещества [Казаков, Товбин, 1939]. В профундальных илах анаэробных котловин показатели соотношений C/N и C/H указывают на автохтонное происхождение основной части органического комплекса осадков и характеризуют входящее в него органическое вещество как обогащенное восстановленными соединениями.

Содержание в донных отложениях органического вещества, обеспеченность лабильными соединениями, Red/Ox условия – основные экологические факторы, обуславливающие различия в отдельных водоемах и грунтах численности и состава их бактериального населения.

Общее количество бактерий в профундальных отложениях карстовых озер Мари-Эл колебалось в широких пределах – от 1.8×10^9 кл./см³ в глине олиготрофного оз. Морской глаз до 6.2×10^9 кл./см³ в газифицируемых илах гипертрофного оз. Мочальер. В целом плотность бактериобентоса отражала трофический статус водоемов, но оказалась достаточно высокой на всех участках, даже в грунтах литорали она составляла не меньше 1.2×10^9 кл./см³ сырой пробы (табл. 29).

Распределение в донных отложениях микроорганизмов деструкторов отдельных групп соответствовало их обеспеченности лабильными ОВ и Red/Ox условиям.

В прибрежных грунтах и аэрируемых осадках котловин олиготрофных водоемов преобладали аэробные сапрофитные бактерии, численность которых колебалась в зависимости от содержания ОВ в пределах $0.1-450 \times 10^5$ кл./см³. Количество маслянокислых бактерий на самой поверхности этих грунтов оказалась низкой – $0.01-0.9 \times 10^5$ кл./см³, но уже в более глубоких слоях плотность МКБ резко возрастала до $0.1-45 \times 10^5$ кл./см³.

В илах профундальных котловин высокопродуктивных водоемов наиболее многочисленными оказались анаэробные сапрофитные бактерии и маслянокислые бродильщики. Первых насчитывалось от 19×10^5 кл./см³ в евтрофном оз. Черный Кичиер – до 380×10^5 кл./см³ в гипертрофном оз. Мочальер, а МКБ в зависимости от продуктивности озер – от 1 до 100×10^5 кл./см³ (табл. 29).

Численность сульфатредуцирующих бактерий в глубоководных осадках высокотрофных озер составляла $0.1-50 \times 10^3$ кл./см³ [Саралов, Вайнштейн, Дзюбан, 1978], но по данным других исследований она может достигать 3000×10^3 кл./см³ [Чеботарев, 1974].

Таблица 29

**Численность бактерий в поверхностных слоях донных отложений
карстовых озер Мари-Эл, кл./см³ сырого ила**

Озера	Учас- Ток	ОКБ, ×10 ⁹	Сапрофиты, ×10 ⁵		МКБ, ×10 ⁵	СРБ, ×10 ³
			всего	анаэробы		
Морской глаз	Пр	1.8	0.1	< 0.01	< 0.01/–	–
Югдем	Лт	1.2	1.2	–	<0.01/–	–
Там же	Пр	2.1	11	1.2	0.9/–	–
Кононьер	Лт	2.2	3.2	–	0.1/–	–
Там же	Пр	2.1	200	–	1/1	0.1/1
Изьер	Лт	1.7	450	–	0.9/–	–
Там же	Пр	4.6	167	77	1.1/1	0.1/1
Куер	Лт	3.6	4.1	–	0.01/0.1	–
Там же	Пр	3.8	112	–	1/1	1/1
Большой Ки- чиер	Лт	1.6	7.1	0.01	0.1/–	1/1
Там же	Пр	2.1	170	110	100/1	1/10
Черный Кичиер	Лт	2.6	0.9	–	0.1/45	–
Там же	Пр	1.5	26	19	1/0.1	1/10
Карагаер	Пр	2.4	110	97	10/–	1/1
Мочальер	Лт	2.8	8.7	0.1	0.1/10	–
Там же	Пр	6.2	620	380	100/10	0.1/0.1

Примечание. Над чертой – в слое ила 0–1 см, под чертой – 1–3 см. Остальное, как в табл. 9 и 12.

Интенсивность и направленность процессов распада органического вещества в донных отложениях карстовых озер и отдельных участков были обусловлены, в первую очередь, поступлением растворенного кислорода. И хотя их обеспеченность $C_{орг}$ и $C_{усв}$ весьма высока (табл. 28), в целом уровень деструкционной деятельности иловых бактериальных сообществ оказался здесь ниже, чем в подобных по продуктивности водоемах других регионов (табл. 14, 18, 22, 26). Действительно, величина общей деструкции ОВ (по выделению CO_2) в донных отложениях карстовых озер оказалась в целом низкой и колебалась по всем типам грунтов от 0.05 до 0.48 г С/(м² сут). Лишь в газифицируемых илах гипертрофного оз. Мочальер $D_{общ}$ она достигала за счет мощных анаэробных процессов 1.8 г С/(м² сут) (табл. 30).

Расход кислорода на чисто химические реакции (ХПК) колебался в различных аэрированных отложениях очень сильно – от 2 до 40%. Аэробная деструкция, которая шла лишь в литоральных грунтах и профундальных осадках олиготрофных озер, составляла в летний период (за вычетом ХПК) 0.05–0.26 г С/(м² сут) с минимумом в бедной ОВ глине

оз. Морской глаз и с максимумом в грубодетритном иле мезотрофного оз. Изьер (табл. 30).

Таблица 30
Деструкция органического вещества в донных отложениях карстовых озер Мари-Эл летом

Озера	Учас- ток	ХПК, % общего	Валовая деструкци, мг С/(м ² сут)		
			общая	аэробная	анаэробная
Морской глаз	Пр	3	0.05	0.05	0
Югдем	Лт	–	0.1	0.1	<0.01
Там же	Пр	2	0.32	0.22	0.1
Кононьер	Лт	–	0.12	0.09	0.03
Там же	Пр	0	0.1	0	0.1
Изьер	Лт	40	0.44	0.26	0.18
Там же	Пр	0	0.24	0	0.24
Куер	Лт	–	0.37	0.19	0.18
Там же	Пр	0	0.21	0	0.12
Большой Кичиер	Лт	11	0.17	0.11	0.06
Там же	Пр	0	0.14	0	0.14
Черный Кичиер	Лт	–	0.18	0.14	0.04
Там же	Пр	0	0.18	0	0.18
Карагаер	Пр	0	0.3	0	0.3
Мочальер	Лт	36	0.48	0.21	0.27
Там же	Пр	0	1.8	0	1.8

Примечание. Обозначение участков, как в табл. 12.

Анаэробный распад органического вещества регистрировался практически повсеместно, за исключением глинистых грунтов олиготрофного оз. Морской глаз. Однако его величина оказалась (кроме оз. Мочальер) довольно низкой (табл. 30). Несмотря на благоприятные Red/Ox условия в котловинах озер и высокую обеспеченность общим и лабильным ОВ, анаэробная деструкция в илах высокопродуктивных водоемов по оценке традиционным методом составила лишь 0.1–0.3 г С/(м² сут). Анализ этих данных показал, что в подобных специфических водоемах, где распад ОВ идет с определяющим участием метаногенов и сульфатредукторов, для валовых расчетов необходим учет реассимиляции СО₂, который происходит при этих процессах.

Интенсивность сульфатредукции в карстовых озерах Мари-Эл по данным Е.Н Чеботарева [1974] составляла летом около 0.01–0.2 г С/(м²сут).

5.1.4. Озера Карелии

Небольшая группа обследованных в июне – июле 1976 г. димиктических озер Карелии включает крупное Пертозеро и два маленьких лесных озера или ламбы (табл. 1), которые по морфологии, гидродинамике и продукционным характеристикам весьма различны. Пертозеро, считавшееся олиготрофным [Романенко, 1985] стало на отдельных участках явно более продуктивным. В Вороновской ламбе отмечаются признаки дистрофии а, Гальозерская ламба – типично мезотрофный водоем (табл. 31).

Таблица 31

Общая и продукционная характеристика обследованных водоемов Карелии (25–30 июня – 5 июля 1976 г.)

Озеро и участок	Уровень трофии	Z, м	pH	Ф	Д
				мг С/(л сут) в фотическом слое	
Пертозеро, Широкий плес	Мезо	2.9	7.9	0.17	0.35
Там же, проточный залив	О-Мезо	4.1	7.4	0.07	0.16
Там же, зарастающая литораль	Мезо	1.8	8.2	0.22	0.4
Вороновская ламба	О-Дис	2.2	5.5	<0.01	0.02
Гальозерская ламба	Мезо	1.1	6.7	0.11	0.2

Примечание. Обозначения, как в табл. 6 и 11.

Вертикальное распределение в водной толще физико-химических и продукционных показателей соответствует их миктичности и уровню трофии. Несмотря на стратификацию водной толщи, растворенный O_2 во всех озерах проникает до дна (рис. 15).

Донные отложения обследованных озер Карелии представлены в основном серыми и грубодетритными илами, которые в Пертозере окислены, а в обеих ламбах – умеренно восстановлены. Окисленные илы бедней $C_{орг}$, чем восстановленные, но показатели C/N и C/H в них низки, что свидетельствует об автохтонном происхождении органических соединений грунтового комплекса. В Гальозерской ламбе грубодетритные осадки формируются, судя по соотношению C/N и C/H , в основном из аллохтонных поступлений растительной массы. Темный вязкий восстановленный ил Вороновской ламбы необычен по ряду свойств. Последнее, возможно, является следствием токсикологических экспериментов по так называемой «мелиорации рыб» проводившихся, по свидетельству карельских ихтиологов, в этом водоеме (табл. 32).

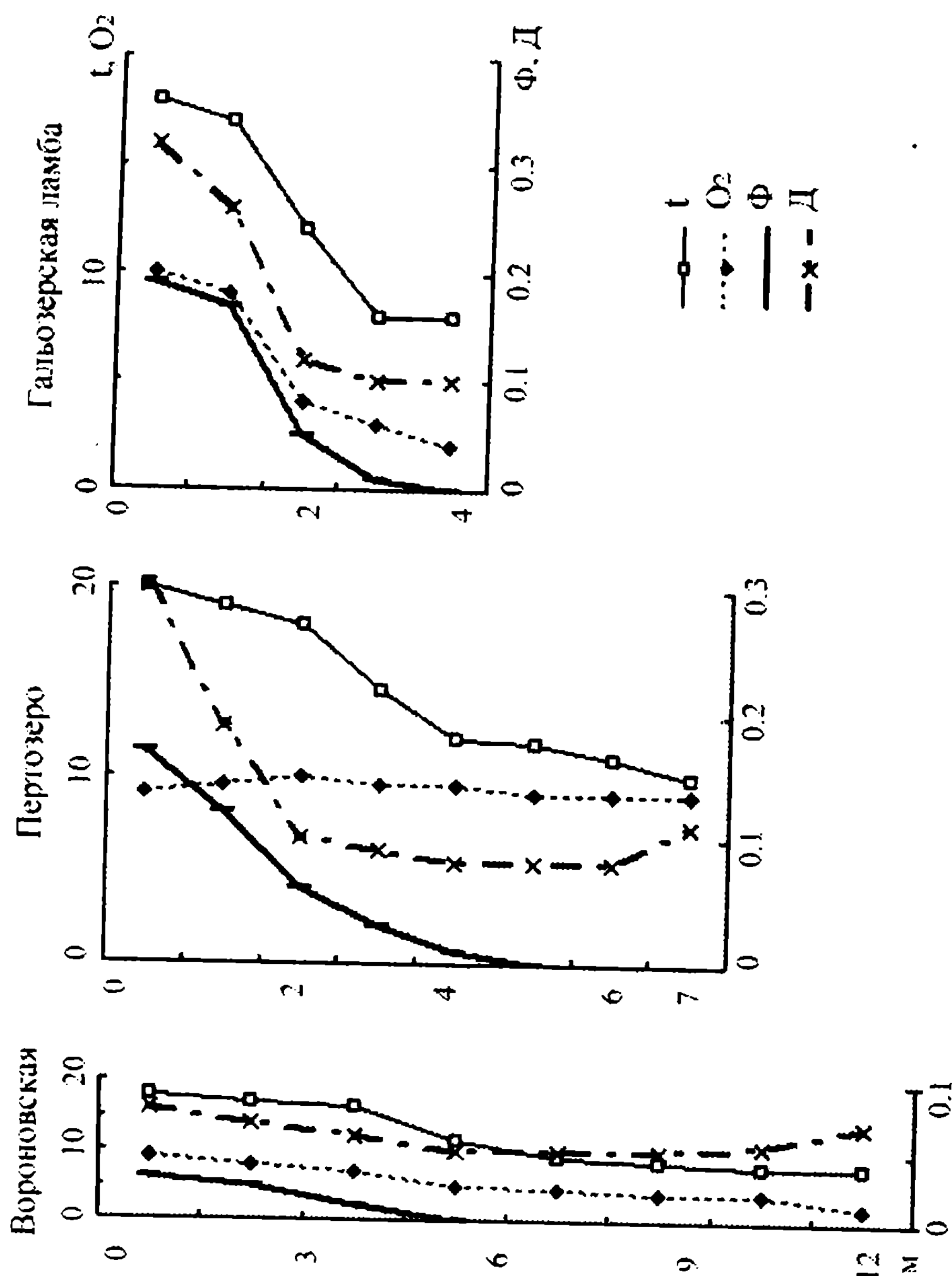


Рисунок 15. Вертикальное распределение в воде разнотипных озер Карелии (20–30 июня 1980 г.): температуры (t , °C), кислорода (O_2 , мг/л), фотосинтеза фитопланктона (Φ) и деструкции ОВ ($Д$), мг С/(л сут).

Общая численность бактерий в отложениях карельских озер колебалась в пределах $1.9\text{--}3.9 \times 10^9$ кл./см³, причем в низкопродуктивном Пертозере она оказалась выше, чем в остальных грунтах. Численность и соотношение других представителей массовых групп микроорганизмов-деструкторов варьировали в донных осадках соответственно состоянию в них Red/Ox. В илах центра Пертозера доминировали аэроб-

ные сапрофитные бактерии и мицелиарные грибы, а в литоральных грунтах, обогащенных гниющей растительностью, высокой численности достигали также маслянокислые бродильщики. В илах ламб численность этих микроорганизмов была низкой. Количество выделяемых сульфатредукторов также оказалось весьма низким во всех водоемах (табл. 33).

Таблица 32
Физико-химическая характеристика поверхностных слоев донных отложений озер Карелии в летний период

Озеро и участок	Н, м	Внешний вид	Eh, mV (0–2 см)	C _{орг} , мг/см ³	C _{усв} , % C _{орг}	C/N	C/H
Пертозеро, Широкий лес	7	Серый ил	140	10.1	22	7	6
Там же, проточный залив	12	Серый ил	130	9.8	12	7	5
Там же, зарастающая литораль	1	Грубодетритный ил	80	21	11	12	8
Вороновская ламба	12	Темный вязкий ил	10	18	–	8	3
Гальозерская ламба	4	Грубодетритный ил	20	24	–	14	8

Таблица 33
Численность бактерий и мицеллярных грибов в поверхностных слоях отложений озер Карелии. кл.(диаспор)/см³ сырого ила

Озеро	Н, м	ОКБ, ×10 ⁹	СБ (РПА), ×10 ⁴	Грибы, диаспор ×10 ³	МКБ, ×10 ⁴	СРБ, ×10 ³
Пертозеро, Широкий плес	7	3.9	120	20	9/7	0/0.01
Там же, проточный залив	12	3.8	100	30	7/9	0/0.01
Там же, зарастающая литораль	1	2.7	140	60	35/20	– /0.01
Вороновская ламба	12	1.9	5	–	3/3	0.1/2.1
Гальозерская ламба	4	2.8	65	1.2	7/2	0/0.07

Примечание. Над чертой – в слое ила 0–1 см, под чертой – 1–3 см. Остальные обозначения, как в табл. 9.

Интенсивность процессов деструкции органического вещества в донных отложениях карельских озер была в конце июня довольно слабой – $D_{\text{общ}}$ в осадках глубоких участков, где температура вод у дна не превышала 10–12 °С (рис. 22), составляла лишь 0.08–0.16 г С/(м² сут). Только в грунтах зарастающей литорали Пертозера с температурой вод более 20 °С [Дзюбан, Тимакова, 1986] $D_{\text{общ}}$ достигала 0.29 г С/(м² сут). Аэробная минерализация тоже была интенсивной только в отложениях прогретой литорали. В других водоемах и участках как аэробные, так и анаэробные иловые деструкционные процессы оказались низки (табл. 34), что, по-видимому, обусловлено недостаточной обеспеченностью грунтового комплекса лабильным органическим веществом.

Процессы сульфатредукции в донных отложениях карельских озер протекали весьма слабо и были экологически незначимы. Лишь в профундальных илах Гальозерской ламбы интенсивность бактериального восстановления сульфата была выше и составляла 0.16 мг S/(дм³ сут).

Таблица 34

Деструкции органического вещества в донных отложениях озер Карелии в летний период

Озеро	Н, м	ХПК, % общего	Т _А , мг С/(дм ³ сут)	Валовая деструкция, мг С/(м ² сут)			СР, мг S/(дм ³ сут)
				$D_{\text{общ}}$	$D_{\text{аэр}}$	$D_{\text{ан}}$	
Пертозеро, Широкий плес	7	10	1.1	0.14	0.09	0.06	0.01
Там же, проточный залив	12	9	0.9	0.14	0.08	0.06	0.01
Там же, зарастающая литораль	1	15	1.6	0.29	0.21	0.08	–
Вороновская ламба	12	–	0.12	0.08	0.02	0.06	0.04
Гальозерская ламба	4	18	0.61	0.16	0.08	0.08	0.16

Примечание. Обозначения, как в предыдущих таблицах.

5.1.5. Озера поймы Нижнего Амура

Одна из крупнейших рек России – Амур имеет в нижнем течении сложную систему протоков и припойменных озер. На двух из них были проведены исследования в сентябре 1989 г. Оз. Удыль – одно из крупнейших по площади в бассейне Нижнего Амура (330 км²), мелководно и имеет вытянутую форму. В паводковый период в него поступают

амурские воды, а в межень водоем подпитывается через притоки верховья. Небольшое и тоже мелководное озеро Омми (табл. 1) расположено вблизи г. Амурска, и используется для отдыха и рыбозабавления.

Воды в озерах слабощелочные с низкой прозрачностью из-за обилия органико-минеральной взвеси. По уровню продуктивности они различаются – оз. Удиль в целом мезо-евтрофное, а оз. Омми высоко евтрофное (табл. 35). Водная толща в озерах полностью перемешана и насыщена кислородом, поэтому деструкция ОВ в воде идет до самого дна. Фотосинтез фитопланктона, несмотря на низкую прозрачность, регистрируются также почти по всей глубине вод [Дзюбан, 2002].

Таблица 35

Общая и продукционная характеристика поверхностных вод припойменных озера Нижнего Амура (сентябрь 1989 г.)

Озеро и участок	Уровень трофии	Z, м	Карбо- наты, мг С/л	рН	Ф	Д
					мг С/(л сут) в фотическом слое	
Удиль, верховье	О-Мезо	1.1	28.7	7.6	0.08	0.04
Там же, залив	М-Ев	0.6	13.0	7.9	0.25	0.15
Там же, центр	То же	0.8	14.2	8.2	0.16	0.14
Омми, литораль	Ев	0.7	16.1	8.4	0.48	0.26
Там же, центр	То же	0.6	15.2	8.6	0.67	0.38

Примечание. Обозначения, как в предыдущих таблицах.

Концентрация растворимых сульфатов в грунтах приамурских озера оказалась в пределах 14–92 г S/дм³ с максимумом в оз. Омми, испытывающего антропогенное загрязнение.

Обеспеченность грунтов обследованных озера лабильным органическим веществом, а также особенности в них Red/Ox – постоянный приток растворенного кислорода к поверхности осадков и анаэробизм в подповерхностных слоях – обусловили высокую численность и разнообразие бактериального населения.

Структура и физико-химические свойства донных отложений в обследованных озерах существенно различались, отражая продукционные и другие экологические особенности водоемов. Судя по значениям Eh, строго аэробные условия регистрировались лишь в бедных С_{орг} песках верховья оз. Удиль. На других участках водоемов, при всем различии илов по обеспеченности общим С_{орг} и особенно лабильными соединениями, Red/Ox условия на поверхности всех осадков были близкими – микроаэробными или слабо анаэробными. Но в толще илов более глубоких зон, несмотря на постоянное перемешивание вод, условия среды были уже строго анаэробными (табл. 36).

Таблица 36

**Физико-химическая характеристика поверхностных слоев
донных отложений припойменных озер Нижнего Амура**

Озеро и участок	Н, м	Внешний вид	Eh, mV (0-2/ 2-5 см)	C _{орг} , мг/см ³	C _{усв} , % C _{орг}	C/N	S/ SO ₄ ²⁻ , г/дм ³
Удиль, верховье	2.0	Слабозаиленный песок	180/—	2.8	—	12	21
Там же, за- лив	4.8	Мелко- детритный ил	40/—20	10.5	20	7	14
Там же, центр	2.6	Серый глинистый ил	75/40	10.2	12	9	15
Омми, литераль	1.5	Грубодетритный песок	80/20	8.8	14	—	63
Там же, центр	4.5	Глинистый ил	60/—40	14.2	28	6	92

Примечание. Обозначения, как в табл. 12.

Общее количество бактериобентоса оказалось высоким и составляло $1.1-7.2 \times 10^9$ кл./см³ с минимумом в песках верховья оз. Удиль и максимумом в илах центральных более глубоких участков.

Аэробные сапрофитные бактерии были многочисленны во всех отложениях, но наибольшее их количество, в соответствии с обилием C_{усв}, наблюдалось в илах оз. Омми. Там же были весьма многочисленны и анаэробные маслянокислые бродильщики, но максимум этих бактерий, а также метаногенов был зарегистрирован в илах евтрофного залива оз. Удиль. Лишь в песках верховья этого озера анаэробное бактериальное сообщество было очень бедно (табл. 37). Численность сульфатредукторов в илах оказалась невелика — $0.02-2.8 \times 10^3$ кл./см³.

В целом интенсивность и направленность процессов распада ОВ в отложениях приамурских озер были обусловлены высокой обеспеченностью C_{орг}, C_{усв} и особенностями Red/Ox, благоприятствующих развитию различных групп микробного сообщества. Сульфатредукция в осадках оказалась в целом невысокой, несмотря на достаточный пул сульфатов, и составляла 0.02—0.11 мг S/(дм³ сут).

Во всех грунтах протекала аэробная и анаэробная деструкция. Но, если в окисленных песках верховья оз. Удиль подавляющая ее часть шла за счет активности аэробного бактериального сообщества и D_{общ} была низкой, то во всех других отложениях оба деструкционных потока были достаточно сбалансированы, и D_{общ} составляла в них 0.1—0.29 г C/(м² сут). Это стало возможным благодаря активности аэробного

сообщества самых поверхностных слоев в условиях постоянного поступления O_2 при одновременной активности анаэробных бактерий в подповерхностных слоях ила, где поддерживались восстановленные условия (табл. 38).

Таблица 37
Численность бактерий в поверхностных слоях донных отложений припойменных озер Нижнего Амура, кл./см³ сырого ила

Озеро	Н, м	ОКБ, ×10 ⁹	СБ 10 ⁴	МГБ ×10 ³	МКБ, ×10 ⁴	СРБ, ×10 ³
Удыль, верховье	2.0	1.06	11	0.1	0.1	<0.01
Там же, залив	4.8	6.35	278	10	600	5
Там же, центр	2.6	4.93	44	0.1	11	0.02
Омми, литораль	1.5	4.72	440	—	10	0.1
Там же, центр	4.5	7.22	680	—	100	2.8

Примечание. Обозначения, как в табл. 9.

Таблица 38
Деструкция органического вещества в донных отложениях припойменных озер Нижнего Амура (сентябрь 1989 г.)

Озеро	Н, м	Ассимиляция, мг С/(дм ³ сут)		Валовая деструкция, г С/(м ² сут)			СР, мг S/ (дм ³ сут)
		СО ₂	ацетата	Д _{общ}	Д _{аэр}	Д _{ан}	
Удыль, верховье	2.0	0.18	0.02	0.08	0.06	0.02	<0.01
Там же, залив	4.8	1.45	0.23	0.21	0.1	0.11	0.11
Там же, центр	2.6	132	0.12	0.17	0.11	0.06	0.02
Омми, литораль	1.5	2.35	—	0.10	0.08	0.02	0.04
Там же, центр	4.5	3.87	—	0.29	0.18	0.11	0.06

Таким образом, исследования разнотипных озер, расположенных в различных климатических зонах, показали, что структура и активность иловых бактериальных сообществ в процессах деструкции органического вещества зависят от таких экологических факторов как окружающий ландшафт, морфология водоема, обеспеченность бактериальных сообществ лабильным ОВ, окислительно-восстановительные условия, структура водных масс, а в целом – от уровня продуктивности и типа гидрологического режима озер.

5.2. Валовые оценки деструкции в отложениях водохранилищ

Водохранилища Волжско–Камского каскада, а также примыкающие к ним Шекснинское и Цимлянское на Дону простираются с севера на юг более, чем на 3000 км от зоны тайги до зоны сухих степей, охватывая своим бассейном основную часть европейской России [Волга..., 1978]. Помимо географического расположения, они различаются по морфометрии, гидрологическому режиму (табл. 2), термике, характеру подстилающих пород [Буторин, 1969; Авакян и др., 1987; 1990; Широков, 1987], по комплексу микробиологических и трофических характеристик [Копылов, Косолапов, 2008], часть из которых представлена (табл. 39).

Таблица 39

Продукционные характеристики обследованных водохранилищ
(усредненные данные за летние периоды 1965–1997 гг.)

Водохранилище	*Уровень трофии	Цветность	ОКБ, кл./мл× 10 ⁹	Ф	Д
				мг С/(л сут)**	
Волжский каскад					
Иваньковское	Евтрофный	70	2.8	0.1–0.4	0.1–0.4
Угличское	Мезотрофный	65	1.6	0.03–0.2	0.05–0.2
Рыбинское	«—»	70	1.6	0.04–0.2	0.05–0.2
Горьковское	Мезо-евтрофный	50	1.8	0.1–0.4	0.1–0.3
Чебоксарское	«—»	—	2.1	0.1–0.4	0.1–0.3
Куйбышевское	«—»	35	2.2	0.1–0.3	0.1–0.4
Саратовское	Мезотрофный	30	1.6	0.05–0.2	0.05–0.15
Волгоградское	Евтрофный	20	1.9	0.2–0.4	0.1–0.45
Камский каскад					
Камское	*** Антр.-дистр.	40	1.6	0.02	0.09
Воткинское	«—»	40	1.8	0.02	0.04
Нижекамское	Мезотрофный	—	1.9	0.02	0.05
Бассейны Шексны и Дона					
Шекснинское (без оз. Белое)	Мезотрофное	50–65	2.1	0.1–0.4	0.1–0.2
Цимлянское	Гипертрофное	20	5.6	0.5–2.1	0.55

* [Волга..., 1978; Экологические..., 2001]. ** [Романенко, 1984; Пырина, 1966; Кузнецов и др., 1974; Дзюбан, 1975, 1977в, 1983; Дзюбан и др., 1999а; 2001; ***Антропогенно-дистрофный [Романенко, 1965; Дзюбан, 1983].

5.2.1. Волжский каскад

Все изученные нами водохранилища, в том числе водоемы Волжского каскада – Ивановское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское, имеют недолгую историю, поэтому процессы формирования донных отложений в них еще не закончены [Буторин, 1969; Авакян и др., 1987]. В водохранилищах есть как речные, так и озеровидные участки, различающиеся по гидрологическому режиму и уровню продукционных процессов в водной толще (табл. 39). Эти различия, а также географическое расположение, разнообразие затопленных почв и угодий обуславливают большую пространственную «пятнистость» грунтов, неоднородность и изменчивость их структуры и свойств [Буторин и др., 1975; Широков, 1987]. В свою очередь, обеспеченность отложений органическим веществом и Red/Ox условия влияют на интенсивность и направленность протекающих в них деструкционных процессов [Кузнецов, 1959; Романенко, 1966; 1985; Дзюбан, 1983; 1999; 2006].

Во время летних экспедиционных исследований, проводившихся многократно в течение 1975–1988 гг., температура придонных вод, несмотря на климатические различия, изменялась с севера на юг обычно лишь на 3–4 °С, а содержание O₂ колебалось в пределах 6–11 мг/л [Дзюбан, 1999]. Но даже при постоянной аэрации грунтов показатель E_h в поверхностных слоях оказался невысоким, а в более глубоких – почти повсеместно отрицательным (табл. 40).

Содержание в грунтах водохранилищ C_{орг} в целом соответствовало типу отложений. Пески проточных участков, как правило, бедны ОВ, в илах озеровидных расширений его количество варьировало в пределах 4.2–32 г С/дм³ с максимумом в водоемах Верхней Волги. Обеспеченность грунтов лабильным ОВ колебалась также в широких пределах – от 6–8% в минерализованных песках и глинах южных водоемов, до 16–20% в илах продуктивных водохранилищах Средней Волги (табл. 40).

Сопоставление показателей C/N и C/H свидетельствует, что органический комплекс грунтов (ОКГ) водоемов Верхней Волги формируется в основном за счет соединений аллохтонного происхождения. В осадках водохранилищ Нижней Волги основная роль в ОКГ принадлежит поступлениям автохтонного C_{орг}, а донные отложения водоемов Средней Волги обеспечиваются за счет как аллохтонных, так и автохтонных поступлений ОВ (табл. 40).

Бактериальное население песчанистых и глинистых грунтов речных участков всех водохранилищ, благодаря близким физико-химическим условиям, сходно. Плотность бактериобентоса и числен-

ность отдельных микробных групп в них обычно минимально по отношению к другим участкам (табл. 41).

Таблица 40

**Физико-химическая характеристика типичных донных отложений
водохранилищ Волжского каскада в летние периоды
(1975–1979, 1987–1988 гг.)**

Водохранилище и участок	Внешний вид	Eh, mV 0–1/1– 3 см	C _{орг} , г/дм ³	C _{усв} , % C _{орг}	C/N	C/H
Иваньковское, р	Пески, слабоза- иленные пески	90/25	3–5	5–6	9	–
Там же, оз	Песчанистые и серые илы	80/-40	5–10	8–16	7–16	5–7
Угличское, р	Пески	120/10	3–5	6–8	11	–
Рыбинское, р	Заиленные пески, песчанистые илы	110/10	3–8	6–10	9–12	6– 10
Там же, оз	Серые и торфя- нистые илы	100/-60	4–16	7–11	10– 20	5– 11
Горьковское, р	Заиленные пески, песчанистые илы	100/-20	8–14	9–16	9–12	6–8
Там же, оз	Серые и мелко- детритные илы	80/-60	12–26	10–22	13– 15	4–5
Чебоксарское, р	Заиленные пески	90/20	3–7	12–15	6–8	5– 10
Там же, оз	Песчанистые илы, заиленная почва	30/-40	5–8	13–19	10– 14	14
Куйбышевское, р	Заиленные пески	60/10	6	7	8	7
Там же, оз	Песчанистые и серые илы	50/-80	6–12	10–19	6–8	2–7
Саратовское, р	Мелкие пески	180/20	2–7	8	10	4–7
Там же, оз	Заиленные пески, глинистые илы	60/-60	8–9	8–9	9–12	6–7
Волгоградское, р	Мелкие пески	120/75	1–3	6	5–6	6–9
Там же, оз	Глинистые и се- рые илы	60/-20	6–10	8–14	5–7	2–4

Примечание. Все характеристики для слоя грунта 0–5 см, Eh – для горизонтов 0–1 и 1–3 см (то же для табл. 43 и 46). Участки: р – речной, оз – озеровидный.

Таблица 41

**Численность бактерий в поверхностном слое донных отложений
водохранилищ Волжского каскада, кл./см³ сырого ила
(пределы колебаний за летний период)**

Водохранилище и участок	ОКБ, ×10 ⁹	СБ, ×10 ⁴	МКБ, ×10 ⁴	СРБ, ×10 ³	МГБ, ×10 ³
Иваньковское, речной	0.6–1.9	6–24	< 1	< 0.1	< 0.01
Там же, озеровидный	1.6–3.2	21–90	10–100	0.1– 5	0.1–17
Угличское, речной	0.7–1.4	2–10	–	–	–
Рыбинское, речной	0.8–1.4	8–14	1–3	0.2	0.1
Там же, озеровидный	1.9–3.1	90–137	10–110	0.1– 20	0.1–25
Горьковское, речной	0.3–1.6	1.5–24	10–100	0.1	0.1–2
Там же, озеровидный	1.9–5.6	100– 130	10–200	1–5	1–70
Чебоксарское, речной	1.2–2.6	1–18	1–10	–	0–0.5
Там же, озеровидный	1.1–4.1	8–70	1–100	–	0.1–7
Куйбышевское, речной	0.8–1.9	22–95	1–10	0– 0.2	0.1
Там же, озеровидный	1.4–3.7	30–130	10–200	0.1– 8	0.1–11
Саратовское, речной	0.4–1.5	0.9–4.5	< 1	< 0.1	< 0.01
Там же, озеровидный	1.3–2.9	47–65	10–20	0.1	0.1–7
Волгоградское, речной	0.3–1.1	8–15	< 1	< 0.1	< 0.01
Там же, озеровидный	2.3–3.1	11–135	1–20	0.1	0.1–1

Примечание. Обозначения, как в табл. 9.

В результате мозаичности донного ложа озеровидных плесов размах колебаний численности и состава бактериальных сообществ илов в каждом водоеме оказался весьма велик. Однако можно отметить, что аэробные сапрофитные бактерии в илах всех Волжских водохранилищах достигают высокой численности, отражая схожесть Red/Ox условий (табл. 40, 41). Количество анаэробных бактерий всех групп достигало максимума в отложениях Верхневолжских водоемов и на загрязняемых участках, а в грунтах южных водохранилищ было минимальным (табл. 41).

В большинстве грунтов Волжских водохранилищ величина ХПК летом составляла не более 5–12% от общего потребления O₂. Аэробная деструкция (без ХПК) в это время варьировала от 0.01–0.06 г C/(м² сут) в песках до 0.25–0.3 г C/(м² сут) в илах, достигая на загрязненных участках 0.36–0.46 г C/(м² сут). Сопоставляя результаты по отдельным

водоемам, видно, что масштабы аэробных процессов в отложениях на основной части каскада близки (табл. 42).

Таблица 42

Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волжского каскада (пределы колебаний за летние периоды)

Водохранилище и участок	ХПК, % общего	ТА, мг С/(дм ³ сут)	Валовая деструкция, г С/(м ² сут)		
			общая	аэробная	анаэроб- ная
Иваньковское, реч- ной	1–5	0.2–1.1	0.08– 0.22	0.08–0.2	0–0.02
Там же, озеровидный	10–24	2.4–11	0.27–1.1	0.13–0.24	0.11–0.8
Угличское, речной	–	–	0.07– 0.28	0.06–0.18	0.01–0.1
Рыбинское, речной	5–12	1.2	0.12– 0.22	0.08–0.12	0.04–0.1
Там же, озеровидный	10–30	1.6–6.1	0.15– 0.62	0.07–0.32	0.09–0.4
Горьковское, речной	0–7	0.4	0.03– 0.23	0.02–0.13	0.01–0.1
Там же, озеровидный	10–17	2.1–11	0.2–0.8	0.08–0.4	0.11–0.4
Чебоксарское, речной	–	0.1	0.08– 0.34	0.08–0.14	0–0.2
Там же, озеровидный	5–9	6.8	0.15– 0.64	0.1–0.34	0.05–0.32
Куйбышевское, реч- ной	5–8	0.2–4.5	0.08– 0.38	0.07–0.15	0–0.23
Там же, озеровидный	10–14	5.7–12	0.15– 0.53	0.1–0.22	0.05–0.31
Саратовское, речной	0	0.1	0.03– 0.11	0.03–0.07	0–0.04
Там же, озеровидный	7–13	0.2–4.2	0.28– 0.31	0.2–0.22	0.06–0.1
Волгоградское, реч- ной	0	0.1	0.02– 0.06	0.02–0.06	0
Там же, озеровидный	5–7	1.2–9.8	0.25– 0.34	0.18–0.27	0.02–0.08

Колебания же интенсивности анаэробных процессов были значительными. В зависимости от типа отложений и Red/Ox результаты расчета $D_{ан}$ варьировали от отрицательных значений до 0.8 г С/(м² сут). В целом отмечалось их снижение по направлению от Верхней к Нижней Волге (табл. 42). Уместно отметить, что оценку $D_{ан}$ традиционным методом получают по разности между общей (по CO₂) и аэробной (по O₂)

составляющими. Появляющиеся при этом отрицательные значения обычно принимаются за 0 или «выбраковываются». Однако, по нашему мнению, подобные результаты, которые отмечаются в опытах с восстановленными илами, имеют более глубокие причины, что будет рассмотрено в следующих разделах работы.

Общая оценка скорости распада органического вещества в отложениях (по выделяемой CO_2) колебалась в водохранилищах от 0.01–0.03 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$ в песках речных участков, бедных $\text{C}_{\text{орг}}$, до 0.7–1.1 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$ в детритных и черных илах, насыщенных легкогидролизуемыми соединениями (табл. 42).

Интенсивность темновой ассимиляции углекислоты, которая может служить интегральной характеристикой активности всего бактериобентоса, варьировала очень широко. В некоторых грунтах со специфическим сочетанием условий: резкий градиент E_h , богатство $\text{C}_{\text{орг}}$, низкий C/H и подток из придонной воды кислорода – она достигала 0.03–0.05 г $\text{C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$, что сопоставимо со скоростью выделения CO_2 в деструкционных процессах (табл. 42).

Исследования сульфатредукции в илах всего каскада не проводились. Имеющиеся данные по Куйбышевскому водохранилищу [Добрынин, 1993] показывают, что в некоторых восстановленных грунтах она может достигать 2.7–4.4 мг $\text{S}/(\text{дм}^3 \text{ сут})$.

5.2.2. Камский каскад

Водоемы Камы по ряду характеристик близки к мезо-евтрофным водохранилищам Волги [Романенко, 1985], однако их функциональные микробиологические и продукционные показатели (табл. 36) приближаются к оценкам дистрофных или полигумозных озер [Романенко, 1965; Дзюбан, 1999; 2003а]. Это послужило причиной условно отнести их к разряду «антропогенно дистрофных» [Романенко, 1966; Дзюбан, 1983]. Показатели фотосинтеза здесь минимальны для всей Волжско-Камской системы [Романенко, 1985], а в воде преобладают биохимически «жесткие» ОВ [Бикбулатов, Бикбулатова, 1977]. В результате на основной части донного ложа сформировались отложения, содержащие фенолы, смолы, кислоты, нефтепродукты и другие соединения, вызывающие угнетение и даже гибель зообентоса [Громов и др., 1975].

Изучение водохранилищ Камского каскада проводилось в августе – сентябре 1975 г. и в июле – августе 1987 г. на экспедиционных судах. Исследования показали, что Red/Ox условия в грунтах этих водоемов отличаются от характеристик Волжских осадков более низким E_h , который даже в поверхностных слоях снижается до 10 – -20 мВ. Содер-

жание $C_{орг}$ в отложениях в целом соответствует их типу, однако пески проточных участков гораздо богаче ОВ, чем Волжские, и их содержание составляет 4–12 г С/дм³. В илах же озеровидных расширений $C_{орг}$ достигает 16–28 г С/дм³, но обеспеченность грунтов лабильными соединениями повсеместно низка – 5–9% (табл. 43).

Сопоставление характеристик С/Н и С/Н, показывает, что органический комплекс грунтов водохранилищ Камского каскада формируется в основном за счет $C_{орг}$ аллохтонного происхождения (табл. 43), и перегружен такими трудноминерализуемыми веществами как лигнин, гумус, клетчатка [Дзюбан, 1977а], а часто и токсичными соединениями как фенолы, смолы, нефть, ПАВ и др. [Громов и др., 1975; Dzyuban et al., 1996].

Таблица 43

Физико-химическая характеристика типичных донных отложений водохранилищ Камского каскада в летний период (1975, 1987 гг.)

Водохранилище и участок	Внешний вид	Eh, mV 0–1/ 1–3 см	$C_{орг}$, г/дм ³	$C_{усв}$, % $C_{орг}$	С/Н	С/Н
Камское, речной	Заиленный песок	100/10	12	7	16	6
Там же, озеровидный	Глинистые и серые илы	20/-90	26	8	18	5
Там же, особо загрязненный	Черный глинистый ил	-20/-120	28	–	22	4
Воткинское, речной	Слабозаиленный песок	120/20	9–16	5–8	25	6
Там же, озеровидный	Пески и глинистые илы	20/-40	15–20	9	20	5
Там же, особо загрязненный	Черный глинистый ил	10/-100	24	–	23	4
Нижекамское, речной	Глинистый песок	130/80	3–4	8	7–10	22
Там же, озеровидный	Заиленный песок	40/10	7–20	7–8	1–12	5–9

В связи с большой пестротой грунтов, неоднородностью Red/Ox и низкой обеспеченностью лабильными соединениями распределение бактериобентоса в водоемах Камы весьма неравномерно. И если общее количество бактериобентоса в грунтах близко к аналогичным показателям мезотрофных водохранилищ Волги, то численность аэробных сапрофитных микроорганизмов в бедных $C_{усв}$ грунтах Камских водоемов оказалась значительно ниже (табл. 44).

Несмотря на восстановленность донных отложений, численность анаэробных бактерий (из учитываемых групп) в илах основной части донного ложа Камских водохранилищ оказалась в целом низкой (табл. 44). Лишь на особо загрязненных участках в осадках возрастало число сульфатредукторов и метаногенов до 15×10^3 и 10×10^3 кл./см³ соответственно [Дзюбан, 1998].

Таблица 44

Численность бактерий в поверхностном слое донных отложений водохранилищ Камского каскада, кл./см³ сырого ила (пределы колебаний за летний период)

Водохранилище и участок	ОКБ, $\times 10^9$	СБ, $\times 10^4$	МКБ, $\times 10^4$	СРБ, $\times 10^3$	МГБ, $\times 10^3$
Камское, речной	2.9	10–35	0–0.1	5	1
Там же, озеровидный	1.8–2.8	65	0.1–1	10	10
Там же, особо загрязненный	5.7	–	1	15	10
Воткинское, речной	1.1–1.5	45	–	1	<0.1
Там же, озеровидный	2.1–2.6	130	0.1–1	5	5
Там же, особо загрязненный	2.2	11	1	7	–
Нижекамское, речной	0.9–1.8	0.7	–	–	<0.1
Там же, озеровидный	1.2–2.4	5–12	1–2	1	1

Примечание. Обозначения, как в табл. 9.

Интенсивность процессов аэробной деструкции ОВ в донных отложениях Камских водохранилищ в летний период оказалась, с учетом высокого ХПК (5–53%), в целом низка (табл. 45). В песчанистых грунтах она составляла 0.02–0.11, а в илах основной площади донного ложа колебалась от 0.01 до 0.19 г С/(м² сут) и лишь в наименее загрязненных отложениях приплотинного плеса Нижекамского водохранилища $D_{\text{аэр}}$ достигала 0.3 г С/(м² сут).

Величина анаэробной деструкции ОВ в отложениях, рассчитанной по традиционному методу, оказалась повсеместно низкой, несмотря на благоприятные для анаэробных бактериальных сообществ Red/Ox условия. В зависимости от типа отложений $D_{\text{ан}}$ (без метаногенеза) варьировала в пределах от отрицательных значений в глубоко восстановленных илах до 0.3 г С/(м² сут) в отложениях Нижекамского водохранилища со слабоокисленными или слабовосстановленными свойствами. И лишь в черных илах особо загрязняемого участка Камского водоема анаэробный распад достигал 0.6 г С/(м² сут) (табл. 43). Подобные результаты следует отнести за счет недоучета процессов

метаногенеза с реассимиляцией CO₂ о чем будет сказано в последующей главе.

По тем же причинам (недоучет реассимиляции CO₂) общая величина деструкции ОВ в донных отложениях водоемов Камского каскада оказалась в целом низкой (табл. 45).

Интенсивность бактериальных процессов темновой ассимиляции CO₂ варировала значительно и составляла от 0.2–1.2 мг С/(дм³ сут) в грунтах речных участков до 1.6–11 мг С/(дм³ сут) в отложениях озеровидных расширений (табл. 45).

Таблица 45

Деструкции органического вещества в донных отложениях водохранилищ Камского каскада (пределы колебаний за летний период)

Водохранилище и участок	ХПК, % общего	ТА, мг С/(дм ³ сут)	Валовая деструкция, г С/(м ² сут)		
			общая	аэробная	анаэробная
Камское, речной	5	0.2–1.1	0.08–0.3	0.02–0.08	0.06–0.22
Там же, озеровидный	10–24	2.4–11	0.06–0.24	0.07–0.16	0 (–0.01)–0.08
Там же, особо загрязненный	53	6.8	0.56	0.01	0.055
Воткинское, речной	5–12	1.2	0.02–0.21	0.01–0.11	0.01–0.10
Там же, озеровидный	10–35	1.6–6.1	0.10–0.17	0.16–0.19	0 (–0.04)
Там же, особо загрязненный	–	–	0.12	0.02	0.10
Нижнекамское, речной	0–7	0.4	0.02–0.09	0.02–0.08	0–0.05
Там же, озеровидный	10–17	2.1–11	0.01–0.6	0.02–0.3	0 (–0.01)–0.3

Примечание. Обозначения, как в предыдущих таблицах.

5.2.3. Шекснинское и Цимлянское водохранилища

Самое северное Шекснинское водохранилище (~61° с.ш.) изучали в течение вегетационных сезонов 1994–1995 гг., а самое южное – Цимлянское (~47° с.ш.) – летом 1977 г. и 1988 г. Кроме разницы в географическом положении и связанных с ним различий ландшафта, подстилающих пород и термического режима, они контрастируют также по ряду внутриводоемных характеристик. Шекснинское водохранилище (без оз. Белое) – мезотрофный водоем, испытывающий умеренное тех-

ногенное загрязнение [Дзюбан, 2005], в структуре которого преобладают речные участки. Цимлянское – высокопродуктивный водоем с обширными глубоководными плесами и литоралью, а промышленное загрязнения низкое [Романенко, 1985]. Донные отложения в них также весьма различны: в Шекснинском преобладают окисленные и слабо восстановленные грунты насыщенные аллохтонным $C_{орг}$ и бедные $C_{уств}$; отложения Цимлянского богаты автохтонным органическим веществом с высоким содержанием легкоусвояемых фракций [Дзюбан, 1979в; 2002д; Дзюбан, Косолапов, 2002б].

Особенности Red/Ox условий и уровень обеспеченности грунтов лабильными соединениями обусловили резкое различие в этих водоемах численности и структуры бактериобентосных сообществ (табл. 46).

Таблица 46

Физико-химическая характеристика донных отложений Шекснинского (1994 г.) и Цимлянского (1977 г.) водохранилищ в летний период

Водохранилище и участок	Внешний вид	Eh, mV (0–3 см)	$C_{орг}$, г/дм ³	$\frac{C_{уств}}{C_{орг}}$ %	C/N	C/H
Шекснинское, речной	Зайленный песок	110–60	1.4–2.5	–	11	10
Там же, озеровидный	Песчанистый ил	90–40	16–18	8	14	6
Там же, Сизьменский разлив	Серый ил	80–60	12–15	9	12	8
Цимлянское, речной	Слабозайленный песок	110	3.2	33	8	1.5
Там же, озеровидный-1	Глинистый ил	60	7.7	20	9	3.2
Там же, озеровидный-2	Мелкодетритный ил	60	7.8	19	5	1.8
Там же, побережье	Зайленная глина	70	6.2	21	6	3.4

Общее количество бактерий в отложениях северного водохранилища было заметно выше, чем в южном и обусловлено преобладанием в аллохтонных осадках первого из них привнесенной пассивной микрофлоры, что характерно для водоемов северной зоны [Романенко, 1985; Дзюбан, 1999; 2002]. Однако по численности бактерий массовых групп – деструкторов, выделяемых на питательных средах, грунты Цимлянского водохранилища намного превосходят аналогичные значения в Шекснинском. Особенно велико численное превосходство представителей анаэробного сообщества – маслянокислых и сульфатредуцирующих бактерий (табл. 47). Столь массовое развитие в одних и тех же отложениях южного водоема аэробов и анаэробов объясняется благоприятным сочетанием особенностей Red/Ox условий в илах – постоянному притоку кислорода в по-

верхностные слои и выделению восстановленных соединений из более глубоких и обилию лабильного ОВ [Дзюбан, 1979в; 1983].

Таблица 47

Численность бактерий (в слое 0–3 см) в донных отложениях Шекснинского (08.1994) и Цимлянского (08.1977) водохранилищ

Водохранилище и участок	ОКБ, ×10 ⁹	СБ, ×10 ⁴	МКБ, ×10 ⁴	СРБ, ×10 ³
Шекснинское, речной	6.1	18–220	5	0.01
Там же, озеровидный	7.6	120	70	0.1–1.2
Там же, Сизьменский разлив	7.9	160	7	0.1–1.1
Цимлянское, речной	2.1	200	11	–
Там же, озеровидный-1	3.0	840	110	4.2
Там же, озеровидный-2	2.4	350	200	1.1
Там же, пойма	2.7	120	200	1.6

Примечание. Обозначения, как в табл. 9.

Экологические различия водоемов в трофическом уровне и гидродинамическом режиме, Red/Ox условия в грунтах, способствующие развитию аэробного или анаэробного бактериобентоса, а также их обеспеченность лабильными ОВ, обуславливают различия интенсивности и направленности иловых деструкционных процессов.

В осадках Шекснинского водохранилища подавляющая часть разрушаемого ОВ окисляется летом аэробным бактериальным сообществом при интенсивности 0.13–0.29 г С/(м² сут). Расчет D_{ан} по обычной схеме здесьнередко оказывается «отрицательным», поэтому валовая деструкция (по СО₂) невысока (табл. 48).

Таблица 48

Деструкция органического вещества в донных отложениях Шекснинского(08.1994) и Цимлянского (08.1977) водохранилищ в летний период

Водохранилище и участок	Валовая деструкция, г С/(м ² сут)		
	общая	аэробная	анаэробная
Шекснинское, речной	0.09	0.13	0 (-0.04)
Там же, озеровидный	0.22	0.29	0 (-0.07)
Там же, Сизьменский разлив	0.28	0.23	0.05
Цимлянское, речной	0.1–0.4	0.1–0.32	0–0.08
Там же, озеровидный-1	0.64	0.34	0.3
Там же, озеровидный-2	0.7	0.4	0.3
Там же, пойма	0.56	0.32	0.34

В грунтах Цимлянского водохранилища деструкционные потоки летом оказались сбалансированы и более масштабны, а аэробная деструкция ОВ преобладает лишь в песках небольшого по площади речного участка. Микробные процессы в илах идут настолько энергичны ($D_{\text{общ}}$ достигает $0.7 \text{ г С}/(\text{м}^2 \text{ сут})$), что эффект недоучета реассимиляции CO_2 не заметен (табл. 48), хотя метаногенез здесь может достигать (август 1988 г.) до $1.15 \text{ мл CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$.

5.3. Сезонная динамика процессов распада органического вещества в илах и их роль в общеводоемной деструкции

Исследования сезонных колебаний интенсивности деструкционных процессов, проведенных в донных отложениях оз. Плесеево, выявили особенности динамики распада ОВ в отдельных экологических зонах этого продуктивного димиктического водоема. В профундальных илах совокупная величина $D_{\text{общ}}$ в первую очередь регламентируется Red/Ox , а также поступлением $\text{C}_{\text{усв}}$ и t° , поэтому летом, когда аэробные процессы в них отсутствуют, $D_{\text{общ}}$ низка. В грунтах зарастающей литорали $D_{\text{общ}}$ достигает к середине лета максимума для всего водоема (рис. 16). В это время прогретые литоральные осадки обогащаются $\text{C}_{\text{усв}}$, поступающего при отмирании растительности, и активно функционируют как аэробные, так и анаэробные бактерии. В грунтах сублиторали основным экологическим фактором, определяющим ход деструкционных процессов (как будет показано далее), тоже является их обеспеченность лабильными ОВ.

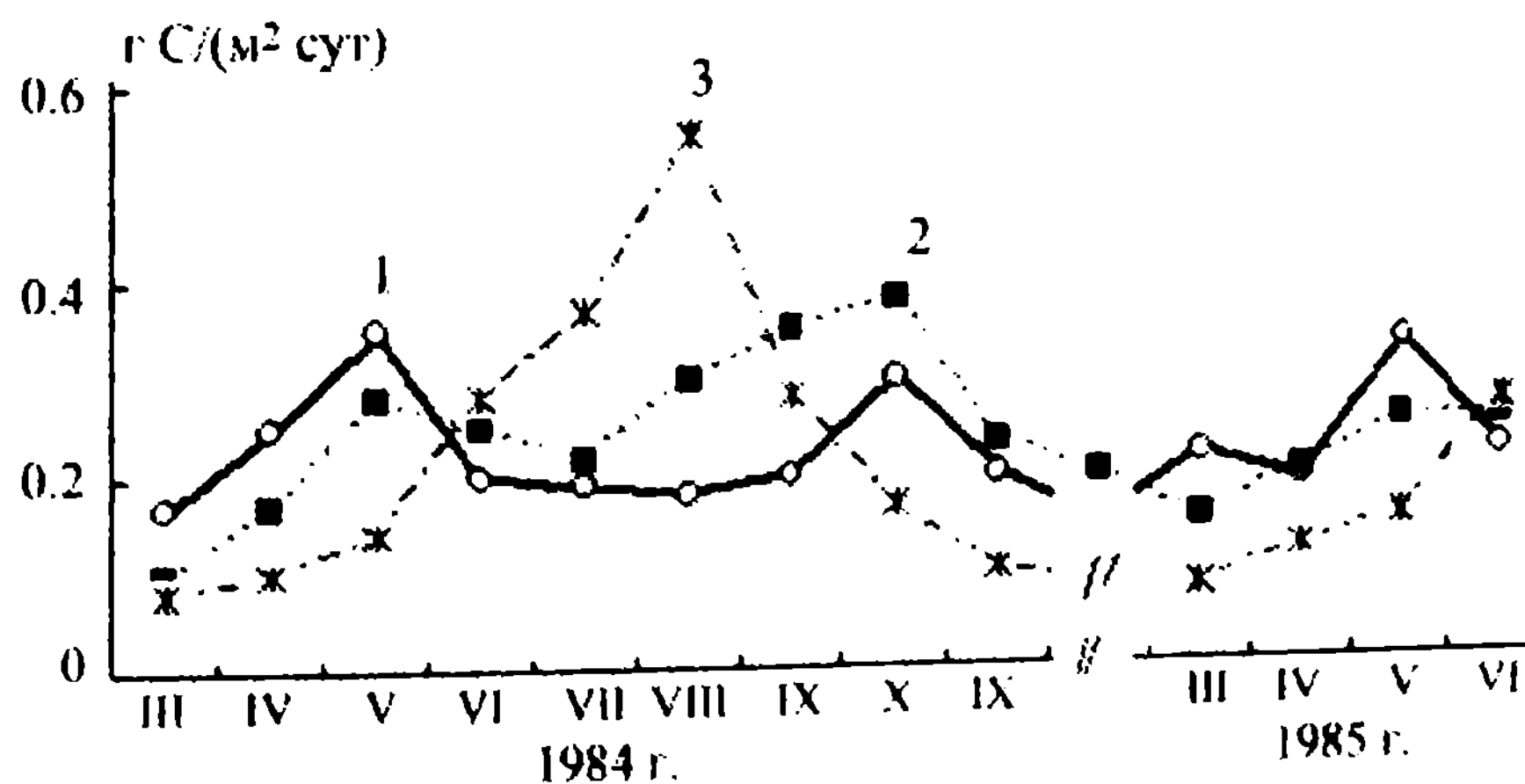


Рисунок 16. Сезонная динамика общей деструкции ОВ в донных отложениях различных участков оз. Плесеево в 1984–1985 гг. 1 — профундальная зона, 2 — зона сублиторали, 3 — зарастающая литораль.

В Рыбинском водохранилище с постоянно перемешиваемой водной толщей динамика деструкционных процессов в донных отложениях иная. В илах глубоководного участка, богатых ОВ [Дзюбан, 2002], максимум общей деструкции отмечен в период массового развития фитопланктона и резкой активизации аэробного бактериобентоса. Анаэробные же процессы распада достигают максимума осенью в период отмирания водорослей (рис. 17а). В бедных ОВ грунтах центральной мелководной зоны деструкция низка и ее увеличение наблюдается лишь в конце лета при обогащении осадков $C_{\text{усв}}$ отмирающего фитопланктона (рис. 17б).

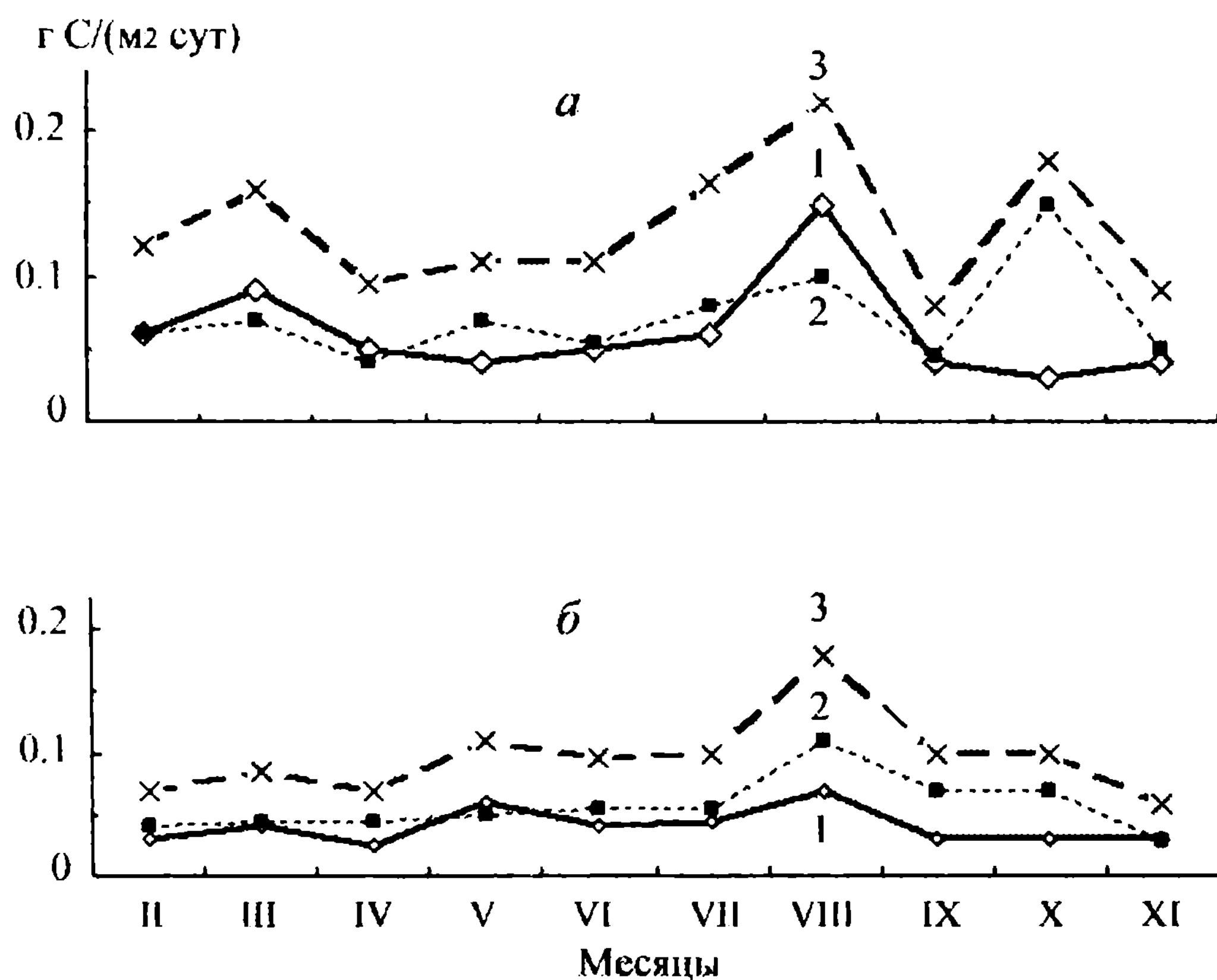


Рисунок 17. Сезонная динамика общей деструкции ОВ в донных отложениях Рыбинского водохранилища на глубоководном участке у затопленного русла р. Мологи (а) и в мелководной центральной зоне (б) в 1982 г. 1— аэробная, 2 — анаэробная, 3 — общая, г С/(м² сут).

Проведение годовых циклов исследований на водоемах разного типа позволили сопоставить динамику процессов деструкции в воде и осадках, а также сделать корректные расчеты и экосистемные оценки.

В центральной глубоководной зоне оз. Плещеево в общеводоемной деструкции ОВ преобладают процессы, идущие в водной массе, но в

подледный и весенне-осенний периоды – иловые процессы (рис. 18а). В литоральной зоне роль иловой деструкции преобладает во все сезоны (рис. 18б) и ее учет весьма важен для общих оценок. За годичный цикл 1984–1985 гг. вклад $D_{\text{общ}}$ (без метаногенеза) в суммарный экосистемный распад ОВ (ил + вода) димиктического озера составил 28% [Дзюбан, 1989а].

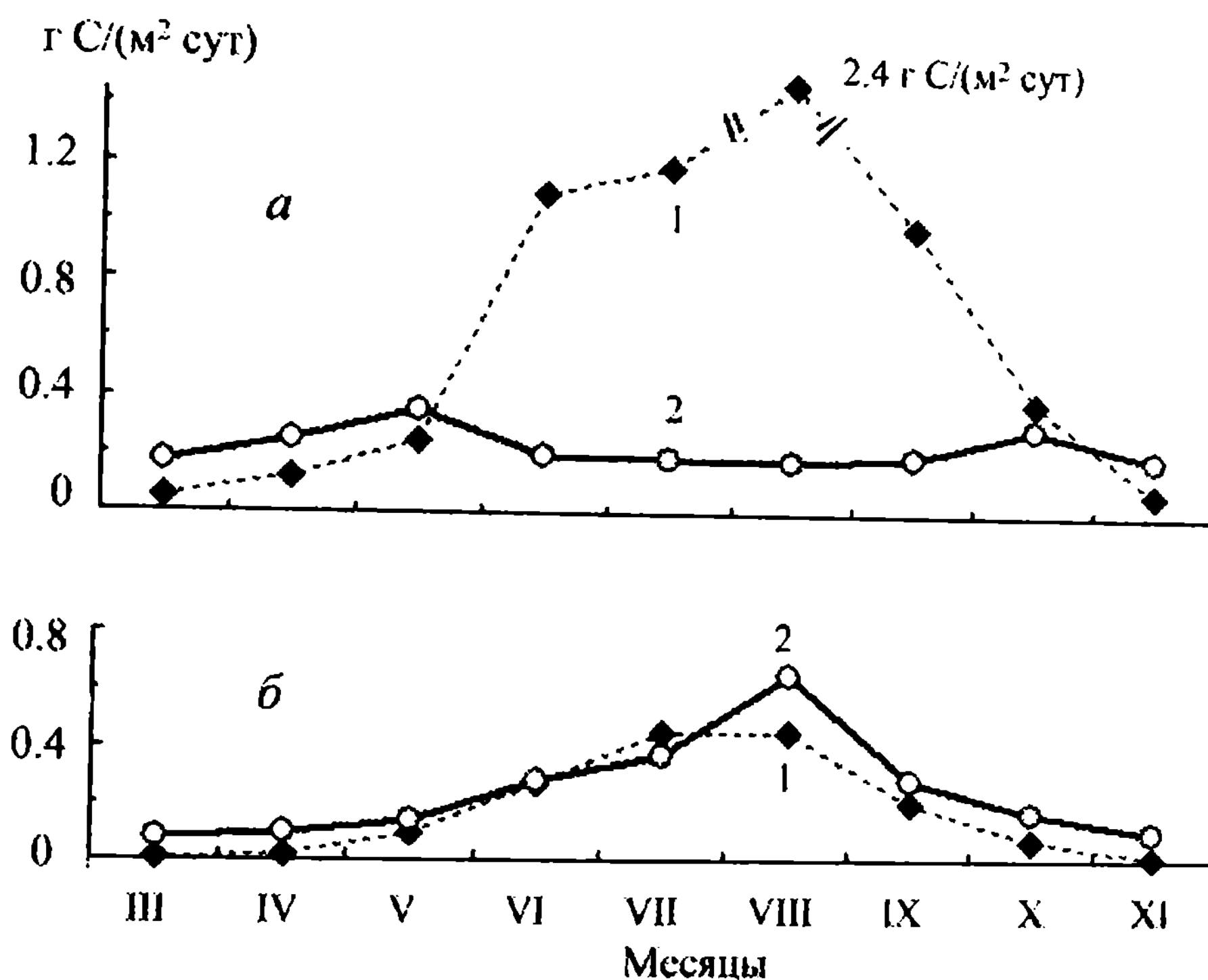


Рисунок 18. (26). Деструкция органического вещества в воде (1) и донных отложениях (2) озера Плещеево в глубоководной зоне (а) и в литорали (б), г C/(м² сут).

Рыбинское водохранилище отличается чрезвычайной гетерогенностью донных отложений и исследования на нем проводились на шести стандартных станциях. Для более корректных экосистемных сопоставлений и оценок данные круглогодичных наблюдений были усреднены с учетом площадей типичных грунтов [Рыбинское водохранилище, 1972; Законов, 1995].

В водохранилище при максимальном летнем прогреве водной толщи процессы деструкции ОВ в ней, так же как в озере, значительно превышали интегральную величину общего распада в илах. В подледный же период, а также весной и осенью – иловая деструкция превосходила по масштабам аналогичные процессы в воде (рис. 19).

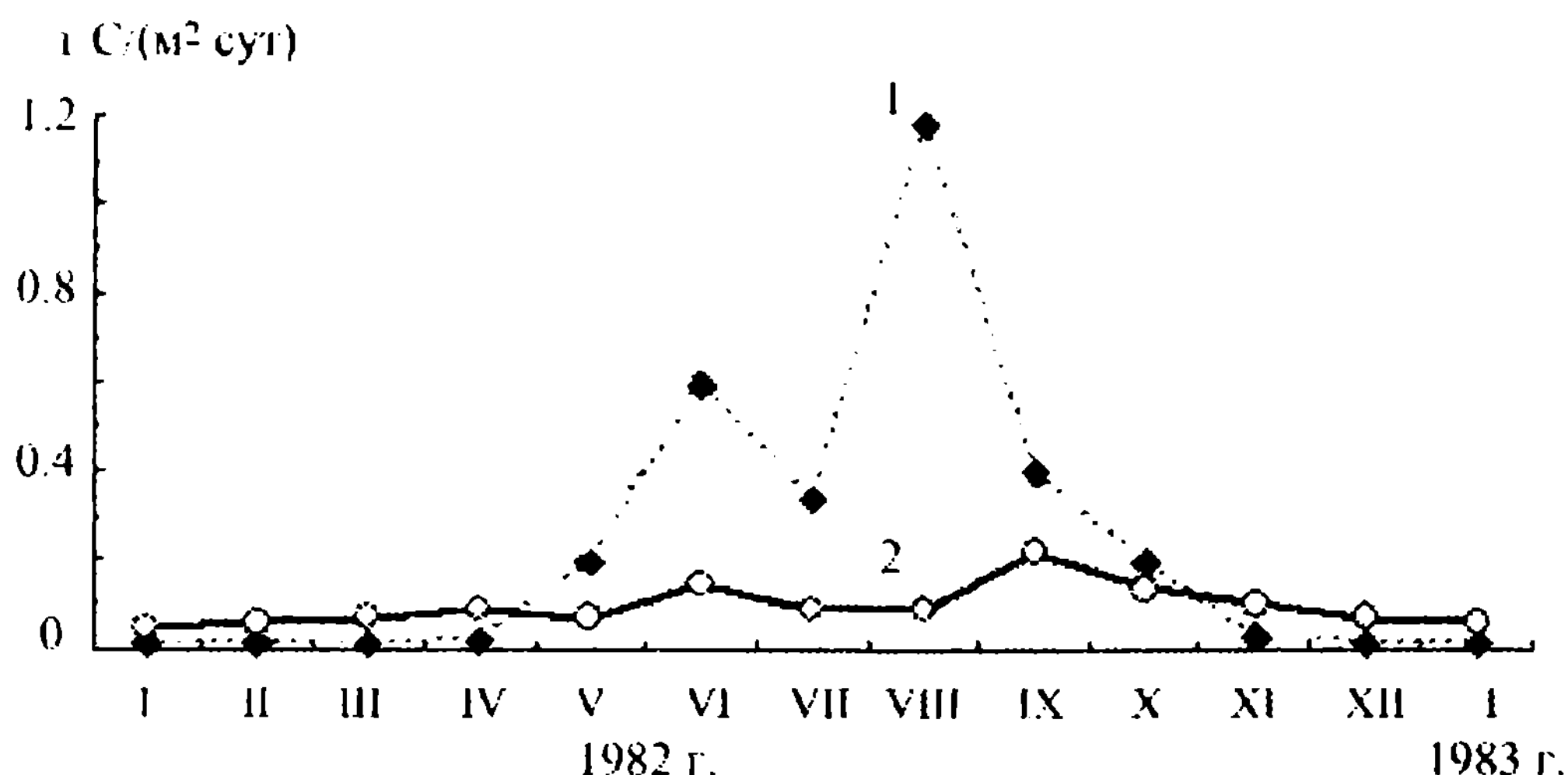


Рисунок 19. Деструкция ОВ в Рыбинском водохранилище в годичном цикле 1982–1983 гг.: соотношение процессов в воде (1) и в донных отложениях (2), г C/(м² сут).

В целом за годичный цикл 1982–1983 гг. вклад $D_{\text{общ}}$ (без метаногенеза) в суммарный экосистемный распад (ил + вода) органического вещества в Рыбинском водохранилище составил 23–27% [Дзюбан, 1983; 2002б].

5.4. Основные экологические факторы, обуславливающие интенсивность и направленность деструкции органического вещества в донных отложениях

Прямой зависимости между температурой и скоростью распада ОВ в осадках установить не удалось ни в лабораторных опытах [Дзюбан, 1987а], ни в ряде полевых наблюдений [Драбкова, 1981; Дзюбан, 1989]. Сходная динамика этих параметров в илах профундали оз. Плесеево (рис. 20а) скорее свидетельствует о сезонных особенностях общей экологической ситуации в водоеме и, в первую очередь, кислородного режима профундали. Нет четкой прямой связи $t^{\circ}\text{C}$ с $D_{\text{общ}}$ и в литоральной зоне (рис. 20б).

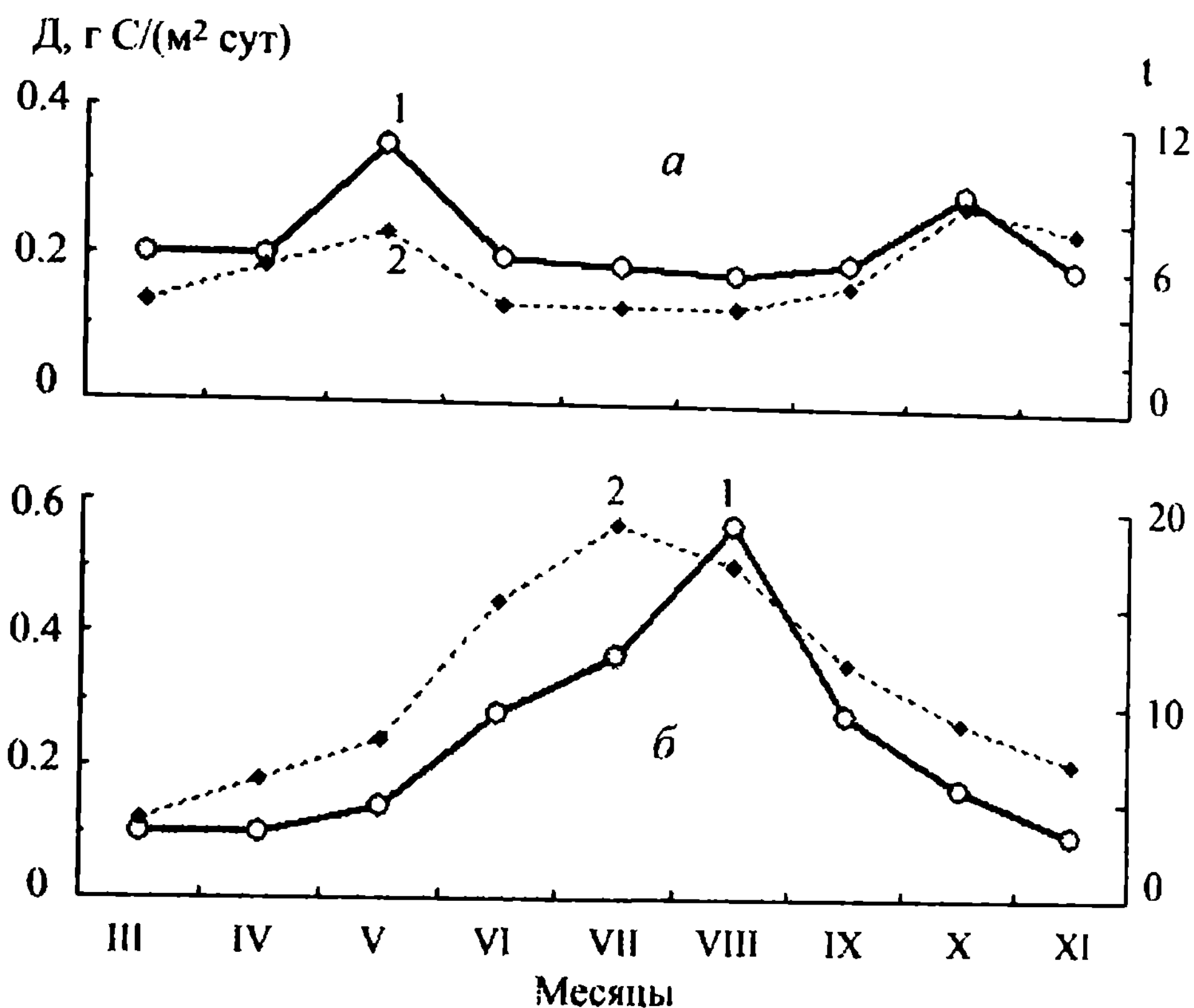


Рисунок 20. Сезонные изменения интенсивности общей деструкции ОВ (1) в донных отложениях различных участков оз. Пleshеево и температуры придонной воды (2) [Экосистема..., 1989] в 1984 г. *а* – профундальная зона, *б* – зарастающая литораль.

Прямой зависимости общей деструкции ОВ в отложениях от обилия $C_{орг}$ в илах профундали оз. Пleshеево также не обнаружено (рис. 21а), что понятно, учитывая в целом высокую обеспеченность илов этого продуктивного водоема $C_{орг}$. В грунтах же зарастающей литорали, запас ОВ в которых до начала вегетации макрофитов низок, обусловленность активности бактериобентосного сообщества от их обеспеченности $C_{орг}$ прослеживается (рис. 21б), но прямая связь между этими параметрами отсутствует [Дзюбан, 1983]. Сходные оценки были сделаны и для других озер [Драбкова, 1981].

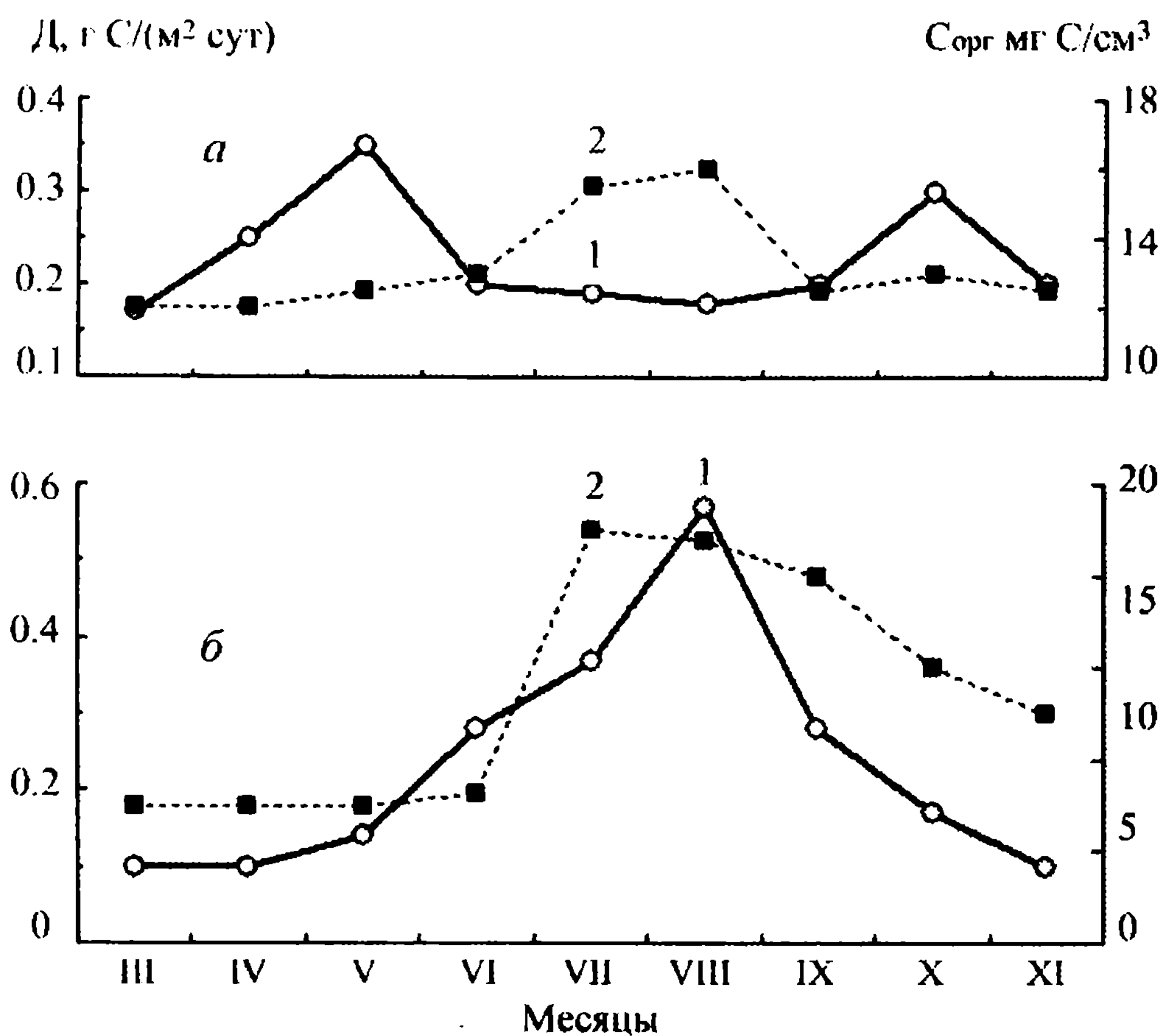


Рисунок 21. Сезонные изменения интенсивности общей деструкции ОВ (Д) в донных отложениях оз. Плещеево (1) и концентрации общего С_{орг} (2) на различных участках в 1984 г. *а* – профундаль, *б* – зарастающая литораль.

Связь между деструкцией ОВ в осадках и обилием бактериобентоса отмечалась [Драбкова, 1981; Дзюбан, 1983], и близость сезонной динамики этих показателей в разнотипных водоемах подтверждает ее (рис. 22). Однако в профундальных илах стратифицированного оз. Плещеево в летний период, когда аэробные процессы минерализации затухают, подобная связь выражена слабо (рис. 22а).

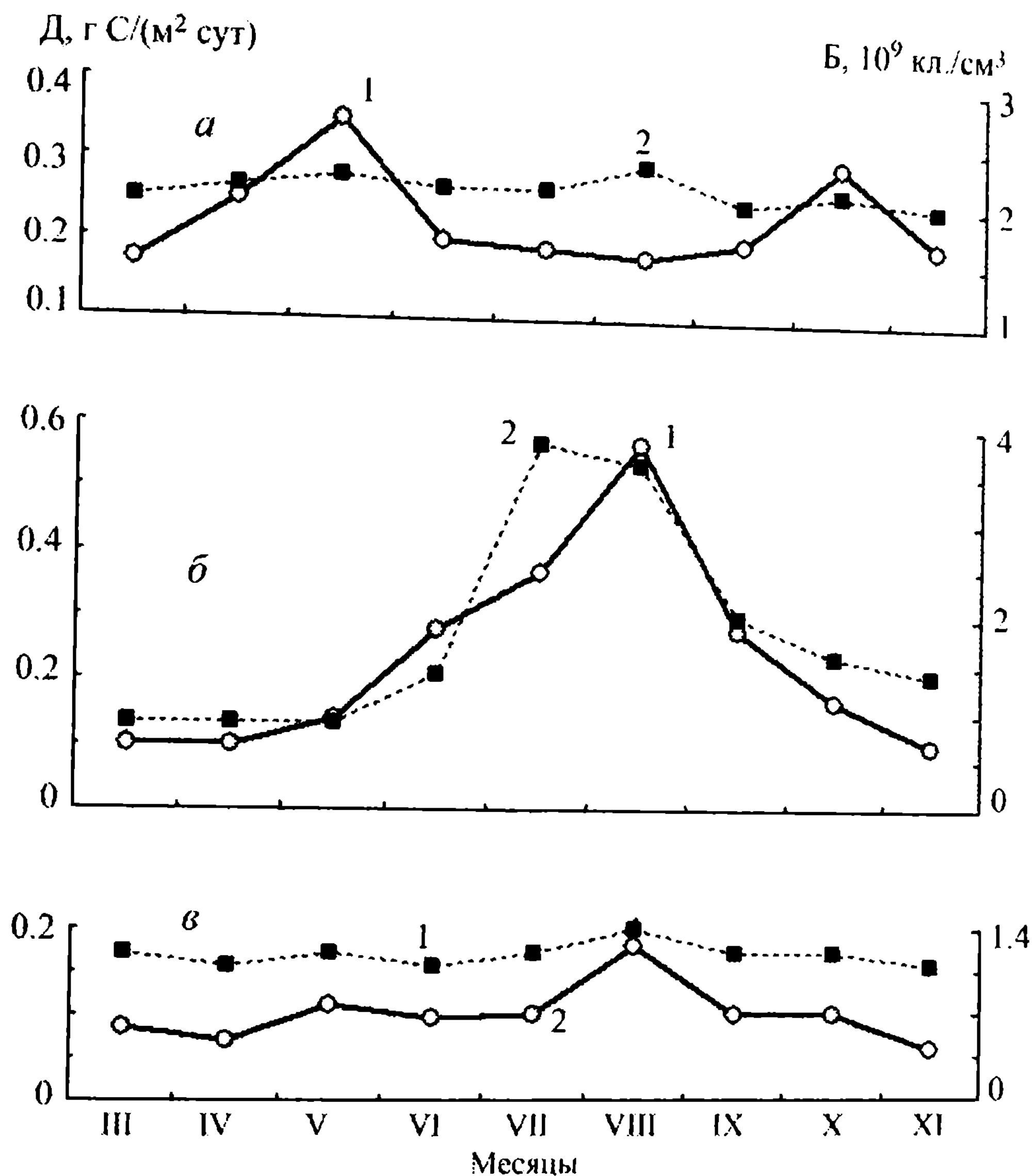


Рисунок 22. Сезонные изменения интенсивности общей деструкции ОВ (Д, 1) и численности бактериобентоса (Б, 2) в донных отложениях оз. Плещеево на участках профундали (а) и зарастающей литорали(б), а также в грунтах центральной мелководной зоны Рыбинского водохранилища (в).

Сопоставление графика зависимости между величиной валовой деструкции ОВ (без метаногенеза) и общей численностью бактерий в разнообразных отложениях разнотипных водоемов показывает их прямую связь. Причем во многих стратифицированных озерах с анаэробным гипolimнионом разброс точек достаточно велик и некоторые не принадлежат анализируемой прямой (рис. 23а). В водохранилищах, где, как правило, активно и аэробное, и анаэробное бактериобентосные

сообщества, прямая зависимость анализируемых данных прослеживается очень четко (рис. 23б).

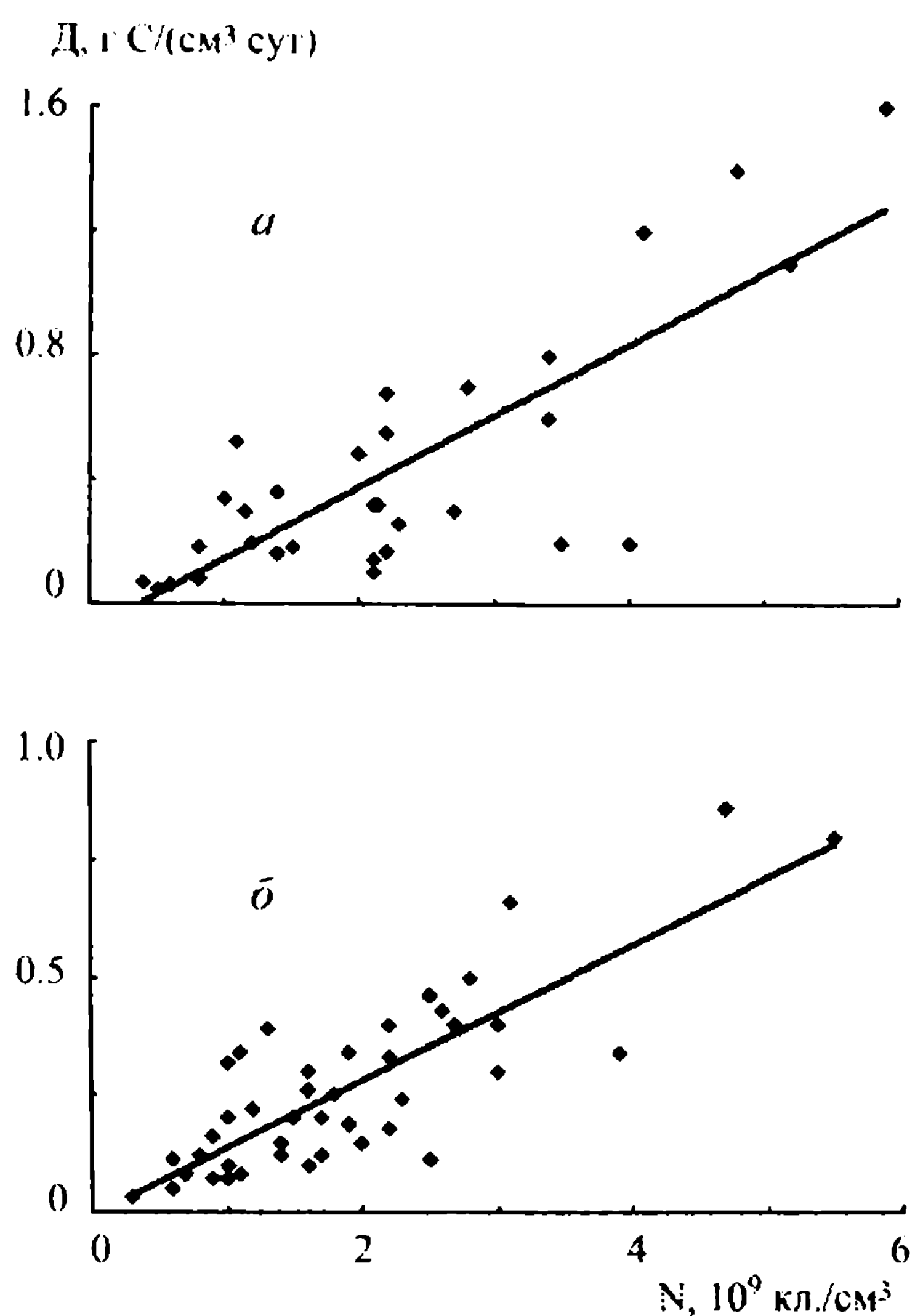


Рисунок 23. Зависимость между интенсивностью общей деструкции ОВ (D) в донных отложениях и численностью бактериобентоса (N) в озерах (*a*) и водохранилищах (*б*).

Связь деструкции ОВ в грунтах с их обеспеченностью лабильным ОВ, отмеченная летом [Дзюбан, 1983; 1989] так же хорошо видна и при сопоставлении сезонных данных (рис. 24). Особенно близка эта связь в аэрируемых осадках литорали и водохранилища (рис. 24б, в), а в илах профундали димиктического продуктивного озера Плещеева она сложнее (рис. 24а).

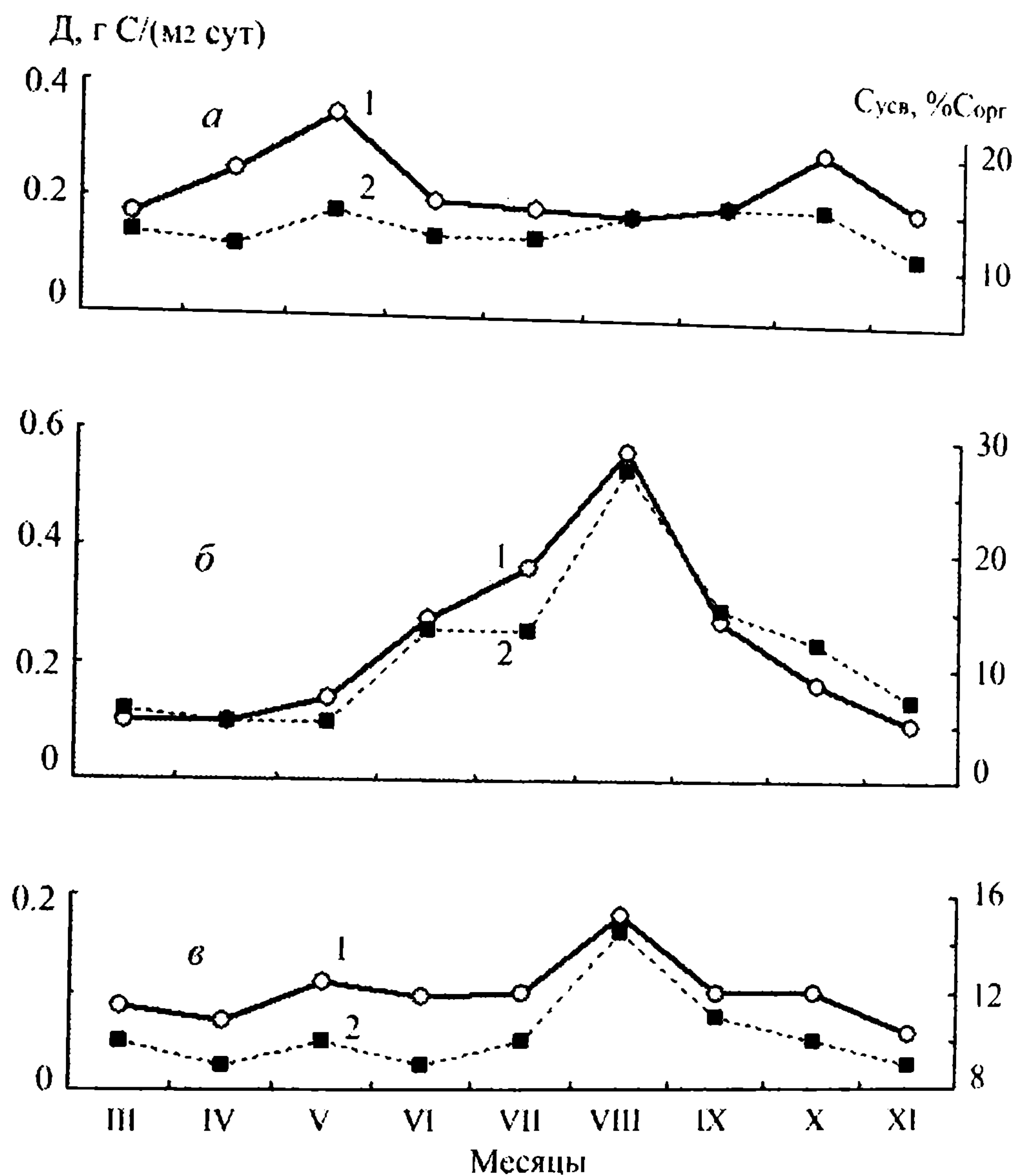


Рисунок 24. Сезонные изменения интенсивности общей деструкции ОВ (1) и содержания C_{ycb} (2) в донных отложениях оз. Плещеево на участках профундали (*a*) и зарастающей литорали (*б*), а также в грунтах центральной мелководной зоны Рыбинского водохранилища (*в*).

Графический анализ зависимости общей иловой деструкции ОВ от пула C_{ycb} выявил три группы разнотипных водоемов, где эта зависимость проявляется по-разному (рис. 25): 1— голомиктические озера и водохранилища с аэрируемыми грунтами, где связь $D_{общ}$ и C_{ycb} линейна (рис. 25а), 2— димиктические продуктивные озера, где она ближе к логарифмической (рис. 25б', б''), 3— меромиктические озера, где в илах

анаэробных котловин анализируемая зависимость в силу специфических экологических условий не проявляется (рис. 25в).

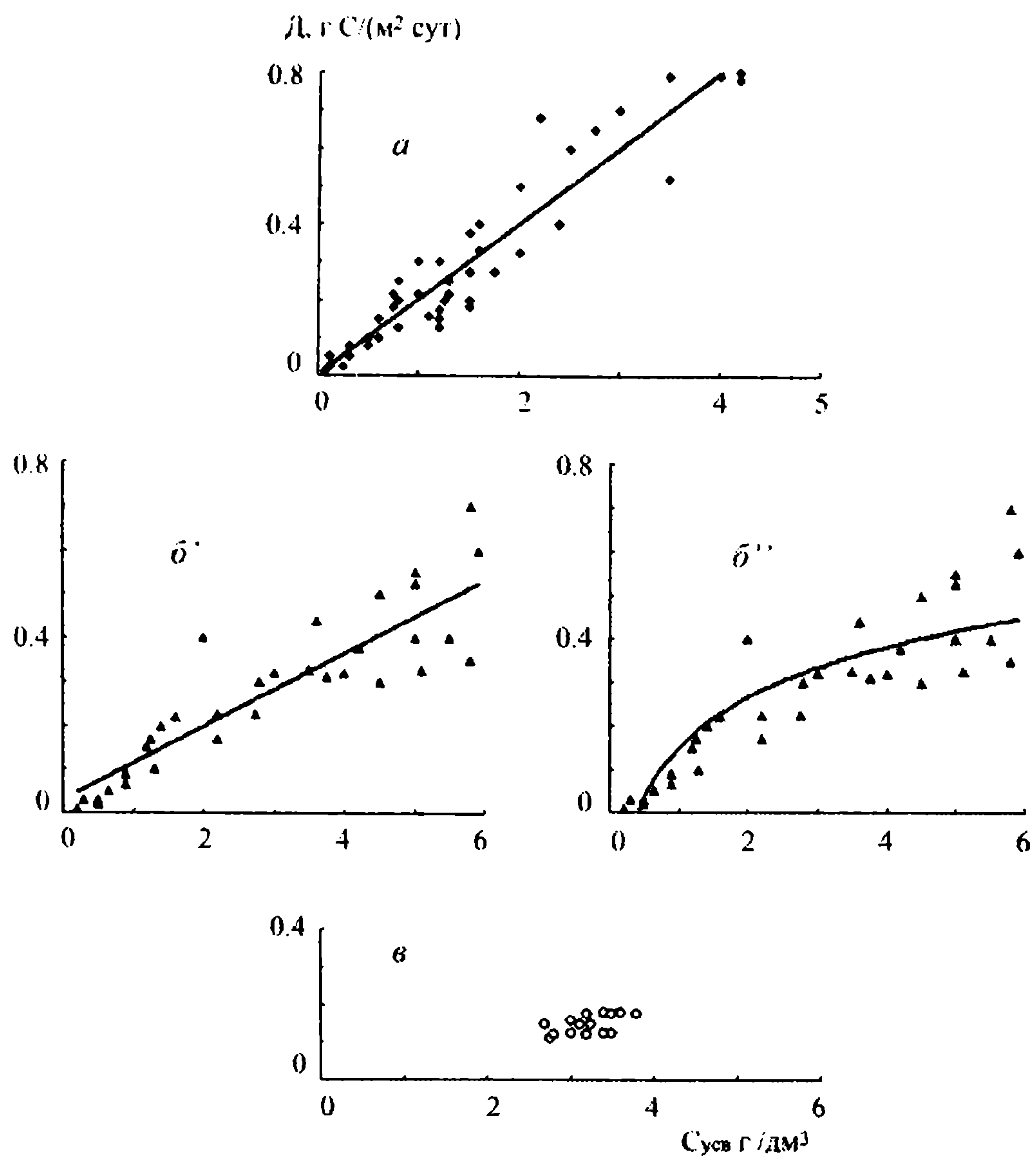


Рисунок 25. Зависимость между интенсивностью общей деструкции ОВ (D) в донных отложениях разнотипных водоемов и содержанием в них лабильных соединений (C_{ysb}). *a* – голомиктические озера и водохранилища, *б* – димиктические озера, *в* – меромиктические озера.

ГЛАВА 6. ЦИКЛ МЕТАНА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

6.1. Содержание и распределение метана в водоемах 6.1. 1. Водные массы

В пресноводных экосистемах метан (CH_4) является основным терминальным звеном анаэробной деструкции органического вещества, что обуславливает все возрастающий интерес гидроэкологов к изучению его цикла.

Метан, содержащийся в воде озер и водохранилищ, имеет в основном биогенное происхождение. Он поступает из анаэробных котловин [Rudd, Taylor, 1980; Fallon et al., 1980], береговых славин и зарослей макрофитов [Кузнецов и др., 1985; Дзюбан, 1992]. Его концентрация в поверхностных слоях открытых плесов слабо- и умеренно продуктивных водоемов обычно невелика [Дзюбан, 2002а; 2002в; Дзюбан, Косолапов, Кузнецова, 2001б] и не превышает 5–20 мкл $\text{CH}_4/\text{л}$ (рис. 26, 27).

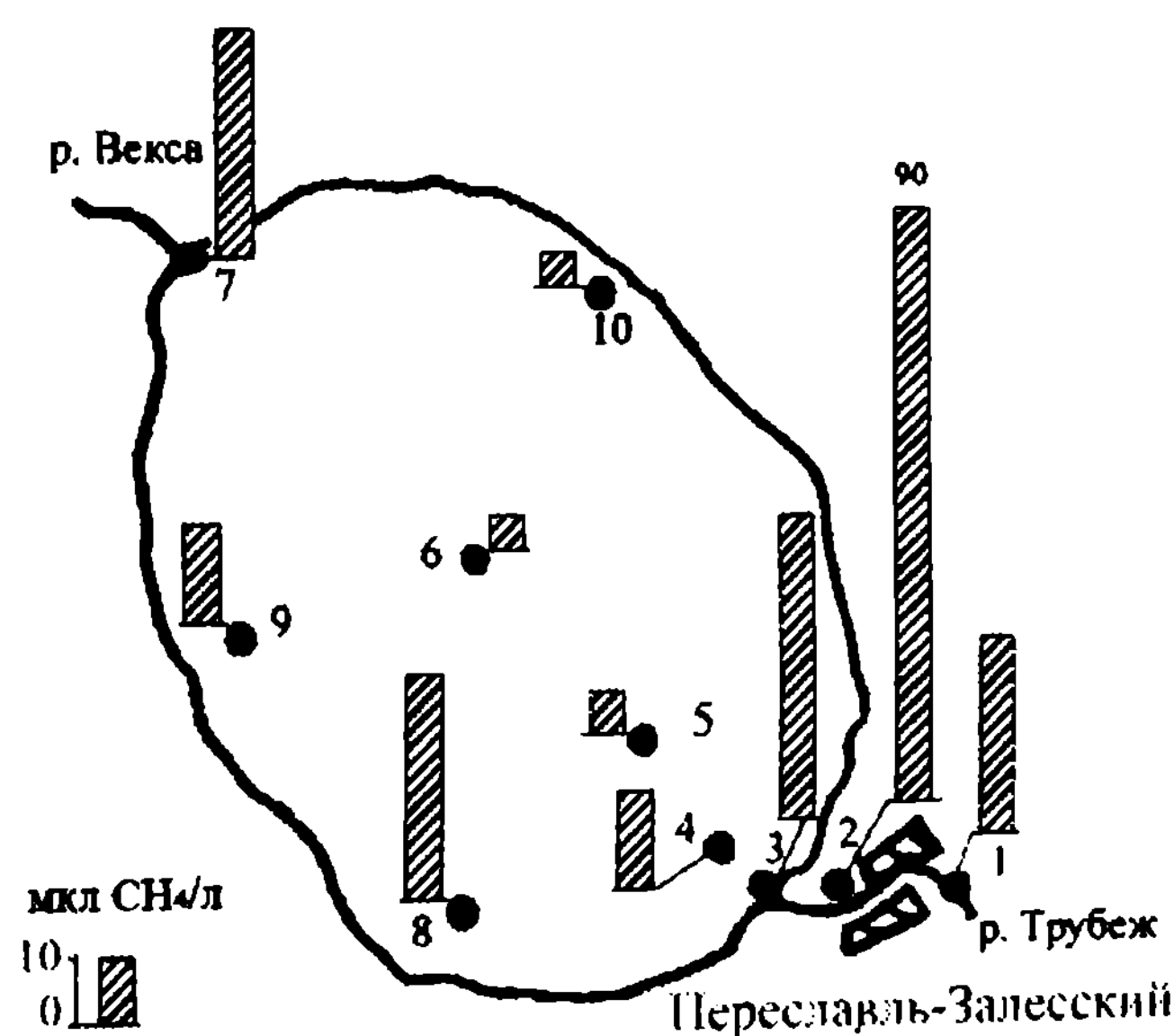


Рисунок 26. Метан в поверхностных водах оз. Плещеево (съемка 1996 г.)

При изучении цикла CH_4 в антропогенно загрязняемых водоемах установлено, что помимо автохтонного метана в воды этих водоемов поступает и техногенный (аллохтонный) газ вместе с бытовыми и особенно техническими отходами, при этом техногенный метан концентрируется в самых поверхностных слоях воды. Подобные зоны зарегистрированы в акваториях крупных промышленных центров, городов и предприятий [Дзюбан и др., 2000а; Дзюбан, Крылова, 2000; Кузнецова,

Дзюбан, 2001], например, близ г. Переславль-Залесский на берегах оз. Плещеево или в Череповецком и приплотинном участках Рыбинского водохранилища (рис. 26, 27).

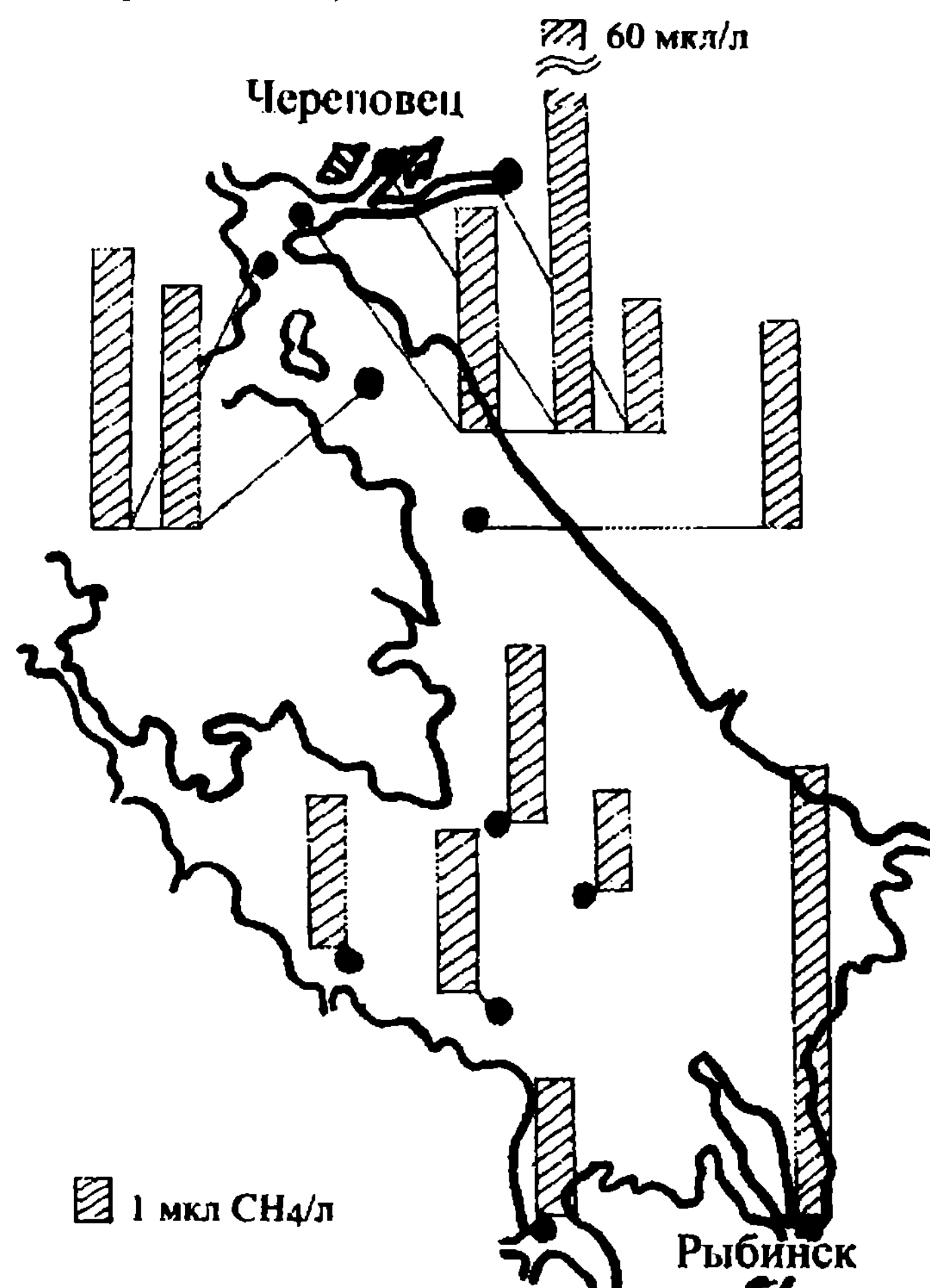


Рисунок 27. Метан в поверхностных водах Рыбинского водохранилища (съемка 1990 г.).

Распределение CH_4 в водной толще разнотипных водоемов весьма различно [Дзюбан, 2002а; 2002в]. В стратифицированных высокотрофных озерах метан мощным куполом поднимается до металимниона, а в мезотрофных – концентрируется у дна (рис. 28а, б). В голомиктических водоемах его распределение в воде достаточно равномерно, и лишь на участках техногенных загрязнений повышенное содержание метана обнаруживается в поверхностных горизонтах (рис. 28в, г).

В поверхностных слоях воды, помимо вертикальной динамики CH_4 , регистрируются также сезонные колебания его концентрации (рис. 29).

Наши исследования показали, что содержание метана в водах разнотипных водоемов варьирует очень широко [Дзюбан, 2002а; Дзюбан

и др., 2001] и связано с уровнем их продуктивности или загрязнения (табл. 49).

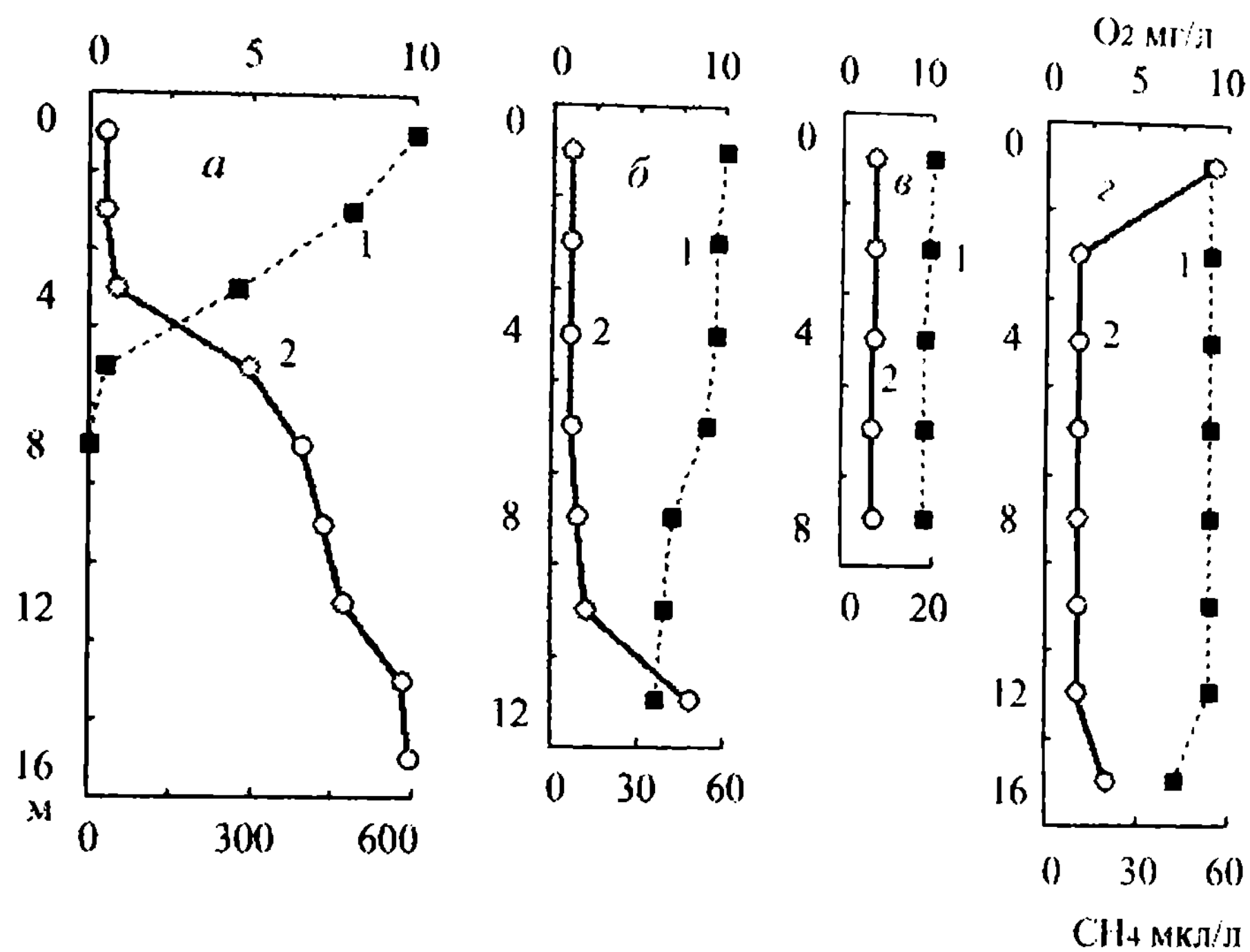


Рисунок 28. Особенности распределения метана в водоемах различного уровня трофии и миктичности. *а* – оз. Видогощь, июль 1991 г. (гипертрофное димиктическое), *б* – оз. Вишки, июль 1985 г. (мезотрофное димиктическое), оз. Стропу, август 1986 г. (мезотрофное голомиктическое), *з* – Рыбинское водохранилище, август 1990 г. (глубоководная загрязняемая зона у плотины).

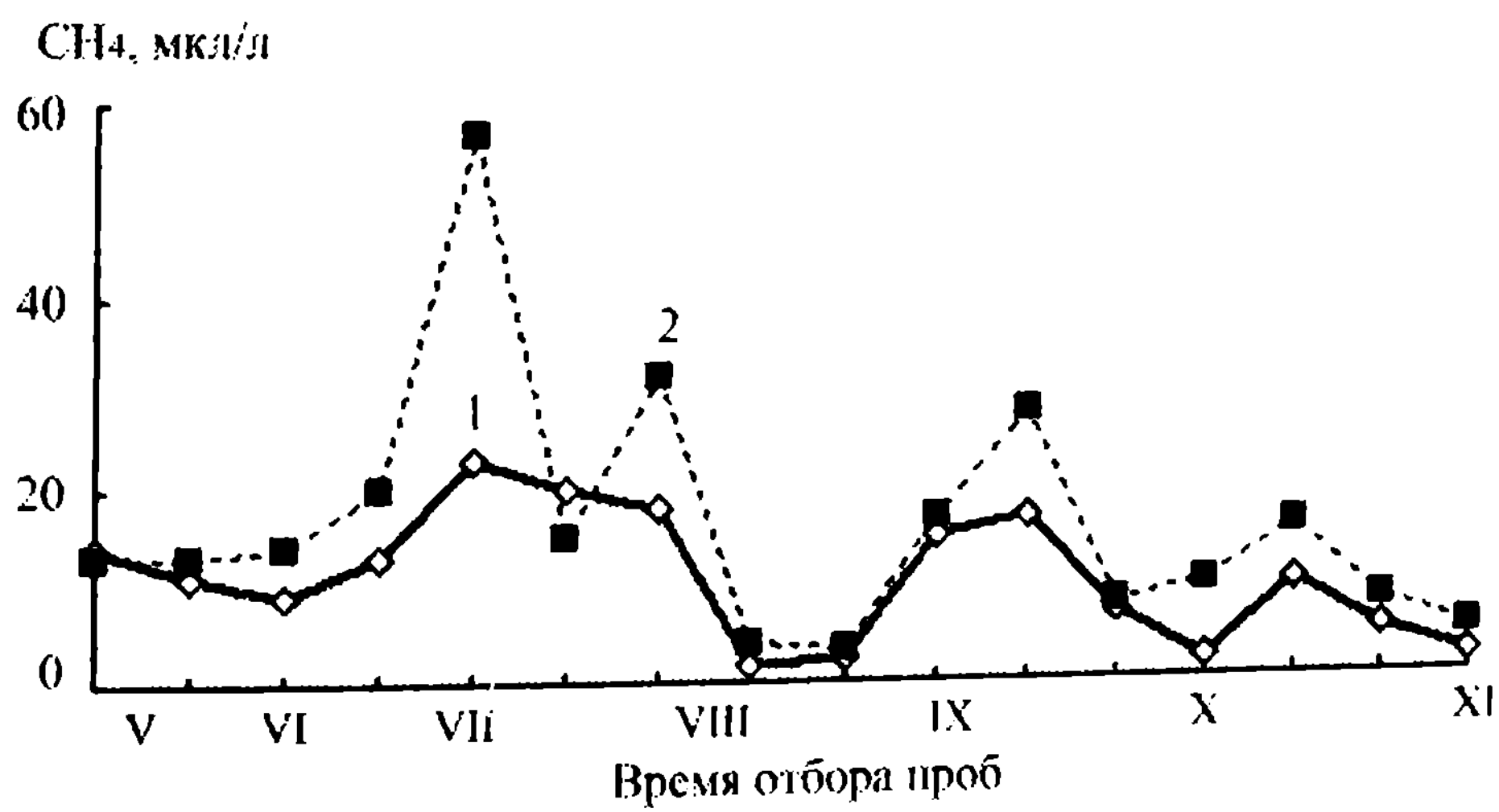


Рисунок 29. Сезонная динамика концентрации метана в поверхностных водах Рыбинского водохранилища в 1995 г. 1 – зона пелагиали, 2 – побережье.

Таблица 49

**Концентрация растворенного метана в воде
разнотипных внутренних водоемов**

Типичные участки водохранилищ	CH ₄ , мкл /л	Озера разного уровня трофии	CH ₄ , мкл/л
Открытые зоны (плесы)	< 1–5	Олиготрофные	0.5–10
Малозаселенные участки речных зон	5–10	Олиго-мезотрофные	1–30
Судоходные трассы у городов	10–50	Мезотрофные	4–140
Акватории промышленных центров и портов	50–100	Мезо-евтрофные	4–480
Вблизи поступления сточных вод	> 100	Евтрофные	28–1100
Техногенные водные объекты	50–1000	Гипертрофные	44–19500

6.1.2. Донные отложения

Концентрация метана в поверхностных слоях донных отложений обследованных водоемов варьировала очень широко в зависимости от внутриводоемных условий и внешнего воздействия [Дзюбан, 1992; 1998; 1999; 2002б; 2002в; 2002г; 2004а; Дзюбан и др., 1989в; 1998; 2001г].

В озерах разного типа к основным условиям относятся: уровень продуктивности водоема, особенности его гидрологического режима, включая миктичность, физико-химические свойства отложений, особенно Red/Ox и обеспеченность их органическим веществом. Минимальная концентрация CH₄ характерна для окисленных литоральных грунтов, где она составляет 0.1–0.3 мл/дм³. Максимальная – свойственна профундальным илам гипертрофных водоемов и достигает 64–92 мл/дм³ (табл. 50). Причем в подповерхностных слоях содержание CH₄ в большинстве осадков возрастает, особенно в илах продуктивных голомиктических озер (табл. 50).

Концентрация метана в грунтах водохранилищ и техногенных водных объектов колебалась еще значительней, однако экологические факторы в этих водоемах оказались иные, чем в озерах, что связано с географическим положением, характером отложений и уровнем антропогенного воздействия [Дзюбан, 1998; 1999; 2002а; 2002г; Дзюбан и др., 2001г; 2005]. Минимальное содержание CH₄ найдено в промытых песках речных участков водохранилищ – 0.08–0.4 мл CH₄/дм³, а максимальное – свыше 50 мл CH₄/дм³ в черных отложениях загрязняе-

мых зон (табл. 51). В техногенных осадках концентрация CH_4 достигала 140 мл/ дм^3 .

Таблица 50
Концентрация растворенного метана в поверхностных слоях
донных отложений разнотипных озер, мл/ дм^3

Уровень трофии	Миктичность*	Зона	CH_4	
			0–2 см	2–5 см
Олиготрофные	Ди-м	Литораль	0.1–0.2	0.1–0.7
Там же		Профундаль	0.1–0.3	0.1–4.1
Олиго-мезотрофные	Ди-м	Литораль	0.1–0.2	0.1–0.8
Там же		Профундаль	0.2–0.5	0.2–1.5
Мезотрофные	Голо-м	Литораль	0.1–0.3	0.4–4.7
Там же		Профундаль	0.5–5.0	0.2–11.2
Мезотрофные	Ди-м	Литораль	0.1–0.7	0.2–1.2
Там же		Профундаль	0.8–2.2	1.2–1.4
Мезо-евтрофные	Голо-м	Литораль	0.2–0.5	0.4–2.5
Там же		Профундаль	0.4–1.8	0.6–1.8
Мезо-евтрофные	Ди-м	Литораль	0.1–0.6	0.2–1.2
Там же		Профундаль	1.8–2.4	2.2–2.2
Евтрофные	Голо-м	Литораль	0.1–0.8	0.7–1.4
Там же		Профундаль	1.8–4	2.6–3.1
Евтрофные	Ди-м	Литораль	0.1–1.1	0.2–2.4
Там же		Профундаль	1.2–2.7	1.0–1.6
Гипертрофные	Ди-м	Литораль	0.7–1.4	0.8–2.8
Там же		Профундаль	6.4–9.2	–

Примечание. *Обозначения, как в табл. 6.

Для водохранилищ Волжского каскада характерна географическая особенность распределения метана в грунтах, заключающаяся в снижении его концентрации даже в сходных по физико-химическим свойствам отложениях с севера на юг [Дзюбан, 1999]. В подповерхностных слоях отложений содержание CH_4 , как правило, повсюду возрастает (табл. 51).

Таблица 51

**Концентрация растворенного метана в поверхностных слоях
донных отложениях различных участков водохранилищ
и в осадках техногенных водных объектов**

Типичные участки водохранилищ	Основные грунты	CH ₄ , мл/л	
		0–2 см	2–5 см
Открытые плесы, глубоководные зоны	Разнообразные илы	0.2–1.2	0.4–10.2
То же, мелководья	Песчанистые илы, заиленные пески и глины	0.08–0.4	0.2–5.7
Малозаселенные участки речных зон	Пески, глины, слабозаиленные грунты	0.1–3.2	–
Прибрежье с зарослями водной растительности	Грубодетритные пески и глинистые грунты	0.3–1.2	0.6–22
Судоходные трассы	Темные заиленные пески и глины	0.8–6.6	3.4–24
Акватории портов и промышленных зон	Черные грунты с пятнами нефтепродуктов	1.8–8.7	–
Вблизи поступления бытовых сточных вод	Темные газифицирующие грунты	2.8–24	9–110
Вблизи промышленных коллекторов	Черные грунты с резким запахом	2.6–68	3.2–47
Техногенные водные объекты	Черная вязкая масса	64–173	–
	Газифицирующие осадки	12–26	110–133

Сезонная динамика метана в донных отложениях озер и водохранилищ в целом сходна – максимальная его концентрация регистрируется в конце подледного периода, а минимальная – во время весенней и осенней циркуляций (рис. 30, 31) при вымыве газа из илов в воду и насыщении придонных слоев кислородом.

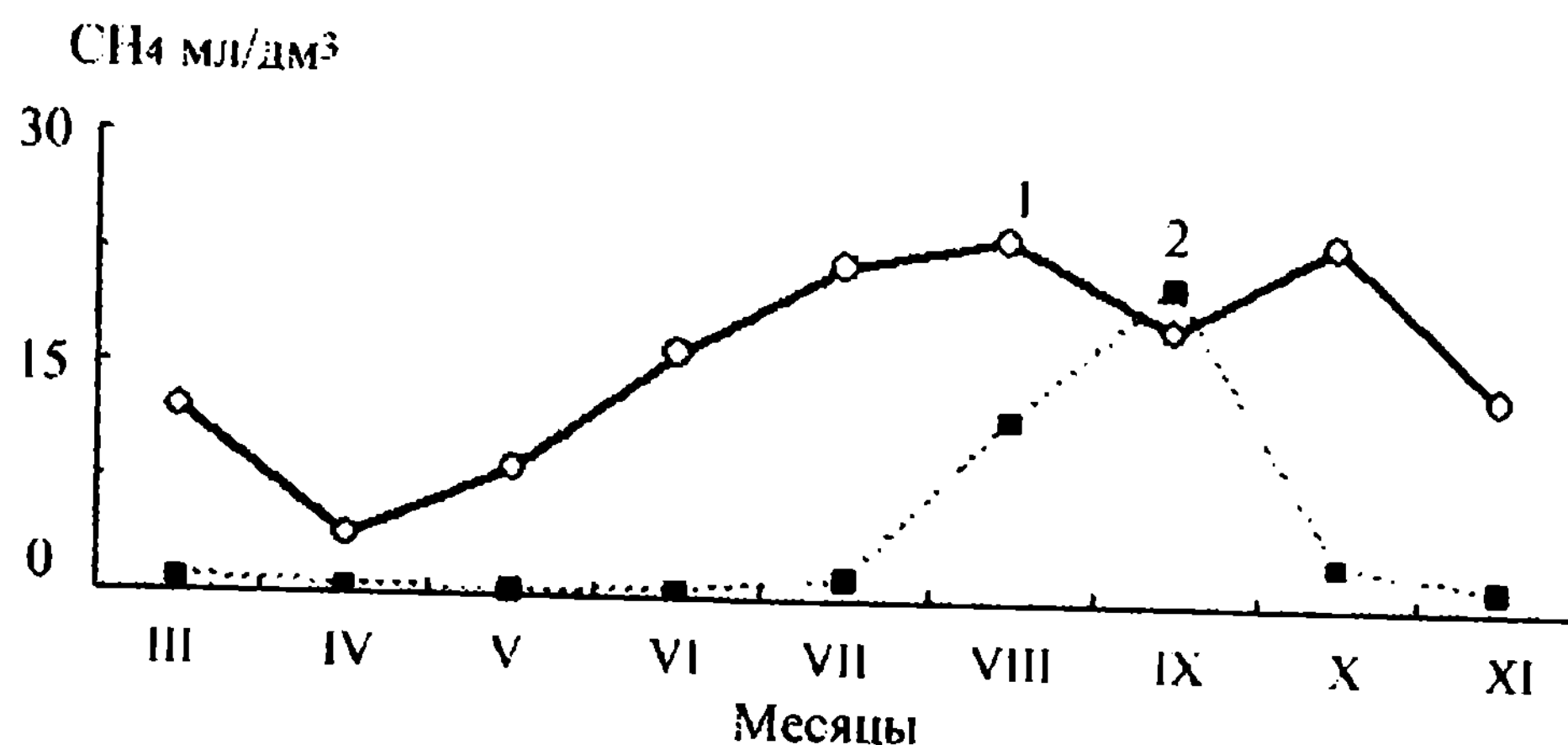


Рисунок 30. Сезонная динамика концентрации метана в донных отложениях оз. Плещеево в 1989 г. 1 – зона профундали, 2 – зарастающая литораль.

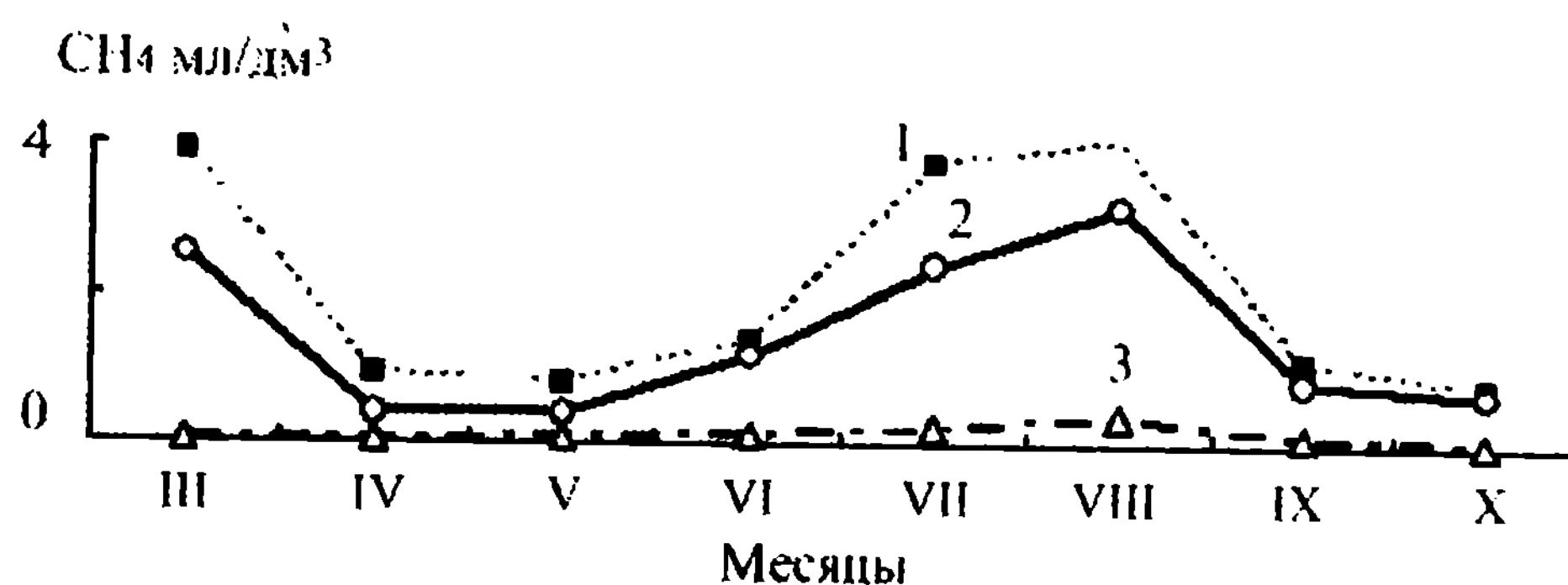


Рисунок 31. Сезонная динамика концентрации метана в грунтах Рыбинского водохранилища в 1994 г. 1 – глубоководная зона, 2 – закрытое побережье (залив), 3 – открытое побережье.

6.2. Микробные процессы цикла метана как звена деструкции ОВ в донных отложениях внутренних водоемов

6.2.1. Озера

В анаэробных сообществах донных отложений внутренних водоемов основную роль терминальных деструкторов выполняют метаногены [Carpenberg, 1974; Кузнецов и др., 1985; Bak, 1988; Михеев и др., 1994; Намсараев и др., 1994; Гальченко и др., 2001]. Поэтому изучение интенсивности образования метана является одной из важнейших характеристик для полной оценки анаэробной деструкции органического вещества в осадках водоемов.

В озерах Прибалтики цикл метана изучали в 1985–1987 гг. Озера отличались большим разнообразием [Дзюбан, 2002а; 2003а; 2004б], что дает широкие возможности для анализа различных причинных связей исследуемых процессов (в главе 5, разд. 1.1).

Метаногенез (МГ) регистрировался во всех донных отложениях, однако в зависимости от экологических условий скорость и локализация этого процесса резко различались. В грунтах озер с постоянно аэрируемым донным ложем его интенсивность составляла в поверхностном слое 0.005–0.45 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$, возрастая с глубиной до 1.2–6.7 мл/дм³ сут). В илах продуктивных стратифицированных озер с большим запасом $\text{C}_{\text{усв}}$ скорость МГ была намного выше – 21–106 мл/дм³ сут) (табл. 52).

Интенсивность метаноокисления (ОМ) в аэрируемых отложениях варьировала в пределах 0.01–11.2 мл/дм³ сут). В песках оз. Дридзас, где метаногенез был минимальным, окислялось до 90% образовавшегося газа. В грубодетритных илах и в зарослях макрофитов с энергичным метанобразованием расход газа при ОМ не превышал 50%. Кроме того, в глубоко восстановленных осадках озер Друкшяй и Лиоярв с устойчивым гипolimнионом было зафиксировано анаэробное потребление CH_4 до 3.6–9.4 мл/дм³ сут). Прямые измерения выделяющегося со дна метана показали, что суточный поток CH_4 из осадков в воду колебался от 0.1–140 мл/м² на литоральных участках озер до 220–3400 мл/м² в их профундальных котловинах (табл. 52). В озерах с анаэробным гипolimнионом процессы цикла метана идут также и в воде, интенсивность которых зависит от трофического статуса водоема, Red/Ox и мощности потока CH_4 из илов. В слабо- и умеренно продуктивных озерах метан окисляется у дна, а МГ либо весьма низок, либо отсутствует (рис. 32 а, б), в гипертрофных метаногенез в воде достигает 1–4 мл $\text{CH}_4/(\text{л сут})$ [Дзюбан, 2002а; 2003а; 2004б], а зона активного метаноокисления поднимается до эпилимниона (рис. 32 в).

Озера бассейна Верхней Волги по основным характеристикам весьма контрастны [Дзюбан, 1992; 2003а; 2004б; Дзюбан, Косолапов, 1992]. Среди них имеются как глубоководные – мезо-евтрофное Плещеево и гипертрофное оз. Видогощь, так и маленькое дистрофное оз. Лесное (глава 5, разд. 1.2).

Как и в водоемах Прибалтики, метаногенез регистрировался во всех грунтах, но его интенсивность и локализация в зависимости от Red/Ox и состава ОВ резко различались. В поверхностных слоях отложений МГ варьировал от 0.01–0.88 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$ в литоральных песках и торфянике дистрофного озера до 64 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$ в газифицирующих илах

гипертрофного водоема. В грунтах аэрируемых участков интенсивность МГ увеличивалась в более глубоких слоях ила (табл. 53).

Метаноокисление в аэрируемых отложениях литорали и сублиторали продуктивных озер Плещеево и Видогощь достигало 0.6–6.8 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$, а в котловинах оно отсутствовало. Масштабы выделения CH_4 на отдельных участках в целом соответствовали темпам его образования (табл. 53).

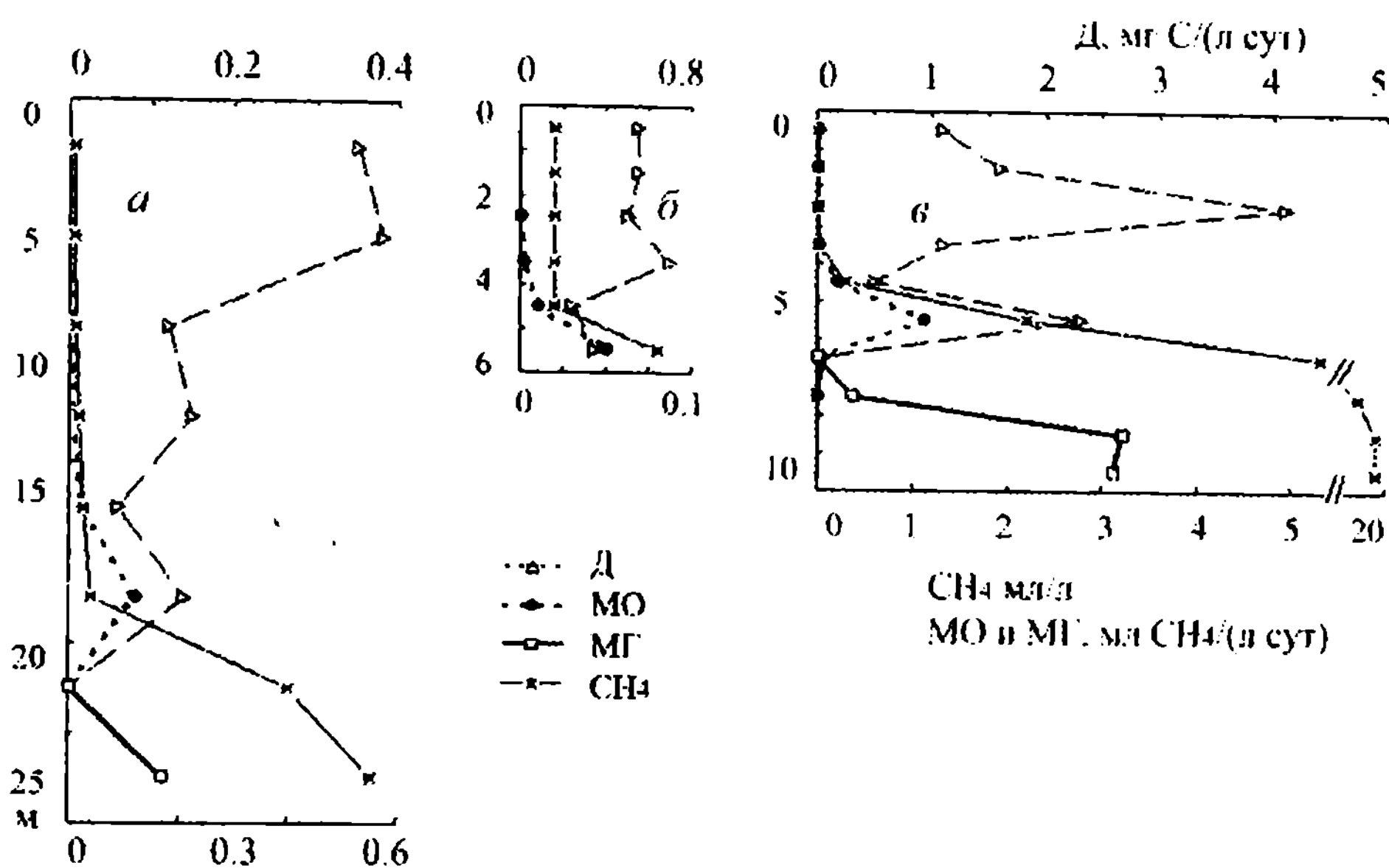


Рисунок 32. Метаногенез (МГ) и метаноокисление (МО) в воде разнотипных озер как составляющие деструкционного потока в водных экосистемах (Д – деструкция ОВ). а – мезо-евтрофное оз. Плещеево (август 1996 г.), б – мезо-трофное оз. Тивера, в – гипереувтрофное оз. Линойарв (июль 1986 г.)

В озерах приамурской поймы цикл метана изучали в конце лета 1989 г. [Дзюбан, 2002г]. Это – мелководные голомиктические водоемы, весьма отличаются от ранее описанных (глава 5, разд. 1.5). Несмотря на постоянную аэрацию водной толщи, в грунтах этих продуктивных озер Red/Ox в подповерхностных слоях низок (табл. 54). В таких условиях и благодаря обилию лабильного ОВ интенсивность образования метана в отложениях в целом высока, варьируя по отдельным участкам от 0.05–0.19 $\text{мл CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$ в песках и глинах литорали до 5.8–9.9 $\text{мл CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$ в восстановленных илах центральных зон.

Скорость процессов метаноокисления в поверхностных слоях осадков при постоянном перемешивании водной толщи была высокой и соответствовала в целом интенсивности потока образующегося в этих осадках CH_4 (табл. 54).

Таблица 52
Интенсивность метаногенеза и окисления метана, мл СН₄/ (дм³ сут) в различных отложениях озер Прибалтики
в летний период и скорость выделение метана в воду (ВМ), СН₄/ (м² сут)

Озера	h, м	Внешний вид отложений	*Еh, мВ	С _{орг} , г/ дм ³	С _{пл} , %С _{орг}	СН ₄ , мл/ дм ³	*МГ	ОМ (0–2 см)	ВМ
Дридзас, Лт Там же, Пр	3	Глинистый песок	180/20	7.8	20	0.1	<0.01/1.15	1.35	<0.1
	50	Глинистый ил	120/60	9.8	10	0.3	0.02/0.41	0.33	3
Стропу, Лт Там же, Пр	2	Песок	180/–	6.2	21	0.3	<0.01/0.34	0.12	<0.1
	6	Грубодетритный ил	55/0	14.8	26	11.2	0.32/2.35	2.85	17
Вишки, Лт Там же, Пр	2	Грубодетритный песок	90/-30	12.1	14	25.1	0.01/16.2	6.52	140
	12	Мелкодетритный ил	80/10	10.3	13	3.5	0.35/2.64	1.27	35
Доткас 1, Пр	3	Черный ил	10/-60	16.4	21	26.8	14.8/4.14	9.12	220
Доткас 2, Лт Там же, Пр	1	Черный песок	40/-20	7.8	14	1.4	0.67/14.7	11.2	100
	3	Черный ил	-60/-115	18.3	26	31.1	21.2/15.7	0	820
Тивера, Пр	5	Серый глинистый ил	60/–10	13.1	15	4.7	0.45/6.72	4.87	80
Мустъярв, Пр	7	Торфянистый ил	–	14.3	10	2.0	1.55/3.02	0	115
Линоярв, Пр	10	Газирующая гиттия	-220/–	21.8	33	94.2	106/70.5	**	3400
Друкшай, Лт Там же, Пр	5	Черный ил	60/-110	10.4	14	2.2	1.82/0.54	1.48	11
	30	Черный жидкий ил	-20/-80	9.8	21	26.5	20.6/15.7	**	390

Примечание. *Числитель – 0–2 см, знаменатель – 2–5 см. Доткас 1, 2 – обозначения, как в табл. 14. **–анаэробное по-
 ребление СН₄.

Таблица 53

Интенсивность метаногенеза и окисления метана, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$ в различных отложениях озер бассейна Верхней Волги в летний период, а также скорость выделение метана в воду, $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$

Озеро	h , м	Внешний вид отложений	Eh, мВ	$C_{\text{орг}}$, г/ дм^3	$C_{\text{п.}}$, % $C_{\text{орг}}$	CH_4 , мл/ дм^3	МГ	ОМ	ВМ
Плещеево, Лт	2	Темный песок	80/-10	2.3	1.2	10	0.01/0.48	0.56	0.2
Там же, Суб-Лт	11	Песчанистый ил	40/-60	10.9	4.4	20	0.88/3.61	5.21	–
Там же, Пр	24	Черный ил	-30/-100	23.0	22.4	20	12.3/4.85	–	185
Видогошь, Лт	2	Песчанистый ил	20/-10	14.1	17.2	17	0.02/1.9	6.83	56
Там же, Пр	14	Мелкодетритный ил	-80/-160	16.4	64.2	28	64.2/8.3	–	1160
Лесное, середина	1	Торфяник	20/-10	34.0	1.7	7	0.01/1.1	0.2	30

Примечание. Обозначения, как в табл. 52.

Таблица 54

Интенсивность метаногенеза и окисления метана, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$
в различных отложениях припойменных
озер Нижнего Амура, сентябрь 1989 г.

Озеро и участок	h, м	Внешний вид отложений	*Eh, мВ	$\text{C}_{\text{орг}}$, г/ дм^3	$\text{C}_{\text{лг}}$, % $\text{C}_{\text{орг}}$	CH_4 , мл/ дм^3	МГ	ОМ
Удиль, верховье	2.0	Слабозаиленный песок	180/–	2.8	–	0.01	0.05	0.05
Там же, Лт	1.6	Песчанистый ил	80/60	4.4	12	0.08	0.11	0.09
Там же, залив	4.8	Детритный глинистый ил	40/-20	10.5	20	3.17	5.75	2.90
Там же, центр	3.5	Вязкий глини- стый ил	75/40	10.2	12	0.21	0.19	0.21
Омми, Лт	1.5	Детритный песок	80/20	8.8	14	1.23	1.53	–
Там же, центр	4.5	Глинистый ил	60/-40	14.2	28	7.45	9.85	8.43

Примечание. Обозначения, как в табл. 52.

6.2.2. Водохранилища

В водоемах Волжского каскада наиболее полные исследования цикла метана проводились летом 1987 и 1992 гг. [Дзюбан, 1998; 1999; 2004а; Дзюбан и др., 2001б; 2001г] (табл. 55).

Таблица 55

Интенсивность метаногенеза, окисления метана, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$
в отложениях Волжских водохранилищ и скорость выделения метана
в воду, $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$ (июль – август 1987 г.)

Водохранилище и участок	*Eh, мВ	$\text{C}_{\text{орг}}$, г/ дм^3	$\text{C}_{\text{лг}}$, % $\text{C}_{\text{орг}}$	CH_4 , мл/ дм^3	МГ	ОМ 0–1 см	ВМ
Рыбинское, реч- ной	56/–	2.8	11	0.01	<0.01/0.01	0.01	0.1
Там же, озеровидный-1	110/25	4.2	10	0.42	0.01/1.6	0.48	6
Там же, озеровидный-2	80/–	16.1	7	0.6	0.16/3.2	0.3	35

Водохранилище и участок	*Eh, мВ	C _{орг} , г/ дм ³	C _{лг} , ‰C _{орг}	CH ₄ , мл/ дм ³	МГ	ОМ 0–1 см	ВМ
Там же, загрязненный	-10/- 85	32.6	10	14.2	0.12/6.0	0.9	46
Горьковское, речной-1	105/- 20	8.2	12	5.7	<0.01/0.3	0.1	8
Там же, речной-2	85/0	7.8	9	0.57	0.1/0.25	0.33	3
Там же, загрязненный	40/–80	14.1	16	23.2	0.1/12.6	8.8	160
Там же, озероидный	90/–10	26.4	20	3.3	0.01/2.4	0.95	6
Там же, приплотинный	85/-45	12.1	10	6.8	0.01/1.2	0.9	18
Чебоксарское, речной	80/65	3.1	19	0.05	<0.01/0.01	0.03	1.2
Там же, загрязненный	-55/- 135	7.6	15	24.2	1.6/12.5	8.2	150
Там же, центральный	60/-10	5.1	–	0.4	0.1/0.2	0.1	2
Там же, приплотинный	30/-65	5.3	15	1.1	0.1/0.52	0.5	0.1
Куйбышевское, речной	45/-80	5.9	7	0.08	0.01/0.18	0.2	4
Там же, загряз- ненный	65/-80	10.2	15	4.2	0.01/6.2	2.7	35
Там же, Волж- ский	55/-70	11.2	19	2.1	0.01/0.4	0.82	0.05
Там же, Камский	80/-15	10.9	17	10.5	0.01/1.1	1.1	19
Там же, припло- тинный	45/-80	8.9	18	1.8	0.02/1.2	0.2	10
Саратовское, речной	180/50	2.2	–	0.01	<0.01/0.01	0.02	0
Там же, загряз- ненный	25/-85	17.3	8	9.9	0.45/4.1	1.9	20
Там же, центральный	20/5	9.2	9	1.2	0.01/0.32	–	2
Там же, приплотинный	60/–	8.5	8	1.3	0.01/0.05	0.01	0
Волгоградское, речной-1	110/70	0.9	–	<0.01	<0.01/0.01	<0.01	0
Там же, речной-2	110/75	3.1	6	0.01	<0.01/0.01	0.01	0
Там же, центральный-1	10/- 105	10.9	8	7.7	0.1/0.95	0.68	77

Водохранилище и участок	*Eh, мВ	C _{орг} , г/ дм ³	C _{п.} , ‰C _{орг}	CH ₄ , мл/ дм ³	МГ	ОМ 0–1 см	ВМ
Там же, центральный-2	60/-10	7.9	10	3.8	<0.01/0.71	1.2	–
Там же, приплотинный	40/-65	7.9	12	0.9	0.01/1.1	1.5	13

Примечание. Обозначения, как в табл. 52.

Интенсивность процессов цикла CH₄, в соответствии с различием физико-химических условий в грунтах, варьировала по отдельным участкам очень широко. Максимальная скорость метанобразования в илах отмечалась на ряде точек Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, где в восстановленных (слой 2–5 см), богатых C_{орг} илах она достигала уровня высокотрофных озер – 5–22 мл CH₄/(дм³ сут). В песках проточных зон МГ не превышал 0.001–0.2 мл CH₄/(дм³ сут), а в остальных грунтах составлял в среднем 0.5 мл/(дм³ сут) с максимумом в Верхневолжских водоемах и минимумом на Нижней Волге (табл. 55).

Окисление образовавшегося метана, при постоянном притоке к поверхности донного ложа O₂, осуществляется уже бентосным бактериальным сообществом. Измерения показали, что процессы потребления CH₄ в грунтах регистрировались повсеместно. Их скорость составляла в большинстве проб 0.01–0.9 мл CH₄/(дм³ сут). На отдельных же участках каскада со специфической экологической обстановкой, которая отмечалась обычно в зонах максимального антропогенного воздействия, метаноокисление достигало в илах 7–9 мл CH₄/(дм³ сут). Главной особенностью подобных участков являлось сочетание энергичного метаногенеза в толще отложений (при низком Eh) с активной аэрацией придонных слоев воды при проточном или ветровом перемешивании (табл. 55).

В зависимости от соотношений скоростей процессов метаногенеза и метаноокисления выделение метана в водную толщу (без учета окисления в самой придонной воде) варьировало в донных отложениях разного типа и на отдельных участках водоемов каскада от 0.05 до 310 мл CH₄/(м² сут). В песчанистых и глинистых грунтах проточных зон Саратовского и Волгоградского водохранилищ поступление газа в воду не регистрировалось вовсе (табл. 55).

В водохранилищах Камского каскада, исследования цикла метана проводились летом 1987 и 1988 гг. [Дзюбан, 1998; 1999; 2004а; Дзюбан и др., 2001г]. Донные отложения этих водоемов перегружены аллохтонными восстановленными органическими соединениями [Балабано-

ва, 1961; Дзюбан, 1977а], снижающими Red/Ox. Благодаря особенностям физико-химической структуры Камских грунтов в них сформировались условия достаточно благоприятные для анаэробного бактериального сообщества. В результате скорость метанобразования в них оказалась максимальной для Волжско-Камской системы (табл. 56) и соответствовала уровню высокотрофных озер, достигая в подповерхностных слоях 15–22 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$.

Таблица 56
Интенсивность метаногенеза, окисления метана, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$
в отложениях Камских водохранилищ и скорость выделения
метана в воду, мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$ (июль – август 1987 г.)

Водохранилище и участок	*Eh, мВ	$\text{C}_{\text{орг}}$, г/ дм^3	$\text{C}_{\text{лг}}$, % $\text{C}_{\text{орг}}$	CH_4 , мл/ дм^3	*МГ	ОМ в слое 0–2 см	ВМ
Камское, речной	110/40	3.2	8	0.01	<0.01/0.1	0.1	0
Там же, озеровидный-1	25/-80	18.2	8	14.1	0.12/9.6	0.9	150
Там же, озеровидный-2	25/-80	18.2	10	16.6	0.25/14.4	1.6	240
Там же, загрязненный	-85/-125	28	9	18.4	1.1/20.2	2.1	320
Воткинское, речной-1	180/40	9.2	–	0.01	<0.01/0.1	0.01	11
Там же, речной-2	60/–	16.8	9	0.85	0.05/1.3	1.9	13
Там же, центральный	10/–60	17.5	9	7.8	0.12/9.6	0.4	145
Там же, загрязненный	25/–80	18.2	10	16.6	0.25/13.4	1.6	220
Там же, приплотинный	10/–120	16.1	9	4.7	0.15/5.7	2.2	85
Нижнекамское, речной	150/90	3.2	8	0.01	<0.01/0.08	0.1	0
Там же, центральный	-15/-105	22.1	9	14.3	0.25/14.9	7.1	130
Там же, загрязненный	-10/-110	21.5	9	4.5	0.01/21.8	8.2	310
Там же, приплотинный	80/45	6.5	7	0.01	<0.01/5.5	4.2	15

Примечание. Обозначения, как в табл. 49.

Окисление CH_4 регистрировалось во всех типах отложений этих водохранилищ, однако размах колебаний процесса оказался весьма широк и составлял 0.01–8.2 мл/($\text{дм}^3 \text{ сут}$). Выделение CH_4 из осадков в водную толщу также происходило повсеместно – даже в песках проточных участков [Дзюбан, 1998; 2004а], что свидетельствует об особой

роли в экосистемах водоемов, испытывающих повышенное технико-бытовое загрязнение, микробных процессов цикла метана.

В Шекснинском водохранилище интенсивность процессов цикла CH_4 в донных отложениях оказалась по сравнению с Волжскими водоемами в целом невысокой [Дзюбан, 2005б]. Скорость метаногенеза не превышала летом 0.005–0.98 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$, а метаноокисления – 0.005–1.28 мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$, что соответствует Red/Ox условиям в них и обеспеченности лабильными ОВ (табл. 57).

Таблица 57

Интенсивность метаногенеза и окисления метана, мл $\text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$
в отложениях Шекснинского и Цимлянского водохранилищ

Участок	Внешний вид грунтов	*Eh, мВ	$\text{C}_{\text{орг}}$, г/дм ³	$\text{C}_{\text{лг}}$, % $\text{C}_{\text{орг}}$	CH_4 , мл/дм ³	МГ в слое 0–2 см	ОМ в слое 0–1 см
Шекснинское (июль 1994 г.)							
Речной	Слабозаиленный песок	140/40	11.6	9	1.45	0.11	0.38
Речной в зоне загрязнений	Темный вязкий ил	60/-10	14.3	14	5.26	0.33	0.24
Озеровидный	Серый ил	40/-20	12.2	11	1.65	0.51	1.28
Сизьменский разлив	Серый ил	80/-	12.8	12	2.81	0.22	0.79
Озеровидный в зоне загрязнений	Черный ил	20/-40	14.1	13	7.78	0.43	0.26
Приплотинный	Серый ил	90/10	16.2	12	1.89	0.10	0.11
Цимлянское (август 1988 г.)							
Озеровидный 1	Глинистый ил	60/-20	7.7	20	4.28	0.24	0.3
Озеровидный 2	Мекодетритный ил	40/-80	9.2	24	6.80	1.15	1.11

Примечание. Обозначения, как в табл. 49.

В высокопродуктивном Цимлянском водохранилище, аэрируемые грунты весьма богаты легкодоступными соединениями, что создает в глубоких слоях осадков с низким Eh благоприятные условия для анаэробного сообщества [Дзюбан, 1979в]. Поэтому метанобразование в

детритных илах при $Eh = -80$ достигает $1.2 \text{ мл } \text{CH}_4/(\text{дм}^3 \text{ сут})$, причем весь образующийся CH_4 окисляется здесь уже в поверхностных слоях осадков (табл. 57).

6.2.3. Техногенные водные объекты

Водоем – накопитель переработанных сточных вод Амурского целлюлозно-бумажного комбината (АЦБК) в г. Амурске представляет собой специфическую озерную экосистему. Исследования, проведенные в период 26.09–23.10.1991 г., показали, что при гомотермии чаша водоема-накопителя по физико-химическим критериям достаточно однородна. Его высокоцветные (470° хромово-кобальтовой шкалы) и богатые $\text{C}_{\text{орг}}$ воды (700 мг С/л) по всей глубине содержали метан ($2.7\text{--}4.5 \text{ мл/л}$), а концентрация O_2 лишь у поверхности составляла $1.3\text{--}1.5 \text{ мг/л}$ (рис. 33 а). Несмотря на весьма специфические условия бактериопланктон в этом водоеме оказался весьма многочисленным и функционально активным (рис. 33 б).

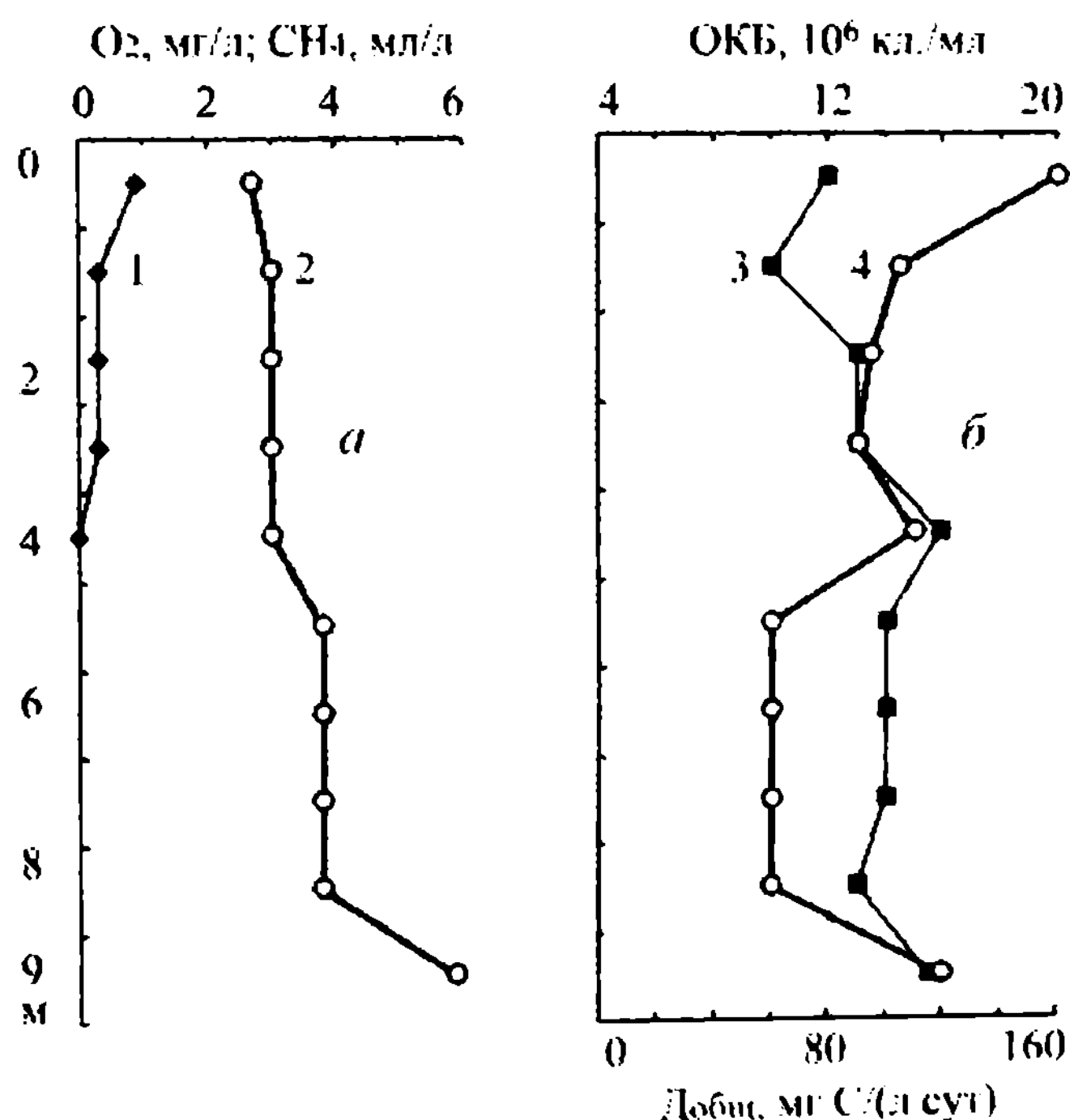


Рисунок 33. Вертикальное распределение в водной массе накопителя АЦБК некоторых химических (а) и биологических (б) параметров (сентябрь 1991 г.). 1– O_2 , мг/л, 2– CH_4 , мл/л, 3– ОКБ, 10^6 кл./мл , 4 – общая деструкция ОВ

Дно водоема-накопителя покрыто глубоко восстановленными осадками богатыми $\text{C}_{\text{орг}}$, у коллектора они жидкие и газирующие, у другого берега – плотные. В «молодых», газирующих илах доля $\text{C}_{\text{св}}$ вдвое вы-

ше, чем в плотных (табл. 58). Концентрация в осадках сульфатов повсюду очень высока [Дзюбан. 2002г], особенно в «старых» отложениях, где она достигает $680 \text{ мг SO}_4^{-2}/\text{дм}^3$.

Неоднородность осадков отразилась и на функционировании бактерий. В богатых $S_{\text{усв}}$ газифицирующих илах преобладали анаэробные сапрофиты и метаногены [Дзюбан. 2002г]. Интенсивность микробных процессов метаногенеза в них достигала уровня гипертрофных озер, являясь основным терминальным звеном анаэробного распада ОВ. В осадках удаленной от поступления сточных вод зоны, с максимумом SO_4^{-2} , доминировали сульфатовосстанавливающие бактерии и основная роль в распаде ОВ принадлежала там уже сульфатредукции (табл. 58).

Таблица 58

Интенсивность деструкции ОВ, цикла метана и сульфатредукции в донных осадках различных техногенных водных объектов

Водный объект и участок	Внешний вид грунтов	*Eh, мВ	$S_{\text{орг}}, \text{ г/дм}^3$	$S_{\text{пр}}, \% S_{\text{орг}}$	$\text{CH}_4, \text{ мл/дм}^3$	$D_{\text{нтр}}$	$D_{\text{ан}} (\text{по CO}_2)$	МГ, слой 0–2 см	ОМ, слой 0–1 см	СР, слой 0–2 см
						г С/(м ² сут)		мл CH_4 (мг S)/(дм ³ сут)		
Накопитель АЦБК. центр 1	Черный газифицирующий ил	-90	23	10	133	0	0.14	41	0	6.7
Там же, центр 2	Черный плотный ил	-100	21	6	26	0	0.18	5.6	0	24
Там же, побережье	Черный газифицирующий ил	-90	28	10	110	0.05	0.22	40	0	2.9
Устье р. Серовка	Черный вязкий ил	-90	63	6	10.1	0.04	0.12	16	0.5	62*
Отстойник КГРЭС. 1	Серый ил	20	16	22	55	0.22	0.18	5.6	2.2	0.21
Там же. 2	Черный песчанистый ил	-90	12	17	4.5	0.05	0.34	0.5	–	3.5

Примечание. Обозначения, как в табл. 49; *по данным [Романенко и др., 1990].

Небольшая мелководная речка Серовка служит сбросным коллектором разнообразных отходов Череповецкого комбината, среди которых имеются как лабильные ОВ, так и различные химические соединения технического производства. В ее устьевой зоне накопились осадки в виде черной массы с резким запахом. Несмотря на постоянную аэрацию, Red/Ox даже в самом поверхностном слое этих осадков низок и распад ОВ идет в основном анаэробным путем. При достаточно энергичном метаногенезе [Дзюбан, 2009; Дзюбан, Крылова, 2000] здесь преобладали процессы сульфатредукции (табл. 58), которые при достатке сульфатов имеют энергетическое преимущество в конкуренции за лабильные ОВ. Метаногенез же в подобной экологической ситуации идет в большей степени автотрофным путем, о чем свидетельствует относительно низкое выделение CO_2 , потребляемое при синтезе CH_4 .

Отстойник Костромской ГРЭС (КГРЭС), принимающий разнокачественные отходы, имеет зоны с различными грунтами [Дзюбан, Косолапов, Кузнецова, 2001б]. На участке влияния бытовых сточных вод сформировались богатые $\text{C}_{\text{ycв}}$ и насыщенные метаном илы, где активно идут как аэробные, так и анаэробные процессы деструкция ОВ с преобладанием метаногенеза. В зоне поступления техногенных отходов, содержащих сульфаты, находятся черные восстановленные отложения, где распад органического вещества осуществляется только анаэробным бактериальным сообществом и здесь преобладают процессы сульфатредукции (табл. 58).

6.3. Сезонная динамика процессов цикла метана и экологические факторы, обуславливающие интенсивность образования и окисления метана

Для более глубокого понимания экологической значимости цикла метана в разнотипных водоемах, для количественной оценки его роли во внутриводоемном круговороте углерода необходимы длительные и, по возможности, круглогодичные наблюдения. Такие исследования были проведены на оз. Плещеево в 1983–1985 гг. и в 1987–1989 гг., а также на Рыбинском водохранилище в 1982–1983 гг. Результаты работ позволили оценить масштабы геохимической деятельности бактериального населения в различных экотопах водоемов разного типа и выявить степень влияния на отдельные процессы цикла CH_4 важнейших экологических факторов.

Сезонные колебания интенсивности метаногенеза в илах профундали оз. Плещеево имели два выраженных пика: первый – в конце лета, второй – в середине октября при осенней циркуляции и прогреве придонных вод (рис. 34). Однако прямой зависимости скорости мета-

ногенеза от температуры не наблюдалось, что отмечалось и другими исследователями [Kelly, Chynoweth, 1981; Nozhevnikova et al., 1998; Ножевникова и др., 1999].

Более сложным оказался характер связи между динамикой процесса метаногенеза и содержанием в различных отложениях оз. Плещеево отдельных форм органического вещества (рис. 35).

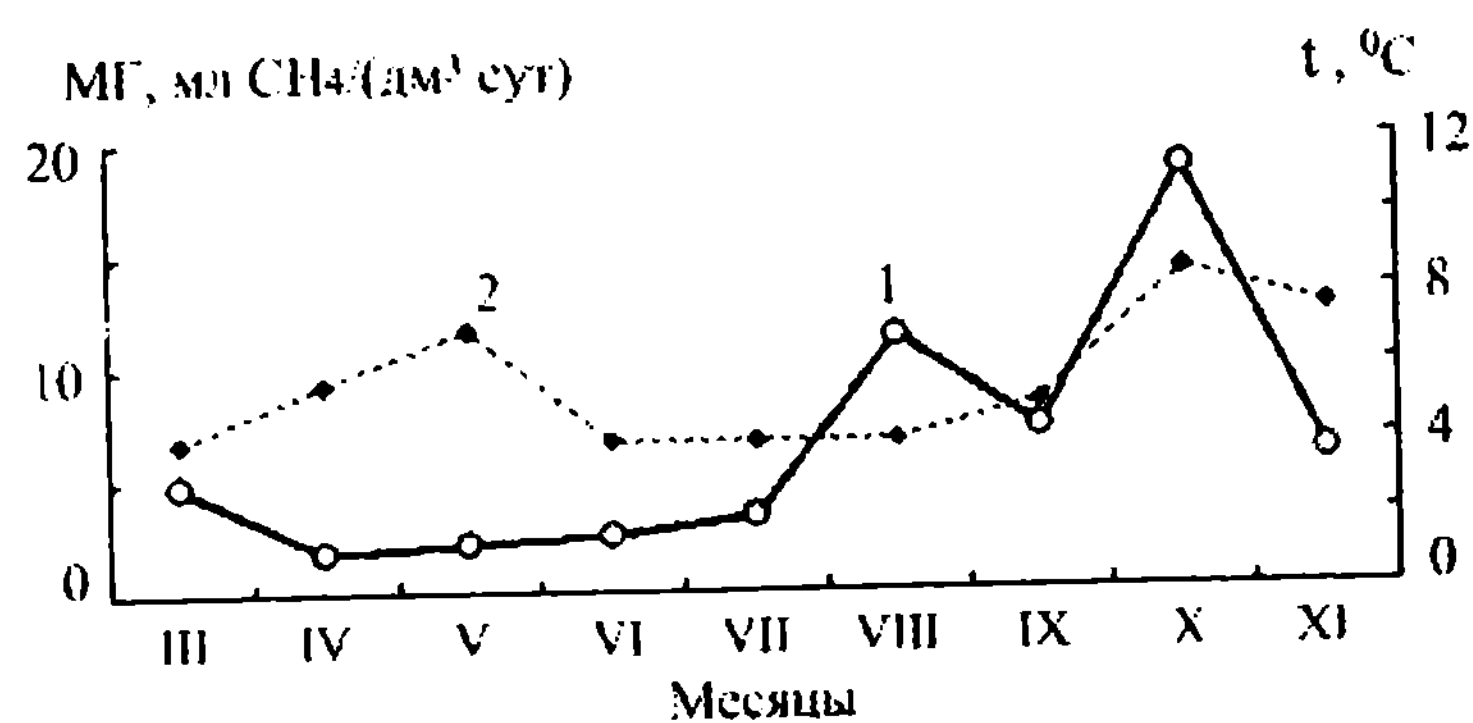


Рисунок 34. Сезонные изменения интенсивности метаногенеза (МГ, 1) и температуры воды (t, 2) в илах профундали оз. Плещеево в 1984 г.

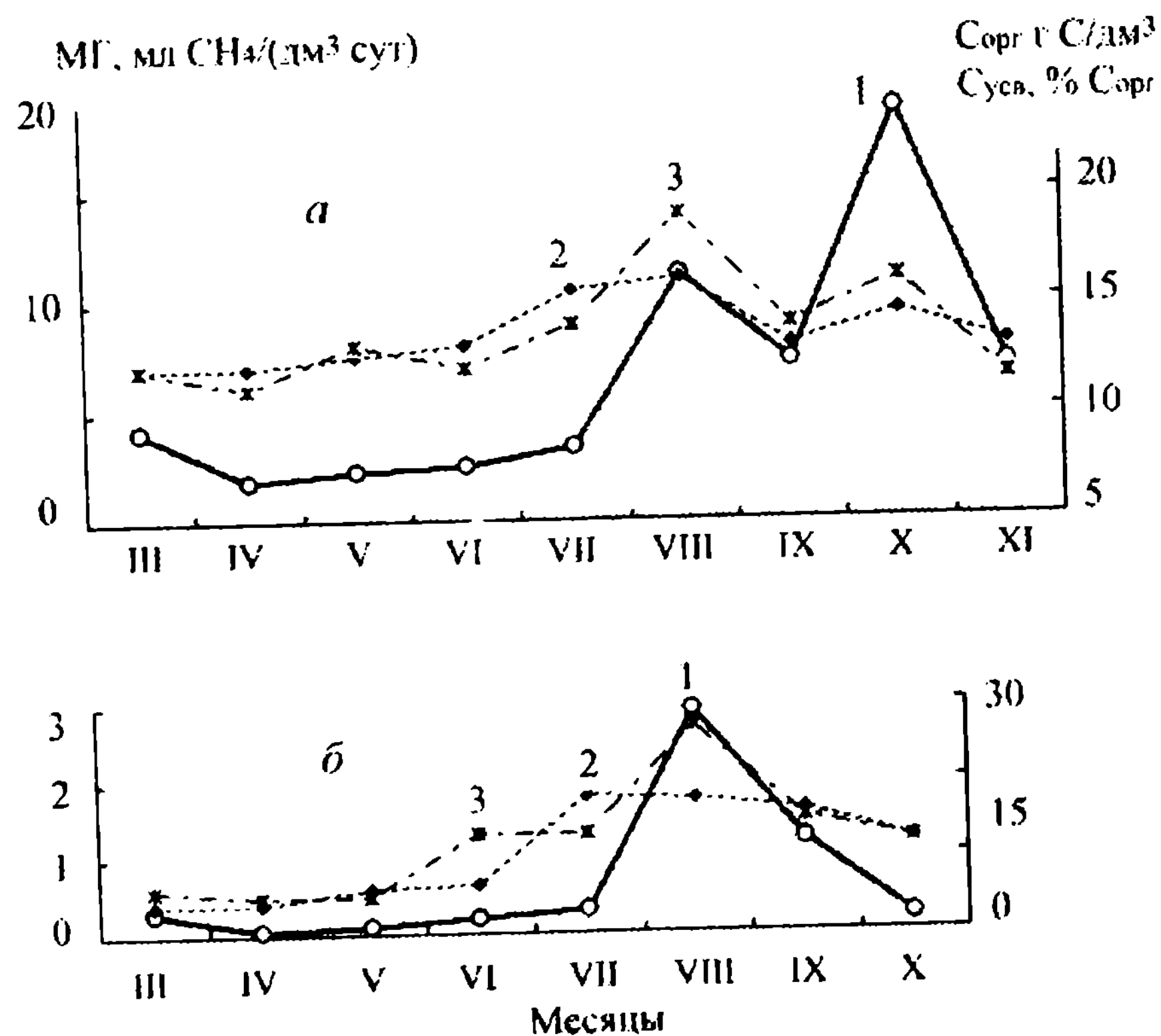


Рисунок 35. Сезонные изменения метаногенеза (1), концентрации $C_{\text{орг}}$ (2) и $C_{\text{усв}}, \%$ (3) в илах профундали оз. Плещеево в 1984 г. (а) и грунтах литорали в 1989 г. (б).

В профундальных илах ход сезонных кривых анализируемых данных близок, особенно при сопоставлении данных по метаногенезу с колебаниями содержания лабильного органического вещества (рис. 35а). Осенний пик МГ, по-видимому, стимулируется также массовым поступлением на дно остатков отмирающей растительности, что отмечалось и в других водоемах [Boon, Sorrell, 1991; Hyvönen et al., 1998; Tavares et al., 1998].

В грунтах же зарастающей литорали озера, где общий запас органического вещества в целом невелик (табл. 24), связь сезонной динамики метаногенеза и обеспеченности бактериобентоса лабильным ОВ оказалась очень тесной (рис. 35б), с коэффициентом корреляции = 0.78.

Сезонная динамика интенсивности окисления метана в отложениях отдельных экотопов оз. Плещеево была различной. В аэрируемых грунтах зарастающей литорали она совпадала с сезонной кривой, отражающей колебания концентрации CH_4 (рис. 36б), что отмечалось многими исследователями [Devol, 1983; Schnell, King, 1995; Дзюбан, 1999; 2004б; Кузнецова, Дзюбан, 2005]. Но в илах профундальной зоны этого продуктивного стратифицированного озера лимитирующим фактором процессов окисления метана является уже не его концентрация, а обеспеченность донного бактериального сообщества кислородом (рис. 36а).

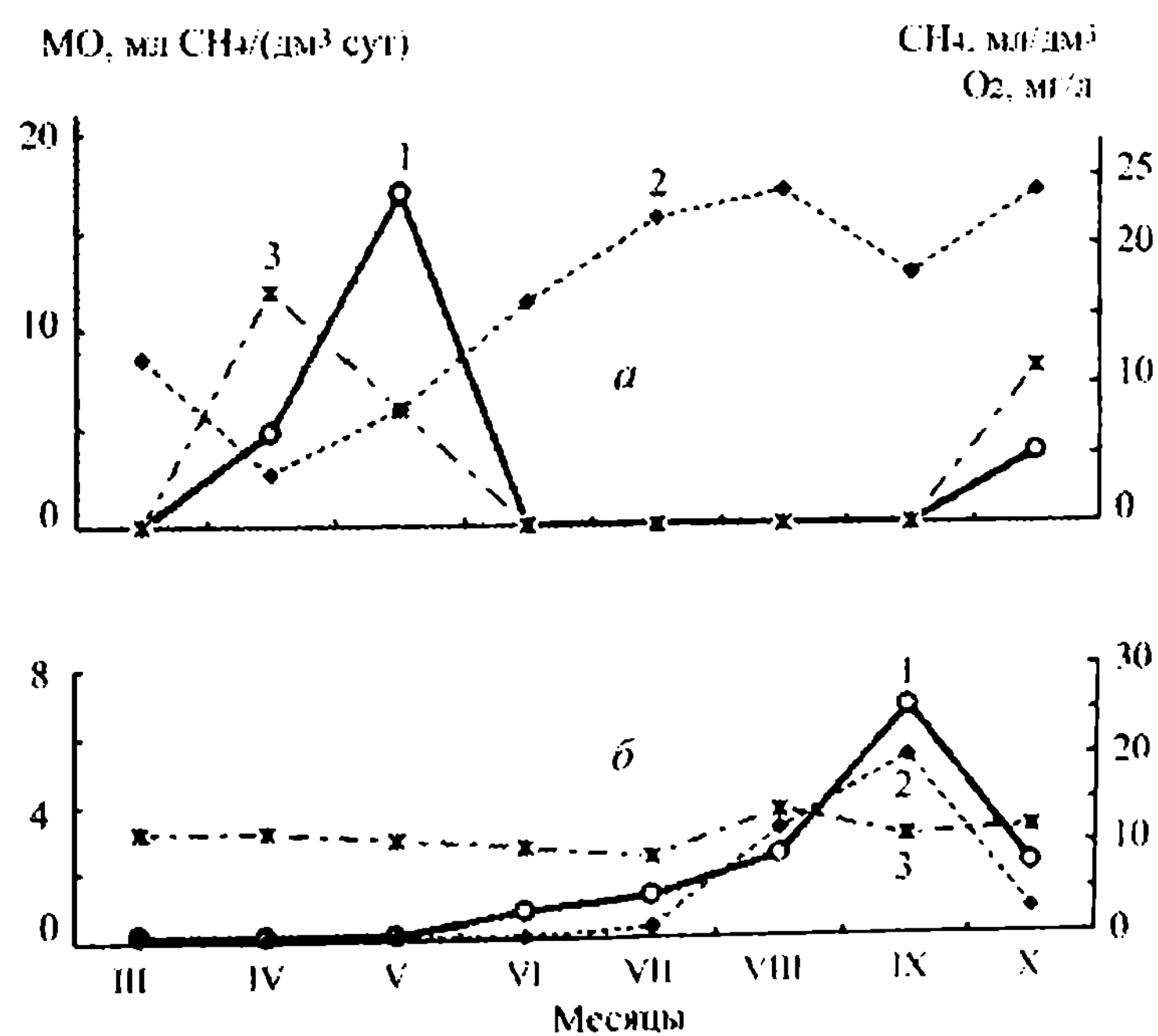


Рисунок 36. Сезонные изменения интенсивности окисления метана (МО, 1) и концентрации CH_4 (2) в донных отложениях профундали (а) и зарастающей литорали (б) оз. Плещеево в 1989 г., а так же содержания в придонной воде растворенного кислорода (O_2 , 3).

Графический анализ зависимости интенсивности метаногенеза от пула $C_{\text{ycв}}$ и Red/Ox в илах разнотипных озер показал: с первым фактором она проявляется достаточно четко, особенно при сравнении данных подповерхностного (2–3 см) горизонта (рис. 37б), а связь метаногенеза с Red/Ox потенциалом на обоих горизонтах (рис. 38) оказалась еще более явной ($R = 0.56$)

Для грунтов водохранилищ графический анализ показывает прямую зависимость метаногенеза от содержания в них $C_{\text{ycв}}$ и от Red/Ox потенциала (рис. 39 и 40). Наиболее четко эта связь метаногенеза с Red/Ox потенциалом проявляется в сопоставлении данных, полученных из самых поверхностных (0–1 см) проб отложений (рис. 40а).

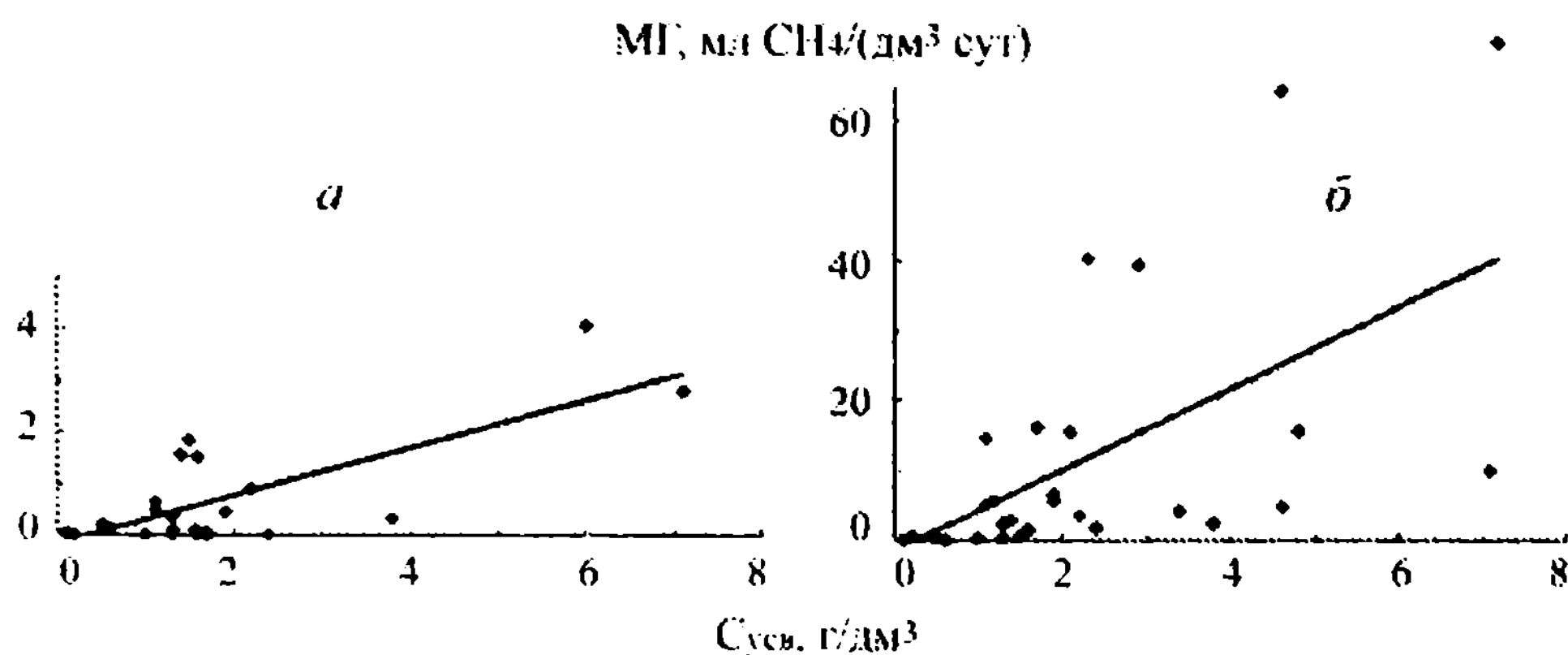


Рисунок 37. Зависимость между интенсивностью метаногенеза (МГ) в различных слоях донных отложений разнотипных озер и содержанием в них лабильного ОВ ($C_{\text{ycв}}$). *а* – в слое 0–2 см, *б* – в слое 2–3 см.

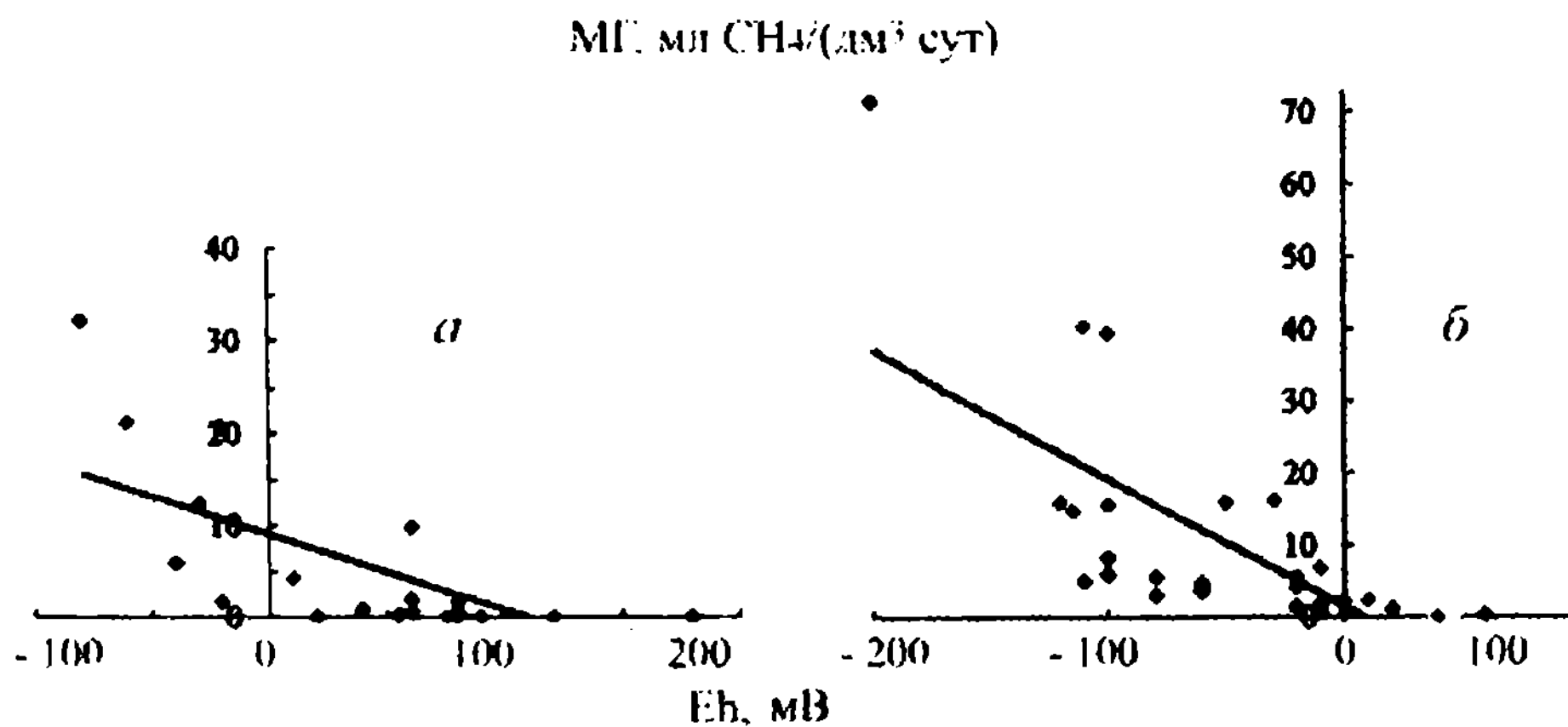


Рисунок 38. Зависимость между интенсивностью метаногенеза (МГ) в различных слоях донных отложений разнотипных озер и Red/Ox условиями в них (Eh). *а* – в слое 0–2 см, *б* – в слое 2–3 см

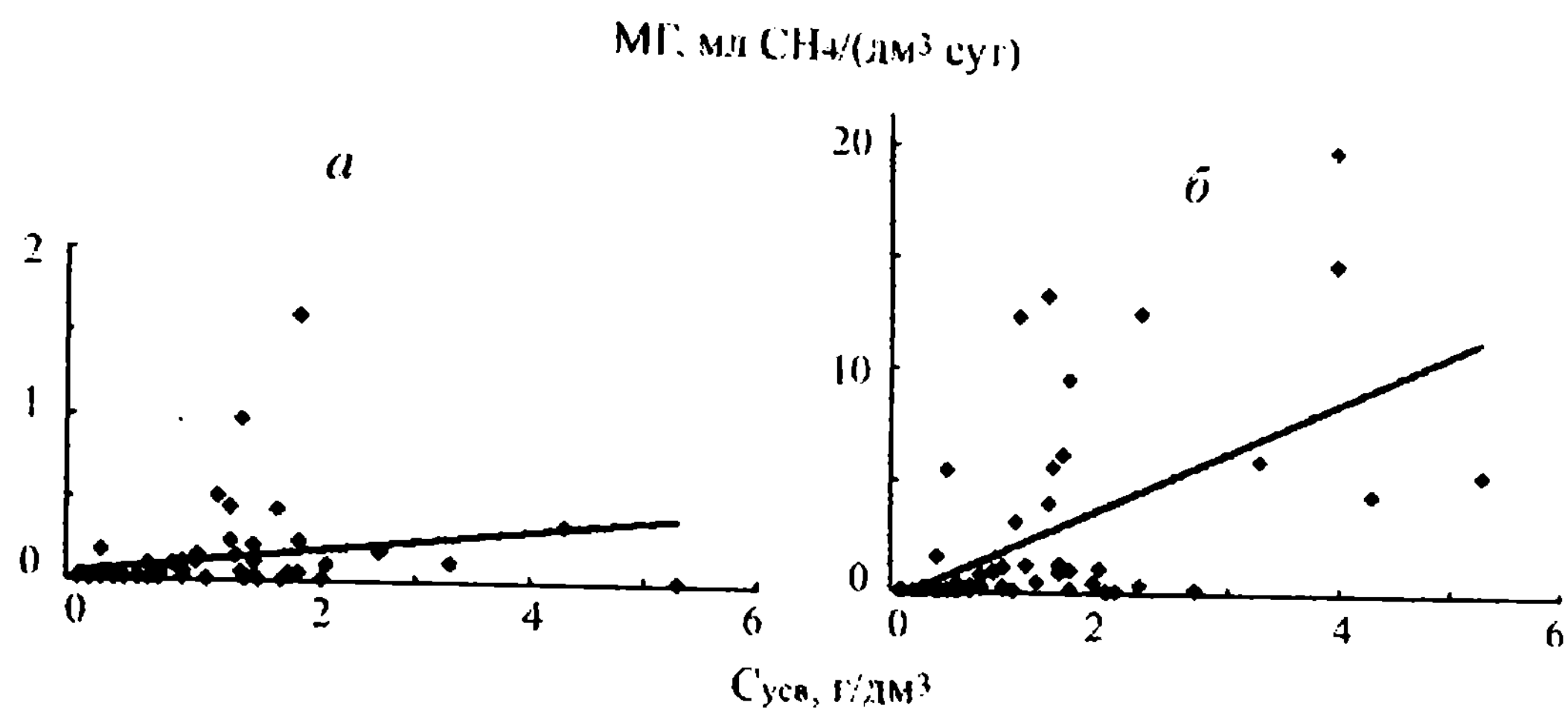


Рисунок 39. Зависимость между интенсивностью метаногенеза (МГ) в различных слоях грунтов водохранилищ и содержанием в них лабильного ОВ (C_{ycb})
a – в слое 0–2 см, *б* – в слое 2–3 см

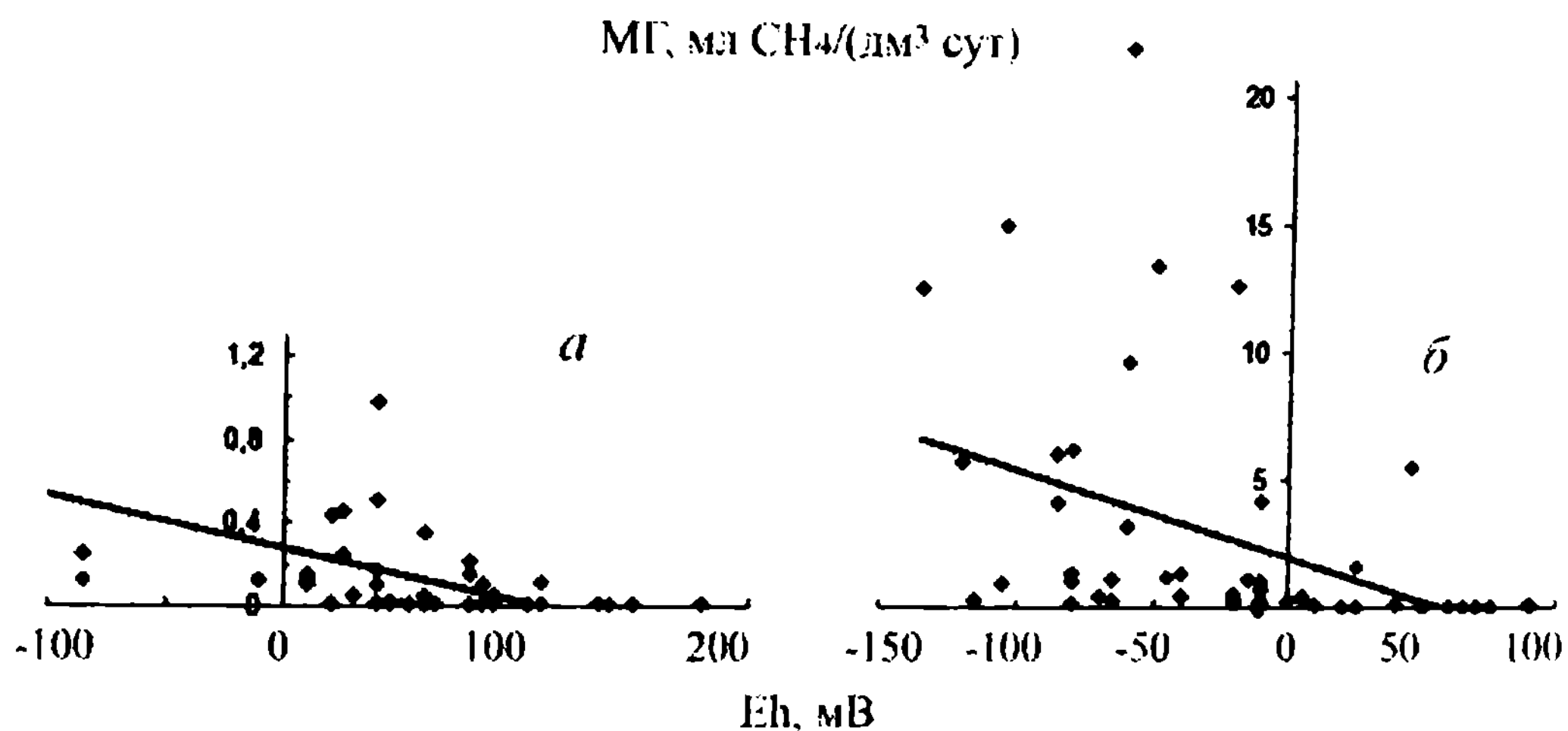


Рисунок 40. Зависимость между интенсивностью метаногенеза (МГ) в различных слоях грунтов водохранилищ и Red/Ox условиями в них (Eh). *a* – в слое 0–1 см, *б* – в слое 1–3 см

6.4. Вклад процессов цикла метана в суммарную деструкцию органического вещества в илах и вынос метана в атмосферу

Озера. По результатам измерений метаногенеза на отдельных горизонтах озерных отложений была рассчитана продукция CH_4 на 1 м² всего донного ложа и отдельных участков. Во всех изученных водоемах она

оказалась минимальной в литоральных грунтах, а также в торфяниках, а максимальной – в газифицирующих илах гипертрофных озер (табл. 59).

Таблица 59

Валовые оценки продукции (ПМ), окисления (ОМ) метана в донных отложениях разнотипных озер в летне-осенний период и интенсивности его выделения (ВМ) в воду

Озеро	Трофия / Миксия	Учас- ток	ПМ	ОМ	ВМ	С _{орг} на ПМ	О ₂ на ОМ
			мл СН ₄ /(м ² сут)			мг С (О ₂)/ (м ² сут)	
Дридзас	Олиго / Ди-М	Лит	45	36	–	84	110
		Пр	30	23	3	56	70
Стропу	Мезо / Голо-М	Лит	10	9	–	20	27
		Пр	80	60	17	145	180
Удыль	М-Ев / Голо-М	Лит	20	15	–	38	45
		Пр	290	30	–	540	90
Вишки	Мезо / Ди-М	Лит	480	130	35	890	390
		Пр	110	65	7	200	195
Тивера	Мезо / Ди-М	«–»	210	60	80	390	180
Лесное	Дис/Голо-И	«–»	7	3	–	10	10
Мустьярв	Х-Ев / Ди-М	Лит	160	55	100	300	165
		Пр	120	0	115	230	0
Плещеево	Ев / Ди-М	Лит	140	120	60	260	360
		Пр	390	0	185	720	0
Доткас 1	Ев / Поли-М	«–»	410	90	220	765	270
Доткас 2		Лит	350	110	–	650	320
		Пр	970	0	820	1800	0
Друкшяй	Ев / Ди-М	Лит	27	10	–	50	30
		Пр	780	0	390	1450	0
Видогощь	Ев / Ди-м	Лит	480	110	250	0.89	320
		Пр	1530	0	1160	2850	0
Линоярв	Гипер / Ди-м	Лит	360	180	–	670	540
		Пр	4200	0	3400	7800	0

Примечание. Обозначения, как в предыдущих таблицах.

По стехиометрическим расчетам [Беляев и др., 1981; Adams, van Eck, 1988] расход С_{орг} в процессах метаногенеза в донных отложениях озер разного типа и уровня трофии составил 10–7800 мг С/(м² сут), а траты О₂

на окисление CH_4 в илах колебались в пределах 10–540 мг $\text{O}_2/(\text{м}^2 \text{ сут})$ (табл. 59).

По мере накопления экспериментальных данных о продукции метана (ПМ) в донных отложениях и значительном участии метаногенов в распаде $\text{C}_{\text{орг}}$ возникла естественная необходимость внесения поправок в расчеты деструкции. При суммировании данных общей деструкции ($\text{D}_{\text{общ}}$), рассчитанной по выделению CO_2 , и 50 % ПМ или PM_2 (см. методы) получается более полная оценка общего распада в илах $\text{C}_{\text{орг}}$ это – суммарная деструкция ОВ ($\text{D}_{\text{сум}}$).

Полученные данные показали существенную значимость процессов цикла метана в иловом распаде ОВ [Дзюбан, 2002а; 2002г; 2003а]: в озерах с аэробными условиями у дна количество $\text{C}_{\text{орг}}$, подвергшегося разрушению в процессах метаногенеза составило от 9 до 41% от $\text{D}_{\text{сум}}$. (табл.60). В продуктивных озерах с анаэробной котловиной вклад ПМ в суммарную деструкцию составил от 27–52% в литоральных грунтах до 76% в профундальных илах

Траты O_2 на метаноокисление составили в разнотипных озерах существенную долю от аэробной иловой деструкции. В голомиктических водоемах и аэрируемых участках стратифицированных продуктивных озер вклад процессов ОМ в $\text{D}_{\text{аэр}}$ варьировал от 31 до 80% (табл. 60).

Необходимо подчеркнуть, что с учетом расходов $\text{C}_{\text{орг}}$ на продукцию CH_4 увеличилась не только суммарная иловая деструкция, но значительно возросла оценка полной анаэробной деструкции ($\text{D}_{\text{апп}}$) (табл. 60). Это весьма важно для экосистемных сопоставлений и свидетельствует о большой значимости анаэробных процессов в функционировании разнотипных озер.

Водохранилища. Расчет продукции CH_4 в грунтах водохранилищ показал, что минимальная ПМ свойственна пескам и глинам речных участков, а максимальная – осадкам загрязняемых зон [Дзюбан, 1999; 2002б; 2002г; Дзюбан, Крылова, 2000; Дзюбан и др., 1998; 2000а; 2001б]. Особенно высокие величины ПМ получены в различных грунтах водохранилищ Камы, перегруженных аллохтонными ОВ. В отложениях Волжских водоемов продукция CH_4 колебалась от 0.1 до 380 мл/($\text{м}^2 \text{ сут}$), уменьшаясь в среднем с севера на юг. В водоемах Камы ПМ варьировала от 0.5 до 436 мл/($\text{м}^2 \text{ сут}$) и по усредненным расчетам оказалась в несколько раз выше, чем в Волжских водохранилищах (табл. 61).

Для оценки количества метана, потребленного аэробным бактериальным сообществом на м^2 площади, толщина аэробного илового слоя (по значениям E_h) была принята равной 1 см [Дзюбан, 1999]. Результаты расчетов валового метаноокисления в разнотипных грунтах варьировали

в пределах 0.1–88 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$, а в среднем на водоем составили от 4.2–23 мл/($\text{м}^2 \text{ сут}$) в Волжских водохранилищах и до 13–39 мл/($\text{м}^2 \text{ сут}$) в Камских (табл. 61).

Таблица 60

Роль иловых процессов цикла метана (ЦМ) в распаде ОВ в донных отложениях разнотипных озер в летне-осенний период

Озеро	Учас- ток	Деструкция с учетом ЦМ, г С/($\text{м}^2 \text{ сут}$)		ПМ ₂ ,% от Д _{сум}	ОМ,% от Д _а
		Д _{сум}	Д _{ан-п}		
Дридзас	Лит	0.59	0.39	13	31
	Пр	0.43	0.32	14	76
Стропу	Лит	0.22	0.03	9	36
	Пр	0.43	0.21	35	80
Удыль	Лит	0.12	0.06	33	75
	Пр	0.71	0.65	76	85
Вишки	Лит	1.93	1.40	41	72
	Пр	0.76	0.57	26	67
Тивера	«—»	0.93	0.70	42	77
Лесное	«—»	0.017	0.01	59	60
Мустъярв	Лит	0.56	0.37	53	61
	Пр	0.34	0.34	72	0
Плещеево*	Лит	0.46	0.28	30	54
	Пр	0.62	0.54	48	71
Доткас 1	«—»	1.58	0.94	55	61
Доткас 2	Лит	1.92	1.18	31	71
	Пр	3.15	3.15	57	0
Друкшяй	Лит	0.11	0.04	45	50
	Пр	1.84	1.84	71	0
Видогошь	Лит	1.44	0.93	27	72
	Пр	3.2	3.2	69	0
Линоярв	Лит	1.2	0.82	52	61
	Пр	8.7	8.7	76	0

Примечание. *Данные по июню 1996 г. при неполной стратификации водной толщи. Д_{сум} – суммарная деструкция, Д_{ан-п} – полная анаэробная деструкция. Остальное – как в табл. 14 и 56.

Скорость потока метана из различных отложений в водную толщу варьировала в летне-осенний период от 0 до 310 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$, состав-

ля в среднем на водоем 4.2–110 мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$. При этом наблюдалась та же, характерная для каскада, тенденция различных показателей цикла метана: минимум – в южных Волгоградском и Саратовском водохранилищах, максимумом – в Воткинском и Нижнекамском (табл. 61).

Используя стехиометрические уравнения [Беляев и др., 1981; Adams, van Eck, 1988] и полученные экспериментальные данные были проведены расчеты расхода $\text{C}_{\text{орг}}$ и O_2 на отдельных этапах круговорота метана. Расход $\text{C}_{\text{орг}}$ в процессах метаногенеза в грунтах водохранилищ колебался в пределах от 0.2 до 810 мг $\text{C}/(\text{м}^2 \text{ сут})$. Траты O_2 на окисление CH_4 в тех же отложениях составили 0.1–310 мг $\text{O}_2/(\text{м}^2 \text{ сут})$ (табл. 61).

Таблица 61

Валовые оценки процессов превращения метана в поверхностных слоях донных отложений отдельных водохранилищ (мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$ и расход в этих процессах $\text{C}_{\text{орг}}$ и O_2 (летне-осенний период)

Водохранилище	ПМ	ОМ	ВМ	$\text{C}_{\text{орг}}$ на ПМ	O_2 на ОМ
	мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$			мг $\text{C} (\text{O}_2)/(\text{м}^2 \text{ сут})$	
Иваньковское	$\frac{0.5-380}{69}$	$\frac{0.4-180}{23}$	$\frac{0-205}{48}$	1–710	1.2–540
Рыбинское	$\frac{0.2-300}{69}$	$\frac{0.1-95}{23}$	$\frac{0-205}{48}$	0.4–560	0.3–270
Горьковское	$\frac{2.1-255}{68}$	$\frac{1.0-88}{21}$	$\frac{3.2-162}{39}$	4–470	3–250
Чебоксарское	$\frac{0.4-280}{52}$	$\frac{0.3-80}{21}$	$\frac{0-150}{32}$	0.8–520	1–230
Куйбышевское	$\frac{0.2-124}{27}$	$\frac{0.1-27}{11}$	$\frac{0-31}{15}$	0.4–250	0.3–90
Саратовское	$\frac{0.2-88}{18}$	$\frac{0.2-19}{7.6}$	$\frac{0-10.1}{5.3}$	0.4–170	0.6–54
Волгоградское	$\frac{0.1-31}{10}$	$\frac{0.1-15}{4.2}$	$\frac{0.1-9.2}{4.2}$	0.2–59	0.3–44
Камское	$\frac{1.4-410}{145}$	$\frac{0.2-55}{31}$	$\frac{2.2-300}{140}$	2.6–760	0.6–170
Воткинское	$\frac{2.2-275}{138}$	$\frac{0.2-44}{13}$	$\frac{6.8-186}{91}$	71–410	0.6–126
Нижнекамское	$\frac{1.0-436}{169}$	$\frac{0.2-80}{39}$	$\frac{0-310}{110}$	1.9–830	0.6–229

Примечание. Над чертой – крайние значения, под чертой – средняя величина. Остальные обозначения, как в табл. 56.

Использование полученных данных для более полного расчета деструкции в донных отложениях водохранилищ показало весомую роль процессов цикла метана в распаде ОВ, особенно в илах озеровидных плесов [Дзюбан, 1999; 2004а; 2005б; Дзюбан и др., 2000а].

Вклад ПМ в суммарную деструкцию варьировал от 1–13% в грунтах Волжских водохранилищ до 28% – в Камских. Причем на ряде участков он превышал величину $D_{ан}$, полученную традиционным методом (табл.62). Доля же илового метаноокисления в тратах кислорода на аэробную деструкцию достигала в водохранилищах 50–85% (табл. 62).

Таблица 62

Роль иловых процессов цикла метана (ЦМ) в распаде ОВ в донных отложениях водохранилищ Волжско-Камского каскада в летне-осенний период

Водохранилище	Деструкция с учетом ЦМ, г С/(м ² сут)		ПМ ₂ ,% от $D_{сум}$	ОМ,% от D_a
	$D_{сум}$	$D_{ан-п}$		
Иваньковское	$\frac{0.4-1.5}{0.31}$	$\frac{0.35-0.51}{0.21}$	1–8	0.2–54
Рыбинское	$\frac{0.04-0.8}{0.25}$	$\frac{0.02-0.45}{0.16}$	2–10	0.2–49
Горьковское	$\frac{0.09-0.85}{0.33}$	$\frac{0.02-0.44}{0.21}$	1–4	0.5–59
Чебоксарское	$\frac{0.1-0.79}{0.28}$	$\frac{0.04-0.7}{0.14}$	1–5	0.1–36
Куйбышевское	$\frac{0.1-0.76}{0.3}$	$\frac{0.02-0.39}{0.17}$	1–13	0.3–31
Саратовское	$\frac{0.02-0.39}{0.18}$	$\frac{0.01-0.14}{0.08}$	1–5	0.1–7
Волгоградское	$\frac{0.01-0.59}{0.24}$	$\frac{0.01-0.58}{0.08}$	1–7	0.1–3
Камское	$\frac{0.02-0.58}{0.26}$	$\frac{0.01-0.44}{0.18}$	2–28	1–61
Воткинское	$\frac{0.02-0.35}{0.24}$	$\frac{0.01-0.24}{0.16}$	1–26	2–65
Нижекамское	$\frac{0.02-0.82}{0.26}$	$\frac{0.01-0.51}{0.18}$	2–24	3–85

Примечание. Обозначения, как в табл. 56.

В подледный период с прекращением фотосинтеза фитопланктона в функционировании водных экосистем происходят изменения, касающиеся и деструкционных потоков – возрастание роли иловых сообществ по сравнению с водными [Дзюбан, 1980; 1989]. Исследования,

проведенные на разнотипных водоемах в январе – марте, показали, что распад ОВ идет в это время на 70–90% за счет деструкции в донных отложениях (табл. 63). Кроме того, в суммарном распаде значительно возрастает роль процессов цикла метана, когда доля метаноокисления в аэробной деструкции достигает 68–96%, а анаэробный распад ОВ на 80–100% идет за счет разрушения $C_{орг}$ при метаногенезе (табл. 63).

Таблица 63

Процессы распада органического вещества в донных отложениях за подледный период

Водоем и (участок), время работ	Eh, мВ в слоях 0/1–3 см	Д- вода мг С/ (м ² сут)	Д _{аэр}	Д _{ан-п}	МО, % Д _{аэр}	МГ, % Д _{ан-п}
			мг С/(м ² сут)			
Оз. Доткас, центр (01.1987)	10/-80	20	40	60	68	80
Там же, (02.1987)	-40/-160	10	0	120	0	90
Оз. Плещеево, центр (03.1985)	-100/–	15	0	60	0	90
Там же, зарастающая литораль (03.1985)	60/–	5	5	80	96	100
Оз. Ферапонтово, центр (03.1993)	–	20	0	110	0	90
Оз. Сиверское, центр (03.1993)	–	15	20	80	85	90
Рыбинское водохрани- ще, центр (03.1991)	40/–	–	10	10	80	85
Там же, закрытое прибрежье (03.1991)	10/-60	5	10	80	90	90

Примечание. Обозначения, как в табл. 56.

Известно, что концентрация CH_4 в атмосфере Земли постоянно растет и в значительной степени за счет биогенного газа [Rodhe, 1990; Matthews, 1993], однако сведения о масштабах выноса метана из внутренних водоемов скудны [Galchenko, Lein, Ivanov, 1989; Гальченко и др., 2001].

Исследования цикла метана с измерением его эмиссии, проведенные на ряде характерных экотопах бассейна Рыбинского водохранилища, показали, что ее величина колеблется очень широко (табл. 64) – от практически нулевых значений до 480–800 мл CH_4 /(м² сут) [Дзюбан, 2009; 2010]. Низкая эмиссия метана характерна для открытых участков водоема и литоральных пляжей, где процессы цикла метана низки.

Максимальный вынос газа регистрируется в загрязняемых зонах, где при мощном метаногенезе в илах CH_4 не успевает окислиться ни в грунтах, ни в воде (табл. 64).

Таблица 64

Оценка интенсивности процессов цикла метана в (0–5 см) грунтах и воде, скорости его эмиссии (ЭМ) на различных экотопах Рыбинского водохранилища в летний период 1995 г.

Участок, глубина, м	Характер грунта	Интенсивность процессов, мл $\text{CH}_4/(\text{м}^2 \text{ сут})$		
		МГ	МО	ЭМ
Центральный плес, 5–6 м	Песчанистый ил	$\frac{1.8}{0}$	$\frac{1.4}{0.2}$	<0.1
Старое русло р. Молога, 14 м	Темный мелкодетритный ил	$\frac{18.6}{0}$	$\frac{4.8}{3.6}$	0.6
Зарастающая литораль, 1–1.5 м	Грубодетритный песок	$\frac{12.4}{0.1}$	$\frac{1.6}{0.8}$	10.1
Открытая литораль, 0.7 м	Песок	$\frac{0.2}{0}$	$\frac{0.2}{< 0.01}$	<0.1
Череповецкая зона, 1–2 м	Черный грунт с резким запахом	$\frac{90-300}{-}$	$\frac{10-120}{2-10}$	150– 800
Устье загрязняемой р. Ладогора, 1 м	Серый вязкий газирующий ил	$\frac{80}{1.1}$	$\frac{0}{4.7}$	160– 480

**Примечание.* В числителе – данные по грунтам, в знаменателе – по воде.

ГЛАВА 7. РОЛЬ ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ИЛАХ И ЦИКЛА МЕТАНА В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ЭКОСИСТЕМ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

По результатам сезонных исследований, протекающих в илах де- струкции ОВ и цикла метана, а также используя данные круглогодич- ных наблюдений за ходом основных микробных процессов распада $\text{C}_{\text{орг}}$ в донных отложениях базовых озер и водохранилищ (рис.41), дан анализ экологической роли этих процессов в разнотипных водоемах.

Интегральные оценки суммарной деструкции органического веще- ства в отложениях и расчет доли в ней отдельных значимых микроб- ных процессов позволили выявить характерные особенности функцио- нирования бактериальных сообществ-деструкторов в илах различных групп внутренних водоемов.

В озерах интенсивность и направленность иловых деструкционных процессов, в первую очередь, зависит от уровня трофии и миктичности, определяющей кислородный режим и Red/Ox профундальных зон. В осадках голомиктических водоемов, где суммарная величина деструкции в целом ниже, чем других, разрушение ОВ на 35–60% идет за счет аэробных сообществ. Причем с ростом продуктивности доля $D_{\text{аэр}}$ в $D_{\text{сум}}$ уменьшается, а метаногенеза – возрастает, достигая 30–40% общего распада (рис. 42).

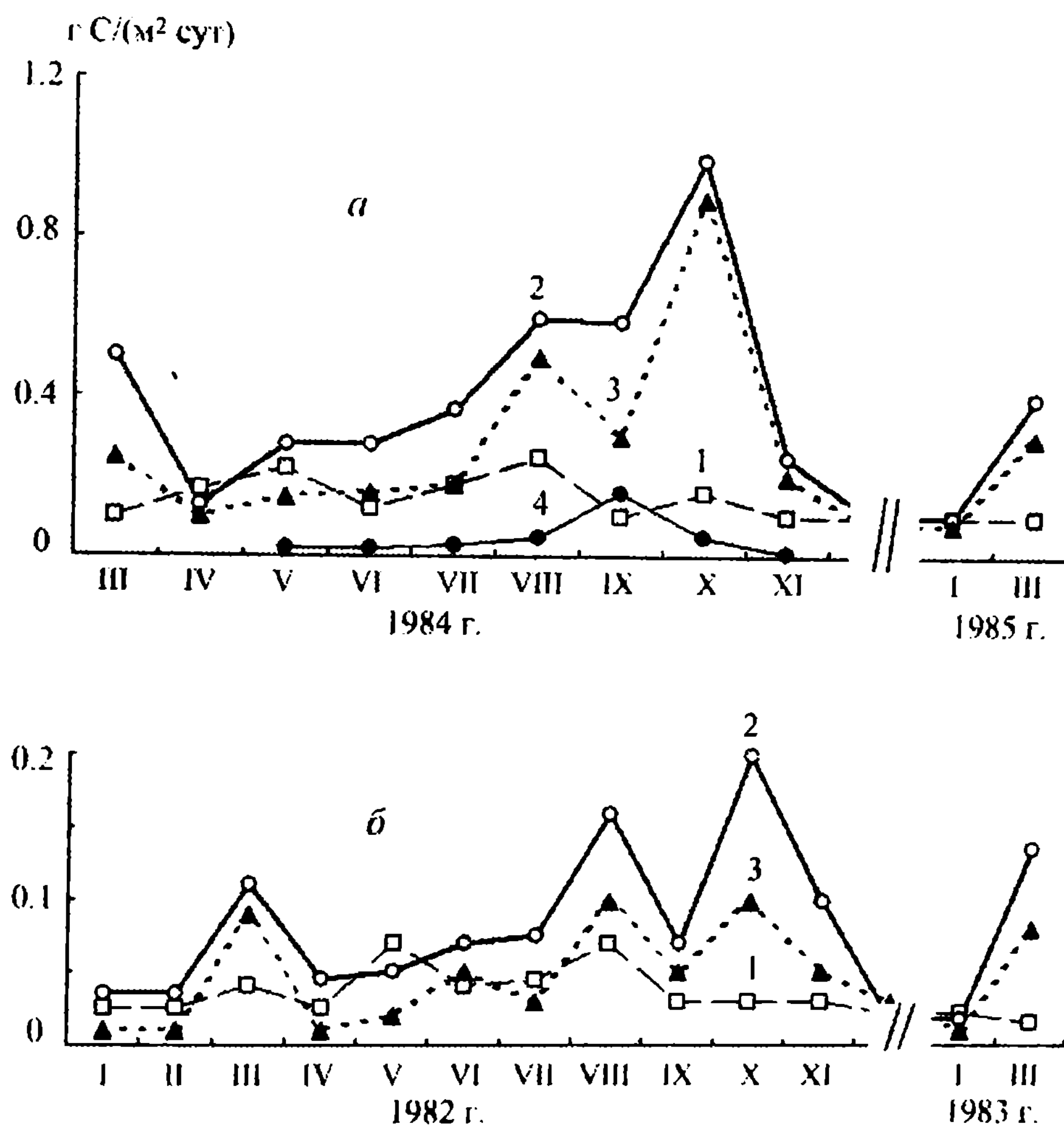


Рисунок 41. Сезонная динамика основных звеньев распада ОВ в донных отложениях оз. Плещеево (а) и Рыбинского водохранилища (б) по усредненным данным на весь водоем, $\text{г С}/(\text{м}^2 \text{сут})$. 1 – $D_{\text{аэробная}}$, 2 – $D_{\text{полная анаэробная}}$, 3 – метаногенез, 4 – сульфатредукция

В димиктических и меромиктических озерах в целом значительно возрастает роль анаэробных процессов. И если в олиготрофных и умеренно-мезотрофных озерах аэробная минерализация в грунтах все же составляет 30–55% от $D_{\text{сум}}$, то в более продуктивных – не превышает

10–15%. Причем в большинстве стратифицированных водоемов в анаэробном распаде превалирует метаногенез, достигающий в илах гипертрофных озер 45% $D_{\text{сум}}$. В меромиктических сульфатных – увеличивается значимость сульфатредукции – до 40–50% анаэробной де-
 струкции ОВ (рис. 42).

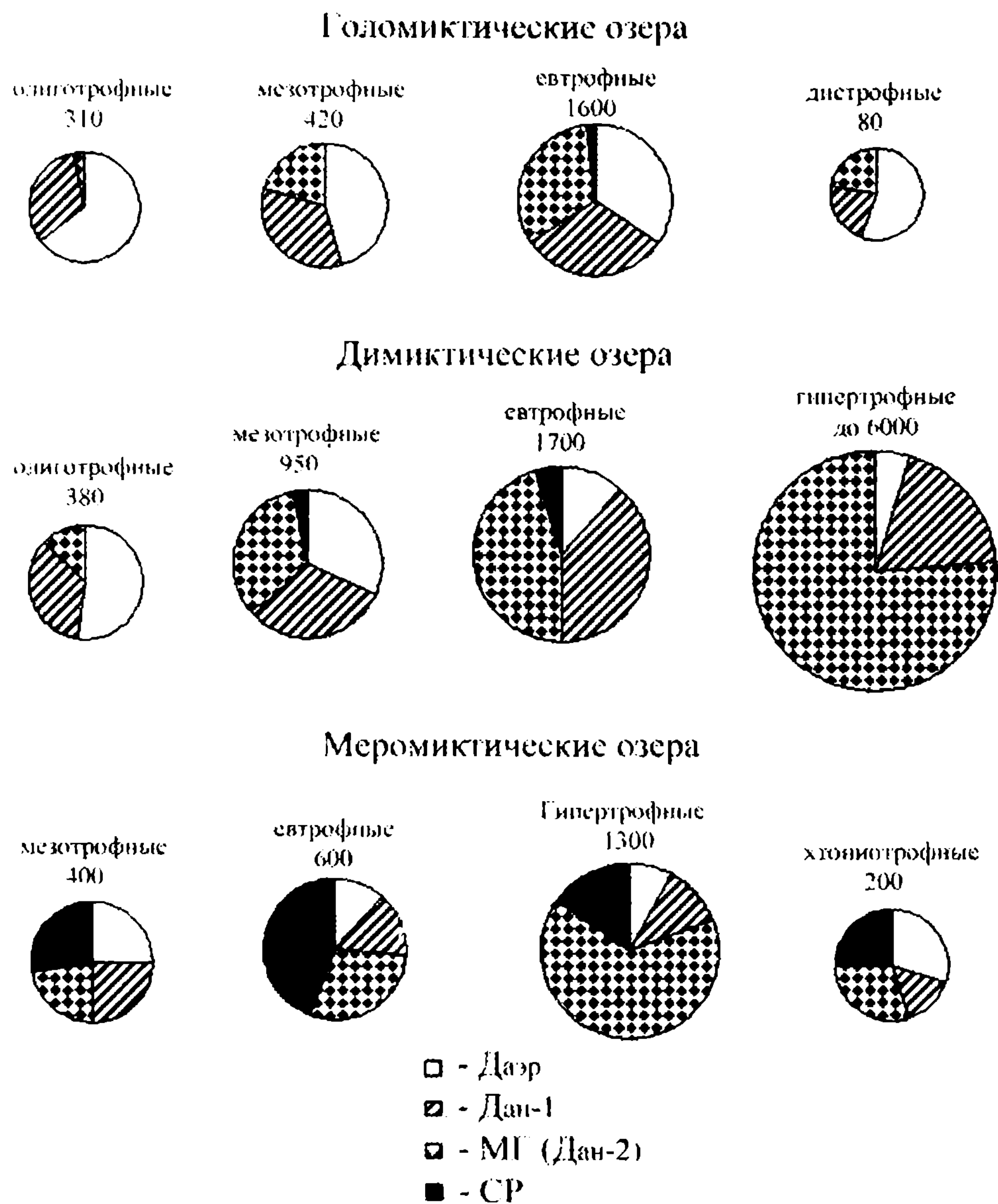


Рисунок 42. Особенности соотношений аэробных и анаэробных потоков де-
 струкции органического вещества в отложениях разнотипных озер, мг С/(м²
 сут) в среднем на все донное ложе (Д-аэр – аэробная деструкция, Д-ан 1 –
 анаэробная (по СО₂), МГ (ан 2) – метаногенез, СР – сульфатредукция)

В водохранилищах, где водная толща, благодаря проточности и
 ветровому перемешиванию, постоянно аэрируется, интенсивность и

направленность деструкционных процессов в грунтах зависит от обеспеченности и состава ОВ, от географического расположения водоемов и в меньшей степени – от их продуктивности. В результате глубокого изучения всех звеньев деструкции ОВ в донных отложениях, особенно метаногенеза, удалось уточнить их зональные особенности и выявить в этом большую значимость анаэробных процессов.

Оказалось, что в грунтах северных водохранилищ – Верхней Волги и Камы – доминируют процессы анаэробного распада органического вещества, на Нижней Волге и в Цимлянском водохранилище – преобладает аэробная минерализация ОВ, а на Средней Волге потоки иловой деструкции сбалансированы (рис. 43).

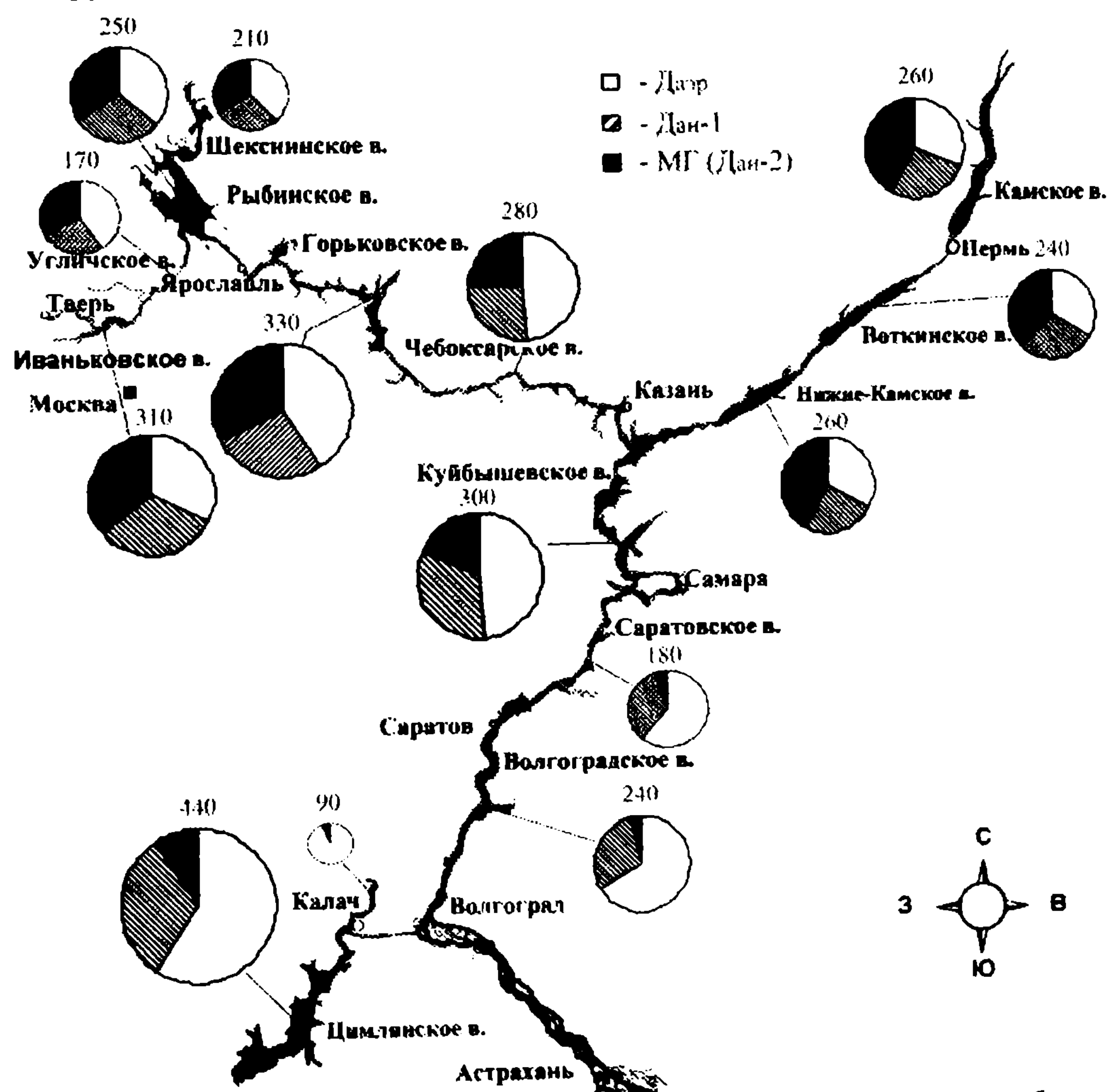


Рисунок 43. Зональные особенности соотношений аэробных и анаэробных потоков деструкции ОВ (Д – деструкция, МГ – метаногенез) в грунтах водохранилищ, мг С/(м² сут) (обозначения как в рис. 42)

Причем в грунтах Камского Каскада, перегруженных аллохтонным ОВ, значимость процессов МГ в суммарной деструкции особенно велика, а в илах южных водоемов, обогащенных лабильным $C_{орг}$, доля метаногенеза в $D_{сум}$ – минимальна (рис. 43).

Структура бактериальных сообществ техногенных водных объектов (ТВО) весьма отличается от природных сообществ других водоемов (табл. 8 и 9), и, в первую очередь, высокой численностью метаногенов и сульфатредукторов. Такая структура бактериобентоса и особенности его функционирования обусловлены составом органического комплекса и Red/Ox условиями (табл. 4 и 5). По имеющимся физико-химическим характеристикам вод и донных осадков ТВО можно разделить на слабо-токсичные и высоко-токсичные. К первым относятся такие из них, как часть акватории отстойника КГРЭС и зона водоема-накопителя АЦБК, принимающая «свежие» отходы. Ко второй – р. Серовка и «старая» часть водоема-накопителя АЦБК [Дзюбан, 2002г; Дзюбан и др., 1998].

Во всех техногенных водных объектах регистрируется мощный анаэробный распад органического вещества с доминированием метаногенеза. Однако в осадках высоко-токсичных ТВО, богатых сульфатсодержащими отходами производства, регистрируется весьма интенсивная сульфатредукция, составляющая до 15% суммарной иловой деструкции (рис. 44).

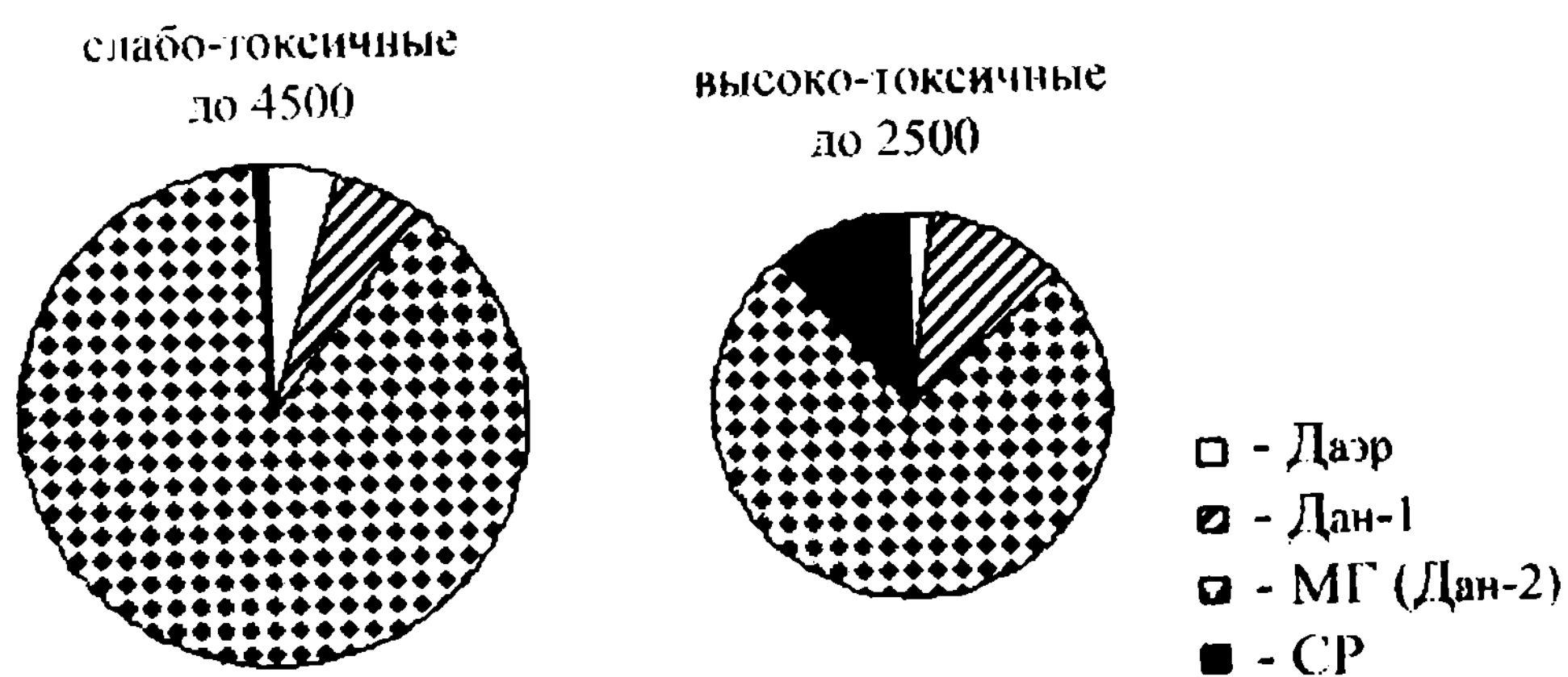


Рисунок 44. Соотношение потоков деструкции органического вещества в осадках техногенных водных объектов разного типа, мг $C/(м^2 \text{ сут})$. Д-аэр – аэробная деструкция, Д-ан 1 – анаэробная (по CO_2), МГ (ан 2) – метаногенез, СР – сульфатредукция.

Разрушение поступающих в донные отложения органических соединений, в том числе труднодоступных для гидробионтов, является важным средообразующим фактором экосистем. Условной мерой это-

го фактора в разных водоемах может служить расчет отношения величины суточной $D_{\text{сум}}$ и $C_{\text{орг}}$ грунтов, то есть скорость оборота органических веществ донных осадков.

Величина относительной деструкции ОВ варьировала в различных водоемах и участках от 0.02–0.05% за сутки в торфяниках дистрофных озер и грунтах антропогенно дистрофируемых водохранилищ Камы до 0.8–1.5% в осадках евтрофных водоемов. Низкой она оказалась также в илах котловин ряда продуктивных озер с болотным притоком (табл. 65), что свидетельствует о накоплении в них осадков с высоким содержание аллохтонных ОВ. Максимальная величина относительной деструкция отмечена в прогреваемой литорали евтрофных озер и в грунтах Цимлян-ского водохранилища, где в условиях постоянного поступления лабиль-ного ОВ, стимулирующего процессы соокисления труднодоступных соединений, активно функционируют как аэробные, так и анаэробные бактериальные сообщества. Подобные грунты бедны по валовому со-держанию. $C_{\text{орг}}$, но состав органического комплекса благоприятен для развития бактериобентоса.

Таблица 65

Относительная деструкция ОВ в донных отложениях
водоемов разного типа

Тип водоемов	Участок	$C_{\text{орг}}$ мг/см ³ отложений	$C_{\text{орг}}/(D_{\text{сум}}$ сут),%
Озера			
Олиготрофные	Литораль	1–3	0.27–0.55
«–»	Профундаль	7–12	0.22–0.25
Мезотрофные	Литораль	5–15	0.2–0.27
«–»	Профундаль	9–26	0.11–0.25
Евтрофные	Литораль	4–14	0.15–0.8
«–»	Профундаль	9–26	0.1–0.56
Дистрофные	Литораль	9–12	0.02–0.06
«–»	Профундаль	16–30	0.02–0.07
Водоохранилища			
Мезотрофные	Речной	1–9	0.19–0.71
«–»	Озеровидный	6–17	0.11–0.49
Евтрофные	Речной	2–4	0.67–1.3
«–»	Озеровидный	6–22	0.21–1.5
Антропогенно дистрофные	Речной	6–13	0.05–0.1
«–»	Озеровидный	21–28	0.08–0.35

Примечание. Обозначения, как в табл. 56.

Разнообразные ОВ, поступающие извне и образованные в процессах фотосинтеза, включаются во внутриводоемный цикл через бактериальное звено. При этом в водной толще окисляются в основном лабильные автохтонные соединения, а в донных отложениях – частично разложившиеся и аллохтонные ОВ. Для количественного сопоставления двух деструкционных потоков были сделаны расчеты на 1 м^2 водного зеркала и донного ложа разнотипных водоемов.

В водохранилищах, водная толща которых насыщается кислородом при перемешивании, усредненная величина деструкции в воде ($D_{\text{вод}}$) под 1 м^2 во всех водоемах превышает $D_{\text{сум}}$ на 1 м^2 отложений и это соотношение растет с севера на юг, достигая в Цимлянском водохранилище 9.5 (рис. 45).

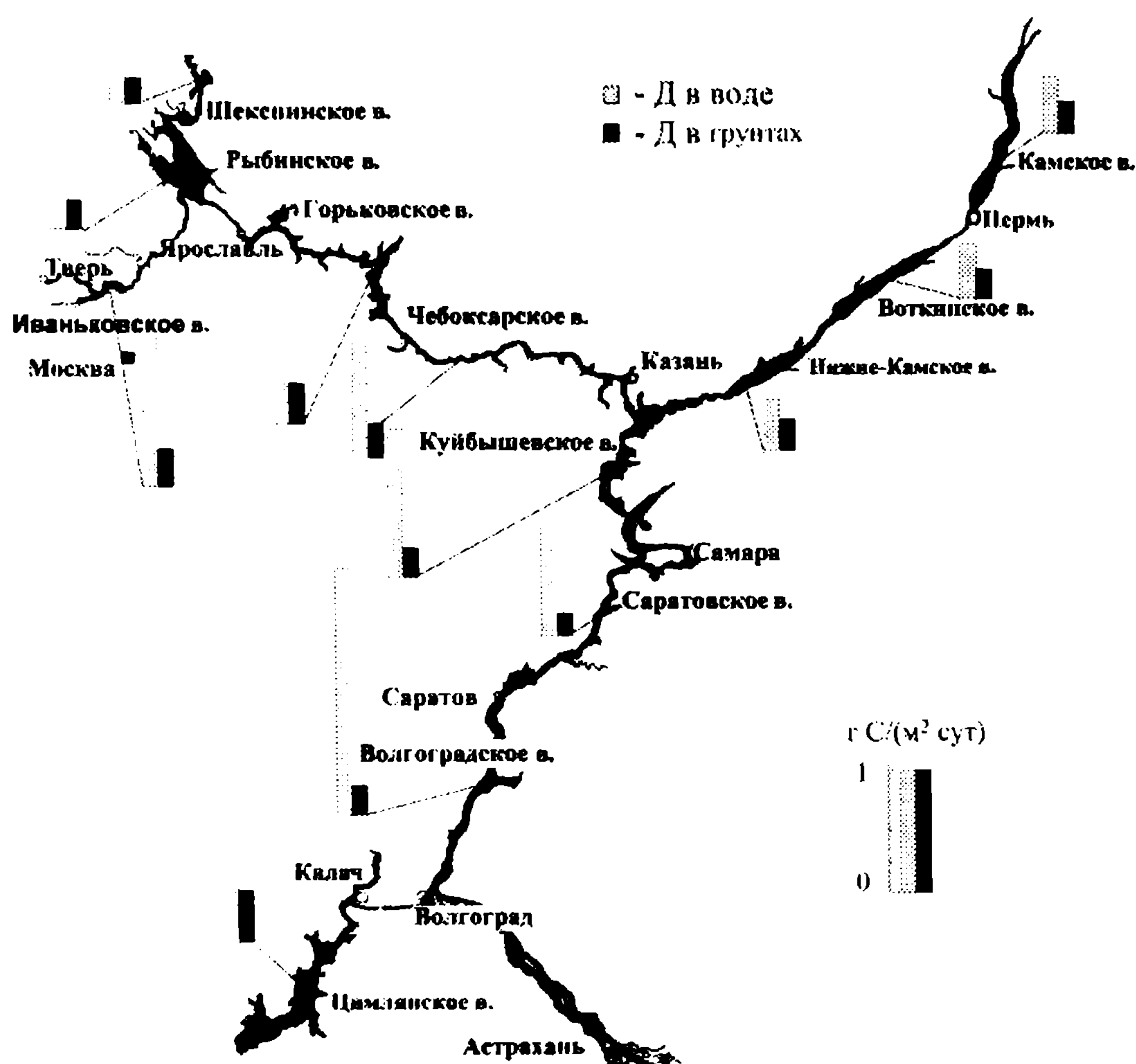


Рисунок 45. Интегральные оценки деструкции органического вещества в водной массе и донных отложениях экосистем водохранилищ, $\text{г С}/(\text{м}^2 \text{ сут})$.

Обнаруженная нами [Дзюбан, 1999] географическая зональность в соотношении деструкционных потоков имеет глубокую экологиче-

скую основу. В северных водоемах автохтонные ОВ, не успевая минерализоваться в воде, депонируются в илах и продолжают там активно разрушаться на протяжении всего сезона вместе с другими соединениями. В южных (особенно в продуктивных) лабильные ОВ быстро «сгорают» в прогретой водной толще, при этом минерализованные грунты лишаются притока свежего органического вещества.

В целом доля иловых процессов в деградации ОВ с учетом цикла метана в водохранилищах весьма существенна – в северных водоемах (особенно в Камских) она достигает 30–35% общеводоемной деградации (вода + грунты), на Средней Волге составляет около 20%, а в южных водоемах – около 10–12% (рис. 46).

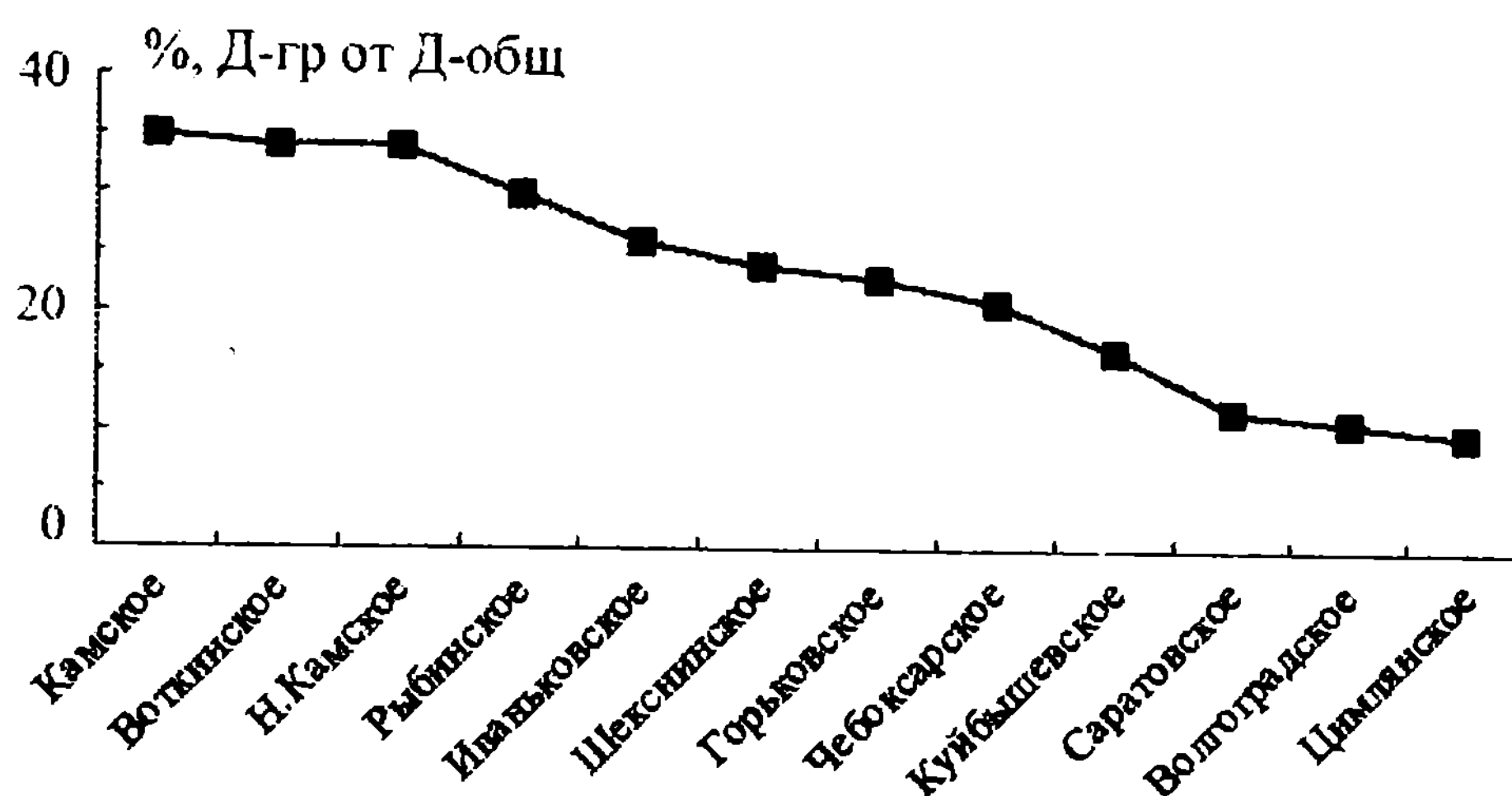


Рисунок 46. Каскадная динамика роли Д-грунты в общем распаде ОВ водохранилищ, %.

В озерах доля илов в процессах распада органических веществ заметно больше, чем в водохранилищах, хотя колебания соотношения Д-вода/Д-илы варьирует в различных водоемах значительно (рис 47).

По нашим расчетам соотношение Д-вода/Д-илы колеблется в различных озерах от 3.8 в олиготрофных димиктических до 0.4 в мелких дистрофных. При этом обнаружена существенная экологическая особенность, общая для водоемов с разным типом миктичности: независимо от абсолютных значений деградации, вклад иловых процессов в общий распад органического вещества возрастает по мере роста уровня продуктивности озер от олиготрофных к гипертрофным. Однако максимальная роль илов в процессах общей деградации ОВ характерна для дистрофных и приближающимся к ним по ряду химико-биологических особенностей хтониотрофных озер (рис 47).

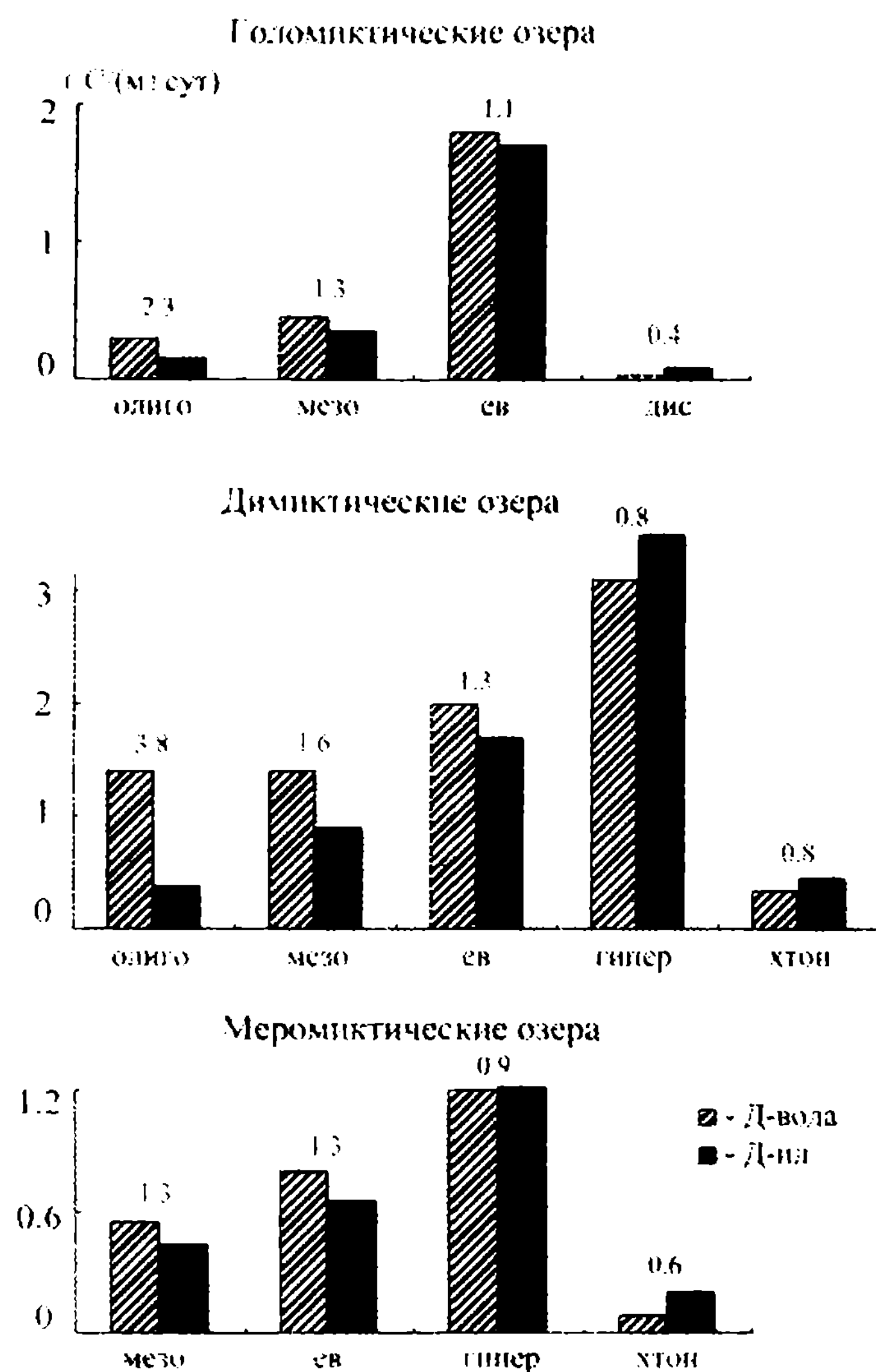


Рисунок 47. Интегральные оценки деструкции органического вещества в водной массе и донных отложениях, г С/(м² сут) озер и их соотношение (Д-в/Д-ил) в экосистемах разнотипных озер. Обозначения озер, как в табл. 6.

Специфический тип экосистемы представляют техногенные водные объекты, особенности деструкционных потоков в которых рассмотрены на примере Водоема-накопителя АЦБК в сопоставлении с естественными озерами того же региона [Дзюбан, 2002г]. Отсутствие здесь кислорода в основной массе водной толщи, очень низкий Red/Ox осадков обусловили повсеместное доминирование анаэробных процессов. В «слаботоксичной» зоне (а), где в илах идет активный метаногенез, более 55% деструкции ОВ происходит в отложениях, в «умеренно токсичной» зоне (б) с активными процессами сульфатредукции, основная часть ОВ разрушалась в воде (рис. 48).

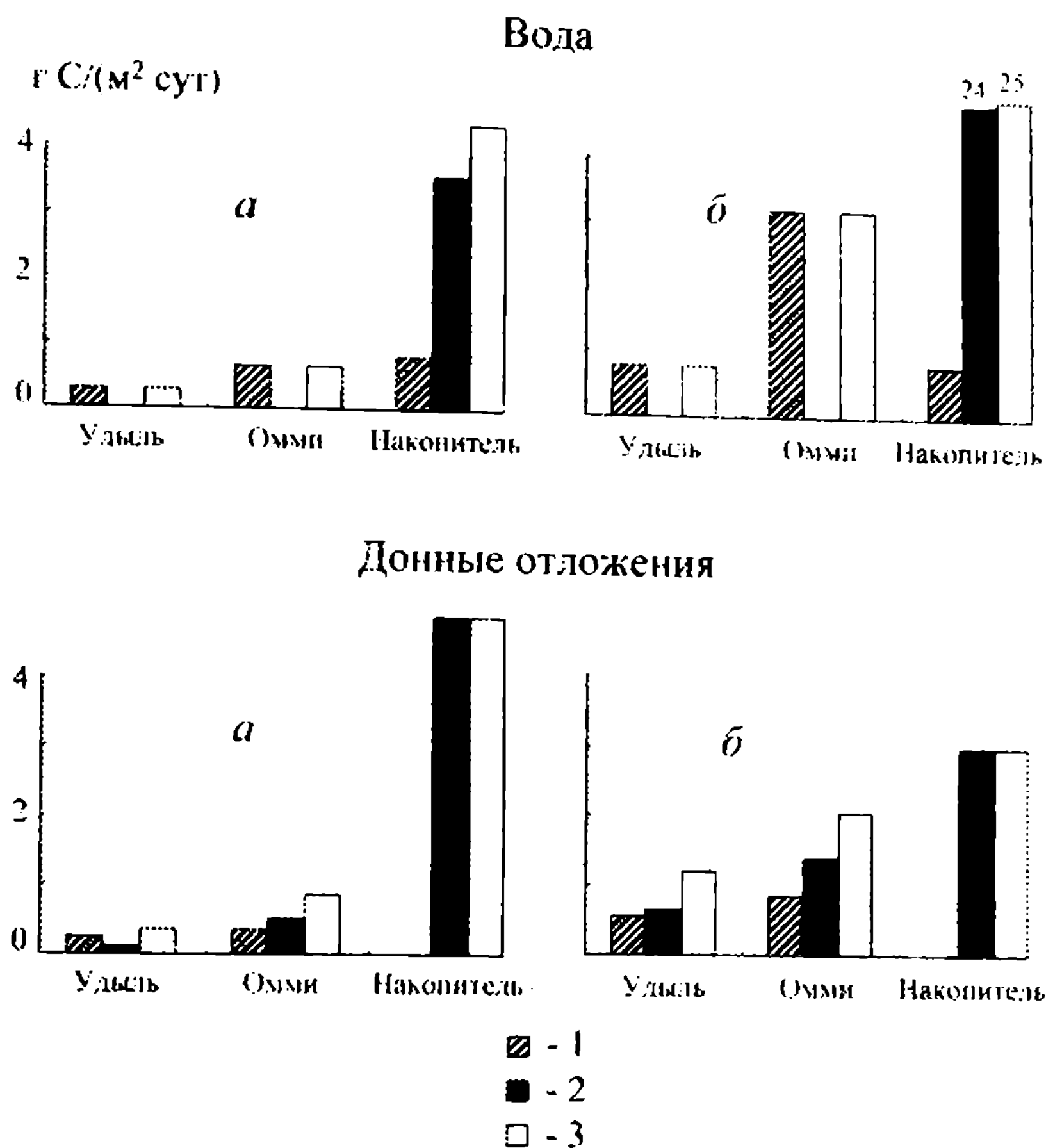


Рисунок 48. Валовые оценки процессов деструкции органического вещества в воде и донных отложениях техногенного водоема (накопителя АЦБК) и припойменных озер Нижнего Амура. 1 – аэробная, 2 – анаэробная, 3 – суммарная; *a* – побережье, *б* – глубоководная зона.

Обобщающая оценка роли иловых процессов в цикле ОВ водоемов разного типа дана по интегральным характеристикам первичной продукции фитопланктона, деструкции в воде и грунтах с учетом пространственных и сезонных съемок.

Исследования оз. Плещеево и Рыбинского водохранилище выявили общую для водоемов особенность связи сезонных колебаний продукционных и деструкционных потоков. Вслед за пиком первичной продукции фитопланктона (ППФ) следует пик деструкции в воде лабильной части ОВ соединений, затем, по мере оседания разлагающегося детрита – в донных отложениях (рис. 49). Причем в более продуктивном озере Плещеево доля иловой $D_{\text{сум}}$ в общем распаде ОВ выше, чем в водохранилище – 35% и 28% соответственно.

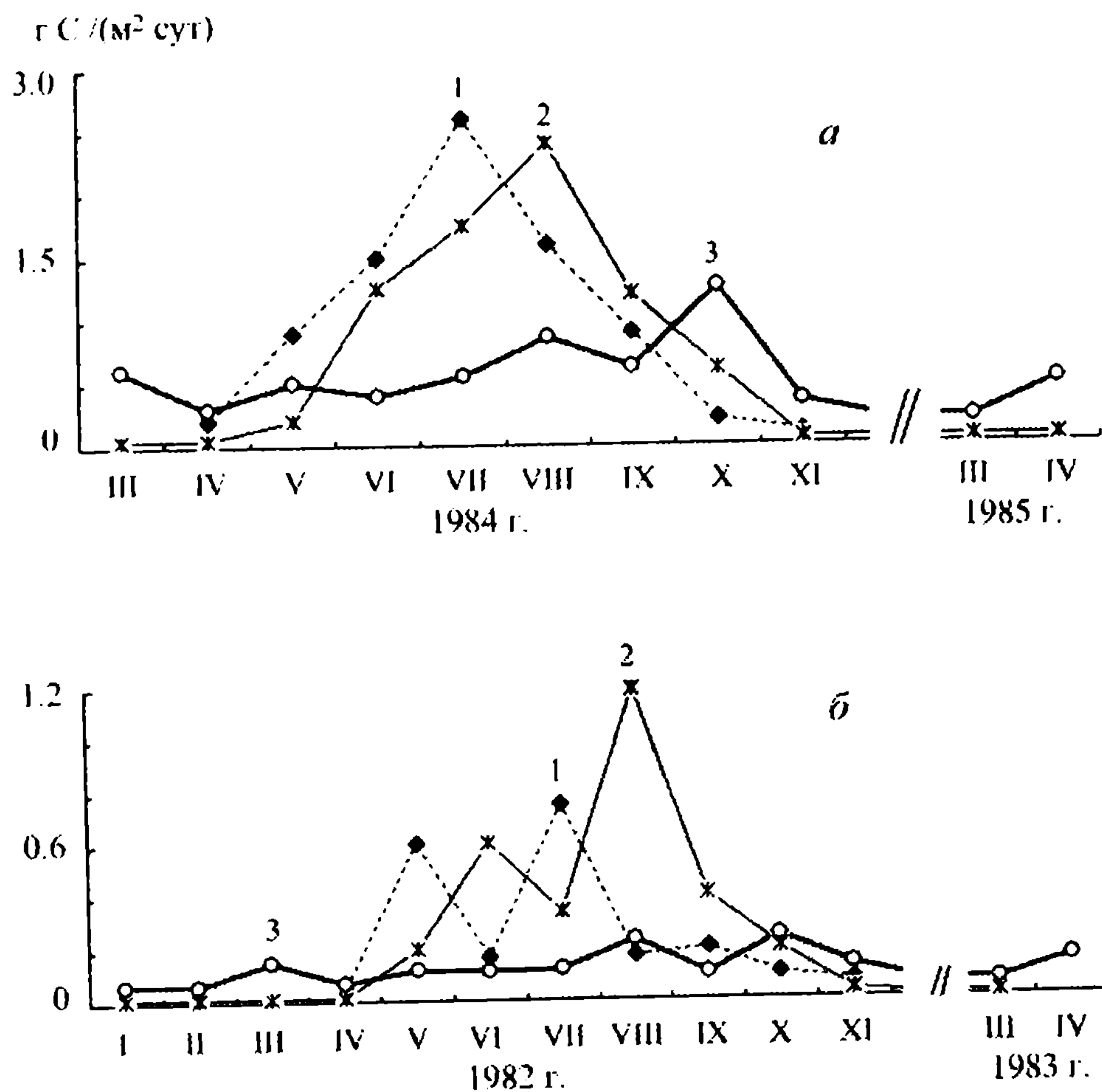


Рисунок 49. Роль иловых процессов деструкции ОВ во внутриводоемном цикле $C_{орг}$ в оз. Плесеево (а) и Рыбинском водохранилище (б), $г\ C/(м^2\ сут)$ усредненно на весь водоем. 1 – первичная продукция фитопланктона, 2 – деструкция в воде, 3 – $D_{сум}$ (суммарная D в илах).

В большинстве озер разной продуктивности и миктичности доля иловой деструкции в общем распаде ОВ варьирует в пределах 21–48%. Лишь в димиктических гипертрофных и мелководных дистрофных она достигает 56–60% и 74% соответственно. В первой группе озер (димиктические) это происходит за счет мощных процессов в илах, и в первую очередь метаногенеза; а в дистрофных озерах – за счет очень слабой деструкции в воде, обусловленной низкой ППФ (табл. 66).

В водохранилищах доля иловой деструкции в общем распаде ОВ составляет 10–35% и зависит не столько от их продуктивности, сколько от широтного географического положения. Даже в одной трофической группе колебания этого показателя весьма велики, причем в южных водоемах доля иловых процессов в экосистеме всегда ниже, чем в

северных, с максимальными значениями в антропогенно дистрофируемых Камских водохранилищах (табл. 66).

Таблица 66

**Интегральная оценка продукционно-деструкционных потоков
во внутренних водоемах разного типа**

Тип водоемов	ППФ	Д	Д/ ППФ
	г С/(м ² сут)		
Озера			
Олиготрофные голомиктические	0.1–0.2	0.1–0.25 (33)	1–1.25
То же, димиктические	0.2–0.4	0.5–0.7 (21)	2.1–2.8
Мезотрофные голомиктические	0.3–0.6	0.4–0.8 (43)	1.1–2.1
То же, димиктические	0.3–0.9	0.6–1.8 (39)	1.6–4.1
Там же, меромиктические	0.2–0.5	0.8–1.9 (44)	2.7–4.3
Евтрофные голо (поли)- миктические	1.8–3.4	1.2–2.8 (48)	0.6–1.1
То же, димиктические	1.6–2.8	1.1–2.2 (44)	0.7–1.6
То же, меромиктические	0.7–1.2	0.8–1.1 (46)	1.2–1.4
Гипертрофные, димиктические	2.8–3.7	5.9–11 (56)	2.1–2.9
Дистрофные, голо (ди)-миктические	0.01–0.2	0.05–0.1 (57–74)	1.7–4.5
Водохранилища			
Мезотрофные	0.4–0.8	0.9–2.1 (12–28)*	2.1–3.1
Евтрофные	1.1–3.9	1.6–3 (10–25)*	1.1–1.8
Антропогенно дистрофные	0.08–0.1	0.5–0.8 (35)	6.2–8.4

Примечание. ППФ– первичная продукция фитопланктона, Д – общая деструкция ОВ в воде и илах, в скобках – вклад в Д иловых процессов,%; *Минимальное значение – в южных водохранилищах, максимальное– в северных.

В целом общий деструкционный поток во внутренних водоемах преобладает над продукционным, но соотношение Д/ППФ в разных группах варьирует очень широко – от 0.6–1.1 в голомиктических евтрофных озерах, до 4.3–8.4 в водоемах, отложения которых перегружены трудно усвояемыми аллохтонными соединениями – меромиктические и дистрофные озера, в особенности водохранилища Камского каскада (табл. 66).

Ведущим экологическим фактором, определяющим уровень валовой деструкции ОВ в донных отложениях является их обеспеченность лабильным органическим веществом, а в целом – трофический статус водоемов. Направленность этих процессов определяется Red/Ox условиями и

кислородным режимом водоемов. В илах большинства водных экосистем в деструкции преобладает анаэробный распад, при этом в анаэробной деструкции ОВ существенную, а в высокопродуктивных водоемах – доминирующую роль играют процессы цикла метана (табл. 67).

Таблица 67
Деструкция органического вещества, г С/(м² сут) в донных отложениях внутренних водоемов разной трофии и миктичности и роль в ней анаэробных процессов

Уровень продуктивности	Озера разной миктичности			Водохранилища и участки
	Голо (поли)-миктические	Димиктические	Меромиктические	
Олиготрофный	<u>0.31</u> 35 (10)	<u>0.38</u> 47 (38)	–	<u>0.16</u> 49 (35)
Мезотрофный	<u>0.44</u> 57 (38)	<u>0.95</u> 68 (49)	<u>0.42</u> 75 (30)	<u>0.23</u> *64(53)–39(14)
Евтрофный	<u>1.6</u> 62 (50)	<u>1.7</u> 84 (55)	<u>0.6</u> 85 (30)	<u>0.31</u> *68 (55)–33 (13)
Гипертрофный	<u>2.5</u> 65 (55)	<u>5–6</u> 95 (80)	<u>1.3</u> 92 (70)	<u>0.42</u> 40 (22)
Дистрофный, хтониотрофный	<u>0.08</u> 45 (50)	<u>0.45</u> 56 (60)	<u>0.2</u> 70 (45)	<u>0.25</u> 68 (62)

Примечание. Числитель – D_{сум}, знаменатель – доля D_{ан-п} в D_{сум},%; в скобках – доля МГ в D_{ан-п},%. *Максимум – северные водоемы, минимум – южные.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования интенсивности микробных процессов деструкции органического вещества и цикла метана в донных отложениях внутренних водоемов разного происхождения, миктичности и уровня продуктивности выявили важную, но различную роль этих процессов в функционировании континентальных водных экосистем. Оказалось, что доля распада ОВ в илах в общеводоемном деструкционном потоке составляет за вегетационный период от 21 до 74%, а в подледный период достигает 90%. В водной толще усваиваются в основном автохтонные лабильные соединения, а в осадках в процессах соокисления бактериальному разрушению подвергаются также аллохтонные труднодоступные, а нередко и токсичные вещества.

При комплексной оценке валовых аэробных и анаэробных деструкционных потоков в природных условиях с максимально возможным учетом побочных окислительных реакций и процессов реассимиляции конечных продуктов распада органического вещества установлено, что анаэробные процессы в донных отложениях играют важную роль во всех водоемах, а в большинстве из них – доминирующую. При этом в илах продуктивных озер и водохранилищ решающий вклад в анаэробную деструкцию вносят процессы метаногенеза.

Показано, что ведущим экологическим фактором, определяющим уровень валовой деструкции ОВ в донных отложениях, является их обеспеченность лабильными органическими соединениями, а в целом – трофический статус водоемов. Направленность деструкционных потоков обусловлена окислительно-восстановительными условиями и кислородным режимом водоема в целом.

В настоящее время, когда прогнозы глобального потепления учитывают продукцию парниковых газов, данные исследований деструкционных процессов и сопряженному с ними образованию парниковых газов могут быть использованы в качестве коррекционной модели естественного поступления метана в атмосферу из водоемов.

Полученные в настоящей работе материалы позволяют внести существенные поправки в схемы расчетов балансов и потоков вещества и энергии в водоемах. Количественные оценки аэробных и анаэробных валовых процессов деструкции органических соединений в донных отложениях водоемов должны войти в обязательную программу гидробиологических исследований.

Автор надеется, что проведенное в этой монографии обобщение результатов многолетних исследований окажется полезным и будет способствовать дальнейшему прогрессу экосистемных исследований водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамочкина Ф.Н., Безрукова Л.В., Кошелев А.В., Гальченко В.Ф., Иванов М.В. Микробиологическое окисление метана в пресном водоеме // Микробиология. 1987. Т. 56. № 3. С. 464–471.
- Авакян А.Б., Широков В.М. Комплексное использование и охрана водных ресурсов. Минск: Университетское, 1990. 240 с.
- Акимов В.А. Скорость поглощения кислорода дном нагульных рыбоводных прудов. Тр. ВНИПРХа. 1971. Т. 20. С. 36–39.
- Алабышев В.В. Зональность озерных отложений. Изв. Сапроп. комит. 1932. Т. 6. С. 1–44.
- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев В.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометиздат. 1973. 270 с.
- Алексеев Ф.А., Войтов Г.И., Лебедев В.С., Несмелова З.Н. Метан. – М. Недра, 1978, 310 с.
- Андруз Дж., Бримблекумб П., Джикелз Т., Лисс П. Введение в химию окружающей среды. Пер. с англ. М.: Мир, 1999. 271 с.
- Балабанова З.М. Гидрохимическая характеристика Камского водохранилища 1954–59. Тр. Уральского отд. ГосНИОРХ. 1961. Т. 5. С. 38–104.
- Беляев С.С. К учету численности метанобразующих бактерий на среде с молекулярным водородом // Микробиология. 1974. Т. 43. В.2. С. 169–206.
- Беляев С.С., Иванов М.В. Радиоизотопный метод определения интенсивности бактериального метанообразования // Микробиология. 1975. Т. 44. В.1. С. 166–168.
- Беляев С.С., Лауринавичус К.С., Иванов М.В. Определение интенсивности процесса микробиологического окисления метана с использованием $^{14}\text{CH}_4$ // Микробиология, 1975а. Т. 44. В. 3. С. 542–545.
- Беляев С.С., Финкельштейн З.И., Иванов М.В. Интенсивность бактериального метанообразования в иловых отложениях некоторых озер // Микробиология. 1975б. Т. 44. В. 2. С. 309–316.
- Беляев С.С., Лебедев В.С., Лауринавичус К.С. Современное микробиологическое образование метана в пресных озерах Марийской АССР // Геохимия, 1979. № 6. С. 933–940.
- Беляев С.С., Леин А.Ю., Иванов М.В. Роль метанообразующих и сульфатредуцирующих бактерий в процессах деструкции органического вещества // Геохимия. 1981. № 3. С. 437–445.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. Характеристика растворенного органического вещества в воде Камы и некоторых водохранилищ // Биология внутр. Вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 36. С. 20–23.
- Большаков А.М., Егоров А.В. Об использовании методики фазово-равновесной дегазации при газометрических исследованиях // Океанология, 1987. Т. 27. N 5 С. 861–862.
- Большаков А.М., Егоров А.В. Результаты газометрических исследований в Карском море // Океанология, 1995, т.35, N 3, С.399–404.
- Бондарева Е.Н. Аэробная деструкция органического вещества в подледный период. Зап. Забайкал. фил. Геогр. общ. СССР. 1972. № 65. С. 35–40.
- Бонч-Осмоловская Е.А., Горленко В.М., Карпов Г.А., Старынин Д.А. Анаэроб-

- ная деструкция органического вещества микробных матов термофильного источника (Кальдера Узон, Камчатка) // Микробиология. 1987. Т. 56. В. 6. С. 1022–1028.
- Бримблкумб П. Состав и химия атмосферы: Пер. с англ. М.: Мир, 1998. 352 с.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1969. 320 с.
- Буторин Н.В., Зимина Н.А., Курдин В.П. Донные отложения Верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1975. 158 с.
- Вайнштейн М.Б., Лауринавичус К.С. Учет и культивирование анаэробных бактерий. Методические рекомендации. Пущино, 1988. 64 с.
- Вернадский В.И. Биосфера. М.: Мысль, 1967. 23 с.
- Винберг Г.Г. К вопросу о балансе органического вещества в водоемах. Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1934. Вып. 18. С. 5–21.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 328 с.
- Винберг Г.Г. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов // Гидробиол. Журн. 1965. Т. 1. № 1. С. 25–32.
- Винберг Г.Г. Основные направления в изучении биотического баланса озер // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М.: Наука, 1967. С. 132–147.
- Винберг Г.Г. Общие особенности экологической системы оз. Древяты // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. Л.: Наука, 1970. С. 185–196.
- Винберг Г.Г. Общая характеристика экосистем озера Кривого и озера Круглого // Биологическая продуктивность северных озер. Л.: Наука, 1975. С. 207–218.
- Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Бульон В.В. и др. Биологическая продуктивность двух субарктических озер // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973. С. 125–146.
- Виноградский С.Н. Проблемы и методы. Основы экологической микробиологии // Микробиология почвы. М.: Наука, 1952. С. 781–789.
- Водохранилища мира. М.: Наука, 1979. 287 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Выхристюк Л.А. Распределение органического вещества в толще донных отложений озера Байкал // Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное, 1973. С. 78–87.
- Выхристюк Л.А., Варламова. Донные отложения и их роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Изд-во ИЭВБ, 2003. 174 с.
- Галимов Э.М. Метанообразование в морских осадках в зоне сульфатредукции // Докл. РАН, 1995, Т.342, № 2, С.219–221.
- Гальченко В.Ф. Сульфатредукция, метанообразование и метаноокисление в различных водоемах оазиса Бангер Хиллс. Антарктида // Микробиология. 1994. Т. 63. № 4. С. 683–698.
- Гальченко В.Ф., Дулов Л.Е., Крамер Б., Конова Н.И., Барышева С.В. Биогеохимические процессы цикла метана в почвах, болотах и озерах Западной

- Сибири // Микробиология. 2001. Т. 70. № 2. С. 215–225.
- Гамбарян М.Е. К методике определения интенсивности деструкции органических веществ в донных отложениях глубоководных водоемов // Микробиология. 1962. Т. 31. №5. С. 895–898.
- Гильзен К.К. Исследования образцов грунта озера Глубокое, Московской губ. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком озере. 1912. Т. 5. С. 20–41.
- Горбенко А.Ю., Дзюбан А.Н., Крылова И.Н. Абсолютный количественный учет бактерий в донных отложениях // Микробиология. 1992. Т. 61. Вып. 6. С. 1082–1086.
- Горленко В.М. Развитие фототрофных бактерий в провальных озерах карстовой области Марийской АССР // Геохимическая деятельность микроорганизмов в водоемах и месторождениях полезных ископаемых. М.: Наука, 1973. С. 177–203.
- Горленко В.М., Намсараев Б.Б., Кулырова А.В., Заварзин Д.Г., Жилина Т.Н. Активность сульфатредуцирующих бактерий в донных осадках содовых озер юго-восточного Забайкалья // Микробиология, 1999, Т.68, 55, С.664–670.
- Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов СИ. Экология водных микроорганизмов. М.: Наука, 1977. 278 с.
- Громов В.В., Гореликова Н.М., Демидова В.И. Донная фауна Воткинского водохранилища на реке Каме, как кормовая база рыб // Уч. Записки Пермского университета. 1975. Т.338. №1. С. 132–136.
- Даукшта А.С. Микробиологическая характеристика основных типов озер Латвийской ССР. Автореф. Дисс...канд. биол. наук. Вильнюс, 1969. 23 с.
- Дексбах Н.К. О химическом составе илов некоторых озер Московской области // Тр. Сапропел. инст. 1934 Т. 1. С. 213–221.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1977а. № 36. С. 33–37.
- Дзюбан А.Н. Микрофлора донных отложений водохранилищ Волги и Камы // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1977б. № 36. С. 37–41.
- Дзюбан А.Н. Количество маслянокислых бактерий, относящихся к роду *Clostridium*, в иловых отложениях водохранилищ Волги // Микробиология. 1978а. Т. 47. Вып. 6. С. 1124–1127.
- Дзюбан А.Н. Численность бактерий и деструкция органического вещества в донных отложениях Саратовского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1978б. № 40. С. 11–15.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л.: Наука, 1979а. С. 142–150.
- Дзюбан А.Н. Микрофлора и деструкция органического вещества в донных отложениях Цимлянского водохранилища // Водные ресурсы. 1979б. № 5. С. 171–176.
- Дзюбан А.Н. Микрофлора илов Рыбинского водохранилища и ее активность в зимний период // Биология внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1980. № 45. С. 9–13.

- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1983. 24 с.
- Дзюбан А.Н. Интенсивность микробиологических процессов деструкции органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 139–141.
- Дзюбан А.Н. Распад органического вещества и микрофлора в донных отложениях некоторых озер Латвийской ССР // Водные ресурсы. 1985. № 6. С. 128–132.
- Дзюбан А.Н. Определение деструкции органического вещества в донных отложениях водоемов // Гидробиол. журн. 1987а. № 2. С. 30–35.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях озер Северо-Двинской системы и ее роль в круговороте углерода // Водные ресурсы. 1987б. № 2. С. 93–101.
- Дзюбан А.Н. Некоторые особенности учета количества маслянокислых бактерий в илах водоемов // Микробиология. 1987в. Т. 56. Вып. 1. С. 163–165.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях оз. Плещеево (Ярославская обл.) // Изучение взаимодействий в системе Вода – донные отложения. (Труды совещания) Ереван, 1987. С. 97–101.
- Дзюбан А.Н. Экосистема озера Плещеево (разд. Микрофлора). Л.: Наука, 1989а. С. 129–155.
- Дзюбан А.Н. Экосистема озера Плещеево (разд. Особенности продукционного и деструкционного процессов). Л.: Наука, 1989б. С. 213–216.
- Дзюбан А.Н. Влияние р. Трубеж на микробиологические процессы в оз. Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: ЯрГУ, 1992. С. 144–161.
- Дзюбан А.Н. Темновая ассимиляция CO_2 и деструкция органического вещества в грунтах водохранилищ Волго-Камского каскада и некоторых озер // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. С.-Пб.: Наука, 1993. С. 24–35.
- Дзюбан А.Н. Зональность микробиологических процессов в донных отложениях водохранилищ Волго-Камского каскада // Проблемы биологического разнообразия водных организмов. Тольятти, 1997. С. 30–35.
- Дзюбан А.Н. Численность бактерий и процессы превращения метана в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы // Микробиология. 1998. Т. 67. Вып. 4. С. 473–475.
- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы круговорота органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волжско-Камского каскада // Водные ресурсы. 1999. Т. 26. № 4. С. 262–271.
- Дзюбан А.Н. Интенсивность микробиологических процессов круговорота метана в разнотипных озерах Прибалтики // Микробиология. 2002а. Т. 71. № 1. С. 111–118.
- Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества и процессы превращения метана в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2002б. № 1. С. 35–42.

- Дзюбан А.Н. Метан и микробиологические процессы его трансформации в воде верховолжских водохранилищ // Водные ресурсы. 2002в. Т. 29. № 1. С. 68–78.
- Дзюбан А.Н. Бактериопланктон и бактериобентос некоторых припойменных озер низовья реки Амур // Микробиология. 2002г. Т. 71. № 4. С. 550–557.
- Дзюбан А.Н. Роль процессов цикла метана в круговороте органического вещества в озерах разного типа // Водные ресурсы. 2003а. Т. 30. № 4. С. 452–460
- Дзюбан А.Н. Бактериобентос водохранилищ Верхней Волги как показатель экологического состояния водоемов // Водные ресурсы. 2003б. Т. 30. № 6. С. 742–749.
- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы превращения метана и деструкция органического вещества в грунтах водохранилищ Волги и Камы // Гидробиол. журн. 2004а. Т. 40, № 2. С. 72–77.
- Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы деструкции органического вещества и трансформации метана в донных отложениях озер Прибалтики // Биология внутр. вод. 2004б. № 3. С. 29–37.
- Дзюбан А.Н. Маслянокислые бактерии, относящиеся к роду *Clostridium*, в донных отложениях внутренних водоемов разного типа // Микробиология. 2005а. Т. 74. № 1. С. 119–125.
- Дзюбан А.Н. Экологическое состояние Шекснинского водохранилища: оценка на основе микробиологических исследований // Водные ресурсы. 2005б. Т. 32. № 1. С. 70–78.
- Дзюбан А.Н. Микробиологическая характеристика донных отложений Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия // Биология внутр. вод. 2006. №1. С. 16–23.
- Дзюбан А.Н. Метан в донных отложениях череповецкой зоны Рыбинского водохранилища и оценка его микробиологической трансформации и эмиссии // Гидробиол. ж-л. 2009. Т. 45. № 6. С. 36–42.
- Дзюбан А.Н. Опыт оценки эмиссии метана на водных объектах урбанизированных территорий в бассейне Рыбинского водохранилища // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 4. С. 514–516.
- Дзюбан А.Н., Тимакова Т.М. Микрофлора и деструкция органического вещества в воде и донных отложениях Пертозера // Гидробиол. журн. 1986. № 22. С. 40–44.
- Дзюбан А.Н., Коргина И.В., Крылова И.Н., Соколова Е.А. Сезонная динамика микробиологических процессов в озерах Северо-Двинской системы // Водные ресурсы. 1987. № 1. С. 104–110.
- Дзюбан А.Н., Бикбулатов Э.С., Пырина И.Л. Экосистема озера Плещеево (разд. Баланс органического вещества). Л.: Наука, 1989а. С. 216–218.
- Дзюбан А.Н., Горбенко А.Ю. Оптимизация метода прямого счета бактерий в донных отложениях водоемов // Микробиология. 1989б. Т. 58. Вып. 5. С. 871–875.
- Дзюбан А.Н., Даукшта А.С., Захарова Л.И. Микробиологическая характеристика оз. Стропу (Лат.ССР) // Биология внутренних вод. Информ. бюлл. Л., 1989в. № 82. С. 12–17.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Оценка экологического состоя-

- ния водохранилищ Верхней Волги по критериям бактериобентоса // Биотехноэкологические проблемы бассейна Верхней Волги. Сб. научн. трудов. Ярославль, 1998. С. 43–48.
- Дзюбан А.Н., Крылова И.Н. Оценка состояния бактериопланктона и бактериобентоса Рыбинского водохранилища в районе г. Череповца // Биология внутр. вод. 2000, № 4. С. 68–79.
- Дзюбан А.Н., Горбенко А.Ю., Буторин А.Н., Кузнецова И.Н. Оптимизация метода учета бентосных бактерий // Гидробиол. журн. 2001а. Т. 37. № 4. С. 102–107.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в Горьковском водохранилище // Водные ресурсы. 2001б. Т. 28. № 1. С. 47–57.
- Дзюбан А.Н., Кузнецова И.А., Пименов Н.В. Микробиологические процессы деструкции органического вещества в донных осадках Балтийского моря // Океанология. 2001в. Т. 41. №2. С. 217–223.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Метан и процессы его превращения в воде и грунтах // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ИБВВ РАН, 2001г. С. 262–271.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б. Бактериобентос // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: ЯрГТУ, 2002. С. 154–164.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и оз. Плещеево как фактор формирования качества водной среды // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41. №4. С. 82–87.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Корнева Л.Г., Столбунова В.Н. Комплексная оценка экологического состояния мелководий Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Биология внутренних вод. 2007. В. 4. С. 3–8.
- Добрынин Э.Г. Интенсивность микробиологических деструкционных процессов в илах Куйбышевского водохранилища // Органическое вещество донных отложений волжских водохранилищ. С.-Пб.: Наука, 1993. С. 35–47.
- Драбкова В.Г. Окислительно-восстановительный потенциал и распределение бактерий в поверхностном слое ила некоторых озер Карельского перешейка // Микробиология. 1966. Т. 35. №6. С. 1080–1086.
- Драбкова В.Г. Микрофлора и ее деятельность в воде и донных отложениях озера Красного в годовом цикле // Озера Карельского перешейка. Л.: Наука, 1971. С. 258–325.
- Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л.: Наука, 1981. 212 с.
- Драбкова В.Г., Чеботарев Е.Н. Микрофлора воды и донных отложений некоторых озер Кольского полуострова // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова, ч. 2. Л.: Наука, 1974. 120 с.
- Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. Озеро и водосбор – единая природная система. Л.: Наука, 1979а. 194 с.
- Драбкова В.Г., Локк С.И., Островская Т.А. Изменение микробиологических характеристик озер по мере их эвтрофирования // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 69–76.
- Духовна Е.И., Михайленко Л.Е. Бактериобентос каскада днепровских водо-

- хранилищ // Гидробиологические достижения водохранилищ Украины. Киев: Наук. думка, 1976. С. 14–16.
- Заварзина Н.В. Изучение причин, задерживающих развитие микроорганизмов в толще иловых отложений в озере Бисерово // Микробиология. 1955. Т. 24. В. 5. С. 573–579.
- Законнов В.В. Пространственно-временная неоднородность распределения и накопления донных отложений верхневолжских водохранилищ // Водн. Ресурсы. 1995. Т. 22. № 3. С. 362–371.
- Земская Т.И., Намсараев Б.Б., Парфенова В.В. и др. Микроорганизмы донных осадков оз. Байкал и экологические условия среды // Экология. 1997. № 1. С. 40–44.
- Зограф Н.Ю. Опыт объяснения происхождения фауны озер Европейской России. Изв. Импер. Акад. наук. 1895. Т. 3. Вып. 2. С. 173–190.
- Иванов Д.В. Биогеохимическое образование и окисление биогаза в техногенных грунтах по данным изотопно-химических исследований // Автореф. дис... канд. геол.-мин. Наук. М., 1998. 25 с.
- Иванов М.В. Применение изотопов для изучения процесса редукции сульфатов в озере Беловодь // Микробиология. 1956. Т. 24. В. 1. С. 79–89.
- Иванов М.В., Русанов И.И., Пименов Н.В., Байрамов И.Т., Юсупов С.К., Саввичев А.С., Леин А.Ю., Сапожников В.В. Микробные процессы цикла углерода и серы в озере Могильном // Микробиология. 2001. Т. 70. № 5. С. 675–686.
- Ивановская И.Б., Цинберг М.Б., Беляев С.С. Применение газохроматографического метода для определения интенсивности бактериального метанообразования // Микробиология. 1991. Т. 60. В. 2. С. 383–385.
- Иватин А.В. Поглощение кислорода и деструкция органических соединений в донных отложениях Куйбышевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 5. С. 40–43.
- Казаков Е.И., Товбин Ф.А. Химический состав пелогена и сапропеля озер Белого и Коломны // Тр. Лаб. генезиса сапропеля. 1939. № 1. С. 165–172.
- Карзинкин Г.С., Кузнецов С.И. Новые методы в лимнологии // Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1931. № 1. С. 47–68.
- Климкайте И., Мартинкенене Ф. Донные отложения и гидрохимический режим придонного слоя воды озер Дуся, Обялия, Галстас и Шловантас. Режим озер // Тр. Всесоюз. симпоз. Вильнюс, 1970. В. 1. С. 55–73.
- Коншин В.Д. Формы азота в озерных иловых отложениях. Тр. Лимнологич. ст. в Косине. 1935. В. 22. С. 104–114.
- Коншин В.Д. Сравнительная химическая характеристика донных отложений некоторых озер Боровской группы в Северном Казахстане по их легкоподвижным компонентам // Тр. сапропел. лаб. 1951. № 5. С. 81–96.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ. 2008. 377 с.
- Кордэ Н.В. Типологическая характеристика отложений озера Неро // Тр. Лаб. сапропел. отложений. 1956. № 6. С. 145–160.
- Корсакова М.П. Донные отложения как источник вторичного загрязнения рек // Микробиология. 1939. Т. 8. № 6. С. 1136–1150.

- Косслапов Д.Б., Намсараев Б.Б. Микробиологическое образование метана в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1995. Т. 64. № 3. С. 418–423.
- Крашенинникова С.Н. О распределении метаноокисляющих бактерий в Рыбинском водохранилище // Бюлл. ИБВ АН СССР. 1959. №3. С. 9–12.
- Кузнецов С.И. Микробиологические исследования при изучении кислородного режима озер // Микробиология. 1934. Т. 3. В. 4. С. 428–437.
- Кузнецов С.И. Окислительно-восстановительный потенциал в озерах и метод его колориметрического определения // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1935. Вып. 20. С. 55–65.
- Кузнецов С.И. Влияние запаса легкогидролизуемого азота в илу на общий характер восстановительных процессов в различных озерах // Микробиология. 1937. Т. 6. Вып. С. 187–199.
- Кузнецов С.И. Круговорот серы в озерах // Микробиология. 1942. Т. 11. С. 218–241.
- Кузнецов С.И. Основные итоги и очередные задачи микробиологических исследований озерных отложений. Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1949. С. 73–90.
- Кузнецов С.И. Микробиологические исследования озер Кокчетавской, Курганской и Тюменской областей. II. Микробиологическая характеристика распада органического вещества в иловых отложениях // Тр. Лаборатории сапропелевых отложений. 1950. Вып. 4. С. 15–20.
- Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.: Изд-во АН СССР. 1952. 300 с.
- Кузнецов С.И. Микробиологическая характеристика вод и грунтов Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции АН СССР. 1956. В.15. С. 388–396.
- Кузнецов С.И. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ // Тр. ИБВ. 1959. В. 1(4). С. 2–81.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.
- Кузнецов С.И. Развитие идей С.Н. Виноградского в области экологической микробиологии. М.: Наука, 1974. 62 с.
- Кузнецов С.И., Кузнецова З.И. Бактериологические и химические исследования озерных илов в связи с донным газоотделением // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1935. Вып. 19. С. 127–144.
- Кузнецов С.И., Сперанская Т.А., Коншин В.Д. Состав органического вещества иловых отложений различных озер // Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1939. Вып. 22. С. 75–101.
- Кузнецов С.И., Хартулари Е.М. Микробиологическая характеристика процессов анаэробного распада органического вещества ила Белого озера в Косине // Микробиология. 1941. Т. 10. №4. С. 834–849.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озер различного типа // ДАН СССР. 1963. Т. 151. № 3. С. 679–682.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Карпова Н.С. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. // Флора, фауна и микроорганизмы

- Волги. Л.: Наука, 1974. С. 5–15.
- Кузнецов С.И., Саралов А.И., Назина Т.Н. Микробиологические процессы круговорота углерода и азота в озерах. М.: Наука, 1985. 212 с.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 286.
- Кузнецова И.А., Дзюбан А.Н. Определение валовой деструкции органического вещества в донных отложениях водоемов // Гидробиологический журнал. 2002. Т. 38. № 5. С. 94–98.
- Кузнецова И.А., Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы трансформации метана в воде мелководий Рыбинского водохранилища // Микробиология. 2005. Т. 74. № 6. С. 856–858.
- Кузнецова И.А., Дзюбан А.Н. Бактериобентосные сообщества под воздействием нефтяного загрязнения водоемов // Гидробиол. ж-л. 2006. Т. 42. № 5. С. 88–93.
- Курдин В.П. Классификация и распределение грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВ АН СССР. 1959. В. 1 (4). С. 25–37.
- Курдин В.И. Грунты Иваньковского водохранилища // Тр. ИБВ АН СССР. 1961. В. 4 (7). С. 328–346.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. Шк., 1968. 284.
- Леин А.Ю., Намсараев Б.Б., Троцюк В.Я., Иванов М.В. Бактериальное образование метана в верхнеголоценовых осадках Балтийского моря // Геохимия. 1982. № 2. С. 277–285.
- Максимова Э.А., Максимов В.Н., Колесницкая и др. Микробиологическая индикация состояния донных отложений Южного Байкала // Микробиология. 1995. Т. 64. № 3. С. 399–404.
- Малашенко Ю.Р., Хайер Ю., Будкова Е.Н. и др. Метаноокисляющая микрофлора в пресных и соленых водоемах // Микробиология. 1987. Т. 56. № 1. С. 134–139.
- Марголина Г.Л. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М.: Наука, 1989. 120 с.
- Мартинкинене Ф., Тамошайтис Ю. Сезонные изменения химического состава донных отложений Тракайских озер // Антропогенное евтрофирование природных вод. Рига, 1977. С. 149–152.
- Мартынова М.В. Азот и фосфор в донных отложениях озер и водохранилищ. М.: Наука, 1984. 160 с.
- Мартынова М.В. Накопление органических веществ в донных отложениях озер и водохранилищ // Гидрохим. материалы. 1986. Т. 96. С. 105–115.
- Мартынова М.В., Мурогова Р.Н., Погожев П.И. Газоотделение со дна небольшого озера // Водн. ресурсы. 1995. Т. 22. № 6. С. 709–714.
- Мартынова Н.В., Мурогова Р.Н., Попов Л.И. Газовый состав донных отложений озера Глубокого // Водн. ресурсы. 1996. Т. 23. № 2. С. 224–229.
- Мизандровцев И.Б. Химические процессы в донных отложениях водоемов. Новосибирск: Наука, 1990. 176 с.
- Михеев П.В., Намсараев Б.Б., Борзенков И.А., Горленко В.М. Метаногенез в рыбоводных прудах и его роль в деструкции органического вещества // Микробиология. 1994. Т. 63. № 1. С. 112–117.

- Михзев П.В., Намсараев Б.Б., Горленко В.М. Участие сульфатредуцирующих бактерий в деструкционных процессах в рыбопродуктивных прудах // Микробиология. 1990. Т. 59. № 6. С. 1083–1089.
- Мишустин Е.Н., Емцов В.Г. Почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*. М.: Наука, 1974. 250 с.
- Младова Т.А. Микробиологическая характеристика донных отложений Байкала // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, 1975. С. 246–250.
- Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Соколова Е.Н., Земская Т.И. Бактериальное образование метана в донных осадках озера Байкал // Микробиология. 1995а. Т. 64. № 3. С. 411–417.
- Намсараев Б.Б., Дулов Л.Е., Земская Т.И., Иванов М.В. Антропогенная активация бактериальной деятельности в донных осадках озера Байкал // Микробиология. 1995б. Т. 64. № 4. С. 548–552.
- Намсараев Б.Б., Жилина Т.Н., Кулырова А.В., Горленко В.М. Бактериальное образование метана в содовых озерах юго-восточного Забайкалья // Микробиология. 1999. Т. 68. № 5. С. 671–676.
- Намсараев Б.Б., Русанов И.И., Мицкевич И.Н., Веслополова Е.Ф., Большаков А.М., Егоров А.В. Бактериальное окисление метана в эстуарии реки Енисей и Карском море // Океанология. 1995в. Т. 35. № 1. С. 88–93.
- Намсараев Б.Б., Самаркин В.А., Нельсон К., Кламп В., Бухгольц Л., Ремсен К., Майер Ч. Микробиологические процессы круговорота углерода и серы в донных осадках озера Мичиган // Микробиология. 1994. Т. 63. № 4. С. 730–839.
- Несмеянов С.А. Донные отложения и кислородный режим водоемов. М.: Медгиз, 1950. 158 с.
- Николаева М.А., Сулима А.Ф. К вопросу о микробной флоре и биохимических процессах озера Глубокого. Тр. Гидробиол. станции на Глубоком оз. 1913. Т. 5. Вып. 1. С. 16–27.
- Ножевникова А.И., Некрасова В.К., Лебедев В.С. Образование и окисление метана микробной популяцией осадков иловых чехов при низких температурах // Микробиология. 1999. Т. 68. № 2. С. 267–272.
- Образцова А.Я., Беляев С.С., Лауринавичус К.С. Влияние атмосферного кислорода на жизнедеятельность метанообразующих бактерий // Микробиология. 1985. В. 6. С. 864–866.
- Озера Ярославской области и перспективы их использования. Ярославль. 1970. 388 с.
- Омелянский В.Л. Бактериологические исследования ила озер Белое и Коломное // Журн. Микробиологии. 1917. Т. 4 (3). С. 125–138.
- Павельева Е.Б., Васильева М.И., Сорокин Ю.И. Микрофлора грунтов и бентос оз. Дальнего (Камчатка) // Гидробиол. журн. 1976. Т. 12. № 5. С. 59–63.
- Паламарчук И.К., Басс Я.И. О составе органического вещества донных отложений водохранилищ Днепра // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 4. С. 51–55.
- Пельш А.Д. О неоднородности жидкой фазы ила (геохимическая роль микроорганизмов // Уч. зап. Ленингр. Унив. В. 30. сер. биол. 1939. № 8. С. 5–46.
- Перфильев Б.В. Новые данные о роли микробов в рудообразовании // Изв.

- Геол. комм. 1926. Т. 45. № 7. С. 795–820.
- Пименов Н.В., Иванов М.В. Процессы бактериального хемосинтеза в водной толще Балтийского моря в зимний период // Микробиология. 1991. Т. 60. Вып. 6. С. 147–153.
- Пименов Н.В., Русанов И.И., Карначук О.В., Рогозин Д.Ю., Брянцева И.А., Лунина О.Н., Юсупов С.К., Парначев В.П., Иванов М.В. Микробные процессы циклов углерода и серы в озере Шира (Хакасия) // Микробиология. 2003. Т. 72. № 2. С. 259–267.
- Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л.: Наука, 1966. С. 249–270.
- Пэр Ф.А. Гидрохимическая характеристика небольших озер Латгальской возвышенности в связи с их типологией // Изв. АН ЛССР, Биология. 1961. 1 (162). С. 17–28.
- Работнова И.Л. Роль физико-химических условий (рН и gH_2) в жизнедеятельности микроорганизмов. М.: Наука, 1957. 275 с.
- Разумов А.С. Методы микробиологических исследований воды. М.: Изд-во ВОДГЕС, 1947. 80 с.
- Родина А.Г. Микробиологические исследования водоемов. М.: Изд-во АН СССР, 1950. 68 с.
- Родина А.Г. Методы водной микробиологии. М.-Л.: Наука, 1965. 362 с.
- Розанова Е.П. Новые данные о сульфатвосстанавливающих и метанобразующих бактериях // Успехи микробиологии. 1977. В. 13. С. 164–186.
- Романенко В.И. Сравнительная характеристика микробиологических процессов в водохранилищах различных типов // Биологические процессы во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1965. С. 233–246.
- Романенко В.И. Микробиологическое обследование Камского водохранилища в июне 1961г. // Продуцирование и круговорот органического вещества внутренних водоемах. Л.: Наука, 1966. С. 154–159.
- Романенко В.И. Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой // ДАН. 1979. Т. 249. № 6. С. 1505–1507.
- Романенко В.И. Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде Волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1985. С. 48–60.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Деструкция органического вещества в иловых отложениях // Микробиология. 1972. Т. 41. № 2. С. 356–361.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 195 с.
- Романенко В.И., Романенко В.А. Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества // Л.: Наука, 1969. С. 24–31.

- Романенко В.И., Захарова Л.И., Романенко В.А., Гаврилова В.А., Соколова Е.А. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповца // Влияние стоков ЧПУ на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 24–41.
- Россолимо Л.Л. Явления газоотделения на Белом озере в Косине // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1932. Вып. 15. С. 67–84.
- Россолимо Л.Л. Задачи и установки лимнологии как науки // Тр. Лимнол. станции в Косине. 1934. Вып. 17. С. 5–19.
- Россолимо Л.Л. Материалы к познанию седиментации озерных отложений. Тр. Лимнол. Ст. в Косине. 1937. Вып. 21. С. 5–20.
- Россолимо Л.Л. Материалы по озерам верховья и водоразделов рек Мсты, Волчецы, Тверцы // Тр. Лимнол. Станции в Косине. 1938. Вып. 1. С. 35–49.
- Рузский М.П. Лимнологические исследования в Среднем Поволжье озера северо-западной части Казанской губернии). Изв. Томск. универс., 1916. № 65. С. 1–52.
- Русанов И.И., Саввичев А.С., Юсупов С.К., Пименов Н.В., Иванов М.В. Образование экзометаболитов в процессе микробного окисления метана в морских экосистемах // Микробиология. 1998. Т. 67. № 5. С. 710–717.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 360 с.
- Саралов А.И. Газохроматографический метод определения интенсивности микробиологического окисления метана в водоемах // Микробиология. 1979. Т. 43. № 1. С. 125–128.
- Саралов А.И. Сезонные изменения количества *Clostridium butyricum* в грунтах Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1982. Т. 51. Вып. 4. С. 669–672.
- Саралов А.И., Дзюбан А.Н. Фиксация молекулярного азота в евтрофном озере Белое // Микробиология. 1978б. Т. 47. № 1. С. 138–141.
- Саралов А.И., Вайнштейн М.Е., Дзюбан А.Н. Фиксация молекулярного азота в меромиктических озерах Марийской АССР // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л.: Наука, 1979. С. 95–114.
- Саралов А.И., Дзюбан А.Н., Крылова И.Н. Фиксация молекулярного азота в водной массе некоторых евтрофных и полигумозных озер Эстонской ССР // Микробиология. 1980. Т. 49. № 4. С. 608–614.
- Саралов А.И., Дзюбан А.Н., Крылова И.Н. Фиксация молекулярного азота и активность микрофлоры в грунтах озер Эстонской ССР и Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1980. Т. 49. № 5. С. 1281–1288.
- Саралов А.И., Пашкаускас Р.А., Дзюбан А.Н., Симанавичене А.С. Темновая ассимиляция углерода и эффективность роста бактерий в димиктических озерах Плещеево и Друкшай // Труды АН Литовской ССР. Вильнюс, 1988. В. 102. С. 26–38.
- Семенович Н.И. О поглощении кислорода озерными илами. ДАН СССР. 1957. Т. 115. № 1. С. 130–132.
- Семенович Н.И. Донные отложения Онежского озера. Л.: Наука, 1973. 103 с.
- Соколова Е.А. Количество сульфатредуцирующих бактерий и интенсивность редукции сульфатов в иловых отложениях озер Северо-Двинской системы

- // Биология внутр. вод. 1995. № 82. С. 17–20.
- Сорокин Ю.И. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища // Тр. Биологич. ст. Борок. № 3. Л.: Наука, 1958. 28–41.
- Сперанская Т.А. Данные по изучению органического вещества озерных иловых отложений // Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1935. В. 20. С. 67–80.
- Стальмакова Г.А. О поглощении кислорода донными отложениями некоторых озер Залучья // Тр. Лабор. генезиса сапроп. 1941. В. 2. С. 35–43.
- Старикова Л.Д. К вопросу о характере органического вещества донных отложений водохранилищ // Тр. VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 1959. С. 562–568.
- Страхов Н.М. Образование осадков в современных водоемах. М.: Наука, 1954. 787 с.
- Тарасова Т.Н., Зимин А.Б. Химический состав и численность бактерий в грунтах Волги в районе Чебоксарского водохранилища // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 6. С. 109–110.
- Титов Е.М. К химической характеристике уральских сапропелей // Тр. Лабор. сапроп. Отложений. 1951. В. 5. С. 127–138.
- Тюрин И.В. К вопросу о методике изучения органического вещества почвы в биохимических отношениях // Тр. Почв. Инс. им. Докучаева. 1934. В. 10. № 4. С. 25–37.
- Федоров Ю.А., Тамбиева Н.С. Образование и распределение метана в воде и донных отложениях, загрязненных стоками целлюлозно-бумажного производства (на примере Ладожского озера) // Метеорология и гидрология. 2000. № 7. С. 49–61.
- Федоров Ю.А., Тамбиева Н.С., Гарькуша Д.Н., Хорошевская В.О. Метан в водных экосистемах. Ростов-н-Д.: Копицентр, 2005. 329 с.
- Цыба Н.П., Мирошниченко М.П. О физико-химических свойствах грунтов Цимлянского водохранилища // Тр. Волгогр. отд. ГосНИОРХ. 1965. № 1. С. 134–146.
- Чеботарев Е.Н. Геохимическая деятельность сульфатвосстанавливающих бактерий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 26 с.
- Широков В.М. Донные отложения водохранилищ и их влияние на качество воды. Киев: Наукова думка, 1987. 180 с.
- Щербаков А.П. Озеро Глубокое. М.: Наука, 1967. 378 с.
- Щербакова В.А., Вайнштейн М.Б. Образование метана сульфатвосстанавливающей бактерией *Desulphosarcinavariabile* S. // Микробиология. 2000. Т. 69. № 3. С. 341–344.
- Экзерцев В.А. Определение мощности микробиологически активного слоя иловых отложений некоторых озер // Микробиология. 1948. Т. 17. № 6. С. 476–483.
- Экзерцев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Волга–2. Борок, 1974. С. 24–28.
- Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Изд-во ЯрГУ, 2001. 427 с.
- Ярушек Н.Е. Численность бактерий и деструкция органического вещества в донных отложениях Саратовского водохранилища // Гидробиол. журн.

1973. T. 9. № 1. C.
- Adams D.D., Naguib M. Carbon gas cycling in the sediments of Plußsee, a northern German eutrophic lake, and 16 nearby water bodies of Schleswig – Holstein // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. 1999. V. 54. B. 91–104.
- Adams D.D., van Eck G.Th. Biogeochemical cycling of organic carbon in the sediments of the Grote Rug reservoir // Arch. F. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1988. Bd. 31. S. 319–330.
- Alperin M.J., Reebugh W.S. Inhibition experiments on anaerobic methane oxidation // Appl. Environ. Microbiol. 1985. V. 50. N. 4. P. 940–945.
- Alsterberg G. Die Sauerstoffschichtung der Seen // Botanika Notiser. 1927. Lund.
- Amaral J., Knowles R. Methane metabolism in a temperate swamp // Appl. Environ. Microbiol. 1989. V. 60. P. 3945–3951.
- Angelis M.A., Lilley M.D. Methane in surface waters of Oregon estuaries and rivers // J. Limnol. Oceanogr. 1987. V. 32. N 3. P. 716–722.
- Aselmann I., Grutzen P.J. Global Distribution of Natural Freshwater Wetlands and Rice Paddies, Their net Primary Productivity, Seasonality and Possible Methane Emissions // J. Atmos. Chem. 1989. V. 8. P. 307–358.
- Babenzien H.D., Babenzien C., Heyer J. Bakteriologische Parameter des C-Haushalts im oligotrophen Stechlinsee // 4 Int. Hydromicrobiol. Simp. Piešťany. Bratislava, 1987. S. 45–49.
- Bak F. Sulfatreduzierende Bakterien und ihre Aktivität im Littoralsediment der Unteren Gull (Überlinger See). – Konstanz., Hartung Gorre Verlag, 1988.
- Bange H.W., Dahlke S., Ramesh R., Meyer-Reil L., Rapsomanikis S., Andreeae M.O. Seasonal study of methane and nitrous oxide in the coastal waters of the southern Baltic Sea // Estuarine, Coast. a. Shelf Sci. 1998. V. 47. N 6. P. 807–817.
- Barber L.E., Ensign T.C. Methane formation and release in a small Wisconsin lake // Geomicrobiol. J. 1979. V. 1. N 4. 341–354.
- Barker H.A. Bacterial fermentation. N.Y. etc.: J. Wiley. 1956.
- Barlett K.B., Crill P.M., Sass R.L., Harriss R.C., Dise N.B. Methane emissions from tundra environments in the Yukon-Kuskokwim Delta Alaska // J. Geophys. Res. D. 1992. V. 97. N 15. P. 16645–16660.
- Bedard Ch., Knowles R. Hypolimnetic O₂ consumption, denitrification and methanogenesis in a thermally stratified lake // Can. J. Fish. a. Aquat. Sci. 1991. V. 48. N 6. P. 1048–1054.
- Berge's manual of determinative bacteriology. 1974. 1246 p.
- Bertoni R., Callieri C. Organic matter and decomposers in Lago Maggiore: a plurianual study // Mem. Est. ital. idrobiol. 1989. V. 46. P. 145–172.
- Birge E., Juday Ch., March H.W. The temperature of the bottom deposits of Lake Mendota; a chapter in the heat exchanges in the lake // Trans. Wis. Acad. Sci. Ars. Lett. 1928. V. 23. P. 187–231.
- Blake D.K., Rowland F.S. World-wide increase in tropospheric methane // J. Atm. Chem. 1986. V. 4. N 1. P. 43–62.
- Bolle H.J., Seiler W., Bolin B. Other greenhouse gases and aerosols // The greenhouse effect, climatic change and ecosystems / Ed. Bolin B. et al. 1986. SCOPE 29. P. 157–203.
- Boon P.I., Sorrell B.K. Biogeochemistry of billabong sediments. I. The effect of

- macrophytes. *Freshwat. Biol.* 1991. V. 26. N. 2. P. 209–226.
- Boone D.R., Worakit S., Mathrani I.M., Mah R.A. Alkaliphilic methanogens from high pH soda lake sediments // *Syst. Appl. Microbiol.* 1986. V. 7. P. 230–234.
- Bosse U., Frenzel P., Conrad R. Inhibition of methane oxidation by ammonium in the surface layer of a littoral sediment // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1993. V. 13. P. 123–134.
- Brock T.D. Microbial growth rates in nature // *Bacterial Rev.* 1971. V. 35. P. 39–58.
- Brock T.D., O'Dea K. Amorphous ferrous sulfide as a reducing agent for culture of anaerobes // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 33. P. 254–256.
- Bryant M.P. Methane – producing bacteria // In: *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. Baltimore, 1974. P. 472–477.
- Buchholz L.A., Val Klump J., Collina M.L.P., Brantner Ch.A., Pensen Ch.C. Activity methanotrophic bacteria in sediment Green-bay // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1995. V. 16. N 1. P. 1–8.
- Bürer H. Verbesserte acridinorange-methode zur Direktzählung von Bakterien aus Seesediment // *Schweiz. Z. Hydrol.* 1977. V. 59. N 1. B 99–103.
- Burton G.A.J. Assessment of freshwater sediment toxicity // *Environ. Toxicol. Chem.* 1991. V. 10. P. 1585–1627.
- Capone D.G., Kiene R.P. Comparison of microbial dynamics in marine and freshwater sediments. Contrasts of anaerobic carbon catabolism // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 725–749.
- Cappenberg Th.E. Interrelation between sulfate-reducing and methane-producing bacteria in bottom deposits of a fresh-water lake. I. Field observations // *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serol.* 1974a. V. 40. N 2. P. 285–295.
- Cappenberg Th.E. Interrelation between sulfate-reducing and methane-producing bacteria in bottom deposits of a fresh-water lake. II. Inhibition experiments // *Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. and Serol.* 1974b. V. 40. N 2. P. 297–306.
- Cappenberg Th. E. Interrelations between sulfate-reducing and methane-producing bacteria in bottom deposits of a fresh-water lake // *Acad. Proefchrift.* 1975. 100 p.
- Cappenberg Th E. Methanogenesis in the bottom deposits of a small stratifying lake // *Microbial production and utilization of gases*. Goltze, 1976. P. 125–143.
- Cappenberg Th.E., Jongejan E., Kaper J. Anaerobic breakdown process of organic matter in fresh-water sediments // *Microbiol. Ecol.* 1975. V. 2. P. 60–72.
- Cappenberg Th.E., Hordijk C.A., Hagenaars C.P.M. A comparison of bacterial sulfate reduction and methanogenesis in the anaerobic sediments of a stratified lake-ecosystem // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 1984. V. 19. P. 191–199.
- Carey A.G. Energetics of the benthos of Long Island Sound. I. Oxygen utilization of sediment // *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.* 1967. V. 19. P. 136–144.
- Casper P. Methane production in lakes of different trophic state // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* 1992. V. 37. P. 149–154.
- Casper P. Methane production in littoral and profundal sediments of an oligotrophic and a eutrophic lake // *Arch. Hydrobiol. Adv. Limnol.* 1996. V. 48. B. 253–259.
- Chanton T.P., Martens C.S. Seasonal variations in ebullitive flux and carbon isotop-

- ic composition of methane in a tidal freshwater estuary // *Global Biogeochem. Cycles*. 1988. N. 2 P. 289–298.
- Chanton T.P., Whiting G.T., Happell T.D., Gerard G. Contrasting rates and diurnal patterns of methane emission from emergent aquatic macrophytes // *Aquat. Bot.* 1993. V. 46. P. 111–128.
- Chapman P.M. Current approaches developing sediment quality criteria // *Environ. Toxicol. Chem.* 1989. V. 8. N 7. P. 599–599.
- Daniels L., Fuchs G., Thauer R.K., Zeikus J.G. Carbon monoxide oxidation by methanogenic bacteria // *J. Bacteriol.* 1977. V. 132. N 1. P. 118–126.
- Davydova N.N., Drabkova V.G., Jakovleva L.V. et al. Bottom sediments of BigKisegachLake and its paleolimnology // *Pol. arch. hydrobiol.* 1978. T. 25. N 1. S. 93–97.
- Decho A.V., Herndl G.I. Microbial activities and the transformation of organic matter within mucilaginous // *Sci. Total Environ.* 1995. V. 165. N 1–3. P. 33–42.
- Deuser W.G., Degens E.T., Harvey G.R. Methane in lakeKivi: new date bearing its origin. *Science*. 1973. V. 181. N 1. P. 51–53.
- Devol A.H. Methane oxidation rates in anaerobic sediments of Spanish Inlet // *Limnol. Oceanogr.* 1983. V. 28. N 4. P. 738–742.
- Devol A.H., Rychey T.E. et al. Methane emission to the troposphere from the Amazonian floodplain // *J. Geophys. Res.* 1988. V. 93. P. 1583–1592.
- Devol A.H., Richey J.E., Forsberg B.R., Martinelli L.A., Seasonal dynamics in methane emissions from the Amazon River floodplain to the troposphere // *J. Geophys. Res.* 1990. V. 95. D10. Sep 20.
- Dutton R.Y., G. Bitton, B. Koopman. Application of a direct microscopic method of the determination of active bacteria in lakes // *Water Reseach*. 1986. V. 20. N 11. P. 1461–1464.
- Dzyuban A., Kopylov A., Kosolapov D., Krylova J., Kozlovskaya V., La-Point T. Effect of industrial-sanitary savage on benthic microbial communities ithe Upper Volga (Russia) // *Partnerships for the Environment: Sci. Education and Policy. SETAC 17-th Ann. Meeting. Wash. DC. SETAC*, 1996. P. 303–305.
- Edberg N., Hooten B. Oxygen uptake of bottom studied in situ and in the laboratory // *Wat.*, 1973. N 7. P. 1285–1296.
- Edberg N. Oxygen consumption of sediment and water in certain selected lakes // *Scr. Limnol. Upsaliensa*. 1976. V. 12. N 1176. P. 2–12.
- Edwards R.W., Rolley H.L. Oxygen consumption of river muds // *J. Ecol.* 1965. V. 53. N 1. P. 1–19.
- Ellis-Evans T.C. Methane in maritime Antarctic freshwater lakes // *Polar Biol.* 1984. V. 3. P. 63–71.
- Engel D., Melack J.M. Methane emission from an Amazon flood lake: Enchanges release during episodic mixing and during falling water // *Biogeochemistry*. 2000. V. 56. N 1. P. 71–90.
- Etrope G. Subsoil CO₂ and CH₄ and their adjective transfer from bolted grassland to the atmosphere // *J. Geophys. Res.* 1999. V. 104, N 14, P. 16889–16894.
- Fallon R.C., Harris S., Hanson R.S., Brock T.D. The role of methane in internal carbon cycling in LakeMendota during summer stratification // *Limnol. and Oceanogr.* 1980. V. 25. N 2. P. 357–360.

- Fessenow U., Baynes G. Redoxchemische Einflüsse von *Isoëtes lacustris* L. in Litoralsediment des Feldsees (Hochschwarzwald) // Arch. Hydrobiol. 1978. V. 82. N 1–4. P. 20–48.
- Fetzer S., Conrad R. Effect of redox potential on methanogenesis by *Methanosarcina barkeri* // Arch. Microbiol. 1993. V. 160. P. 108–113.
- Figura L.O., Commenga H.K. Methan in wasser der Riddashänsen Teiche // Braunsch. Naturkd. Schr. 3, Heft 2. Braunschweig, 1989. P. 507–516.
- Franco A., Ponyi J. Horizontal distribution of organic carbon content in the upper layer of the bottom deposits in Lake Balaton // Hydrobiologia. 1975. N 42. P. 157–165.
- Franzmann P.D., Roberts N.J., Mancuso C.A., Burton H.R., McMeeckin T.A. Methane production in meromictic Ace Lake, Antarctica // Hydrobiologia. 1991. V. 210. N 3. P. 191–201.
- Fraser R.J., Hyson P., Rasmussen R.A., Crawford A.J., Khalil M.A. Methane, carbon monoxide and methylchloroform in the Southern Hemisphere // J. Atm. Chem. 1986. V. 4. N 1. P. 3–42.
- Frenzel P., Bosse U. Methylfluoride, an inhibitor of methane oxidation and methane production // FEMS Microbiol. Ecol. 1996. V. 21. P. 25–36.
- Frenzel P., Thebrath B., Conrad R. Oxidation of methane in the oxic surface layer of a deep lake sediment (Lake Constance) // FEMS Microbiol. Ecol. 1990. V. 73. N 2. P. 149–158.
- Galchenko V.F., Lein Yu., Ivanov M.V. Biological sinks of methane // Exchange of trace gases between terrestrial ecosystems and the atmosphere / Eds. Andrea M.O., Schimel D.S. Chichester: Wiley. 1989. P. 59–71.
- Godino-Orlandi M.J., Jones J.G. Filamentous bacteria in sediments of lakes of different degree of enrichment // J. Gen. Microbiol. 1981. V. 123. N 1. P. 81–90.
- Grey P.H., Thornton H.G., Soil bacteria that decompose certain aromatic compounds // Zbl. f. 1928. Bact. Abt. 2. Bd. 73. N 1–7.
- Güss S. Oxygen uptake at the sediment-water interface simultaneously measured using a flux chamber method and microelectrodes: Must diffusive boundary layer exist // Estuarine, Coast. And Shelf Sci. 1998. V. 46. N 1. P. 143–156.
- Hakala I. Sedimentation Pääjävässä // Luonnon Tutkija. 1974. N 78. P. 4–5.
- Hakala I. Sedimentation energy flow to the profundal of the oligotrophic Lake Pääjärvi, Southern Finland // Ann. bot. fenn. 1977. V. 14. P. 157–164.
- Hall K.J., Kleiber P.M., Yesaki I. Heterotrophic uptake of organic solutes by microorganisms in the sediment // Mem. Ist. ital. idrobiol. 1972. V. 29. Suppl. P. 441–471.
- Hallberg E.O. The microbiological C-N-S cycles in sediment-water in terrace // Oikos. 1973. V. 24. N 15. P. 51–61.
- Hamman R., Ottow I.G. Isolation and characterization of iron-reducing nitrogen-fixing saccharolytic clostridia from gley soils // Soil Biol. Biochem. 1976. V. 8. N 5. P. 357–364.
- Hargrave B.T. Similarity of oxygen uptake by benthic communities // Limnol. Oceanogr. 1969. N 14. P. 801–805.
- Hargrave B.T., Aerobic decomposition of sediment and detritus as function of particle surface area and organic content // Limnol. Oceanogr. 1972a. V. 17. N 4. P.

- 583–596.
- Hargrave B.T. Oxidation-reduction potential's, oxygen concentration and oxygen uptake of profundal sediment in a eutrophic lake // *Oikos*. 1972 b. N 23. P. 167–177.
- Hargrave B.T. The importance of total and mixed-layer depth in the supply of organic material to bottom communities // In: *Limnology of shallow waters*. Budapest. 1975. P. 157–165.
- Hayes F.R. Bacteria in sediment as an indicator of lake productivity . *Vern. Verein. Limnol.* 1961. N 14. P. 296–299.
- Hayes F.R., McAulay N.A. Lake water and sediment. V. Oxygen consumed in water over sediment cores // *Limnol. Oceanogr.* 1959. N 4. P. 3–7.
- Hines M.E., Buck J.D. Distribution methanogenic and sulfate-reducing bacteria in near-shore marine sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1982. V. 43. N 2. P. 447–453.
- Hjort J., Bergstrom H., Ekedahl G., Lindgren O. Nitrifikation och nitrifikationshamning i samband med BOD-analys // *Vatten*. 1985. V. 41. N 4. P. 259–262.
- Hobbie J.E., R.T. Daley, S. Jasper. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 33. N 5. P. 1225–1228.
- Hoehler T.M., Alperin M.J., Martens C.S. Field and laboratory studies of methane oxidation in anoxic marine sediments: Evidence for a methanogen-sulfate reducer consortium // *Global Biogeochem. Cycles*. 1994. V. 8. N 4. P. 451–463.
- Howard D.L., Frear T.J., Pfister R.M. The potential for methane-carbon cycling in Lake Erie // *Great Lakes Research*. 1971. P. 463–473.
- Hungate H. The oxygen balance of Lake Myvatn Iceland // *Oikos*. 1979. V. 32. N 1–2. P. 139–150.
- Hungate E.E. A roll tube method for cultivation of strict anaerobes. *Methods in microbiology* // *Acad. press*. 1969. 3B. N 7. P. 117–137.
- Hutchinson G.E. *A Treatise on Limnology*. London, 1957. 740 p.
- Hyvönen T., Ojala A., Kankaala P., Martikainen R.S. Methane release from stands of water horsetail (*Equisetum fluviatile*) in a boreal lake // *Freshwater Biol.* 1998. V. 40. N 2. P. 275–284.
- Ingvorsen K., Brock T.D. Electron flow via sulfate reduction and methanogenesis in the anaerobic hypolimnion of Lake Mendota. *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. N 3. P. 559–564.
- Iversen N., Oremland R.S., Klug M.T. Big Soda Lake (Nevada). 3 Pelagic methanogenesis and anaerobic methane oxidation // *Limnol. Oceanogr.* 1987. V. 32. N 5. P. 804–814.
- Jones J.G. The microbiology and decomposition of seston in open water and experimental enclosures in a productive lake // *J. Ecol.* 1976a. V. 64. N 1. P. 241–278.
- Jones J.G. Microbial activity in lake sediments with particular reference to electrode potential gradients // *J. General. Microbiol.* 1976 b. V. 115. N 1. P. 19–26.
- Jones J.G., Orlandi M.J., Simon B.M. A microbiological study of sediments from the Cumbrian Lakes // *J. General. Microbiol.* 1979. V. 115. N. 1. P. 37–48.
- Kajak L., Lawacz W., Wisniewski R., Rybak J., Dusoge K. Ecosystem of the Micolajskie Lake. The fate of organic matter of the profundal Zone // *Pol. arch. Hydrobiol.* 1975. V. 22. N. 1. P. 89–99.

- Kamp-Nielsen L. Mud-water exchange of phosphorus and other ions in undisturbed sediment cores and factors affecting the exchange rates // Arch. Hydrobiol. 1974. Bd. 77. S. 218–237.
- Karhadkar P.P. et al. Sulfide and sulfate inhibition of methanogenesis // Water Research. 1987. V. 21. P. 1061–1066.
- Kato K., Sakamoto M. The function of the free-living bacterial fraction in the organic matter metabolism of a mesotrophic lake // Arch. Hydrobiol. 1983. Bd. 97. N 3. S. 289–302.
- Kelly-Robertson C. Quantitative comparison of the significance of methane in the carbon cycles of two small lakes // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1979. N 12. P. 123–135.
- Kelly A., Chynoweth D.P. Comparison of *in situ* and *in vitro* rates of methane release in freshwater sediments // Appl. Environ. Microbiol. 1980. V. 40. N 2. P. 287–293.
- Kelly A., Chynoweth D.P. The contributions of temperature and of the input of organic matter in controlling rates of sediments methanogenesis // Limnol. Oceanogr. 1981. V. 26. N 5. P. 891–897.
- Kiener A., Leisinger T. Oxygen sensitivity of methanogenic bacteria // Syst. Appl. Microbiol. 1983. V. 4. N 3. P. 305–312.
- Kim B.K., Daniels L. Unexpected errors in gas chromatographic analysis of methane production by thermophilic bacteria. Appl. Environ. Microb. 1991. V. 57. N 6. P. 1866–1869.
- King. G.M. Ecological aspects of methane oxidation, a key determinant of global methane dynamics // Adv. Microbial Ecol. 1992. V. 3. P. 355–361.
- King G.M., Poslev P., Skovgaard H. Distribution and rate of methane oxidation in sediments of the Florida Everglades // Appl. Environ. Microbiol. 1990. V. 56. N 9. P. 2902–2911.
- Kirsop B.N. Methanogenesis // CRC critical Reviews in Biotechnology. 1984. V. 1. N 2. P. 109–159.
- Klump J., Paddock R., Remsen Ch., Fitzgerald Sh., Boraas M., Anderson P. Variations in sediment accumulation rates and the flux of labile organic matter in eastern Lake Superior basins // J. Great. Lakes. Res. 1989. V. 15. N 1. P. 104–122.
- Kohl W., Libuschka T. Bakteriologische Untersuchungen von Sedimenten verschiedenen Gewasser // Wasser und Abwasser. Bd 1974. Wien, 1975. B. 29–47.
- Kosiur D.R., Warford A.L. Estuarine Coastal Har // Sci. Total Environ. 1979. V. 8. P. 379.
- Kotsyubeko O.R., Nozhevnikova A.N., Zavarzin G.A. Methanogenic degradation of organic matter by anaerobic bacteria at low temperature // Chemosphere. 1993. V 27. N 19. P. 1745–1761.
- Koyama T. Measurement and analysis of gases in sediment // J. Earth. Sci. Nagoya Univ. 1953. V. 1. N 2. P. 23–31.
- Koyama T. Gaseous metabolism in lake sediments and paddy soils and the production of atmospheric methane and hydrogen // J. Geophys. Res. 1963. V. 68. N 13. P. 3971–3973.
- Koyama T. Vertical profile of microbiological decomposition rate for organic matter in lake sediments from the viewpoint of methane fermentation // Geochem. J.

1976. V. 10. N 1. P. 97–102.
- Kuba T., Fucumai H., Kusuda T. A kinetic study of methanogenesis by attached biomass in a fluidized bed // *Water research*. 1990. V. 24. N 11. P. 1365–1372.
- Kuivila K.M. Methane production and cycling in marine and freshwater sediments // Ph.D. thesis. Univ. Washington, 1986. 170 p.
- Kuivila K.M., Murray T.W., Devol A.H. Methane cycling in the sediments of Lake Washington // *Oceanogr.* 1988. V. 33. N 4. P. 571–581.
- Lawacz W. The characteristics of sinking materials and the formation of bottom deposits in an eutrophic lake // *Mitt. Intern. Verein. Limnol.* 1969. N 17. S. 319–331.
- Lawacz W. Eormy wistepowania materii organiczney w wodach i metody oej badana // *Wiad. ecol.* 1970. V. 16. N 1. P. 55–67.
- Lee S., Fuhrman J. A. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.* 1987. V. 53. P. 1298–1303.
- Lima I.B.T., Victoria R.L., Novo E.M. et al. Methane, carbon dioxide and nitres oxide emission from two Amazonian Reservoirs during high water table // *Int. Ver. theor. u. angem. Limnol.* 2001. V. 28. N 1. P. 438–442.
- Lindstrom M.E., Somers L. Seasonal study of methane oxidation in Lake Washington // *Appl. Environ. Microbiol.* 1984. V. 47. N 6. P. 1255–1260.
- Ljungdahi L.G., Hugenholtz J., Wiegel J. Acetogenic and acid-producing Clostridia // *Clostridia*. N. Y. – London, 1989. P. 145–191.
- Lovley D.R., Klug M.I. Intermediatory metabolism of organic matter in the sediments of a eutrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1982. V. 43. N 3. P. 552–560.
- Lovley D.R., Klug M.I. Surface reducers can uncompleted methanogens at freshwater sulfate concentrations // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983a. V. 45. N 1. P. 178–182.
- Lovley D.R., Klug M.I. Methanogenesis from methanol and methylamines and acetogenesis from hydrogen and carbon dioxide in the sediments of a eutrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983b. V. 45. N 4. P. 1310–1315.
- Lundqvist G. Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen // *Die Binnengewässer*. 1927. N 2. S. 12–26.
- Madsen T., Licht D. Isolation and characterization of anaerobic chlorphenol-transforming bacterium // *Appl. and Environ Microbiol.* 1992. V. 58. N 9. P. 2874–2878.
- Mach R.A., Hungate R.F., Ohwaki K. Acetate a key intermediate in methanogenesis // *Curr. Microbiol.* 1980. V. 3. N 6. P. 97–106.
- Mackin J.E., Swider K. Organic matter decomposition pathways and oxygen consumption in coastal marine sediments // *J. Mar. Res.* 1989. V. 47. N 3. P. 681–716.
- Madsen T., Licht D. Isolation and characterization of anaerobic chlorphenol-transforming bacterium // *Appl. and Environ Microbiol.* 1992. V. 58. N 9. P. 2874–2878.
- Mallard G.E., Frea J.I. Methane production in Lake Erie sediments temperature and substrate effects // *Proceedings of the 15th Conference on Great Lakes Research*. 1972. P. 87–93.
- Mallo S., Vallospinos F., Ferrer S., Vaqui D. Microbial activities in estuarine sediments (Ebro Delta, Spain) influenced by organic matter influx // *Sci. Mar.* 1993. V. 54. N 1. P. 31–40.
- Marty D.G. Methanogenic bacteria in seawater // *Limnol. and Oceanogr.* 1993. V. 38 N 2. P. 452–456.

- Matinvesi S. Microbiological gas formation altering top sediment composition and its relation to the internal nutrient load in eutrophic lakes. Diss. Doct. Technol. Helsinki Univ. Technol. Espoo, 1995. 26 p.
- Matthews E. Wetlands // Atmospheric methane: sources, sinks and role in global change / Ed. Khalil M.A.K. Berlin: Springer, 1993. Series I. Chapter 15. P. 315–361.
- McCarty P.L. Energetics of organic matter degradation // In: Water Pollution Microbiology, R. Mitchell (Ed.) Wiley Interscience. 1972. 91 p.
- McLachlan A.J., McLachlan S.M. Development of the mud habitat during the filling of two new lakes // Freshwater biol. 1976. V. 6. N.1. P. 69–67.
- Meyer-Reil L.A. Uptake of glucose by bacteria in the sediment // Mar. Biol., 1978. V. 44. N 4. P. 293–298.
- Meynell G.G., Meynell E. Theory and practice in experimental bacteriology. Cambridge. At the University Press, 1965. 300 p.
- Millis N.F. Microorganisms and the aquatic environment: 4th Symp. Sediment/Water Interact. Melbourne, 1987 // Hydrobiologia. 1989. V. 176. N 1977. P. 355–368.
- Misztal M., Gorniak A. Preliminary estimate of the organic substances of lake waters and bottom sediments // Int. Ver. Theor. und angew. Limnol. Stuttgart, 1993. P. 175–176.
- Moaledy K., Overbeck J. Verteilung der oligocarbophilen und saprophytischen Bakterien in Plussee // Arch. Hydrobiol. 1982. Bd. 93. N 3. S. 287–302.
- Molongoski J.I., Klug M.J. Characterisation of anaerobic heterotrophic bacteria isolated from freshwater lake sediments // Appl. Environ. Microbiol. 1976. V. 31. N 1. P. 83–90.
- Molongoski J.I., Klug W.K., Michael J. Anaerobic metabolism of particulate organic matter in the sediments of a hypereutrophic lake // Freshwater Biol. 1980. V. 10. N 6. P. 507–518.
- Mortimer C.H. The exchange of dissolved substances between mud and water in lakes // J. Ecol. 1941. N 29. P. 280–329.
- Motomu N. Ratios of Organic Carbon to Nitrogen in the core sediments from Lake Kojima // Jap. J. Limnol. 1978. V. 39. N 1. P. 15–21.
- Murase J., Sugimoto A. Seasonal and spatial variation of methane production in mesotrophic lake sediments (Lake Biwa, Japan) // Doct. 27 Congr. of the Internat. Assoc. of Theor. And Appl. Limnol., Dublin. 1998. V. 27. N 3. P. 971–974.
- Naguib M. A rapid method for the quantitative estimation of dissolved methane and its application in ecological research // Arch. Hydrobiol. 1978. Bd. 82. S. 66–73.
- Nakamura T., Nojiri Y., Motoo U. et al. Methane emission to the atmosphere and cycling in a shallow eutrophic lake // Arch. Hydrobiol. 1999 a. V. 144. N 4. B. 483–507.
- Nakamura T., Nojiri Y., Utsumi M., Nozawa T., Otsuki A. Methane emission to the atmosphere and cycling in a shallow eutrophic lake // Arch. Hydrobiol. 1999b. V. 144. N 4. P. 383–407.
- Naumann E. Grundzüge der regionalen Limnologie. Die Binnengewässer. 1932. Bd. 2.
- Neame P.A. Oxygen uptake of sediments in Castle Lake, California // Verh. Int. theoret. und angew. Limnol. 1975. V. 19. N. 2. P. 792–799.
- Nerwka P. Sedimentverhältnisse und Sauerstoffaufnahme der benthischen Gemeinschaft Jeserzer oder Seisser See, Kärnten. Carintia–II. 1979. Bd. 89. S. 331–335.

- Nerwka P. Annual cycles of benthic community oxygen uptake in a deep oligotrophic lake (Attersee, Austria) // *Hydrobiologia*. 1982. V. 84. N2. P. 139–147.
- Nozhevnikova A.N., Holliger C., Ammann A., Zehnder A.J.B. Psychrophilic methanogenesis in sediment of Deep Lakes // *Proceedings of the 8th Internat. Conf. on Anaerobic Digestion*. May 15–29. 1997. P. 414–421. Sendey, Japan.
- Nozhevnikova A.N., Holliger C., Zehnder A.J.B. Lowtemperature microbial degradation in sediments of eutrophic lakes SETAC Abstr. St. Peterburg, 1998. P. 34.
- Ohle W. Die Stoffwechseldynamik der Seen in Abhängigkeit von der Gasausscheidung ihres Schlammes // *Vom Wasser*. 1958. Bd. 25. S. 127–149.
- Ohle W. Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechseldynamik der Gewässer // *Kieler Meeresf.* 1962. N. 18. B. 107–120.
- Ohwaki K., Hungate R.E. Hydrogen utilization by Clostridia in sewage sludge // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 33. N 6. P. 1270–1274.
- Olah J. Reducing ability of waters and sediments; an index energy consumption rate // *Symp. Biol. Hung.* 1972. N 11. P. 301–310.
- Omelianski W.L. Über die Methanbildung in der Natur bei biologischen Processen // *Zbl. f. Bact.* 1906. Abt. 2. Bd. 15. S. 673–679.
- Oremland R.S., Methane in Mono Lake, California // *US Geol. Surv. Circ.* 1993. N 1086. P. 103–104.
- Oremland R.S., Capone D.G. Use of “specific” inhibitors in biogeochemistry and microbial ecology // *Adv. Microb. Ecol.* 1988. V. 10. P. 285–283
- Oremland R., Marsh L., Desmarais D.L. Methanogenesis in Big Soda lake, Nevada an alkaline desert lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1982. V. 143. P. 230–234.
- Oremland R.S., Taylor B.F. Sulfate reduction and methanogenesis in marine sediments // *Geochem. et cosmochem. acta*. 1978. V. 42. N 2. P. 209–214.
- Overbeck J. Prinzipielles zum Vorkommen der Bakterien im See // *Mitt. Intern. Verein. Limnol.* 1968. N 14. S. 134–144.
- Panganiban A.T., Patt T.E., Hart W., Hanson R.S. Oxidation in the absence of oxygen in lake water samples // *Appl. Environ. Microbiol.* 1979. V. 37. N 2. P. 303–309.
- Pamatmat M.M. Oxygen consumption by the seabed 4. Shipboard and laboratory experiments // *Limnol. Oceanog.* 1971. N 16. P. 536–550.
- Paerl H.W. Detritus in Lake Tahoe: structural modification by attached microflora // *Science*. 1973. N 180. P. 496–498.
- Parkin T.B., Brock T.D. Photosynthetic bacterial production and carbon mineralization in a meromictic lake // *Arch. Hydrobiol.* 1981. Bd. 91. N 3. S. 366–382.
- Pearsall W.H., Mortimer C.H. Oxidation-reduction potentials in waterlogged soils natural waters and muds // *J. Ecol.* 1939. N 27. P. 483–501.
- Pedersen D., Sayler Y.S. Methanogenesis in freshwater sediments: inherent variability and effects of environmental contaminants // *Can. J. Microbiol.* 1981. V. 27. N 2. P. 198–205.
- Phelps T.J., Zeikus J.G. Effect of ball turnover on terminal carbon metabolism in Lake Mendota Sediments // *J. Appl. Environ. Microbiol.* 1985. V. 50. N 5. P. 1285–1291.
- Pieczinska E. Production and decomposition in the eulitoralzone of lakes // *Production probl. Freshwaters Simp. Warshava*, 1972. P. 271–285.
- Pocklington P. Terrigenous organic matter in surface sediments from the Gulf of St

- Lawrence // J. Pich. Res. Board. Can. 1976. V. 33. N 1. P. 93–97.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora // *Limnol. a. Oceanogr.*, 1980. V. 24. N 5. P. 943–948.
- Post H. Studier öfter nutidenskoprogena jordbildningar, gittja, dy, torfoch mylla // *K. svenska Vetens Acad.* 1862. H. 4. N 1.
- Postgate J.R. The sulfate-reducing bacteria. 2nd ed. Cambridge: Univ. press, 1984. 208 p.
- Provini A., Marshetti R. Oxygen uptake rate, of river sediments and benthic fauna // *Boll. zool.* 1976. V. 43. N 1–2. P. 87–110.
- Reeburg W.S. Determination of Gases in sediments // *Environmental Science and Technology*. 1968. V. 2. N 2. P. 140–141.
- Remsen C.C., Minnich E.C., Stephens R.S., Buchholz L., Lidstrom M.E. Methane oxidation in Lake Superior sediments // *J. Great Lakes Res.* 1989. V. 15. N 1. P. 141–146.
- Retiere Ch. Energi maremotrice et environnement aquatique // *Honille Blance*. 1989. V. 44. N 2. P. 133–147.
- Rheinheimer G. Aquatic microbiology. London, 1974. 184 p.
- Rodhe H. A comparison of the contribution of various gases to the greenhouse effect // *Science*. 1990. V. 248. P. 1217–1219.
- Rudd J.W.M. Methane oxidation in Lake Tanganyika (East Africa) // *Limnol. a. Oceanogr.* 1980. V. 25. N 5. P. 958–963.
- Rudd J.W.M., Hamilton R.D. Methane cycling a eutrophic Shield Lake and its effect on whole lake metabolism // *Limnol. a. Oceanogr.* 1978. V. 23. N 2. P. 337–348.
- Rudd J.W.M., Taylor C. Methane cycling in aquatic environments // *Adv. Aquat. Microbiol.* 1980. V. 2. P. 77–150.
- Rühle E. Sedimentaktivität // *Limmologica (Berlin)*. 1966. B. 4 (2). 323–332.
- Rybak J.I. Method for analyzing the microstratifications in the nearbottom waters layers // *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl.* 1966. V. 2. N 14. P. 321–323.
- Rybak J.I. Bottom sediments of the lakes of Various trophic type // *Ekol. Polska, A.* 1969. V. 17. N 35. P. 611–662.
- Sandbeck K.A., Lidstrom M.E. Microbially mediated anaerobic methane oxidation in sediment slurries // "Abstr. Annu. Meet. Amer. Soc. Microbiol. 1986. Washington, D.C., 1986. 304 p.
- Schallenberg M.K.J. The ecology of sediment bacteria in lakes and comparisons with other aquatic ecosystems // *Ecology*. 1993. V. 74. N3. P. 919–934.
- Schnell S., King G.M. Stability of methane oxidation capacity to variations in methane and nutrient concentrations // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1995. V. 17. P. 285–294.
- Schmaljohann R. Methane dynamics in the sediments and water column of Kiel Harbour (Baltic Sea) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1996. V. 131. N 1. P. 263–273.
- Schuler S., Thebrath B. *Large Lakes. Ecological Structure and Function*. Berlin; Heidelberg: Verlag, 1990. S. 503.
- Schuler S., Thebrath B., Conrad R. Seasonal Changes in methane, hydrogen, and carbon monoxide concentrations in a large and a small Lake // *Large Lakes. Ecological structure and Function*. Berlin, Heidelberg, N. Y., L, Paris, Tokyo: Springer – Verlag, 1990. P. 503–510.
- Scranton M.I., Donaghay P., Sieburt I.M. Nocturnal methane accumulation in the pycocline of an anoxic estuarine basin // *Limnol. and Oceanogr.* 1995 V. 40. N 4. P. 666–672.

- Shang-Shyng Y. Methane production in river and lake sediments in Taiwan // *Environ. Geochem. and Health*. 1998. V. 20. N 4. P. 245–249.
- Sieburth J.M. Contrary habitats for redox-specific process: methanogenesis in oxic waters and oxidation in anoxic waters // In: Sleight M.A. (editor), *Microbes in the Sea*. Ellis Horwood, Chichester, 1987. P. 11–38.
- Sieburth J.M., Donaghay P.L. Planctonic methane production and oxidation within the algal maximum of the pycnocline; seasonal fine scale observations in an anoxic estuarine basin // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1993. V. 100. P. 3–15.
- Sorokin Y.I., Donato N. On the carbon and sulphur metabolism in the meromictic lake Faro (Sicily) // *Appl. Environ. Microbiol.* 1978. V. 36. N 1. P. 139–143.
- Sorrell B.K., Boon P.J. Biogeochemistry of billabong sediments. 2. Seasonal variations in methane production // *Freshwater Biol.* 1992. V. 27. N 3. P. 435–445.
- Standard methods for the examination of water and wastewater, 16th ed // *JTJON. AWWA WPGF*. Washington. APHA, 1985. P. 492–496.
- Stanier R.L., Doudoroff M., Adelberg E.A. *The microbiol world*, 2 ed. USA. 1963. 345 p.
- Strayer R.F., Tiedje J.M. In situ methane production in a small hypereutrophic hardwater lake: Loss of methane from sediments by vertical diffusion and ebullition // *Limnol. and Oceanogr.* 1978. V. 23. N 6. P. 1201–1206.
- Strayer R.F., Tiedje J.M. Kinetic parameters of the conversion of methane precursors to methane in a hypereutrophic lake sediment // *Appl. environ. Microbiol.* 1978. V. 36. N 2. P. 330–340.
- Strzelczyk E., Donderski W. The oxidation of different organic compounds in bottom sediments of three lakes // *Acta Univ. Copernic.* 1975. N 34. P. 105–114.
- Suitinen S., Alm J., Martikainen P., Silvola J. Effects of spring flood and water level draw-down on methane dynamics in the littoral zone of boreal lakes // *Freshwater Biol.* 2001. V. 46. N 7. P. 855–869.
- Sweerts J.-P., Bär-Gilessen M.J., Comelese A.A., Cappenberg T.E. Oxygen-consuming process at the profundal and littoral sediment-water interface of a small meso-eutrophic lake (Lake Vechten, The Netherlands) // *Limnol. and Oceanogr.* 1991. V. 6. N 6. P. 1124–1133.
- Sweerts J.-P.R., Dekkers T.M., Cappenberg T.E. Methane oxidation at the sediment-water interface of shallow eutrophic Lake Loosdrecht and deep mesoeutrophic Lake Vechten // *Spec. Symp. Cycl. Reduc. Gases Hydrosphere as Pt of 24th Congr. Int. Assoc. Theor. a. Appl. Limnol. Munich, Aug. 13–19, 1989. Mitt/Int. Ver. theor. u. angew. Limnol.* 1996a. N 25. P.
- Sweerts J.P., Dekkers T.M., Cappenberg Th.E. Methane oxidation at the sediment-water interface of shallow eutrophic Lake Loosdrecht and deep meso-eutrophic Lake Vechten // *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 1996b. N 25. P. 197–203.
- Takeshi S., Li J., Haishi H. Methane production and sulfate reduction in profundal sediment in Lake Kizaki, Japan // *Japan J. Limnol.* 1997. T. 58. N 4. P. 373–384.
- Tavares de Lima L.B., Novo E.M.L., Ballester M.V.R., Ometto J.P. Role of the macrophytes community in CH₄ production and emission in the tropical reservoir of Tucuru, Para state, Brazil // *Docl. 27 Congr. of the Internat. Assoc. of Theor. and Appl. Limnol.*, Dublin. 1998. V. 27. N 3. P. 1437–1440.
- Taylor G.T. The methanogenic bacteria // In: *Progress in industrial microbiology* /

- Ed. M.J. Bull. Amsterdam etc.: Elsevier, 1982. V. 16. P. 133–329.
- Tezuka Y. Distribution of sulfate-reducing bacteria and sulfides in aquatic sediments // Jap. J. Ecol. 1979. N 2. P. 95–102.
- Te River Volga and Its Life / Ed. Ph.D. Mordukhai-Boltovskoi. The Hague-Boston-London: Dr. W. Junk Publishers, 1979. 473 pp.
- Thebrath B., Rothfuss F., Whiticar M.J., Conrad R. Methane production in littoral sediment of Lake Constance // FEMS Microbiol. Ecol. 1993. T. 102. N 4. P. 2499–289.
- Thienemann A. Der Sauerstoffin eutrophen und oligotrophen Seen. Die Binnengewasser. Stuttgart. 1928. Bd. 4.
- Topp E., Knaules R. Use of inhibitors for aerobic CH₄- and NH₃-oxidising bacteria // FEMS Microbiol. Lett. 1982. V. 14. N 1. P. 47–53.
- Utsumi M., Nojiri Y., Nakamura T. Oxidation of dissolved methane in a eutrophic, shallow lake. Lake Kasumigaura, Japan // Limnol. Oceanogr. 1998. T. 43. N 3. P. 471–480.
- Vallentyne J.R. The molecular nature of organic matter in lakes and oceans, with lesser reference to sewage and terrestrial soils // J. Fish. Res. board Can. 1957. V. 14. N 1. P. 33–82.
- Vallentyne J.R. Geochemistry of the carbohydrates. Calgary Alberta, 1959. 110 p.
- Vallini G. Metanogenesi: aspetti microbiologici e biochimici della degradazione anaerobica di substrati organici complessi // Acqua aria. 1987. N 8. P. 949–954.
- Velju M.I., Albright L.J. Microscopic enumeration of attached bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter and kept samples following pyrophosphate and ultrasound treatment // Can. Jn. Microbiol. 1986. V. 32. N 2. P. 121–126.
- Viner A.B. The Sediments of Lake George (Uganda). 1. Redox potentials, oxygen consumption and carbon dioxide output // Arch. Hydrobiol. 1975. V. 76. N 2. P. 181–197.
- Viner A.B. The sediments of Lake George (Uganda). 4. The contents of organic matter // Archiv fur Microbiol. 1977. V. 80. N 1. P. 40–169.
- Vogets G.D. The global cycle methane // Antonie van Leeuwenhoek. J. Microbiol. A. Serol. 1979. V. 45. N 3. P. 347–352.
- Voigt M. Die vertikale Verteilung des Planktons im Grossen Ploner See und ihre Beziehungen zum gasgehalt dieses Gewassers. ForschBer. biol. St. Plon. 1905. 12. S. 115–144.
- Vosjan S.H. A sketchy airline of the fate of organic matter in the Dutch Wadden Sea. (with special emphasis to sulfate in the sediment-water interface) // Hydrobiol. Bull. 1987. V. 21. N 2. P. 127–132.
- Waksman S., Joffe J.S. Microorganisms concerned in of sulfur in the soil // J. Bact. 1922. V. P. 231–237.
- Waksman S., Tenney F. The composition of natural organic materials and their decomposition in the soil // Soil Sci. 1927. V. 24. P. 14–21.
- Weimer P.J., Zeikus J.G. Acetate assimilation pathway of *Methanosarcina barkeri* // J. Bacteriol. 1979. V. 137. N 1. P. 332–339.
- Wetzel R.G. Excretion of dissolved organic compounds of aquatic macrophytes // Biol. Sciences. 1969. V. 19. P. 539–540.
- Wetzel R.G. Limnology. London; Toronto, 1975. 743 p.

- Whiticar M.I., Faber E. Methane oxidation in sediment and water column environments. Isotope evidence // *Org. Geochem.*, 1986. V. 10. N 4–6. P. 593–709.
- Wiltshire K.H. Untersuchungen zum Einfluß des Mikrofitobentos auf den Nährstoffaustausch zwischen Sediment und Wasser in der Tide – Elbe // GKSS [Rept.]. 1992. N E47. S. 1–184.
- Winfrey M.R., Zeikus I.G. Effect of sulfate on carbon and electron flow during microbial methanogenesis in freshwater sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 22. N 2. P. 275–281.
- Winfrey M.R., Zeikus J.G. Microbial methanogenesis and acetate metabolism in a meromictic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1979. V. 37. N 2. P. 213–221.
- Winfrey M.R., Zeikus J.G. Anaerobic methabolism of immediate methane precursors in Lake Mendota // *Appl. Environ. Microbiol.* 1979. V. 37. N 2. P. 244–253.
- Wisniewski R. Sediment oxygen demand in Włocławek dam reservoir and in two different trophy lakes: Role of resuspension // *Conserv. a. Manag. Lakes*. Budapest, 1989. P. 177–185.
- Wunderlich M. Freie und gelöste Cellulosen im natürlichen Gewässer und ihre ökologische Bedeutung // *Arch. Hydrobiol.* 1977. V. 81. N 1. P. 65–105.
- Wuhrmann K. Ecology methanogenic systems // *Experientia*. 1982. V. 38. P. 193–198.
- Yang S.T., Okos M.R. Kinetic study mathematical modeling of methanogenesis of acetate using pure cultures of methanogens // *Biotechn. Bioeng.* 1987. v. 30. P. 661–667.
- Yoshimura S. Dissolved oxygen in the lake waters of Japan. *Sci. Reps. Tokio Bunrika Daigaku*. 1938. Sec. C. V. 2. P. 63–277.
- Zaiss V. A comparison of hydrogen sulfide, hydrogen and methane production and consumption in different aquatic ecosystems // *Spec. Symp. Cycl. Reduc. Gases Hydrosphere as Pt of 24th Congr. Int. Assoc. Theor. a. Appl. Limnol. Munich*, Aug. 13–19, 1989. *Mitt/Int. Ver. theor. u. angew. Limnol.* 1996. N 25. P. 63–73.
- Zehnder A.J. Ecology of methane formation // In: *Water pollution microbiology*. J. Wiley. 1978. V. 2. P. 349–376.
- Zehnder A.I.B., Brock T.D. Methane formation and methane oxidation by methanogenic bacteria // *J. Bacteriol.* 1979. V. 137 P. 420–432.
- Zehnder A.I.B., Brock T.D. Anaerobic methane oxidation: occurrence and ecology // *Appl. Environ. Microbiol.* 1980. V. 39. N 1. P. 194–204.
- Zeikus I.G., Weimer P.I., Nelson D.R., Daniels L. Bacterial methanogenesis: acetate as a methane precursor in pure culture // *Arch. Microbiol.*, 1975. V. 104. P. 129–134.
- Zeikus J.G., Winfrey M.R. Temperature limitations of methanogenesis in aquatic sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1976. V. 31. N 1. P. 99–107.
- Zhilina T.N., Zavarzin G.A. Alkaliphilic anaerobic community at pH 10 // *Curr. Microbiol.* 1994. V. 29. P. 109–112.
- ZoBell C.E. Studies on the bacterial flora of marine bottom deposits // *J. of Sediment Petrology*. 1938. T. 8. N 1. P. 20–34.
- ZoBell C.E. Occurrence and activity of bacteria in marine sediments // *Recent. Marine Sediments*. 1939. P. 436–427.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Состояние проблемы деструкции органического вещества и цикла метана в донных отложениях внутренних водоемов	6
Глава 2. Материал и методы исследований.....	18
2.1. География исследований, материалы, краткое описание обследованных водоемов	18
2.2. Методы исследований	22
2.2.1. Общие методы.....	22
2.2.2. Модифицированные и авторские методы и разработки.....	24
Глава 3. Общая характеристика донных отложений	30
Глава 4. Бактериальное население донных отложений.....	36
4.1. Общее количество бактерий	36
4.2. Численность массовых групп аэробных и анаэробных бактерий – деструкторов органических соединений	40
4.3. Структура бактериальных сообществ донных отложений; сезонная динамика численности бактериобентоса	45
Глава 5. Деструкция органического вещества в донных отложениях разнотипных водоемов.....	49
5.1. Валовые оценки деструкции в отложениях озер	49
5.1.1. Озера Прибалтики.....	49
5.1.2. Озера центра европейской России	68
5.1.3. Карстовые озера Мари–Эл.....	82
5.1.4. Озера Карелии	89
5.1.5. Озера поймы Нижнего Амура	92
5.2. Валовые оценки деструкции в отложениях водохранилищ.....	96
5.2.1. Волжский каскад.....	97
5.2.2. Камский каскад	101
5.2.3. Шекснинское и Цимлянское водохранилища	104
5.3. Сезонная динамика процессов распада органического вещества в илах и их роль в общеводоемной деструкции	107
5.4. Основные экологические факторы, определяющие интенсивность и направленность деструкции органического вещества в донных отложениях	110

Глава 6. Цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов	117
6.1. Содержание и распределение метана в водоемах	117
6.1. 1. Водные массы	117
6.1. 2. Донные отложения	120
6.2. Микробиологические процессы цикла метана как звена деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов	123
6.2.1. Озера	123
6.2.2. Водохранилища	128
6.2.3. Техногенные водные объекты	133
6.3. Сезонная динамика процессов цикла метана и экологиче- ские факторы, обуславливающие интенсивность образова- ния и окисления метана	135
6.4. Вклад процессов цикла метана в суммарную деструкцию органического вещества в илах и вынос метана в атмосфе- ру	139
Глава 7. Роль деструкции органического вещества в илах и цикла метана в функционировании экосистем внутренних водоемов	146
Заключение	149
Литература	158

A.N. Dzyuban

Destruction of Organic Matter and the Methane Cycle in Bottom Sediments of Inland Waterbodies / A.N. Dzyuban. Editor-in-Chief A.I. Kopylov. Yaroslavl: Print house, 2010 – 192 p.

The monograph generalizes the results of long-term studies (1974-2005) of microbiological processes of the organic matter destruction and associated with them the methane cycle in bottom sediments of inland waterbodies. For the first time the quantitative assessment of fluxes of aerobic and anaerobic destruction in grounds of different waterbodies, micticity, the trophic state, geographical position and the level of anthropogenic load is presented. It has been found that the destruction of organic matter in bottom sediments plays an important role in the carbon cycle in freshwater ecosystems. Depending on a hydrological type, the trophy level and anthropogenic pollution of a waterbody the portion of silts amounts to 50–75% of the total decay of C_{org} in summer and up to 90% during the under ice period. It is shown that anaerobic destruction in sediments plays an important role in all inland waterbodies and in most of them is dominant. In sediments of productive lakes and reservoirs the process of methanogenesis makes a decisive contribution to anaerobic destruction. Ecological factors governing the level of the total destruction in bottom sediments are discussed. The most important factors are sufficiency of labile compounds, Red/Ox conditions in grounds and the oxygen regime in the waterbody.

The monograph is intended for hydrobiologists, microbiologists, ecologists and students specialized in biology.

Научное издание

Дзюбан Андрей Николаевич

**ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
И ЦИКЛ МЕТАНА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ
ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ**

Утверждено к печати
Ученым советом
Учреждения Российской Академии Наук
Института биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина

Редактор *А.И. Цветков*
Технический редактор *А.И. Цветков*
Верстка *А.И. Цветков*

Подписано в печать 30.11.2010. Формат 60×84 ¹/₁₆
Бумага офсетная. Гарнитура Таймс
Усл. печ. л. 11.7. Тираж 300 экз.

Отпечатано в ООО «Принтхаус»
150000, Россия, г. Ярославль, ул. Свободы, 12Б,
(4852) 73–04–74, 30–49–80
e-mail: printhouse-yar@yandex.ru, print_house-06@inbox.ru

Монография, предлагаемая вниманию читателей, представляет собой обобщение материалов, полученных автором за 30-ти летний период исследований на разнотипных водных объектах разных географических и климатических зон, в сопоставлении с данными наблюдений других исследователей. Основное внимание в ней уделено рассмотрению проблем деструкции органического вещества и цикла метана в пресноводных системах.

Исследования интенсивности микробных процессов деструкции органического вещества и цикла метана в донных отложениях внутренних водоемов разного происхождения, миктичности и уровня продуктивности выявили важную, но различную роль этих процессов в функционировании континентальных водных экосистем. Оказалось, что в общеводоемном деструкционном потоке доля илового распада органического вещества составляет летом 21-74%, а в зимний период достигает 90%. Установлено, что анаэробные процессы в донных отложениях играют важную роль во всех водоемах, а в большинстве из них – доминирующую. При этом в илах продуктивных озер и водохранилищ решающий вклад в анаэробную деструкцию вносят процессы метаногенеза.

В настоящее время, когда прогнозы глобального потепления учитывают продукцию парниковых газов, данные исследований деструкционных процессов и сопряженному с ними образованию парниковых газов могут быть использованы в качестве коррекционной модели естественного поступления метана в атмосферу из водоемов.