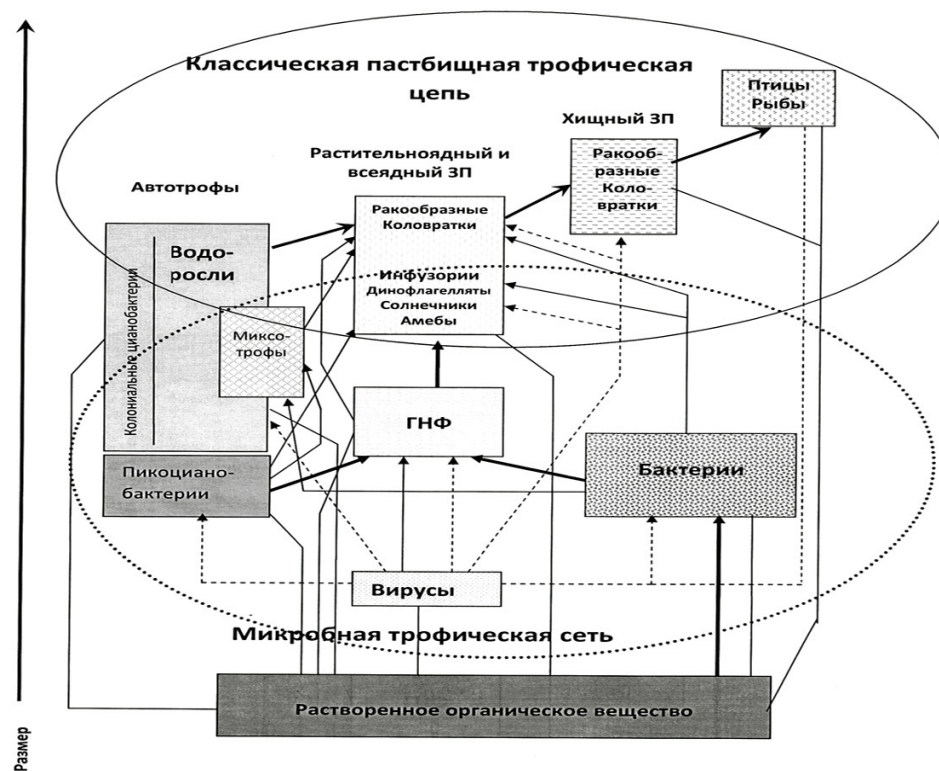


А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов

МИКРОБНАЯ «ПЕТЛЯ» В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ И ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ



**УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА**



А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов

**МИКРОБНАЯ «ПЕТЛЯ»
В ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВАХ
МОРСКИХ И ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

**Ижевск
2011**

УДК 574.583(204):579
ББК 28.082
К 65

Ответственный редактор

Доктор биологических наук *В.Т. Комов*

Рецензенты

Доктор биологических наук, профессор *М.Б. Вайнштейн*

Доктор биологических наук *А.В. Крылов*

Копылов А.И.

К 65 Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем / А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов; [отв. ред. В. Т. Комов]; Учреждение Рос. акад. наук Ин-т биологии внутрен. вод им. И. Д. Папанина. — Ижевск: КнигоГрад, 2011. — 332 с.

В книге обобщены и систематизированы результаты многолетних исследований планктонных микробных трофических сетей морских, пресноводных и солоноватоводных экосистем. Основное внимание уделено гетеротрофным компонентам микробного сообщества – бактериям и простейшим. Проанализированы особенности пространственной и временной динамики гетеротрофных микроорганизмов в различных морских и пресноводных местообитаниях. Рассматриваются основные абиотические и биотические факторы, влияющие на развитие микробных сообществ в водоемах разного типа. Показано, что микробная «петля» вносит существенный вклад в формирование биомассы планктона и играет значительную роль в функционировании планктонных сообществ водных экосистем.

Книга рассчитана на гидробиологов, микробиологов и экологов, а также студентов и аспирантов биологических специальностей.

Библиогр. назв. 882. Ил. 35. Табл. 82.

Книга печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

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

ISBN 978-5-9631-0123-0

© Копылов А.И., Косолапов Д.Б., 2011
© Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, 2011
© КнигоГрад, 2011

Введение

Большая часть нашей планеты (70%) покрыта водой, почти 97% объема которой составляет Мировой океан. Именно в первичных водоемах около 4 млрд. лет назад зародилась жизнь, и первыми живыми существами на Земле были прокариотные микроорганизмы (бактерии и археи), которые отличались, по видимому, гетеротрофным типом питания за счет абиогенно синтезированных органических веществ (Woese et al., 1990). Первичные анаэробные организмы, в условиях истощенной органическими веществами окружающей среды, выработали механизмы улавливания и использования для биосинтетических целей химической и солнечной энергии (Альбертс и др., 1986). В той форме, в которой эти процессы существуют сейчас на Земле, они получили названия хемосинтеза и фотосинтеза. Большинство исследователей предполагает, что первыми фотосинтетиками на Земле явились предки современных цианобактерий (Громов, 1996). Образование в результате деятельности примитивных фотосинтезирующих анаэробных бактерий в атмосфере кислорода имело решающее значение для развития жизни на Земле. После появления кислорода часть анаэробных прокариот была вынуждена для своего выживания искать экологические ниши, где сохранялись анаэробные условия, тогда как другая часть должна была каким-то образом адаптироваться к кислороду, развить систему ферментов, способных утилизировать кислород для более эффективного окисления пищевых субстратов. Таким образом, могли возникнуть более быстро растущие и размножающиеся на Земле аэробные прокариоты. Следовательно, на протяжении значительной части своей истории (не менее 2 млрд. лет) биосфера была прокариотной, то есть в ее состав входили только организмы, сходные с современными бактериями и археями. Первые эукариотные клетки появились приблизительно 1.6–2.1 млрд. лет назад в эру палеопротерозоя (Knoll et al., 2006). Эти эукариотные микроорганизмы встраивались в прокариотные сообщества, при этом происходило увеличение число уровней в трофических сетях, и усложнение структуры сообществ. Таким образом, можно предположить, что микробные пищевые сети, включающие прокариотов и эукари-

тов, существуют на Земле около 2 млрд. лет. Многоклеточные организмы появились позднее — примерно 600–700 лет назад.

Гидробионтов относят к микроорганизмам не на основании их филогенетического положения, а исходя из их размеров. Линейные размеры микроорганизмов обычно не превышают 100 мкм (Kirchman, 2008). В отличие от представителей фауны (беспозвоночных, рыб) и флоры (высших растений, водорослей), видных невооруженным взглядом, микроорганизмов можно наблюдать только с помощью микроскопа. К ним относят вирусов, прокариотных бактерий, архей, цианобактерий, эукариотных протистов, водорослей и грибов. Они обладают высокими темпами роста, достигают большой численности и осуществляют разнообразные типы метаболизма, вследствие чего они участвуют во всех биогеохимических реакциях, происходящих в гидросфере. В частности, микроорганизмы ответственны примерно за половину первичной продукции на нашей планете. Они не только зависят от физических и химических условий окружающей среды, но и оказывают существенное влияние на формирование ее свойств.

В водных экосистемах микроорганизмы образуют микробные трофические сети, изучение которых представляет собой сравнительно новую область гидробиологии. Из-за маленького размера микроорганизмов, и связанных с этим трудностей их отбора, учета и идентификации, а также из-за их громадного метаболического разнообразия, они долгое время игнорировались при проведении гидробиологических исследований. Понимание важной роли гетеротрофных микроорганизмов в водных экосистемах пришло сравнительно недавно, когда прогресс в методологических подходах позволил значительно улучшить количественный учет водных бактерий и протистов, а также измерение их функциональных характеристик, и привел к возникновению концепции микробной «петли» (Azam et al., 1983), как составной части сложных трофических сетей водоемов (Williams, 1981; Ducklow 1983). Относительно немногочисленные системные исследования, в которых наряду с фитопланктоном и многоклеточным зоопланктоном учитываются бактерии, гетеротрофные нанофлагеллаты, инфузории и другие простейшие, присутствующие в водоемах в существенных количествах, свидетельствуют о важнейшей роли микробных сообществ (микроб-

ной «петли») в структуре и функционировании планктонных трофических сетей в морских и пресноводных экосистемах (Виноградов, Шушкина, 1987; Копылов и др., 2006, 2007, 2008, 2010; Christoffersen et al., 1990; Jürgens et al., 1994; Straile, 1998; Overmann et al., 1999; Hart, Stone, 2000; Møller, Nielsen, 2000; Servais et al., 2000; Auer et al., 2004; Vargas, González, 2004).

Предлагаемая книга является результатом многолетних исследований планктонных микробных трофических сетей морских и пресноводных экосистем, проведенных авторами в комплексных экспедициях Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Института биофизики СО РАН. Комплексный экосистемный подход, примененный в научных экспедициях по исследованию пелагических сообществ пресноводных, солоноватоводных и морских экосистем, когда одновременно изучались структурно-функциональные характеристики всех основных компонентов планктона, дал возможность оценить, какой вклад вносят микробные сообщества в формирование биомассы планктона и какую роль они играют в потоках углерода. Основное внимание в книге уделено главным компонентам микробного сообщества — гетеротрофным бактериям и протистам. Роль фототрофного пикопланктона и вирусов в этой монографии не рассматривается.

Авторы надеются, что монография вызовет определенный интерес у гидробиологов и микробиологов, будет способствовать более глубокому осознанию роли микроорганизмов в круговороте вещества и трофодинамике водных экосистем, и поможет разрешению фундаментальных проблем экологии.

Мы считаем своим долгом с теплотой и огромной благодарностью вспомнить акад. М.Е. Виноградова и Э.А. Шушкину за оказанное доверие и возможность работать в рамках возглавляемой ими программы по изучению функционирования планктонных сообществ эпипелагиали океана.

Авторы глубоко признательны зам. директора ИО РАН М.В. Флинту за возможность участия в научных экспедициях Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН, зам. директора ИПЭЭ РАН Ю.Ю. Дгебуадзе и руководителю Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ П.Д. Гунину за возможность проведения исследо-

ваний в Монголии. За приглашение для участия в работах по изучению озер Хакасии авторы признательны директору Института биофизики СО РАН А.Г. Дегемерджи. Считаю приятным долгом выразить искреннюю благодарность своим коллегам Ю.И. Сорокину, И.Н. Сухановой, А.Ф. Сажину, Н.И. Туманцевой, Т.Н. Ратьковой, А.Ф. Пастернак, А.В. Дрицу, Т.И. Мамаевой, Е.В. Моисееву (ИО РАН и ЮО ИО РАН); И.Н. Крыловой, А.В. Романенко, А.П. Мыльникову, З.М. Мыльниковой, И.Л. Пыриной, Н.М. Минеевой, В.И. Лазаревой, А.В. Крылову, Т.С. Масленниковой, Е.А. Заботкиной, Л.Г. Корневой, Е.С. Гусеву (ИБВВ РАН); Н.Н. Дегемерджи, Т.А. Зотиной (Институт биофизики СО РАН); В. Страшкрабовой (Институт гидробиологии, Чехия) за плодотворное сотрудничество, результаты которого отражены в совместных публикациях. Авторы благодарны М.В. Вайнштейну и А.В. Крылову, взявшим на себя труд по рецензированию книги. Большую помощь в сборе и обработке материалов авторам оказали сотрудники лаборатории микробиологии ИБВВ РАН Л.П. Зайцева, В.А. Козлова и Т.Г. Ширкова.

Отдельные этапы работы выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 05-04-49243, 06-04-49024, 08-04-00441, 10-04-01009) и программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами». Публикация книги осуществлена при финансовой поддержке Программы Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга».

ГЛАВА 1. Основные положения концепции микробной «петли»

Мысль о том, что метаболизм гетеротрофных и автотрофных микроорганизмов составляет значительную долю общего метаболизма биологических сообществ в водных экосистемах, впервые была высказана В.И. Виноградским (1926) еще в начале прошлого века, но только спустя многие годы водные микробные сообщества стали объектом пристального внимания экологов. Огромный вклад в разработку методов исследования водных бактерий и простейших внесли советские ученые (Разумов, 1932; Иванов, 1955; Сорокин, 1966; Чорик, 1968; Кузнецов, 1970; Романенко, 1966, 1970; Романенко, Кузнецов, 1974; Мажейкайте, 1971; Павловская, 1971; Жуков, 1973; Хлебович, 1974; Гак, 1975 и ряд других ученых), что послужило развитию широко масштабных исследований в области экологии водных микроорганизмов. В количественных исследованиях потока энергии в планктонных сообществах пресноводных и морских экосистем стали учитывать как бактерий, так и простейших (Сорокин, 1972; Виноградов и др., 1976). Однако, по настоящему, бурное развитие исследований роли микроорганизмов в трофодинамике водных экосистем началось с конца 1970-х — начале 1980-х годов, с внедрением в практику исследований новых методов учета бактерий (Zimmerman, Meyer-Reil, 1974; Hobbie et al., 1977; Porter, Feig, 1980) и простейших (Davis, Sieburth, 1982; Naas, 1982; Caron, 1983; Sherr, Sherr, 1983a). В это же время были предложены новые методы для определения функциональных характеристик водных бактерий (Hobbie et al., 1968; Fuhrman, Azam, 1980; Newell, Christian, 1981; Kichman et al., 1985) и простейших (Landry, Hassett, 1982; McManus, Fuhrman, 1986; Sherr, Sherr, 1983b; Sherr et al., 1987; Tremaine, Mills, 1987). Эти методы получили широкое распространение и успешно используются до настоящего времени.

Применение новых подходов и методов и полученные с их помощью многочисленные результаты позволили по-новому взглянуть на структурно-функциональную организацию водных экосистем. В 1974 г. была опубликована концептуальная статья Л. Помероя, появившаяся в результате синтеза различных научных дисциплин (Pomeroy, 1974). В этой работе утверждалось,

что существовавшие в то время представления о функционировании планктонных пищевых сетей, игнорировавшие бактерий и простейших и постулировавшие, что продукция фитопланктона почти полностью выедается зоопланктоном, не отражают реальной ситуации, существующей в природе. В этой работе значительная роль в функционировании морских экосистем отводилась гетеротрофным бактериям и простейшим.

В начале 1980-х годов был опубликован ряд основополагающих статей, изменивших существовавшие тогда представления о функциях микроорганизмов и структуре и функциях планктонных сообществ (Williams, 1981, 1984; Azam et al., 1983; Pomeroy, 1984). В экспериментальных морских мезокосмах с использованием дифференциальной фильтрации были получены данные, которые показали, что микроорганизмы диаметром менее 30 мкм почти полностью отвечают за дыхание планктона (Williams, 1981, 1984). Хотя биомасса бактериопланктона обычно меньше биомасс фито- и зоопланктона, площадь поверхности бактериальных клеток значительно больше. Это позволяет бактериям с большей вероятностью встречаться и взаимодействовать с химическими соединениями в окружающей водной среде и играть важные роли в потоках вещества и энергии в водных экосистемах. Бактерии минерализуют органические вещества, выделяемые фитопланктоном и в процессе питания зоопланктона. В процессе деструкции в водную среду поступают неорганические соединения азота и фосфора, необходимые для поддержания фотосинтеза фитопланктона.

Концепция микробной «петли» или микробной трофической сети. Термин «микробная петля» был предложен Ф. Эземом с соавторами в их основополагающей статье (Azam et al., 1983), в которой было показано, что бактерии, простейшие, используя часть продукции фитопланктона, формируют на базе линейной трофической цепи (фитопланктон → зоопланктон → рыбы) микробную трофическую сеть или микробную «петлю». Последняя в значительной степени определяет скорость и направление потоков вещества и энергии в планктонных сообществах.

Суть концепции микробной «петли» заключается в том, что большая часть органических веществ, образуемых первичными продуцентами в водоемах, переходит в растворимую форму в

процессах прижизненного внеклеточного выделения и разложения отмерших клеток фитопланктона (Pomeroy, 1974, 1984; Williams, 1981, 1984; Azam et al., 1983; Ducklow, 1983). Растворимые органические вещества не доступны метазойному планктону, и поэтому не могут поступать в линейную трофическую цепь. Их главными потребителями являются гетеротрофные бактерии, которыми питаются фаготрофные протисты, в первую очередь, гетеротрофные нанофлагелляты. В свою очередь, гетеротрофные нанофлагелляты являются важными пищевыми объектами для инфузорий и других представителей микропланктона. Протисты выедаются многоклеточным планктоном. Таким образом, значительная часть первичной продукции сначала ассимилируется в микробной трофической сети, и только потом усваивается метазойным планктоном. Следовательно, зоопланктон с одной стороны развивается за счет крупного фитопланктона — компонента пастбищных пищевых цепей, с другой — за счет гетеротрофных простейших — компонента микробных пищевых сетей, и, в свою очередь, служит пищей личинкам рыб (Fenchel, 1986; Sherr et al., 1986; Sherr, Sherr, 1988).

По определению М.Л. Пейса (Pace, 1993), «микробная трофическая сеть — это сложно взаимодействующее сообщество. Она включает в себя фитопланктон, бактериопланктон и протозойный планктон, коллективно отвечающих за автотрофный синтез, регенерацию биогенных элементов и обеспечение метазойного планктона органическим веществом». Р.Д. Ветцель (Wetzel, 2001) дает более лаконичное определение: «Микробная «петля» — это модель потоков углерода и биогенных элементов через микробные компоненты планктонных сообществ».

В течение трех последних десятилетий микробные трофические сети являются главным объектом гидробиологических исследований (Ducklow, 2000; Pomeroy et al., 2007). Результаты этих исследований свидетельствуют о том, что трофическая структура и динамика планктонных сообществ гораздо сложнее, чем предполагалось прежде; что прокариотные и эукариотные микроорганизмы являются важным, часто доминирующим компонентом пищевых сетей. Данные, полученные, при изучении водных экосистем разного типа, в последние годы существенно дополнили наши знания о структуре и функционировании микробной трофической сети или микробной «петли». На наш

взгляд, наиболее информативная схема планктонных трофических сетей в водных экосистемах, в которой значительное внимание уделено микробной «петле», была предложена Портером (Porter, 1996) (рис. 1.1).

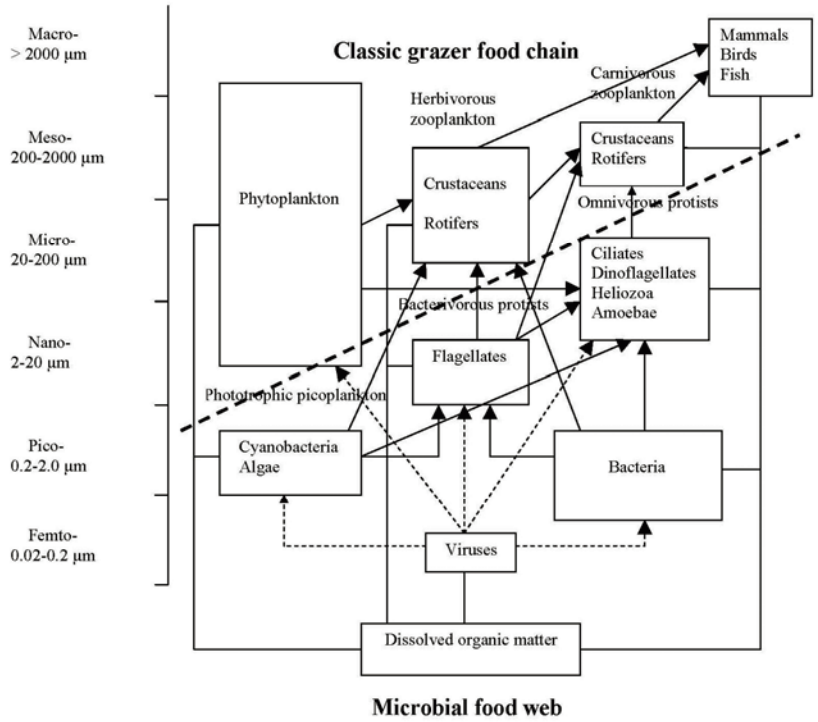


Рис. 1.1. Схема планктонной трофической сети: микробная «петля» и классическая линейная пищевая цепь (по: Porter, 1996, с изменениями).

Компоненты планктонной микробной трофической сети. В модели микробной «петли» для классификации компонентов планктона и описания трофических взаимодействий между ними используется терминология, предложенная Д. Сибурсом с соавторами (Sieburth et al., 1978), основанная на их размерах и типах питания. Эта классификация до сих пор применяется морскими и пресноводными гидробиологами во всем мире (табл. 1.1).

Таблица 1.1. Основные группы планктонных организмов и их размерная классификация (по Sieburth et al., 1978; Sherr, Sherr, 2000)

Размерная категория	Размеры, мкм	Группы организмов
Фемтопланктон	< 0.2	Вирусы
Пикопланктон	0.2–2	Бактерии, археи, цианобактерии
Нанопланктон	2–20	Флагелляты, цианобактерии, водоросли, инфузории, динофлагелляты, амёбы, солнечники
Микропланктон	20–200	Инфузории, динофлагелляты, амёбы, солнечники, водоросли, личинки беспозвоночных
Мезопланктон	200–2000	Беспозвоночные

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ БАКТЕРИИ, минерализующие автохтонные и аллохтонные органические вещества в водных экосистемах, являются ключевым компонентом микробных планктонных трофических сетей. То, что бактерии выполняют важные функции в водоемах, было известно давно, но до появления концепции микробной «петли» они не рассматривались как отдельный трофический уровень. Им отводилась роль деструкторов органических веществ, переводящих углерод из органической формы в неорганическую и осуществляющих рециклинг биогенных элементов. В процессе минерализации гетеротрофные бактерии получают энергию и синтезируют компоненты своих клеток. Однако позже было установлено, что большая часть органических веществ перед поступлением в линейную пищевую цепь, трансформируется микроорганизмами, и роль бактерий в трофодинамике водных экосистемах была существенно расширена. Было показано, что бактерии усваивают растворимые органические вещества, недоступные большинству других организмов, и являются основными пищевыми объектами для гетеротрофных нанофлагеллят и других протистов (Ducklow, 1983; Azam et al., 1990). В водной толще основной вклад в формирование бактериальной биомассы и продукции, как правило, вносят одиночные клетки, хотя в некоторых случаях агрегированные бактерии, которыми может непосредственно

питаться многоклеточный зоопланктон, достигают высокой численности (Azam et al., 1983, 1990).

Поскольку бактерии вносят значительный вклад в формирование суммарной биомассы, продукцию и дыхание планктона, они доминируют в потоках энергии и регулируют круговороты биогенных элементов в водных экосистемах. Иногда трофические сети водоемов функционируют только благодаря универсальности и пластичности бактериальных сообществ, способных потреблять биогенные элементы из разных источников и быстро переключать свой метаболизм в ответ на появление новых источников.

АРХЕИ. Кроме бактерий другим доменом прокариотных микроорганизмов являются *Archaea* (Woese, Fox, 1977). Размеры клеток обеих групп в природных водах обычно не превышают 1 мкм, поэтому они практически не различимы под световым микроскопом. Прокариоты не имеют ядра и органелл, характерных для эукариотных организмов. Однако археи отличаются от бактерий по ряду биохимических свойств и филогенетически далеки от них. На самом деле археи могут оказаться даже филогенетически более близкими к эукариотным организмам, чем к бактериям. Среди многих различий между бактериями и археями одним из наиболее важных является состав клеточных стенок и мембран. Археи не имеют пептидогликана, входящего в состав оболочек бактериальных клеток, но содержат уникальные липиды, не обнаруженные у бактерий и эукариот (Karner et al., 2001; DeLong, 2007).

В состав домена *Archaea* входят метаногены, галофилы, термоацидофилы и гипертермофилы, которые были получены в культурах. Однако большая часть этих прокариотных организмов не растет на лабораторных средах. О распространении и функциях этих архей до недавнего времени было практически ничего не известно. Первоначально предполагалось, что археи населяют только такие специфические местообитания, как рубец жвачных животных, термальные источники, гиперсоленые и содовые озера. Позже с помощью молекулярно-биологических методов было установлено, что археи являются обычными обитателями водоемов и почв и занимают доминирующее положение в морском и пресноводном пикопланктоне глубинных слоев водной толщи океанов и озер, куда не проникает солнечный

свет, и где их биомасса сопоставима с биомассой бактерий (DeLong, 1992; Fuhrman et al., 1992; Chaban et al., 2006). Археи составляют около 20% пикопланктона всего Мирового океана (Karner et al., 2001). Недавно среди водных архей были обнаружены хемолитоавтотрофы, которые способны окислять аммоний и фиксировать углекислый газ (Wuchter et al., 2003; Herndl et al., 2005; Francis, 2007). Оказалось, что в Тихом океане более 80% углерода архей образуется в результате хемоавтотрофной фиксации CO₂ (Ingalls et al., 2006). Пока мало что известно об этих хемолитоавтотрофных микроорганизмах, обитающих в глубине морских и пресных вод. Подавляющая часть исследований ограничивается фотической зоной, не смотря на то, что более 75% океанических вод расположены ниже глубины 1 км (Kirchman, 2008). Учитывая широкое распространение, высокое таксономическое и метаболическое разнообразие архей, можно предположить, что они выполняют важные функции в глобальных круговоротах углерода и азота и трофодинамике водных экосистем (Chaban et al., 2006; DeLong, 2007).

Клетки планктонных микроорганизмов размером менее 2 мкм почти не подвержены седиментации, поэтому микробная «петля» не просто представляет собой несколько дополнительных звеньев в классической трофической цепи. В результате ее функционирования органические вещества и биогенные элементы остаются в верхнем фотическом слое водной толщи и не поступают в глубинные малопродуктивные слои воды и донные отложения водоемов.

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ НАНОФЛАГЕЛЛЯТЫ — важнейший компонент микробной «петли». Во многих водоемах главными потребителями гетеротрофных бактерий и пикофитопланктона являются гетеротрофные нанофлагелляты — мелкие эукариотные одноклеточные организмы различной формы, разнообразные в таксономическом отношении, обладающие одним или несколькими жгутиками (Fenchel, 1982a, b, c, d; Goldmen, Caron, 1985; Fenchel, 1986; Wikner, Hagstrom, 1988; Sherr et al., 1989). Большинство мелких флагеллят относится к нанопланктону, хотя известны виды пикофлагеллят. Одними из первых, кто начал количественные определения роли гетеротрофных жгутиконосцев, а также изучение их трофических взаимоотношений с другими гидробионтами в морских и пресноводных экосистемах,

был советский гидробиолог Ю.И. Сорокин (Sorokin, 1981) и датский ученый Том Фенхель. Опубликованная последним серия из 4-х статей (Fenchel, 1982a, b, c, d), посвященных экологии гетеротрофных жгутиконосцев, была чрезвычайно важна для осознания научным мировым сообществом роли этих простейших организмов в экосистемах водоемов. Гетеротрофные нанофлагелляты питаются в основном автотрофным и гетеротрофным пикопланктоном и используются в пищу, главным образом, более крупными простейшими организмами (инфузории и динофлагелляты) и многоклеточными тонкими фильтраторами (Wikner, Hagstrom, 1988; Weissee, 1991; Laybourn-Parry, Parry, 2000).

ИНФУЗОРИИ являются постоянным компонентом пресноводного и морского микропланктона и важными потребителями фитопланктона, жгутиконосцев, а также бактерий. Эти протисты особенно эффективно выедают бактерий в эвтрофных озерах, где численность бактериопланктона высока (Sherr, Sherr, 1987; Stabell, 1996). Некоторые инфузории являются миксотрофами, способными кроме фаготрофии, осуществлять фотосинтез (McManus, Fuhrman, 1986; Jones, 2000). Инфузории используются в пищу многоклеточным зоопланктоном, выполняя, тем самым, важную функцию связующего звена между микробной «петлей» и линейной трофической цепью (Sherr, Sherr, 2000).

Большинство инфузорий не имеют панциря, хотя некоторые группы, например, тинтиниды, снабжены более или менее прочным панцирем. Однако основную часть планктонного сообщества составляют безпанцирные инфузории (Petz, 1999). Характерной особенностью инфузорий является наличие двух ядер: микро- и макронуклеусов. Макронуклеус осуществляет постоянное функционирование клетки, а микронуклеусы, которых может быть несколько, содержат хромосомы, которые вовлечены в половые процессы (конъюгацию, аутогамию и цитогамию). Инфузории имеют несколько или много ресничек или структур ресничных органелл, которые используют для передвижения и создания токов воды, приносящих частицы пищи к их ротовому отверстию. Некоторые виды инфузорий относятся к эфемерным организмам, которые развиваются в течение короткого периода, но дают очень высокую численность, другие — к эвритермным, развивающимся в течение всего года или вегетационного сезона. В целом, термин «инфузории» объединяет

простейших организмов со сходным способом передвижения, но выполняющими разнообразные функции в водных экосистемах.

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТЫ. Важной группой протистов, широко распространенной в океанических и морских, а также пресных водах, являются динофлагелляты. Эта разнообразная группа объединяет организмы, отличающиеся по размерам, строению, способам питания и, соответственно, выполняющие разные экосистемные функции. Около половины их них является гетеротрофами, но есть авто- и миксотрофы (Dodge, Lee, 2000). Динофлагелляты входят в размерные фракции нано- и микропланктона и выедают значительную часть фитопланктона, а также простейших и бактерий. Динофлагелляты употребляют в пищу широкий спектр пищевых объектов, включая покрытых шипами диатомей, яйца и личинки копепод (Levinsen, Nielsen, 2002; Sherr, Sherr, 2007). Некоторые виды динофлагеллят развиваются в массовых количествах и вызывают «цветение» прибрежных и открытых морских вод — это так называемые «красные приливы».

САРКОДОВЫЕ. Свободноживущие голые амёбы (надкласс Rhizopoda, класс Lobosea, отряд Amoebida) и солнечники (надкласс Actinopoda, класс Heliozoa, отряды Actinophryida, Centrohelida) являются полноправными компонентами планктонных микробных сообществ (Хаусман, 1988; Arndt, 1993). Планктонные саркодовые питаются бактериями, водорослями, цианобактериями, детритом и даже коловратками (Sigee, 2005). Несмотря на то, что амёбы являются неотъемлемой частью пресноводных микробных пищевых сетей, их, в большинстве случаев, не принимают во внимание (Sims et al., 2002). Это связано, главным образом, с тем, что их численность достигает высоких величин sporadически (Arndt, 1993; Mathes, Arndt, 1995; Weisse, Müller, 1998) и, часто, ассоциированы с взвешенными частицами (Rogerson et al., 2003). Между тем их роль в функционировании планктонных сообществ эвтрофных и гипертрофных экосистем может быть очень важной, поскольку голые амёбы способны контролировать биомассу цианобактерий *Anabaena* и *Microcystis* в периоды их массового развития («цветения» воды цианобактериями) (Cook, Aheam, 1976; Van Wichelen et al., 2010).

МИКСОТРОФНЫЕ ПРОСТЕЙШИЕ. Ряд протистов — это миксотрофы, способные к фотосинтезу (как растения) и фаго-

трофии (как животные) (Laybourn-Parry, 1992; Caron, 2000; Adolf et al., 2006; Sherr et al., 2007). В некоторых водоемах эти простейшие организмы играют важную роль в потреблении бактерий (Porter, 1988; Sanders, 1991). Группа миксотрофных протистов неоднородна. Среди них могут быть выделены следующие подгруппы: 1. облигатные миксотрофы, для роста и поддержания жизнеспособности которых необходимы как свет, так и взвешенные пищевые частицы; 2. облигатные автотрофы и факультативные гетеротрофы, для роста которых важен только фотосинтез, а гетеротрофия используется только как резервный механизм в периоды низкой интенсивности света; 3. облигатные гетеротрофы и факультативные автотрофы, для роста и поддержания жизнеспособности которых необходима взвешенная пища, а фотосинтез используется в качестве дополнительного механизма при дефиците пищи; 4. факультативные миксотрофы, способные расти за счет только фотосинтеза или только фаготрофии/гетеротрофии (Caron, 2000).

ГРИБЫ И ДРОЖЖИ. Мицелиальные грибы и дрожжи населяют водоемы, однако, в отличие от наземных экосистем, здесь эти гетеротрофные эукариоты не достигают высокой численности и, вероятно, не играют существенной экологической роли, кроме как деструкторов детритного материала, образующегося при отмирании высших растений в литоральных зонах водоемов (Newell, 1994, 2003; Gessner et al., 1997). Поскольку грибы и дрожжи существуют за счет потребления растворенных и взвешенных органических веществ, они являются конкурентами бактерий и архей. Низкое количество грибов в пелагиали водоемов свидетельствует о том, что они не преуспевают в этой конкуренции, в первую очередь потому, что они крупнее прокариотных организмов, имеют большее отношение площади поверхности к объему клеток и, как следствие, меньшее сродство к растворимым органическим субстратам. Однако, в отличие от прокариотных микроорганизмов, грибные гифы способны проникать и распространяться в сухих отмерших частях высших растений и использовать их в пищу. Это свойство грибов объясняет их важную роль в круговороте углерода и биогенных элементов в наземных экосистемах, а также в реках и таких специфических прибрежных водных местообитаниях, как марши.

АВТОТРОФНЫЙ ПИКО- и НАНОПЛАНКТОН. В первоначальном (оригинальном) варианте парадигма микробной петли не включала автотрофные микроорганизмы. В настоящее время, большинство ученых к компонентам микробного планктонного сообщества причисляют автотрофный пико- и нанопланктон, активно используемые в пищу гетеротрофными нанофлагеллятами и инфузориями. В состав пикофитопланктона входят водоросли и цианобактерии, причем последние могут составлять до 90% суммарной биомассы и продукции фитопланктона в олиготрофных водах океанов и озер. Особенно важную роль играют две группы мельчайших цианобактерий: *Synechococcus* и *Prochlorococcus* (Stockner, Antia, 1986; Stockner, 1988; Weisse, 1993; Callieri, Stockner, 2002).

ВИРУСЫ. Вирусы, лизирующие значительную часть бактерио- и фитопланктона и существенно влияющие на потоки углерода в планктонных трофических сетях, совсем недавно были включены в схему микробной «петли» (Fuhrman, Suttle, 1993; Suttle, 1994, 2005, 2007; Fuhrman, 1999; Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004). Вирусы являются постоянным, наиболее многочисленным, разнообразным и динамичным компонентом морских и пресноводных экосистем. Они инфицируют и вызывают гибель бактерий, архей, протистов, цианобактерий и водорослей. Кроме прямого летального воздействия на микроорганизмы, вирусы оказывают существенное влияние на биогеохимические круговороты углерода и других элементов, эволюционные процессы, формирование структуры сообществ гидробионтов, продуктивность и биоразнообразие водных экосистем. В результате вирусного лизиса клеток бактерио- и фитопланктона в окружающую водную среду поступают легкоокисляемые органические вещества и соединения азота и фосфора, которые активно потребляются гетеротрофными бактериями. Этот индуцированный вирусами переход органических веществ из взвешенной формы в растворимую — так называемый «вирусный шунт» — интенсифицирует дыхание микроорганизмов и ограничивает перенос углерода на высшие трофические уровни и поступление взвешенного материала в донные отложения. По современным оценкам, до 25% углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза в водоемах, проходит через «вирусный шунт» прямо в процессе лизиса фитопланктона или опосредованно в процессе

лизиса бактериопланктона. Поскольку около 75% выделяющихся в результате вирусного лизиса микробных клеток субстратов и соединений биогенных элементов быстро потребляются и метаболизируются неинфицированными бактериями, то эти вещества играют важную роль в обеспечении ресурсами бактерий и их продуктивности. Роль вирусного лизиса особенно значима в олиготрофных экосистемах с низкой первичной продукцией. В тоже время вирусы могут использовать в пищу гетеротрофные флагелляты (Gonzalez, Suttle, 1993).

ВИРИОФАГИ. В последние годы ученые обнаружили три вируса, паразитирующих на других вирусах (La Scola et al., 2008; Fischer, Suttle, 2011; Yau et al., 2011): 1. первый вириофаг — Спутник (*Sputnic virophage*) паразитирует на мимивирусе амёбы *Acanthamoeba polyphaga*. В амёбах, зараженных одновременно мимивирусом и вирофагом, значительно увеличивается доля дефектных вирионов мимивируса. Производство жизнеспособных вирионов мимивируса уменьшается примерно на 70%, при этом примерно втрое снижается смертность зараженных амёб. 2. второй вириофаг — Мавирус (*Mavirus*) оказался паразитом жгутиконосца *Cafeteria roenbergensis*. 3. третий вириофаг — OLV (*Organic Lake virophage*), обнаруженный в Антарктиде, специализируется на вирусах из Phycodnaviridae, которые обитают в водорослях хлореллы. Вирофаг OLV, паразитируя на вирусе водоросли, увеличивает продуктивность хлореллы. Жертвы этих вирофагов — крупные нуклеоцитоплазматические ДНК-содержащие вирусы, имеющие наиболее сложный структурированный геном. Кроме антарктических озёр присутствие вирофага OLV отмечено в районе аппвелинга у Галапагосских островов, речных дельт Нью-Джерси и озерах Панама. Следовательно, вириофаги можно считать широко распространённым и полноправным компонентом микробных трофических сетей.

Микробная «петля» в водных экосистемах разного трофического статуса. С ростом трофического статуса водных экосистем абсолютные величины численности и биомассы гетеротрофных бактерий, являющихся основным компонентом микробных трофических сетей, увеличиваются, но их относительное значение в общей биомассе планктона снижается. По дан-

ным (McCauley, Kalff, 1981; Cole et al., 1988; Ducklow, Carlson, 1992; Cole, Caraco, 1993) биомасса гетеротрофного бактериопланктона возрастает вдоль трофического градиента (от олиготрофных экосистем к эвтрофным) менее чем на два порядка, тогда как биомасса фитопланктона — на шесть порядков и биомасса зоопланктона на два порядка. В итоге, отношение биомассы бактерий к биомассе фитопланктона выше в олиготрофных водах, чем в эвтрофных (Sanders et al., 1992; Simon et al., 1992a).

Результаты полевых исследований водных экосистем свидетельствуют, что относительное значение гетеротрофных прокариот в потоках вещества и энергии достигает максимальных значений в низкопродуктивных (олиготрофных) экосистемах и снижается в высокопродуктивных (эвтрофных) водных экосистемах, где доминируют эукариоты (Hagsrom et al., 1988; Fahnenstiel et al., 1998; Karl, 1999; Biddanda et al., 2001). Важными факторами, определяющими относительное значение гетеротрофных прокариот в планктонных сообществах водных экосистем разного трофического статуса являются: конкуренция с эукариотными автотрофами за растворённые биогенные вещества, а также конкуренция с фаготрофными гетеротрофами и физическими процессами (седиментация, фотоокисление) за органический углерод (Biddanda et al., 2001; Cotner, Biddanda, 2002) (рис. 1.2).

В олиготрофных водах мелкие гетеротрофные прокариоты, обладающие меньшими размерами, высокими величинами отношения поверхности к объёму, более приспособлены к жизни в условиях низкого содержания питательных веществ. Напротив, высокое содержание питательных веществ в эвтрофных системах выгодно для более крупных осмотрофов, преимущественно нитчатых, колониальных цианобактерий и эукариотных автотрофов, способных к более легкой внутренней диффузии (у эукариотных организмов) и накоплению питательных веществ внутри клетки (Cotner, Biddanda, 2000).

Олиготрофные воды озёр и океанов характеризуются более высокими, по сравнению с эвтрофными экосистемами, величинами отношения РОВ/ВОВ. Сравнительно высокое содержание РОВ в олиготрофных водах, вероятно, способствует преимущественному развитию микробных пищевых сетей (Azam, 1998),

тогда как высокое содержание БОВ в эвтрофных водах поддерживает линейные пищевые цепи (Wetzel, 1984).

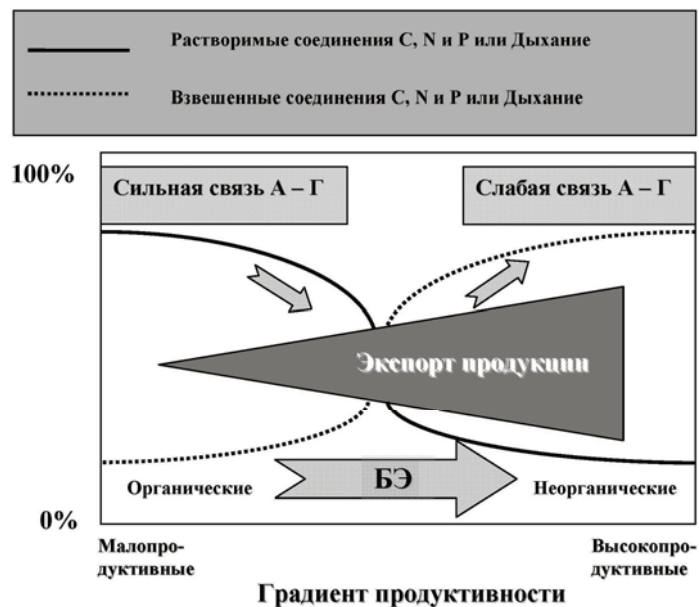


Рис. 1.2. Изменения характеристик соединений биогенных элементов (БЭ) в градиенте продуктивности. В малопродуктивных водных экосистемах БЭ находятся в основном в составе растворимых органических соединений, существует сильная связь между автотрофами (А) и гетеротрофами (Г), траты на дыхание у гетеротрофных прокариотных организмов равны (или) превышают первичную продукцию, и только небольшая часть органических веществ поступает в донные отложения. В эвтрофных экосистемах БЭ находятся в основном в составе взвешенных неорганических соединений, связь между автотрофами и гетеротрофами слабая, и значительная часть первичной продукции попадает в донные отложения (из: Cotner, Biddanda, 2002).

Экспериментальными исследованиями показано, что эффективность скорости роста бактерий (коэффициент K_2), как правило, увеличивается от олиготрофных к эвтрофным системам (Del Giorgio, Cole, 1998). Вклад бактерий в общее дыхание планктона значителен в олиготрофных водах, но относительно невелик в эвтрофных водах (Del Giorgio et al., 1997; Biddana et al., 2001).

Продукция гетеротрофного бактериопланктона в различных морских системах, в отличие от его численности и биомассы, различается на пять порядков величин (от 0.02 до более чем 2000 мкг С/(л × сут) (Ducklow, Carlson, 1992), что подразумевает увеличение смертности бактериопланктона в более продуктивных водах. Исследования Сандерса с соавторами (Sanders et al., 1992) показали, что значение выедания бактерий консументами возрастает с увеличением трофического уровня водных экосистем. Другие исследователи (Weinbauer, Peduzzi, 1995) свидетельствуют о возрастании вирусиндуцированной смертности гетеротрофных бактерий вдоль трофического градиента в морских водах.

Численность и биомасса планктонных простейших (гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий) также возрастает вдоль трофического градиента водоемов: от олиготрофных к эвтрофным системам (Auer et al., 2004). Сравнение планктонных пищевых сетей озер разного трофического статуса показало, что биомассы гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий существенно повышались от мезотрофных к гипертрофным озерам (в среднем, соответственно, в 19 и 7 раз), тогда как биомасса бактериопланктона возрастала, в среднем, лишь в 3 раза (Auer et al., 2004). Данный факт указывает на увеличение контроля над бактериальной продукцией со стороны простейших в высокопродуктивных водных экосистемах.

В итоге, в результате исследований водоемов была выявлена тенденция уменьшения относительного значения планктонных сообществ микроорганизмов в планктонных пищевых сетях вдоль трофического градиента: от олиготрофных к эвтрофным экосистемам, хотя уровень количественного развития микроорганизмов в более продуктивных водах выше. Поначалу считалось, что микробная «петля» выполняет важные функции только в олиго- и мезотрофных водах, а в эвтрофных главную роль в потоках вещества и энергии играют фотосинтетический и метазойный планктон. Позже, однако, было показано, что микробные трофические сети могут играть важную роль и в эвтрофных и гипертрофных озерах, где они перерабатывают более половины годовой первичной продукции и доминируют в рециклинге биогенных элементов (Бульон, 2002; Riemann, Sondergaard,

1986; Riemann, Christoffersen, 1993; Weisse, Stockner, 1993; Voros et al., 1996; Auer et al., 2004).

Динамика сообществ водных микроорганизмов регулируется либо ресурсами (субстратами, биогенными элементами) — так называемый контроль «снизу» (bottom-up), либо консументами — контроль «сверху» (top-down). В олиготрофных водоемах большая часть углерода и биогенных элементов циркулирует в микробных трофических сетях. Роль микробной «петли» возрастает летом, когда истощаются запасы биогенных элементов. Планктонная трофическая сеть в олиготрофных экосистемах основывается, в значительной степени, на первичной продукции фототрофного пикопланктона (мельчайших цианобактерий и эукариотных водорослей), которая может составлять до 70% годовой суммарной первичной продукции. Фототрофный пикопланктон лучше адаптирован к дефициту биогенных элементов и усваивает их с большей эффективностью, чем крупные водоросли. Большая часть продукции пикофитопланктона и гетеротрофного бактериопланктона потребляется наногетеротрофами, при этом выделяются неорганические соединения азота и фосфора. Значительного развития достигают миксотрофные протисты. Только небольшая часть углерода и энергии в олиготрофных водах доходит до многоклеточного планктона и рыб, а основная часть рассеивается в процессе дыхания микроорганизмов. В составе зоопланктона доминируют мелкие коловратки и веслоногие рачки, продукция метазоопланктона и рыб низка. Планктонная трофическая сеть олиготрофных водоемов контролируется «снизу», т.е. наличием доступных субстратов и биогенных элементов.

При эвтрофировании водоемов микробные пищевые сети начинают в большей степени контролироваться «сверху». Характерными особенностями эвтрофных экосистем являются значительное увеличение поступления биогенных элементов и седиментации со всеми вытекающими отсюда последствиями. С увеличением уровня трофии значение простейших в структурно-функциональной организации планктона уменьшается. Рециклинг биогенных элементов происходит, в основном, уже не в пределах микробной «петли», а в процессах питания и экскреции зоопланктона. В этих условиях крупноразмерные водоросли, способные усваивать биогенные элементы в высоких

концентрациях, успешно конкурируют с пикофитопланктоном (Stockner, Antia, 1986; Weisse, Stockner, 1993; Andersson et al., 2006).

Трофические взаимоотношения внутри планктонных микробных пищевых сетей. Микробная «петля» представляет собой сложную сеть трофических взаимоотношений (рис. 1.1). Продукция фитопланктона используется как гетеротрофными бактериями (ассимилируя РОВ) так и простейшими (потребляя автотрофный пико- и нанопланктон). Бактериопланктон активно потребляется гетеротрофными нанофлагеллятами и инфузориями-бактериофагами. Инфузории-фитофаги интенсивно питаются гетеротрофными нанофлагеллятами. В свою очередь «мирные» жгутиконосцы и инфузории являются пищевыми объектами хищных видов простейших. Кроме того, в смертности бактерий и автотрофного пикопланктона значительное участие принимают планктонные вирусы. В то же время вирусы потребляются гетеротрофными нанофлагеллятами (Gonzalez, Suttle, 1993; Manage et al., 2002).

Однако в природных условиях, помимо прижизненных выделений РОВ фитопланктоном, для гетеротрофных бактерий, являющихся ключевым компонентом микробной трофической сети, существуют другие автохтонные источники энергии (прижизненные выделения РОВ перифитомом, фитобентосом, макрофитов; остаток продукции фитопланктона после потребления ее зоопланктоном; неусвоенная зоопланктоном пища; органическое вещество, поступающее в водную среду в результате вирусного лизиса гидробионтов, органическое вещество гидробионтов погибших в результате естественной смертности и т.д.), а также аллохтонное органическое вещество. Эти источники, безусловно, необходимо учитывать при анализе и моделировании энергетических балансов в планктонных сообществах, поскольку их роль в функционировании сообщества гетеротрофных микроорганизмов в ряде случаев может быть очень высокой. Кроме того, простейшие используют в пищу мелкие детритные частицы (Posch, 1995).

Взаимоотношения между микробной «петлей» и многоклеточным зоопланктоном. В водных экосистемах постоянно происходит взаимодействие микробной «петли» и пастбищной

линейной трофической цепи (Pomeroy, 1999). В пресных водах, среди многоклеточных организмов, основными потребителями бактериопланктона являются дафнии, хотя другие кладоцеры (*Ceriodaphnia*, *Bosmina*) и мелкие коловратки также способны активно питаться одиночными бактериями (Stewart, George, 1987; Jürgens et al., 1994). Среди морских представителей мезо-зоопланктона наиболее активными консументами бактериопланктона являются аппендикулярии (*Oicopleura dioica*) (King et al., 1980) и кладоцеры (*Penilia avirostris*) (Павлова, Сорокин, 1970). Большинство представителей многоклеточного зоопланктона неспособны захватывать (улавливать) частицы бактериального размера. Однако многие морские и пресноводные виды метазоопланктона или на ранних стадиях жизненного цикла или в течение всей жизни активно потребляют нано- и микропланктонных простейших. Гетеротрофные нанофлагелляты могут выедаться коловратками (Dolan, Gallegos, 1991; Arndt, 1993), морскими (Turner et al., 1988) и пресноводными (Sanders, Porter, 1990) ветвистоусыми, а также веслоногими рачками (Gifford, Dagg, 1988). Инфузории являются источником пищи для коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков, гребневигов, личинок рыб и других планктонных многоклеточных организмов (Мажейкайте, 1971; Sanders, Wickham, 1993; Burns, Schallenberg, 2001; Auer et al., 2004). Таким образом, простейшие служат необходимым трофическим звеном в передаче биомассы пико-планктона к метазоопланктону (Pace, Orcutt, 1981; Stockner, Porter, 1988). В тоже время протозоопланктон и многоклеточный зоопланктон могут конкурировать за одни и те же источники пищи. Кроме того, простейшие способны использовать в пищу многоклеточные организмы. Так, потребление цилиатами из *Gymnostomatida* яиц *Daphnia* может быть важным механизмом, регулирующим динамику популяций кладоцер (Manca et al., 2007). По данным (Galvao et al., 1989) в эстуариях гетеротрофные нанофлагелляты используют в пищу сперматозоиды моллюсков, а по данным (Gaines, Elbrachter, 1987) гетеротрофные динофлагелляты могут потреблять яйца копепоид и рыб. В пищеварительных вакуолях солнечника *Actinosphaerium* часто присутствуют коловратки (Sigee, 2005). В пищевом спектре некоторых крупных и хищных пресноводных инфузorios присутствуют

коловратки (Мамаева, 1979; Brown, Jenkins, 1962; Hollowday, 1979).

Трансформация вещества и энергии через микробные планктонные сообщества. Для существования водной экосистемы чрезвычайно важно, какая часть углерода ассимилируется компонентами микробной «петли» и затем переходит на более высокие трофические уровни (т.е. микробная «петля» действует как передаточное звено (**“link”**) между первичными продуцентами и многоклеточными консументами), а какая часть углерода теряется в процессе дыхания организмов (**“sink”**) (Sherr, Sherr, 1988; Pomeroy, 1999).

В планктонных микробных сообществах возможны различные пути передачи органического углерода от первичных продуцентов к более высоким трофическим уровням (Berninger et al., 1993). Эффективность трансформации вещества через микробную трофическую сеть зависит от степени ее сложности и характера ее взаимодействия с классической пищевой цепью. (Stockner, Porter, 1988). Чем больше компонентов участвует в процессе трансформации органического углерода от продуцентов в «классическую» пищевую цепь, тем меньше эффективность его передачи.

В пресных водах наиболее эффективное взаимодействие между микробной «петлей» и классической линейной пищевой цепью осуществляют ветвистоусые рачки (*Daphnia* и *Ceriodaphnia*). Дафнии способны использовать в пищу организмов широкого размерного спектра (преимущественно от 0.5 до 50 мкм) и поэтому, потребляют все компоненты микробных трофических сетей: бактерий, пико- и нанофитопланктон, жгутиконосцев и инфузorios (DeBiase et al., 1990). В эпилимнионе мезо- и эвтрофных водоемов в период летнего массового развития дафний, микробные пищевые сети редуцируются.

В высокопродуктивных водоемах важным потребителем бактерий могут быть коловратки (например, *Anuraeopsis* sp.), что также является примером эффективной передачи органического вещества, непосредственно от бактерий через коловраток к рыбам (Stewart, George, 1987).

Веслоногие рачки и крупные коловратки практически не потребляют одиночные бактериальные клетки и нанопланктон,

поэтому между ними и бактериями появляются дополнительные передаточные звенья — гетеротрофные и миксотрофные нанофлагеллаты, инфузории, активно потребляющие бактерий. Вследствие этого, снижается эффективность переноса органического углерода от продуцентов в «классическую» пищевую цепь. Следует отметить, что «грубые» фильтраторы могут потреблять бактерий ассоциированных с крупными детритными частицами и в виде микроколоний.

В олиготрофных районах Мирового океана микробная «петля» (пикопланктон → бактерии → гетеротрофные флагеллаты → инфузории → копеподы) преобладает над «классической» пищевой цепью (фитопланктон → копеподы → рыбы) (Sanders et al., 1992; Reckertmann, Veldhuis, 1997; Caron et al., 1999). В итоге, в морских олиготрофных водах микробная пищевая сеть, преимущественно, функционирует как сток (“sink”) для углерода органических веществ (Ducklow, 1983). В этом случае большая часть органических веществ, потребляемых микроорганизмами, расходуется на дыхание, а на более высокие трофические уровни поступает лишь незначительное количество органического вещества (Ducklow, 1983; Pomeroy, Wiebe, 1988). В океанических «голубых» водах, где большинство фитопланктона представлено мелкими водорослями и пикоцианобактериями, которые часто являются основными продуцентами первичного органического вещества, только 1–2% первичной продукции фитопланктона, в конечном итоге, ассимилируются рыбами (Ducklow et al., 1986). Тем не менее, ассимиляция археями и фотосинтетическими бактериями неорганических элементов в органическое вещество и его передача через простейших многоклеточному зоопланктону, даже через многочисленные звенья снижающие эффективность трансформации органического вещества к конечным консументам, имеет большое значение в функционировании планктонных сообществ олиготрофных районов Мирового океана (Pomeroy et al., 2007). Однако, поскольку многие виды морских инфузорий являются активными консументами пикопланктона, и, в свою очередь, интенсивно потребляются копеподами, то в морских прибрежных водах возможен более короткий и эффективный путь поступления органического углерода от первичных продуцентов к мезозоопланктону: пикопланктон → инфузории → копеподы (Sherr, Sherr, 1987; Dolan,

1991). Уменьшение количества стадий в трофических сетях увеличивает эффективность переноса углерода до конечных потребителей. Наиболее эффективные пути трансформации органического углерода от первичных продуцентов к многоклеточному зоопланктону отмечены в эпипелагиали внутренних морей: в Красном море — бактерии → аппендикулярии (Sommer et al., 2002) и в Черном море — бактерии → ветвистоусый рачок *Penilia avirostris* (Сорокин, 1982).

Значение микробной «петли» в функционировании планктонных сообществ как пресноводных, так и морских водных экосистем варьирует по сезонам, что, в первую очередь, связано с колебаниями интенсивности первичной продукции (Straille, 1998; Hart, Stone, 2000; Servais et al., 2000; Farnell-Jackson, Ward, 2003; Shinada et al., 2003; Vargas, Gonzalez, 2004). Следует отметить, что при изучении микробной «петли» водоемов очень важен временной фактор. Необходимо учитывать не только сезонные флуктуации структурных и функциональных микробных параметров, но и их кратковременные колебания, поскольку микроорганизмы имеют короткие жизненные циклы, и изменения их численности и смена доминирующих видов происходят очень быстро. Важно также учитывать, что процессы в микробных трофических сетях происходят в микромасштабе. В водной толще морей и озер выделяется множество микрообитаний, населенных автотрофными и гетеротрофными микроорганизмами (Pomeroy et al., 2007).

Микробная «петля» и регенерация биогенных элементов. Согласно концепции микробной трофической сети простейшие выполняют ключевую роль в регенерации биогенных элементов внутри микробной «петли» (Stockner, Porter, 1988; Berman, 1990; Harrison, 1992). Это происходит потому, что основной их пищевой объект — бактерии — являются скорее потребителями, чем продуцентами биогенных веществ (Goldman et al., 1985; LeCorre et al., 1996). По-видимому, основная функция гетеротрофных бактерий состоит не столько в регенерации минерального азота и фосфора, а в их ассимиляции из водной среды. При малом содержании биогенов в фотическом слое пресноводных и морских водоемов бактерии выступают конкурентом фитопланктону (Vadstein et al., 1993). В процессе выедания

бактерий и мелкоразмерного фитопланктона простейшие выделяют в водную среду значительное количество растворенного и взвешенного органического вещества (Strom et al., 1997; Ferrier-Pages et al., 1998; Nagata, 2000), а также биогенные элементы, особенно аммоний и фосфаты (Caron, Goldman, 1990; Caron, 1997). Таким образом, питание простейших снабжает питательными веществами как гетеротрофных бактерий (Sieburth, Davis, 1982; Jumars et al., 1989), так и автотрофные клетки (Dolan, 1997). Долан (Dolan, 1997) установил, что удельная скорость экскреции обратно пропорциональна размеру простейших, таким образом свидетельствуя, что среди простейших гетеротрофные нанофлалелляты играют доминирующую роль в реминерализации биогенов. В морских олиготрофных водах микрогетеротрофы размером 1–15 мкм были ответственны за 50–64% реминерализации азота (Ferrier-Pages, Rassoulzadegan, 1994; Le Corre et al., 1996). В мезотрофном районе тропической части Тихого океана вклад простейших в суммарную экскрецию минерального фосфора составлял 47% (Лебедева, 1987). В глубоководной области Черного моря в суммарной экскреции фосфатов на долю простейших приходится 51%, мезопланктона — 32%, желетелого макропланктона — 17% (Пархоменко, 2005).

Планктонные вирусы играют в водных экосистемах большую роль в регулировании циклов углерода, фосфора, азота и железа (Wilhelm, Suttle, 1999, 2000). Однако, высвобождающиеся в результате вирусного лизиса клеток бактерий, цианобактерий, водорослей, биогенные элементы, в большинстве случаев, находятся в составе органических веществ, тогда как при питании гидробионтов в водную среду выделяются как органические, так и неорганические соединения (Wilhelm, Suttle, 2000; Poorgvin et al., 2004).

Следует отметить, что чем больше компонентов участвует в потоке вещества, тем выше общий метаболизм сообщества и тем интенсивнее рециклинг биогенных элементов. Микроорганизмы по сравнению с крупным планктоном имеют более низкую скорость оседания, поэтому связанные ими биогенные элементы долго сохраняются в фотической зоне, что делает их, благодаря функционированию микробных трофических сетей, многократно доступными для фитопланктона (Stone, Weisburd, 1992). Таким образом, микробная «петля» является очень важ-

ной частью планктонного сообщества, где происходит интенсивная регенерация и накопление биогенных элементов.

Современные знания о структуре и функционирования планктонных пищевых сетей в водах разного трофического статуса используются для анализа «поведения» загрязняющих веществ в водных экосистемах. В олиготрофных системах, где доминирует микробная «петля», те же самые факторы (малые размеры, высокая скорость метаболизма и т.д.) позволяющие гетеротрофным прокариотам успешно функционировать при низких концентрациях питательных веществ, также способствуют накоплению в их биомассе загрязняющих веществ с последующей передачей другим компонентам пищевой сети (Cotner, Biddanda, 2003). Кроме того, низкая эффективность роста гетеротрофных прокариотов, обычно наблюдаемая в олиготрофных водах, увеличивает количество углерода проходящего через микробную пищевую сеть и также способствует возрастанию возможной биоконцентрации загрязнителей (Cotner, Biddanda, 2003). Установлено, что низкая эффективность роста приводит к увеличению уровня содержания загрязняющих веществ у многоклеточных (Meili, 1997), а в морских водах гетеротрофные прокариоты более эффективно накапливают полихлорированные бифенилы, чем водоросли (Axelman et al., 1997). В поверхностных водах крупных озер, благодаря существованию развитой микробной пищевой сети увеличивается время удержания в столбе воды Cd и Zn (Twiss et al., 1996). Данные свидетельства, предположительно, могут объяснить — почему наиболее загрязненные водные экосистемы являются наиболее олиготрофными. Например, если различающие по трофическому статусу озера подвергаются одинаковой нагрузке загрязняющими веществами, то в олиготрофных водоемах преобладание микробных пищевых сетей может способствовать накоплению и сохранению загрязняющих веществ в водной толще, тогда как в эвтрофных системах, где присутствует меньшее количество трофических уровней, в результате процессов седиментации возрастает накопление органических загрязнителей в донных осадках (Cotner, Biddanda, 2003).

Полученные в результате многочисленных исследований данные о количественном развитии микроорганизмов, их продукции и выедании, были использованы для построения матема-

тических моделей функционирования водных экосистем. Эти модели показали, что в водоемах значительная часть соединений углерода и других биогенных элементов образуется и потребляется бактериями и протистами. Первыми, кто включил микробные процессы в модели планктонных трофических сетей, были М.В. Виноградов и Э.А. Шушкина (1987), М.Л. Пэйс с соавт. (Pace et al., 1984). Затем были построены модели, основанные на потоках углерода и азота и продемонстрировавшие центральную роль микроорганизмов в этих процессах (Fasham et al., 1990; Legendre, Levefre, 1995; Ducklow et al., 2004).

ГЛАВА 2. Характеристика основных компонентов планктонных микробных сообществ

2.1. Гетеротрофный бактериопланктон

В отличие от наземных экосистем, основную биомассу которых составляют высшие растения, главную роль в формировании биомассы гидросферы вносят микроорганизмы, принадлежащие трем доменам биологического мира: Bacteria, Archaea и Eucarya. Bacteria и Archaea включают очень маленьких (в природных водах обычно менее 1 мкм) одноклеточных прокариотных организмов, очень похожих по внешнему виду, но биохимические особенности и молекулярная структура, и в первую очередь рибосомальные РНК, которых принципиально отличаются (Woese, Fox, 1977; Woese et al., 1990). Важно подчеркнуть, что представители обоих этих доменов учитываются при определении стандартным микроскопическим методом «общего количества бактерий» в природных местообитаниях.

Домен Bacteria объединяет метаболически разнообразных микроорганизмов: гетеротрофных, фототрофных, хемотротрофных. Большинство бактерий, населяющих водную толщу морей и озер относится к хемоорганогетеротрофам, использующих в качестве источников углерода и энергии органические вещества. Гетеротрофные бактерии являются обязательным, многочисленным, активным и разнообразным компонентом водных экосистем. Они служат связующим звеном между РОВ и консументами в трофических сетях и играют центральные роли в минерализации органических веществ и круговоротах углерода, кислорода, азота, фосфора, серы, железа и других элементов. Бактерии, усваивая и трансформируя органические и неорганические соединения макро- и микроэлементов, выделяя продукты своего метаболизма, существенным образом изменяют физические и химические свойства окружающей среды и, тем самым, оказывают значительное влияние на других водных организмов. Большая часть парниковых газов, таких как CO_2 , N_2O , CH_4 , образуется и потребляется бактериями, что оказывает существенное влияние на формирование атмосферы и климата Земли.

Отличительной особенностью бактерий является их устойчивость к экстремальным факторам окружающей среды. Они способны переносить заморозание, обезвоживание, высокое дав-

ление, интенсивное УФ облучение, полное отсутствие света, дефицит субстратов и биогенных элементов, высокое содержание тяжелых металлов и других токсичных веществ, существовать в широком диапазоне значений температуры, pH и концентрации кислорода. Многие бактерии обладают способностью формировать жизненные стадии, которые позволяют им переживать неблагоприятные условия. Водные бактерии быстро адаптируются к изменениям, происходящим в окружающей среде. Их поразительная пластичность позволила им распространиться по всему земному шару. Они обитают как в экосистемах с благоприятными для жизни условиями, так и в экстремальных местообитаниях (Brock, 1978; Anton et al., 2000; Price, 2000; Baker, Banfield, 2003). Особенно важную роль бактерии играют в анаэробных зонах водоемов, где они являются главными агентами, осуществляющими биохимические реакции. Хотя простейшие и цианобактерии также встречаются в анаэробных слоях водной толщи, но их численность и активность гораздо ниже, чем у бактерий. В аэрируемых слоях водной толщи бактерии вносят значительный вклад в продуктивность и дыхание планктона (Del Giorgio, Duarte, 2002), а в отсутствие кислорода они полностью отвечают за эти процессы.

К особенностям гетеротрофных бактерий, позволяющим им выживать и успешно конкурировать с другими организмами в водных экосистемах, относятся их маленькие размеры и, как следствие, высокое отношение площади поверхности к объему клеток, быстрые темпы роста, короткий жизненный цикл, способность использовать органические субстраты и соединения биогенных элементов в очень низких концентрациях. Бактерии могут не только переключать и регулировать интенсивность метаболизма, но в отличие от других организмов изменять свою морфологию. Например, находящиеся в состоянии покоя бактериальные клетки имеют маленькие размеры и минимальное содержание воды. При наступлении благоприятных условий бактерии увеличиваются в размерах и мобилизуют свою ферментную систему.

Бурное развитие экологии водных микроорганизмов началось в конце 70-х годов прошлого века, и было вызвано внедрением новых методов исследования, таких как эпифлуоресцентная и электронная микроскопия и радиоизотопные методы. До

их появления изучение бактерий происходило в основном в условиях, искусственно создаваемых в лабораториях. Позже начали применяться автоматический подсчет и измерение клеток с помощью системы анализа изображений, проточная цитометрия, а также молекулярно-генетические методы для определения видового разнообразия и функций микроорганизмов (Paul, 1993).

С 1950-х годов с помощью радиоактивного изотопа углерода (^{14}C) началось измерение первичной продукции фитопланктона в водных экосистемах (Steeman-Nielsen, 1952). Этого метода и сейчас повсеместно применяется в гидробиологических исследованиях. Радиоактивные субстраты были использованы для определения скорости бактериального потребления растворимых органических субстратов в морских и пресноводных экосистемах (Wright, Hobbie, 1965; Azam, Hodson, 1981). В 1970-х годах началось применение метода прямого учета водных бактерий методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием поликарбонатных фильтров и различных флуоресцентных красителей. Этот метод в настоящее время является стандартным для определения количества и размеров бактерий и других микроорганизмов (Zimmerman, Meyer-Reil, 1974; Hobbie et al., 1977; Porter, Feig, 1980). Позже для этих целей стали использовать проточную цитометрию (Le, Wood, 1988; Robertson, Button, 1989). Использование тимидина, радиомеченного по водороду, для измерения гетеротрофной бактериальной продукции (Fuhrman, Azam, 1980, 1982) открыло новую эру в экологических исследованиях водных бактерий. Возможности применения этого сравнительно простого метода активно и всесторонне обсуждались в литературе (Karl, Winn, 1984; Moriarty, 1985). Он не лишен недостатков, имеет некоторые ограничения в применении, коэффициенты для пересчета на углерод варьируют в широких пределах (Hollibaugh, 1988; Robarts, Zahary, 1993), но этот метод до сих пор остается стандартным для определения бактериальной продукции, наряду с методом включения радиоактивного лейцина в белковую фракцию клеток (Kirchman et al., 1985). С помощью этих методов было установлено, что значительная часть первичной продукции в водоемах усваивается гетеротрофными бактериями.

С конца 1980-х годов началось применение методов молекулярной биологии для изучения разнообразия водных бактерий. Результаты, полученные с помощью этих методов, произвели настоящую революцию в наших представлениях об эволюции и организации живого мира (Woese et al., 1990). К настоящему времени уже много известно о разнообразии и распространении бактерий в гидросфере, но еще больше предстоит узнать о типах и скоростях метаболизма, а также экологических функциях отдельных бактериальных видов. Примерно в этот период начались экологические исследования вирусов в водных экосистемах, в частности изучение их роли в смертности и формировании структуры бактерио- и фитопланктона (Bergh et al., 1989; Proctor, Fuhrman, 1990).

Развитие методов позволило по-новому взглянуть на структурно-функциональную организацию водных экосистем. Была предложена альтернативная линейной пищевой цепи, состоящей из фито- и зоопланктона, схема потоков углерода от бактерий через простейших к многоклеточным организмам (Pomeroy, 1974). Впоследствии она воплотилась в концепции «микробной петли» (Azam et al., 1983), согласно которой углерод, теряемый планктонной пищевой сетью в форме РОВ, усваивается гетеротрофными бактериями, которые выедаются простейшими. Экологическая роль бактерий заключается в том, что они включают РОВ в свою биомассу (действуют как трофическое звено) или минерализуют их до неорганических соединений (траты на дыхание) (Ducklow, 1983). Эти работы заложили основу для исследований трофодинамики водоемов, связывающих микробные процессы с потоками вещества и энергии в пищевых сетях.

Распространение и динамика бактериопланктона изучались в морских и пресноводных экосистемах, расположенных во всех климатических зонах по всему земному шару. Количество и продукция водных бактерий варьируют в широких пределах, положительно коррелируют с биомассой и продукцией фитопланктона (Cole et al., 1988) и, как правило, возрастают с увеличением уровня трофии вод (табл. 2.1 и 2.2).

В ряде озер разного трофического статуса в диапазоне от ультраолиготрофных до эвтрофных, расположенных на территории США, концентрация хлорофилла «а» на различных глубинах водной толщи которых составила в апреле–августе в

среднем 0.7–9.9 мкг/л, численность бактериопланктона находилась в пределах $(0.5–50) \times 10^6$ (в среднем 10^7) кл/мл. Его продукция изменялась от 0.4 до 85 (в среднем 13.4) мг С/(м³ × сут) и оказалась в среднем в 1.6 раза выше в анаэробных слоях воды, чем в аэробных. Хотя бактерии растут медленнее в холодных придонных анаэробных водах по сравнению с более теплыми поверхностными горизонтами, но их биомасса здесь больше (Cole, Pace, 1995).

Таблица 2.1. Численность (N), биомасса (B) и продукция (P) бактериопланктона в озерах и водохранилищах разного трофического статуса и водотоках

Водный объект (страна)	N, 10 ⁶ кл/мл	B, мг С/м ³	P, мг С/ (м ³ × сут)	Литературный источник
Ультраолиготрофные				
2 озера (Антарктида)	0.11-0.48	1-8	0-0.48	Laybourn-Parry et al., 2004
оз. Гутierrez (Аргентина)	0.59-0.68	-	1.68-2.4	Bertoni et al., 2008
Олиготрофные				
оз. Байкал (Россия)	1.0-4.3	-	4.2	Nakano et al., 2003
	0.5-1.4	5.9-21.2	0.3-1.4	Straskrabova et al., 2005
оз. Лох-Несс (Великобритания)	-	11-39	0-46.2	Laybourn-Parry, Walton, 1998
оз. Штехлин (Германия)	1	26	5.3	Furtado et al., 2001
оз. Верхнее (США)	0.57-1	-	0.12-1.06	Heath, Munawar, 2004
Олигомезотрофные				
оз. Пааярви (Финляндия)	2.13-3.15	13.6-19.9	6.9	Tulonen et al., 2000
вдхр. Сеп (Франция)	0.45-8.3 (2.4±1.5)	6.1-235.4 40.0±29.6	0.24-48 (16.3±6.2)	Jugnia et al., 2007
оз. Магиоре (Италия)	3.1-6.7	-	3.4-6.7	Bertoni et al., 2008
Мезотрофные				
оз. Угий (Монголия)	3.88-6.17	96-191	33-51	Копылов и др., 2009
оз. Констанцкое (Германия)	3.18±1.84	-	5.14±4.68	Simon et al., 1998
оз. Кук (Польша)	11.5±5.7	400±200	64.8±14.4	Chrost et al., 2009
вдхр. Парелууп (Франция)	2.3-4.6	37-68	< 0.7-18	Lavandier, 1990

Таблица 2.1. (продолжение)

Водный объект (страна)	N, 10 ⁶ кл/мл	B, мг C/м ³	P, мг C/ (м ³ × сут)	Литературный источник
Мезозвтрофные				
оз. Ши́ра (Россия)	3.3-16.2	134-437	22-245	Kopylov et al., 2002a, b
оз. Бива (Япония)	1-7	-	67-792 (378)	Gurung et al., 2001; 2002
вдхр. Римов (Чехия)	3.4-4.1	75-100	40-60	Simek et al., 2001
вдхр. Рыбинское (Россия)	3.8-14.9 (7.0±2.2)	92-860 331±20.4	51-80 (66±9)	Копылов, Косо- лапов, 2008
Эвтрофные				
вдхр. Ивановское (Россия)	3.2-13.2 (6.16±1.9)	123-252 (144±25)	39-80 (60±3)	Копылов, Косо- лапов, 2008
оз. Дагов (Германия)	2.2	70.2	54.8	Furtado et al., 2001
старичное озеро р. Дунай (Австрия)	2.7-6.4 (4.3±0.9)	38.4-147 88.5±22.4	0.72-178 (58±45)	Wieltschnig et al., 2001
оз. Холотлан (Никарагуа)	7-30	240-930	62-200	Erikson et al., 1999
Гипертрофные				
оз. Неро (Россия)	4.0-13.7 (8.1)	127-305 (193)	50-266 (135)	Косолапов и др., 2008
оз. Орог (Монголия)	33.2	1054	567	Копылов и др., 2009
оз. Родо (Уругвай)	1.5-20 (6.9)	80.2-443	72-1071 (587)	Sommaruga, Psenner, 1995
Содовые озера (Австрия)	9.6-500	-	4080- 22200	Kirschner et al., 2002
Водотоки				
Темноводные река и ручей (США)	-	31-1142	0.48-58.03	Edwards, Meyer, 1986
р. Шпрее (Герма- ния)	4.0-7.8	-	20.6-93.6	Fischer, Pusch, 2001
4 равнинных реки бассейна р. Ориноко (Венесуэла)	0.4-1.1	-	0.72-12.96	Castillo et al., 2004
р. Дунай	0.8-5.1		4.8-35.0 (10.6)	Velimirov et al., 2011
р. Варнов (Герма- ния)	7.8-71.4		4.8-348	Warkentin et al., 2011

В водной толще непрерывно происходят множество физических, химических и биотических процессов, которые постоянно взаимодействуют друг с другом и определяют ее пространственную гетерогенность. Определяющее влияние на распреде-

ление и активность бактерий оказывают температурная стратификация, турбулентное перемешивание, проникновение света, а также выедание бактерий консументами.

Таблица 2.2. Численность (N), биомасса (B) и продукция (P) бактериопланктона в морских экосистемах

Водный объект	N, 10 ⁶ кл/мл	B, мг C/м ³	P, мг C/ (м ³ × сут)	Литературный источник
Прибрежные воды				
Бухта Кратерная (Россия)	0.21- 0.71	-	0.8-19.3	Харламенко, 1989
Фьорд (Канада)	0.28- 2.07	1.9-18.5	0-36.9	Albright, McCrae, 1987
Залив Прюдс (Антарктика)	0.2-0.8	13-64	8-14	Leakey et al., 1996
Южно-Китайское море у побережья Малазии	0.1-97.5	-	4.1-1696	Lee, Bong, 2008
Эстуарий р. Эльбы (Германия)	1.8-4.8	32-127	14.4- 110.4	Karrasch et al., 2003
эстуарий р. Делавэр (США)	0.65- 12.7	-	4.8-38	Kirchman, Hoch, 1988
эстуарий р. Кананейя (Бразилия)	0.2-3.8	5-92	111-216	Barrera-Alba et al., 2009
Лагуна (Бразилия)	1.3	48.1	1.22	Furtado et al., 2001
Эпипелагаль морей и океанов				
Внутренние моря				
Черное море	0.2-1.5	4.4-48.2	0.8-38.4	Сажин, Копылов, 1989
Черное море открытая часть	0.5-1	20-30	5-15	Sorokin et al., 1995
мелководная северо- восточная часть	2-3	37-124	11-56	
Балтийское море	0.5-5.7	4.18-86.2	0.09-6.13	Heinänen, 1991
Средиземное море	-	10-16	0.3-4.0	Conan et al., 1999
Красное море	0.05- 1.28	-	0.022-1.36	Grossart, Simon, 2002
Атлантический океан				
Северная часть	0.21- 0.45	-	0.072- 0.36	Reinthal et al., 2006
Юго-западная часть	0.37- 5.53 (2.65)	-	0.06-4.11 (0.36)	Andrade et al., 2004
у Пиренейского п/о	0.14- 2.66	0.91- 22.20	0.02-3.52	Barbosa et al., 2001

Таблица 2.2. (продолжение)

Водный объект	N, 10 ⁶ кл/мл	B, мг C/м ³	P, мг C/ (м ³ × сут)	Литературный источник
Тихий океан				
Субантарктическая часть	0.19-1.20	11.1-37.3	1.4-8.6	Сажин, Копылов, 1988
Субтропическая часть	0.20-0.89	9.4-10.6	1.6-2.7	Сажин, Копылов, 1988
Субарктическая часть	-	5-25	0.2-15	Kirchman et al., 1993
Экваториальная часть	0.3-0.9	4.8-15.6	0.1-3.4	Ducklow et al., 1995
Восточно-Китайское море	-	6.9±3.8	1.0±0.5	Chen et al., 2003
олиготрофные районы	-	23.4±28.4	4.9±6.8	
мезотрофные районы				
Индийский океан				
Экваториальная часть	0.02-0.2 (0.05)	-	0.004-1.79 (0.35)	Fernandes et al., 2008
Аравийское море	0.13-1.5	-	8-40	Ramaiah et al., 1996
Бенгальский залив	0.07-1.89	-	0.1-49	Fernandes et al., 2008a
Северный Ледовитый океан				
Канадский сектор	0.045-0.24	-	0.003-0.191	Pomeroy et al., 1990
Чукотское море	0.21-2.1	--	0.15-17	Steward et al., 1996
Баренцево море	0.08-0.91	1.5-18.1	1.5-16	Sturluson et al., 2008
Норвежское море	0.68-1.33	-	0.94-3.98	Cuevas et al., 2011
Антарктика				
Сектор Тихого океана	0.20-0.35	-	0.62-4.1	Hanson et al., 1983
Море Росса	0.09-5	0.42-4.08	0.021-0.56	Ducklow et al., 2001
Море Уэдделла	0.1-2.8	0.2-97	0.24-9.6	Grossman, Dieckman, 1994

В толще воды одновременно находится огромное количество разнообразных микрообитаний, характеризующихся своим световым, температурным и кислородным режимами, уровнем концентрации субстратов и биогенных элементов. Вследствие этого наблюдается значительная мозаичность в распределении

бактериопланктона как в микро- (на расстоянии мм-см), так и в мезомасштабе (м) (Palmer et al., 1976).

При определении прямыми микроскопическими методами общего количества бактерий в водоемах наряду с активными бактериями учитываются покоящиеся, ослабленные, поврежденные и мертвые клетки, которые могут составлять значительную часть сообщества. Доля активных клеток в бактериопланктоне в зависимости от используемого метода и водоема варьирует в широких пределах: от нескольких до почти 100%. В большинстве водоемов активные клетки составляют не более 20% общего количества бактериопланктона, определяемого с помощью стандартного метода эпифлуоресцентной микроскопии (Dufour et al., 1990; Dufour, Colon, 1992; Del Giorgio, Scarborough, 1995; Jepras et al., 1995; Karner, Fuhrman, 1997; Sherr et al., 1998). Природное сообщество состоит из бактерий, находящихся в различных физиологических состояниях: активнорастущих бактерий, которые вносят основной вклад в продукцию и метаболизм всего сообщества; активных, но не размножающихся клеток; и покоящихся клеток (Lebaron et al., 2001). Некоторые рода бактерий способны формировать споры и цисты, однако остальные бактерии, также могут формировать медленно растущие или дремлющие формы, устойчивые к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды (Balaban et al., 2004). Покоящиеся клетки могут переходить в активное состояние при улучшении условий окружающей среды, например, при повышении температуры до оптимальных значений, при локальном поступлении субстратов, выделяемых фитопланктоном, или соединений биогенных элементов, образующихся в процессе питания протозойного и метазойного планктона, вирусного лизиса или фотолиза (Larsson, Hagstrom, 1979; Cole et al., 1982; Hygum et al., 1997; Maurin et al., 1997; Jugnia et al., 2000; Berman et al., 2001).

Низкие величины численности активных бактерий, полученные при исследовании водоемов, позволяют предположить, что либо используемые для их определения методы малоэффективны, либо большинство бактерий, действительно, находится в состоянии покоя, и имеет низкий уровень клеточной активности (Smith, Del Giorgio, 2003). Гипотеза о низкой активности водных бактерий была выдвинута более 30 лет назад. Согласно этой ги-

потезе бактерии существуют в условиях постоянного дефицита субстратов и биогенных элементов, и поэтому большая их часть неактивна. Бактерии находятся в особом состоянии «голодания – выживания» (starvation – survival state), которое необходимо для их существования в непрерывно изменяющихся условиях окружающей среды (Stevenson, 1978; Morita, 1982, 1997; Kielleberg et al., 1993).

Численность активных водных бактерий в значительной степени зависит от метода, который использовался для ее определения. Для учета активных или жизнеспособных бактерий были предложены разнообразные методологические подходы, и результаты этих исследований иногда трудно сравнивать между собой, поскольку эти методы имеют разную чувствительность и выявляют различные аспекты клеточной активности (активность системы транспорта электронов, способность к поглощению субстратов, рост, деление и т.д.). Маловероятно, что существует единственный критерий, который можно использовать для выявления активной части бактериопланктона (Berman et al., 2001).

Бактерии находятся в толще воды в виде одиночных клеток или в агрегированном состоянии. Обычно в бактериопланктоне доминируют одиночные клетки (Alldredge, Gotschalk, 1990; Turley, Stutt, 2000), но в некоторых водоемах роль бактерий, прикрепленных к органическим и минеральным взвешенным частицам, может быть значительной (Crump et al., 1998). Проведенные исследования выявили различия в морфологии, активности и таксономическом составе одиночных и прикрепленных бактерий. Детрит, клетки фитопланктона, беспозвоночные животные представляют собой микрообитания, содержащие высокие концентрации органических веществ, соединений азота и фосфора, а также служат субстратом для прикрепления бактерий. Из-за того, что среда обитания агрегированных бактерий богаче, они обычно крупнее и активнее одиночных бактерий, обладают более высокой скоростью роста. В результате деятельности гидролаз прикрепленных бактерий взвешенные органические вещества переходят в растворимую форму и выделяются в окружающую водную среду, где усваиваются одиночными бактериями. Одиночные планктонные бактериальные клетки адаптированы к жизни в условиях дефицита субстратов и биогенных элементов и, как правило, имеют более медленные темпы развития. Они

являются основными пищевыми объектами для простейших, в то время как агрегированные могут непосредственно использоваться в пищу многоклеточным зоопланктоном (Simon et al., 2002). С помощью молекулярных методов было показано, что видовой состав одиночных и ассоциированных с частицами взвеси бактерий существенно различается (Crump et al., 1999; DeLong et al., 1993). Все это свидетельствует о том, что функции этих двух групп бактерий в водных экосистемах также различны (Kato, 1996; Miki, Yamamura, 2005).

Традиционно основной функцией гетеротрофных бактерий в водоемах считалась минерализация органических веществ до CO_2 , в процессе которой происходит выделение неорганических соединений азота и фосфора, поддерживающих фотосинтез фитопланктона. Разложение органических веществ бактериями — это фундаментальный процесс в круговороте углерода, который влияет на структурно-функциональную организацию планктонного сообщества, его видовое разнообразие, продуктивность и стабильность (Krumins et al., 2006). Одной из основных причин доминирующей роли бактерий в деструкции органических веществ являются их маленькие размеры, а точнее, большее по сравнению с другими гидробионтами отношение площади поверхности к объему их клеток. Расчеты показывают, что в фотической зоне водоемов более 80% площади поверхности всех планктонных организмов приходится на гетеротрофных и автотрофных бактерий (Pomeroy et al., 2007). Этот параметр напрямую связан с интенсивностью метаболизма, поэтому понятно, насколько важна роль бактерий в функционировании водных экосистем. Хотя водные бактерии имеют маленькие размеры, каждая их клетка содержит, по крайней мере, 12 фг С (Fukuda et al., 1998), и благодаря высокой численности их биомасса может также достигать высоких значений. В некоторых водоемах, особенно олиготрофных, она может быть сопоставима и даже превышать биомассу фитопланктона.

Большинство бактерий размножается бинарным делением, и обладает высокими скоростями роста и размножения. В лабораторных условиях время генерации чистых культур гетеротрофных бактерий составляет около 30 мин. В природных водоемах размножение бактерий происходит, конечно, более медленными темпами. В большинстве водных экосистем в летний

период время удвоения численности бактериопланктона варьирует в пределах $0.1\text{--}2\text{ сут}^{-1}$ (Kirchman et al., 1995; Rich et al., 1998). Скорость роста бактериопланктона отражает интенсивность потока органических веществ и является индикатором трофического статуса вод (Billen et al., 1990). Высокие скорости роста гетеротрофных бактерий компенсируются их выеданием протистами и зоопланктоном, а также вирусным лизисом. Бактериопланктон является наиболее стабильным компонентом планктонного сообщества: диапазон сезонных колебаний его численности и биомассы меньше, чем у других гидробионтов. Количество бактериопланктона, несмотря на значительные вариации физических и химических факторов окружающей среды, колеблется в большинстве водоемов в пределах $10^5\text{--}10^7$ кл/мл. Это свидетельствует о строгой регуляции бактерий консументами и вирусами (Carblancq, 1990; Suttle, 1994).

Органические субстраты, потребляемые гетеротрофными бактериями, расходуются на их рост (продукцию) и дыхание. Эффективность роста бактериопланктона — это выраженная в процентах доля ассимилированного углерода, которая идет на прирост биомассы, т.е. коэффициент K_2 , обычно находится в пределах 10–40%. Это означает, что остальные 60–90% расходуется на дыхание бактерий (Del Giorgio, Cole, 1998; Reinthaler, Herndl, 2005; Alonso-Saez et al., 2007). В некоторых водоемах эффективность роста бактериопланктона выходит за пределы этого диапазона. Например, в Мексиканском заливе она составляла 26–55% (Biddanda et al., 1994), а в толще воды северной части Атлантического океана на глубинах 1200–4000 м — только 2% (Reinthaler et al., 2006). В эстуарии реки на атлантическом побережье США этот параметр испытывал существенные сезонные колебания, составляя летом меньше 20%, а зимой больше 50% (Apple et al., 2006).

Эффективность роста бактерий возрастает с увеличением продуктивности экосистемы, и низкие значения этого показателя характерны для олиготрофных вод (Del Giorgio, Cole, 1998; Biddanda et al., 2001). Однако, по-видимому, высокая эффективность роста в эвтрофных водах связана в первую очередь не с количеством, а с качеством РОВ (Eiler et al., 2003). От химического состава РОВ в значительной степени зависит, действуют ли бактерии преимущественно как реминерализаторы или про-

дукценты. Когда бактерии в качестве субстратов используют легкоокисляемые соединения, скорость потребления ими субстратов высока, так же как высока скорость их роста и размножения, траты же на дыхание минимальны. При росте бактерий на трудноразлагаемых веществах большая часть углерода расходуется на дыхание и меньшая на рост и продукцию бактерий, что снижает эффективность их роста. Автохтонные растворимые органические вещества более доступны и поэтому при их использовании бактерии дают больший прирост биомассы, чем при использовании аллохтонных субстратов. Углерод последних расходуется в основном на дыхание бактериопланктона и не поступает на высшие уровни трофических сетей даже в гетеротрофных экосистемах, основанных на бактериальном потреблении терригенного материала.

Широкий диапазон колебаний значений эффективности роста свидетельствует о том, что продукция и дыхание бактериопланктона не всегда тесно связаны друг с другом (Del Giorgio, Cole, 1998), хотя в целом интенсивность обоих процессов выше в продуктивных экосистемах (Paerl et al., 2003; Apple et al., 2004). Дыхание бактерий составляет значительную часть общего дыхания морского и пресноводного планктона. Бактерии отвечают за потребление большей части кислорода планктонным сообществом олиготрофных экосистем, делая многие из них гетеротрофными (Del Giorgio, Peters, 1994; Del Giorgio, Duarte, 2002).

В эвтрофной реке (Германия), характеризующейся высокой численностью и продукцией бактерий, потребление кислорода планктонным сообществом в течение вегетационного сезона происходило со скоростью $0.7\text{--}15.6\text{ мкмоль O}_2/(\text{л} \times \text{ч})$, причем вклад бактерий в этот процесс варьировал по сезонам от 10 до 100%. Эффективность роста бактериопланктона составляла 2–28% (Warkentin et al., 2007, 2011). В двух эвтрофных озерах (Дания) вклад бактерий в суммарное дыхание планктона составлял около 50%. Наибольший вклад бактерий наблюдался в периоды уменьшения биомассы фитопланктона. Эффективность роста бактерий изменялась в пределах 9–66% и составляла в среднем в обоих озерах 29% (Schwaerter et al., 1988). В эстуарии р. Делавар (США) дыхание гетеротрофных бактерий составляло в среднем 57% суммарного дыхания планктонного сообщества, отношение

их продукции к первичной продукции фитопланктона в среднем 0.8, а эффективность роста бактерий — 30%. Эти параметры испытывали значительные пространственные и сезонные колебания (Preen, Kirchman, 2004). Суммарный вклад бактерий и протистов в дыхание планктонного сообщества на мезотрофном и олиготрофном участках шельфовой зоны Восточно-Китайского моря составлял 72 и 85% соответственно. Биомасса и продукция бактериопланктона были значительно выше в мезотрофном районе по сравнению с олиготрофным. Низкое отношение первичной продукции фитопланктона к дыханию планктона (0.33 ± 0.30) свидетельствовало о том, что в период проведения исследований (осенью) экосистема находилась в гетеротрофной фазе (Chen et al., 2003).

Поскольку гетеротрофные бактерии расходуют существенную часть углерода потребленных субстратов на дыхание, этот процесс очень важно учитывать при составлении баланса углерода водных экосистем, который необходим для оценки экспорта ОВ из водных экосистем, его накопления в донных отложениях и обогащения атмосферы CO_2 (Cole, Caraco, 1998). В настоящее время ведется оживленная дискуссия о роли планктона, в первую очередь, планктона мирового океана, в глобальном круговороте углерода. Пока не совсем ясно, является ли планктон в большей степени источником CO_2 , образуемого при его дыхании, или же основная часть углерода накапливается биомассой бактерий и удерживается в трофических сетях (Del Giorgio et al., 1997; Williams, 1998; Del Giorgio, Duarte, 2002). Наблюдаемые в последнее время изменения климата приводят к возрастанию температуры поверхностных вод, что оказывает прямое положительное влияние на метаболические процессы. Можно предполагать, что дальнейшее увеличение температуры приведет к уменьшению эффективности роста бактерий, т.е. большая часть углерода потребленных субстратов будет расходоваться не на продукцию, а на дыхание, в результате чего будет выделяться больше CO_2 , что не будет уравниваться его фиксацией.

Взаимодействия бактерио- и фитопланктона сложны и разнообразны (Bratbak, Thingstad, 1985). Сопоставление величин гетеротрофной бактериальной продукции и первичной продукции фитопланктона позволяет оценить силу связи этих парамет-

ров. Продукция бактериопланктона в открытых районах морей и океанов составляет обычно 10–25% первичной продукции планктона — основного источника субстратов в этих экосистемах (Ducklow, 1983). Анализ результатов многочисленных исследований морских и пресных водоемов выявил, что продукция бактериопланктона составляет в среднем 30% годовой продукции фитопланктона (Cole et al., 1988), хотя в некоторых водоемах бактериопланктон потребляет большую часть (40–60%) первичной продукции (White et al., 1991; Ducklow, Carlson, 1992). В реках, эстуариях и других водных экосистемах, в функционировании которых важную роль играет поступление аллохтонного материала, продукция гетеротрофного бактериопланктона может превышать первичную продукцию фитопланктона (Findlay et al., 1991). Доля первичной продукции, используемой бактериями для своего роста, заметно изменяется в течение года, резко возрастая в периоды отмирания фитопланктона (Pomeroy, Deibel, 1986; Cole et al., 1988). Однако в большинстве водоемов продукция гетеротрофного бактериопланктона обеспечивается в основном субстратами, которые образуются фитопланктоном, а аллохтонные вещества являются лишь дополнительным источником субстратов (Coveney, Wetzel, 1995). Анализ результатов, полученных при исследовании морских и пресноводных экосистем, установил тесную связь количества бактериопланктона с количеством фитопланктона и содержанием хлорофилла «а», а также гетеротрофной бактериальной продукции с первичной продукцией фитопланктона (Bird, Kalff, 1984; Cole et al., 1988). Учитывая, что в результате продукции фитопланктона образуется более половины органического вещества на нашей планете (Field et al., 1998), можно приблизительно оценить масштабы глобальной продукции бактериопланктона.

Фитопланктон в процессе своей жизнедеятельности выделяет в растворимой форме значительную часть органических веществ, синтезированных в процессе фотосинтеза. Эти, в основном, легкоокисляемые соединения активно используются бактериями (Cole et al., 1982; Jensen, 1983; Obernosterer, Herndle, 1995). Модельный анализ большого количества данных, полученных в морских и пресноводных экосистемах, показал, что внеклеточные выделения составляют в среднем 13% фотосинтетической фиксации фитопланктона. Эти выделения обеспечи-

вают менее половины углерода, необходимого для роста бактериопланктона в большинстве экосистем (Baines, Pace, 1991).

Кроме прижизненных выделений фитопланктона, запасы РОВ пополняются также за счет продуктов разложения отмерших гидробионтов; веществ, поступающих в водоем с водосборной площади и из атмосферы; соединений, образующихся в процессе питания протозойного и метазойного зоопланктона, а также вирусного лизиса (Lampert, 1978; Wilhelm, Suttle, 1999; Vargas et al., 2007).

Исследования разнотипных водоемов не выявили зависимости отношения гетеротрофной бактериальной продукции к первичной продукции фитопланктона с уровнем трофии вод. Отношение же биомасс бактерио- и фитопланктона выше в олиготрофных водоемах по сравнению с эвтрофными. Это объясняется тем, что с увеличением трофического статуса биомасса бактерий возрастает более медленными темпами, чем биомасса фитопланктона (Cole et al., 1988; Simon et al., 1992; Del Giorgio, Gasol, 1995; Bird, Karl, 1999).

Кроме растворимых органических веществ, продукция бактериопланктона поддерживается также за счет взвешенных веществ, за которые бактерии способны эффективно конкурировать с детритофагами. Но бактерии — это осмотрофы, способные потреблять органические вещества и неорганические соединения только в растворенном виде. Они не могут непосредственно использовать взвешенные вещества для своего роста. Эти вещества должны быть предварительно переведены в растворимую форму, что требует энергетических затрат. В толще океанических вод бактерии потребляют более 80% оседающих детритных частиц, которые вначале с помощью внеклеточных бактериальных гидролаз переводятся в растворимое состояние, а затем усваиваются бактериями (Cho, Azam, 1988; Smith et al., 1992). Аллохтонный детрит, поступающий с водосборной площади, является особенно важным источником субстратов для бактерий в экосистемах рек и эстуариев (Wallace et al., 1999; McCallister et al., 2004; Sobczak et al., 2005).

В водоемах содержится громадное количество разнообразных органических соединений: от простых молекул до сложных полимеров, коллоидов и скоплений мертвого органического материала — так называемого «морского и озерного снега» (Simon

et al., 2002). Бактериальные экзоферменты способны разлагать до простых молекул многие из этих соединений, в т.ч. такие устойчивые как целлюлоза, лигнин, хитин, битумы и другие. Однако небольшая часть органических веществ, растворенных в природных водах, устойчива к действию бактерий. Возраст некоторых из них может достигать нескольких тысяч лет (Azam et al., 1990).

Анализ большого количества водоемов выявил, что лабильная фракция занимает только 10–30% суммарного РОВ, а остальную часть составляют устойчивые соединения (Munster, 1993). Наиболее важными компонентами лабильного РОВ являются свободные и связанные аминокислоты и углеводы. Гуминовые вещества, составляющие основную часть РОВ в большинстве природных вод, относительно устойчивы к бактериальному разложению (Geller, 1983; Thurman, 1985).

Бактериальному разложению устойчивого РОВ способствует солнечная радиация, и, прежде всего, ультрафиолетовые лучи (УФ) (Geller, 1986; Bertilsson, Tranvik, 2000). В результате фотоллиза органические вещества, устойчивые к биodeградации в почвах из-за отсутствия света, разлагаются при поступлении в водоемы. Однако УФ радиация не только стимулирует бактерий, делая органические субстраты более доступными, но и ингибирует их рост (Karentz et al., 1994; Lindell et al., 1996). Вследствие этого пик бактериальной активности часто наблюдается не у поверхности, а в подповерхностных горизонтах водной толщи (Herndl et al., 1993; Lindell et al., 1996).

Отношение углерода к азоту и фосфору в клетках гетеротрофных бактерий ниже, чем у других организмов планктона (Lee, Fuhrman 1987), но поскольку бактериальная биомасса составляет значительную часть суммарной биомассы планктона, она содержит огромные запасы биогенных элементов (Nagata, 1986; Vadstein et al., 1988). Бактериопланктон представляет собой важный резервуар углерода для консументов и биогенных элементов для первичных продуцентов. Последние в процессе фотосинтеза используют растворимые неорганические соединения азота и фосфора, выделяющиеся в окружающую среду при выедании бактерий простистами и зоопланктоном и их лизисе вирусами.

Гетеротрофный бактериопланктон не только снабжает фитопланктон биогенными элементами, выделяющимися в процессе минерализации органических веществ, но и активно конкурирует с ним за эти элементы. Особенно остро эта конкуренция проявляется в условиях дефицита биогенных элементов в олиготрофных экосистемах. Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот и многих промежуточных продуктов метаболизма, азот — это важный компонент нуклеиновых кислот и аминокислот, поэтому эти элементы необходимы для существования всех форм жизни. Поскольку бактерии обладают большим сродством к нитратам, фосфатам и другим неорганическим соединениям азота и фосфора, они имеют конкурентное преимущество перед водорослями. Однако бактерии не только конкурируют за азот и фосфор с фитопланктоном, но одновременно зависят от него как главного поставщика органических субстратов (Bratbak, Thingstad, 1985).

Проведенные в последние три десятилетия многочисленные исследования разнотипных водоемов убедительно доказали, что гетеротрофные бактерии являются важным компонентом планктонных трофических сетей. Эта мысль впервые была высказана Л. Помером (Pomeroy, 1974) и получила дальнейшее развитие в работах других исследователей (Williams, 1981; Azam et al., 1983). До этого времени роль бактерий и простейших в трофодинамике водных экосистем игнорировались. Считалось, что низшим уровнем в планктонных пищевых сетях является фитопланктон, создающий свою биомассу за счет ассимиляции CO_2 и используемый в пищу зоопланктоном, который, в свою очередь, выедается молодью рыб. В процессе питания зоопланктона происходит выделение биогенных элементов, необходимых для фотосинтеза фитопланктона. С появлением новых методов, прежде всего, с применением эпифлуоресцентной микроскопии и радиоактивного тимидина для определения численности, биомассы и продукции бактерий, стало очевидным, что гетеротрофные бактерии и простейшие играют ключевые роли в трофических взаимодействиях планктонных организмов и круговоротах биогенных элементов в водных экосистемах. С этого времени исследования микробных трофических сетей стали главным направлением гидробиологии в последние два

десятилетия прошлого века (Williams, 1981; Azam et al., 1983; Ducklow, 1983; Cole et al., 1988).

Необходимо сказать, что советские ученые задолго до своих зарубежных коллег определяли количество и продукцию гетеротрофных водных бактерий прямым методом световой микроскопии с использованием мембранных фильтров и красителя эритрозина (Разумов, 1932; Иванов, 1955). Результаты, полученные при исследовании разнотипных водоемов, позволили уже в 1960-е гг. сформировать близкие к современным представления о роли бактерий в трофодинамике морских и пресноводных экосистем (Сорокин, 1967; Кузнецов, 1970).

Согласно модели функционирования микробных планктонных пищевых сетей, разработанной в начале 1980-х годов ведущими морскими экологами, и названной ими микробной «петлей» (Azam et al., 1983), гетеротрофные бактерии усваивают растворимые органические вещества, выделяемые фитопланктоном, и, тем самым, переводят их во взвешенную форму. Главными потребителями бактерий являются фаготрофные жгутиконосцы и инфузории, которые, в свою очередь, выедаются метазойным планктоном. В процессе питания протистов и зоопланктона в водную толщу выделяются соединения биогенных элементов, которые остаются в фотической зоне и ассимилируются фитопланктоном. Значительное влияние на процессы, происходящие в микробных пищевых сетях, оказывают вирусы, лизирующие бактерии и водорослей, и переводящие, тем самым, углерод в форму легкоокисляемых растворимых органических соединений, в которой он вновь усваивается бактериями (Fuhrman, 1999). Микробная «петля» является важным направлением, по которому осуществляются потоки вещества и энергии в планктонных пищевых сетях (Azam et al., 1990).

Микробная пищевая сеть и линейная пастбищная цепь взаимодействуют друг с другом при выедании бактерий и простейших метазойным планктоном (Carrick et al., 1991; Vaque et al., 1992; Sanders, Wickham, 1993; Porter, 1996). В бактериопланктоне большинства водоемов доминируют мелкие одиночные клетки (Ferguson, Rublee, 1976), которые не могут использоваться в пищу большей частью многоклеточного планктона, хотя некоторые организмы зоопланктона, такие как коловратки и ветвистоусые рачки, а также моллюски могут питаться оди-

ночными бактериями (Gude, 1988; Jürgens, 2007). В результате этого углерод бактериальных клеток поступает на высшие трофические уровни без участия простейших.

Исследования водоемов разного трофического статуса выявили, что структура планктонных трофических сетей в них отличается (Azam et al., 1990). В олиготрофных водах биомасса бактериопланктона обычно эквивалентна или превышает биомассу фитопланктона, в эвтрофных основной вклад в формирование биомассы вносит фитопланктон. С понижением трофического статуса водоемов отношение биомасс бактерио- и фитопланктона резко возрастает. Среди пищевых объектов зоопланктона в олиготрофных водах значительное место занимают бактерии, а в эвтрофных зоопланктон питается, в основном, фитопланктоном. Соответственно, доминирующими консументами в олиготрофных водоемах являются простейшие, а в эвтрофных — метазойный планктон. В олиготрофных водах важную роль играют микробные пищевые сети (Simon et al., 1992a).

Согласно современным представлениям, первыми живыми существами на нашей планете были одноклеточные прокариотные клетки, вероятно, похожие на современных бактерий и архей. Они появились около 3.9 млрд. лет назад. В тот период микробные сообщества, состоящие из бактерий и архей, существовали за счет фототрофной или хемотрофной ассимиляции диоксида углерода. Появившиеся позже эукариотные микроорганизмы встраивались в эти прокариотные сообщества, при этом происходило увеличение количества уровней в трофических сетях, усложнение системы и уменьшение эффективности переноса углерода и энергии. Важно подчеркнуть, что бактерии могут без участия других организмов создавать и поддерживать устойчивую экосистему.

Хотя морские и пресноводные экосистемы существенно различаются по физическим, химическим и биологическим характеристикам, их микробные пищевые сети имеют много общих черт (Hobbie, 1988, 1994). Континентальные водоемы — это более закрытые системы, в которых движение воды менее выражено, а поступление аллохтонных веществ имеет большее значение по сравнению с открытыми районами морей и океанов. Не смотря на различия видового состава фитопланктона, его функции в пресноводных и морских экосистемах одинаковы

(Kilham, Hecky, 1988; Baines, Pace, 1991). Видовое разнообразие морского зоопланктона значительно выше, чем пресноводного. Среди морских ракообразных доминируют веслоногие, а среди пресноводных — ветвистоусые (Lehman, 1988). В пресноводных экосистемах в значительных количествах присутствуют крупные зоопланктеры-фильтраторы из рода *Daphnia*, которые часто подавляют развитие микробных пищевых сетей, выедая гетеротрофный и фототрофный нано- и пикопланктон (Gude, 1988; Pace et al., 1990; Jurgens, 1994). Морской и пресноводный бактериопланктон также выполняет сходные экологические роли, хотя имеются структурные и физиологические отличия (Hobbie, 1988). В пресных водах по сравнению с морскими, как правило, выше соотношение биомасс бактерио- и фитопланктона (Simon et al., 1992).

В эвтрофных пресных и морских водоемах биомасса гетеротрофных бактерий составляет от 3 до 20% суммарной биомассы планктона (Pedros-Alio, Brock 1982; Riemann, 1983; Simon et al., 1992a; Gasol et al., 1997). В мезо- и олиготрофных экосистемах доля бактерий выше, и их биомасса может превышать биомассу фитопланктона (Simon, Tilzer, 1987; Fuhrman et al., 1989; Cho, Azam, 1988; 1990). Вследствие этого бактерии играют важную роль в рассеивании света, особенно в олиго- и мезотрофных водах океанов и крупных озер, что влияет на фотосинтез фитопланктона (Morel, Ahn, 1990; Stramski, Kiefer, 1990).

Выделяют два основных механизма, регулирующих бактериопланктон: контроль «сверху» со стороны бактериотрофных организмов, и контроль «снизу», т.е. ресурсами — запасами органических субстратов и соединений биогенных элементов. На развитие бактерий существенное влияние оказывают также вирусы и температура (Ducklow, 1992; Del Giorgio et al., 1996; Pace, Cole, 1996; Thingstad, Lignell, 1997; Gasol, Duarte, 2000; Weinbauer, 2004).

Протозойный и метазойный планктон регулирует численность, продукцию и формирует структуру бактериопланктона (Langenheder, Jurgens, 2001; Jurgens, 2007). Во многих морских и пресных водоемах главными потребителями планктонных бактерий являются гетеротрофные нанофлагелляты, но степень их воздействия варьирует между водными экосистемами в широких пределах (Fenchel, 1982; Wikner, Hagström, 1988; Sherr et al.,

1989; Billen et al., 1990; Pace, Cole 1994; Dufour, Torretton, 1996; Langenheder, Jurgens, 2001). Представители другой группы протист — инфузории также играют важную роль в потреблении бактериопланктона (Sherr, Sherr, 1987; Simek et al., 1995). В некоторых водоемах миксотрофные флагеллаты могут выедать значительную часть бактериальной продукции (Unrein et al., 2007; Zubkov, Tarran, 2008). Бактерии могут составлять также существенную часть рациона многоклеточного зоопланктона: коловраток (Starkweather et al., 1979; Ooms-Wilms, 1997; Kim et al., 2000) и ракообразных (Porter et al., 1983; Gude, 1988; Wylie, Currie, 1991; Tang et al., 2010).

Сандерс с соавторами (Sanders et al., 1992) сравнили взаимоотношения между бактериопланктоном и гетеротрофным наупланктоном в высоко- и низкопродуктивных морских и пресноводных экосистемах и сделали вывод о том, что контроль «снизу» бактерий доминирует в олиготрофных водоемах, в то время как контроль «сверху» более важен в эвтрофных системах. Однако бактериотрофные организмы оказывают воздействие на бактериопланктон в водоемах разного трофического статуса, поддерживая его количество на относительно постоянном уровне (Ducklow, 2000).

У бактерий имеется ряд защитных механизмов, препятствующих их потреблению протистами и зоопланктоном (Jürgens, Gude, 1994; Jürgens, 2007). Бактерии обладают высокой фенотипической пластичностью и адаптируются к пищевому прессу со стороны простейших путем формирования резистентных морфотипов, таких как крупные агрегаты и нити (Gude, 1989; Jurgens, Gude 1994; Jurgens, Stolpe, 1995; Sommaruga, Psenner, 1995; Hahn et al., 1999; Less, Diehl, 2006). Вызванные консументами морфологические изменения бактериопланктона сопровождаются изменением его таксономического состава, выражающиеся в смене доминирующих в сообществе групп (Jurgens et al., 1999; Simek et al., 1999; Jürgens, Matz, 2002).

Важную роль в смертности и формировании структуры бактериопланктона играют вирусы (Suttle, 1994, 2007; Fuhrman, 1999; Tuomi, Kuuppo, 1999; Bettarel et al., 2003; Lymer et al., 2008). Поскольку взаимодействие бактериофага и хозяина высокоспецифично, вирусы, по-видимому, в большей степени влияют на таксономическую структуру бактериопланктона, чем кон-

тролируют его количество (Thingstad, Lignell, 1997). Прослеживается тенденция усиления регулирующей роли бактериофагов с возрастанием продуктивности водоемов (Guixa-Boixarey, 1996; Fischer, Velimirov, 2002; Bettarel et al., 2003).

Значение вирусов в смертности гетеротрофного бактериопланктона существенно варьирует, как в течение года, так и между водоемами: в некоторых экосистемах влияние вирусов не было выявлено, тогда как в других в определенные сезоны почти вся бактериальная продукция лизировалась вирусами. Столь широкий размах колебаний свидетельствует о динамичных взаимоотношениях между вирусами и их бактериальными хозяевами, а также о недостатках современных методов и подходов. Каждый из имеющихся на сегодняшний день методов, предложенных для определения вирусиндуцированной смертности бактерий, имеет свои ограничения, что препятствует адекватной количественной оценке роли вирусов в трофодинамике водных экосистем и биогеохимических круговоротах элементов. Однако проведенные исследования водоемов разного типа позволяют утверждать, что в большинстве из них вирусы лизируют в среднем от 10 до 20% продукции бактериопланктона. Например, летом в водохранилищах Волги средняя вирусиндуцированная смертность составляет 19–26% суточной бактериальной продукции (Копылов и др., 2011). Более высокая вирусиндуцированная смертность бактериопланктона наблюдается в анаэробных слоях водной толщи, гиперсоленых, полярных экосистемах (Simek et al., 2007; Colombet et al., 2009; Peduzzi, Luef, 2009; Jacquet et al., 2010).

На смертность бактерий от вирусов влияют физиологическое состояние бактерий, синергетические и (или) антагонистические взаимоотношения вирусов с бактериотрофными организмами, трофический статус, кислородный и температурный режимы водоема, уровень УФ радиации и др. Относительное значение этих факторов испытывает существенные пространственно-временные колебания. Важную роль играет также восприимчивость бактерий к вирусной инфекции. Соотношение в сообществе устойчивых и чувствительных бактерий очень вариабельно, что, вероятно, является одной из причин длительного сосуществования в природе вирусов и их хозяев. Пока мало что известно о механизмах и динамике устойчивости системы

«хозяин – вирус» (Middelboe, 2000; Suttle, 2005; Miki, Jacquet, 2008).

Поскольку вирусная инфекция обычно видо- и даже штаммоспецифична и зависит от концентрации хозяйских клеток, вирусный лизис должен ограничивать в большей степени развитие доминирующих бактерий и, следовательно, способствовать существованию бактериальных сообществ, обладающих высоким разнообразием. Современные концептуальные и математические модели предполагают, что вирусы в первую очередь влияют на победителя в конкурентной борьбе за ресурсы. Согласно этим моделям, как только какой-то вид микроорганизмов увеличивает свою численность и начинает доминировать, увеличивается и численность специфичных к нему вирусов, что приводит к возрастанию числа их контактов, и, как следствие, к возрастанию числа инфекций и лизису этого вида. Была предложена так называемая гипотеза «убивая победителя» (“killing the winner”) (Thingstad, 2000), согласно которой вирусы поддерживают высокое разнообразие своих бактериальных хозяев, контролируя рост доминирующих видов, которые интенсивно размножаются из-за преимуществ в потреблении субстратов и биогенных элементов. Это позволяет выживать микроорганизмам, менее приспособленным к конкурентной борьбе за ресурсы, но более устойчивым к вирусной инфекции. Гипотеза «убивая победителя» — это модель трофической сети, которая предполагает баланс между конкурентной и защитной стратегиями, когда развитие доминирующего вида бактерий — победителя в конкурентной борьбе за субстраты, контролируется вирусами. Эта гипотеза объясняет высокое видовое разнообразие микроорганизмов в природе и наблюдаемые изменения структуры их сообществ. Если эта гипотеза верна, то вирусы должны оказывать главное влияние на формирование разнообразия и биохимические функции микроорганизмов в природе. Однако существует и другая точка зрения: минорные группы бактерий также восприимчивы к действию вирусов, и их низкая численность может быть результатом вирусного лизиса, поэтому доминирующие виды бактерий наиболее устойчивы к вирусному лизису, а редкие виды, напротив, наиболее восприимчивы (Bouvier, Del Giorgio, 2007).

Рост гетеротрофных бактерий в водных экосистемах часто лимитирует тот биогенный элемент, по которому наблюдается наиболее резкое несоответствие между потребностью в нем и его доступностью. В зависимости от трофического статуса водоема и сезона года рост и продукцию бактериопланктона могут ограничивать органические субстраты, соединения азота, фосфора, железа и других элементов (Kirchman, 1990; Coveney, Wetzel, 1992; Morris, Lewis, 1992; Zweifel et al., 1993; Rivkin, Anderson, 1997; Church et al., 2000; Castillo et al., 2003; Hall, Cotner, 2007).

Лимитирование бактериального роста по углероду наблюдается в океанах и морях (Kirchman 1990; Kirchman, Rich, 1997), озерах (Kristiansen et al., 1992; Schweitzer, Simon, 1995) и реках (Benner et al., 1995; Foreman et al., 1998). Существенное влияние на бактериопланктон оказывает качественный состав (van Nannen et al., 1999; Crump et al., 2003) и количество органических веществ (Eiler et al., 2003). Развитие бактерий в водоемах часто лимитируется запасами растворимых органических веществ, выделяемых первичными продуцентами (Cole et al., 1982, 1988). Установлено, что в водоемах с преобладанием органических веществ автохтонного или аллохтонного происхождения формируются разные сообщества бактерий (Crump et al., 2003; Naukka et al., 2005; Newton et al., 2006).

Во многих морских и пресных водах рост бактерий, также как фитопланктона, могут лимитировать аммоний, нитрат или фосфат, когда эти соединения находятся в низких концентрациях (Morris, Lewis, 1992; Kirchman, 1994; Thingstad, Rassoulzadegan, 1995; Rivkin, Anderson, 1997; Vrede, 2005). Повидимому, именно этим объясняется факт накопления лабильных органических соединений в поверхностных водах океанов (Rivkin, Anderson, 1997) и озер (Morris, Lewis, 1992).

Лимитирование бактериального роста по фосфору было продемонстрировано в водных экосистемах разного типа: озерах (Toolan et al., 1991), реках (Castillo et al., 2003), эстуариях (Findlay et al., 1991), прибрежных морских (Thingstad et al., 1998) и открытых океанических водах (Rivkin, Anderson, 1997). Результаты этих исследований показывают, что увеличение концентрации фосфатов в водоемах может приводить к интенсификации потребления растворимых органических веществ бактериями и

возрастанию бактериальной продукции. В тропических равнинных реках бактериальную продукцию лимитировали фосфор и, в меньшей степени, углерод. Однако сила связи этих параметров с продукцией бактериопланктона в этих реках испытывала заметные сезонные и межгодовые колебания и зависела от изменений концентрации растворимых соединений фосфора и органических субстратов (Castillo et al., 2003).

Кроме консументов, вирусов и ресурсов, важную роль в регулировании роста бактериопланктона играет температура (White et al., 1991; Morris, Lewis, 1992; Hoch, Kirchman, 1993; Shiah, Ducklow, 1994; Simon, Wunsch, 1998; Vrede, 2005). Хотя корреляционные связи развития бактерий с температурой удалось выявить не во всех водоемах, полученные данные позволяют утверждать, что температура прямо и/или опосредованно контролирует рост бактерий (Rivkin et al., 1996; Apple et al., 2006).

Результаты экспериментальных исследований показывают, что бактерии часто не совсем адаптированы к температурам, при которых они существуют в природе. Это, в частности, проявляется в водоемах, расположенных в полярных областях или в умеренных климатических зонах в зимний период, где бактерии обитают при температурах, далеких от оптимальных (Lovell, Konopka, 1985; Autio, 1992; Felip et al., 1996; Pomeroy, Wiebe, 2001). Способность бактерий к существованию в морских водах при температурах, меньших 0 °C, была установлена уже давно (Fischer, 1888; ZoBell, 1934). Позже было показано, что скорости роста бактерий, обитающих в полярных водах, среднегодовая температура которых постоянно ниже 4 °C, сравнимы с таковыми, регистрируемыми в водоемах умеренных широт (Morita et al., 1977; Rivkin et al., 1996). Однако при низкой температуре гетеротрофным бактериям для обеспечения своих энергетических потребностей требуется большее количество субстратов. Было установлено, что при температурах воды, близких к 0 °C, бактерии способны усваивать органические вещества только в том случае, если эти вещества содержатся в высоких концентрациях (Pomeroy, Deibel, 1986; Pomeroy et al., 1990). Эффективность роста бактерий при температурах, отличных от оптимальной, уменьшается, поэтому от того, насколько хорошо бактерии адаптированы к температуре окружающей среды зависит, какая

часть органических субстратов будет усваиваться в микробных трофических сетях, а какая часть будет тратиться на дыхание (Simon, Wunsch, 1998).

В арктических и антарктических морских водах главным фактором, лимитирующим развитие бактерий, является постоянно низкая температура, часто близкая к точке замерзания морской воды (–1.8 °C). Однако бактериальный рост в этих водах, в которых биотические процессы характеризуются резко выраженной сезонностью, периодами короткой высокой продуктивности, регулируется не только температурой. В периоды весеннего и летнего массового развития фитопланктона, интенсивный рост бактериопланктона, не смотря на высокие скорости его выедания простейшими и лизиса вирусами, позволяет ему достигать значений биомассы, характерных для морских вод умеренных широт. Бактерии в полярных водах эффективно осуществляют минерализацию значительной части продукции фитопланктона, рециклинг биогенных элементов и доставляют углерод растворимых органических веществ к высшим уровням планктонных пищевых сетей. Кроме растворимых субстратов, важную роль в метаболизме бактерий полярных районов океана играют также взвешенные органические вещества (Legendre, LeFevre, 1995; Ducklow, Yagerb, 2006).

Температура и ресурсы действуют не отдельно друг от друга, а оказывают комбинированное действие на бактериопланктон. Значение каждого из этих факторов варьирует между водоемами и по сезонам (Hall, Cotner, 2007). В водоемах умеренных широт рост гетеротрофных бактерий обычно регулируется температурой в холодное время года, и запасами субстратов и биогенных элементов, консументами и вирусами в теплый период (Hoch, Kirchman, 1993; Shiah, Ducklow, 1994; Felip et al., 1996). Было высказано предположение, что влияние температуры на бактериопланктон зависит от трофического статуса вод: оно менее выражено в эвтрофных экосистемах по сравнению с олиготрофными (Felip et al., 1996).

В экспериментах, проведенных в условиях озера, при уменьшении интенсивности света всего на 1%, первичная продукция планктона резко уменьшилась. Количество зоопланктона при этом существенно не сократилось, более того, количество коловраток даже увеличилось. Биомасса бактерий также не из-

менилась, хотя их рост в значительной степени поддерживается растворимыми органическими веществами, синтезируемыми фитопланктоном. Эти данные, по-видимому, можно объяснить тем, что произошло переключение гетеротрофного бактериопланктона с потребления свежесинтезированных легкоокисляемых субстратов, выделяемых фитопланктоном, на усвоение трудноразлагаемых органических веществ, содержащихся в толще воды. Вероятно, при этом произошла смена доминирующих бактериальных видов. Этот эксперимент еще раз доказывает, что бактерии благодаря высокой активности и пластичности, метаболическому и видовому разнообразию выполняют функцию стабилизатора экосистемы, чутко реагируя на малейшие изменения условий окружающей среды (Kato et al., 1992).

До 1990-х годов гетеротрофный бактериопланктон рассматривался водными микробиологами как единое целое, как «черный ящик» (“black box”) в отношении его видового состава. Большинство бактерий невозможно идентифицировать подобно другим организмам по морфологическим признакам. Только малую часть водных бактерий удалось выделить в культурах, и изучить в лаборатории их физиологические и биохимические свойства. Громадная разница между количеством бактерий, которые вырастают на питательных средах и общим количеством бактерий, определяемым с помощью эпифлуоресцентной микроскопии (так называемая “plate count anomaly”) свидетельствовала о том, что большую часть природных бактериальных сообществ составляют виды, не способные развиваться в культурах.

Основополагающая работа, которая коренным образом изменила представления о разнообразии и эволюции микроорганизмов, появилась в 1977 г. (Woese, Fox, 1977). Авторы этой работы на основании анализа геномных различий показали, что в действительности прокариоты состоят из двух доменов жизни: Bacteria и Archaea. Впоследствии были разработаны методы клонирования последовательностей специфических генов ДНК, экстрагированной из природных образцов (Pace et al., 1986; Olson et al., 1986). С помощью этого подхода, на основании последовательностей генов 16S рибосомальной ДНК, было определено видовое разнообразие морского бактериопланктона (Giovannoni et al., 1990). С этих пор молекулярно-биологические

методы стали широко применяться для определения таксономического разнообразия бактерий в морских и пресных водоемах и произвели революцию в этой области научных исследований (Amann et al., 1995; Torsvik et al., 1998; Dorigo et al., 2005). Полученные с их помощью результаты показали, что водные бактерии обладают громадным видовым разнообразием (Ward et al., 1990; Pace, 1997; Whitman et al., 1998; Konopka et al., 1999; Zwart et al., 2002; Yannarell, Triplett, 2004). По разным оценкам на нашей планете обитает до 10^7 – 10^9 бактериальных видов, из которых в настоящее время описано только малая часть (около 10600) (Dykhuizen, 1998; Cases, de Lorenzo, 2002; Ward, 2002; Pedros-Alio, 2006). Исследования микробного разнообразия существенно осложняются тем, что до сих пор нет четкого определения самого понятия «вида» бактерий (Cohan, 2002).

Раньше считалось, что видовой состав бактерий водных и окружающих их наземных экосистем различается незначительно. Применение молекулярно-биологических методов коренным образом изменило эту точку зрения (Hahn, 2006). Полученные с их помощью результаты позволяют утверждать, что бактериальные сообщества водной толщи менее разнообразны по сравнению с таковыми донных отложений и почв. По-видимому, это связано с большей гетерогенностью последних и существованием в них резких градиентов концентраций кислорода, субстратов, биогенных элементов, температуры, pH и других факторов (Nold, Zwart, 1998; Curtis et al., 2002; Torsvik et al., 2002).

Таксономический состав морского и пресноводного бактериопланктона также заметно отличается (Methe et al., 1998; Del Giorgio, Bouvier, 2002). Большинство бактерий, идентифицированных в пресных водоемах, генетически близки друг другу, и только немногие из них родственны морским и почвенным бактериям. Было выделено 34 филогенетических кластера (группы) «типично пресноводных бактерий». Большая часть входящих в их состав видов не получена в лабораторных культурах, и поэтому мало что известно об их физиологии и экологии (Zwart et al., 2002).

Только несколько групп встречаются постоянно и доминируют в гетеротрофном бактериопланктоне пресных водоемов, в то время как остальные либо не достигают высокой численности, либо отсутствуют. Очень часто доминируют *Actinobacte-*

ria, *β-Proteobacteria* и *Cytophaga/Flavobacteria*, реже *α-Proteobacteria*, *Verrucomicrobia* и *Planctomycetes* (Zwart et al., 2002; Boucher, 2006). Например, в водохранилище речного типа (Чехия) к группе *Betaproteobacteria* принадлежало от 10 до 50% планктонных бактерий. Они обладали высокими темпами размножения и активно выедались гетеротрофными жгутиконосцами (Simek et al., 2005). Преобладание в сообществе тех или иных групп зависит в первую очередь от доступности и качества имеющихся субстратов (Cottrell, Kirchman, 2000). Важную роль играет географическое расположение водоема (Falcon et al., 2008). Вместе с тем при исследовании пресноводных экосистем, находящихся в разных климатических зонах и резко отличающихся экологическими условиями, были выявлены одни и те же бактерии — космополиты (Zwart et al., 1998; Glockner et al., 1999). Сравнение последовательностей клонов в пресных водах тропического, субтропического и умеренного поясов выявило похожие кластеры среди доминирующих групп *Betaproteobacteria* и *Actinobacteria* (Glockner et al., 2000; Hahn, Pockl, 2005).

Некоторым таксономическим группам пресноводных бактерий присуща высокая экологическая пластичность, которая в значительной степени объясняется разнообразием входящих в эти группы бактерий. Так, представители группы *Polynucleobacter* идентифицированы в водоемах с широким диапазоном значений pH, расположенных в различных климатических зонах (Hahn, 2003), а бактерии из группы АСК-M1 вообще обнаружены во всех исследованных пресных водоемах (Lindstrom et al., 2005).

Пока мало что известно о том, какие факторы влияют на формирование структуры бактериальных сообществ водоемов, и о том, как эта структура связана с экологическими функциями бактерий (Methe, Zehr, 1999; Lindström, 2000; Simek et al., 2001; Hahn, 2006). Исследования гетеротрофного бактериопланктона разнотипных водоемов выявили значительные пространственные и сезонные вариации его состава (Lindstrom, 2000, 2001; Pinhassi, Hagstrom, 2000; Dominik, Hofle, 2002; Zwisler et al., 2003; Yannarell et al., 2003; Yannarell, Triplett, 2004; Winter et al., 2008). Среди экологических факторов, которые определяют разнообразие бактериальных сообществ, находятся химический состав воды (Methe, Zehr, 1999; Lindstrom et al., 2005), концен-

трация органических субстратов и биогенных элементов (Crump et al., 2003; Pinhassi et al., 2006), продуктивность и состав фитопланктона (Hofle et al., 1999; Horner-Devine et al., 2003; Krumins et al., 2006), температура (Lindstrom et al., 2005), пищевой пресс со стороны метазойного и протозойного планктона (Langenheder, Jurgens, 2001; Simek et al., 2001, 2005; Jurgens, Matz, 2002), активность бактериофагов (Hewson, Fuhrman, 2006), интенсивность УФ-радиации (Winter et al., 2001), морфометрические и гидрологические характеристики водоема (Reche et al., 2005; Lindstrom et al., 2006). Существенное влияние на структуру бактериопланктона оказывает также антропогенное загрязнение (Mlejnkova, Sovova, 2010; Nogales et al., 2011).

Продуктивность водоема в значительной степени определяет разнообразие обитающих в нем растений и животных, причем наиболее разнообразные сообщества характерны для экосистем с промежуточным уровнем продуктивности (Rosenzweig, 1995). При изучении бактериальных сообществ водоемов разного трофического статуса было установлено, что увеличение продуктивности по-разному влияет на разные таксономические группы. Как было показано в экспериментах, проведенных на одном из озер, доминирующая в бактериопланктоне группа *Cytophaga-Flavobacteria-Bacteroides* достигала наибольшего разнообразия при среднем уровне первичной продукции, а видовое богатство группы *α-proteobacteria* при этом уровне, напротив, было минимальным. Между продуктивностью экосистемы и разнообразием бактерий из группы *β-proteobacteria* зависимости выявить не удалось. Результаты этих исследований дают повод утверждать, что трофический статус водоемов влияет на разнообразие бактерий и, в некоторых случаях, таким же образом, как на разнообразие растений и животных (Horner-Devine et al., 2003).

Применение молекулярно-генетических подходов при исследовании структуры и функций бактериальных сообществ является одним из главных направлений современной водной микробиологии. С их помощью добывается новая информация о филогенетическом разнообразии и функциях генов бактерий, протистов и вирусов.

Существенное воздействие на водные экосистемы оказывает деятельность человека. Гетеротрофные бактерии, обладая

громадным метаболическим и таксономическим разнообразием, быстрыми темпами роста, устойчивостью к неблагоприятным факторам окружающей среды, играют ведущую роль в процессах самоочищения водоемов. Они способны деградировать и трансформировать большинство соединений, загрязняющих водные экосистемы.

2.2. ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ФЛАГЕЛЛЫ

Гетеротрофные флагеллы присутствуют во всех типах водных экосистем и являются важным компонентом их планктонных трофических сетей. Природные популяции гетеротрофных флагелл используют в пищу планктонные организмы разных трофических уровней (вирусы, водоросли, цианобактерии, фототрофные серные бактерии, гетеротрофные бактерии, простейшие, мелкий метазоопланктон), а также детритные частицы и растворенные органические вещества. В водной экологии принято выделять две основные группы гетеротрофных жгутиконосцев (Siguee, 2005) — это нанофлагеллы, имеющие размеры 2–20 мкм и включающие хризомонад, хоанофлагелл, бикозоецид, бодонид, и микрофлагеллы размером 20–200 мкм, к которым относятся динофлагеллы и эвглены. Следует также отметить, что в морских водах встречаются мельчайшие гетеротрофные флагеллы, размер которых менее 2 мкм, т.е. сходен с размером крупных бактериальных клеток (Копылов, Сорокин, 1988; Synar et al., 1985).

Гетеротрофные нанофлагеллы. Численность гетеротрофных нанофлагелл (ГНФ) в природных водах определяют в «живых» пробах воды с использованием световой микроскопии и фазового контраста (Жуков, 1970; Сорокин, 1982б; Auer, Arndt, 2001) или, чаще всего, методом эпифлуоресценции микроскопии с использованием различных красителей (Davis, Sieburth, 1982; Naas, 1982; Caron, 1983; Sherr, Sherr, 1983). Преимущество методов эпифлуоресцентной микроскопии перед методом подсчета наногетеротрофов в нефиксированных и неконцентрированных пробах воды заключается в более четком дифференцировании автотрофных и гетеротрофных особей, более быстрым и достоверном подсчете организмов при их низких концентрациях. Большое преимущество метода учета нанофла-

гелл в «живой» пробе воды состоит в возможности определения бесцветных жгутиконосцев до вида (Auer, Arndt, 2001).

Численность гетеротрофных нанофлагелл в озерах и водохранилищах разного трофического статуса колеблется в широких пределах (табл. 2.3).

Таблица 2.3. Численность (N, 10³ кл/мл) и биомасса (B, мг/м³) ГНФ в озерах и водохранилищах разного трофического статуса

Водный объект	N	B	Литературный источник
Ультраолиготрофные			
Crooked Lake (Антарктида)	0-0.05*	-	Laybourn-Parry et al., 1995
Lake Černé (Чехия)	Max 0.20	-	Straškrabová et al., 1992
Олиготрофные			
Озера на островах Арктических морей	0.049-0.854	2.8-34.2	Копылов и др., в печ.
Оз. Loch Ness (Шотландия)	0.012-0.273	-	Laybourn-Parry et al., 1994
Оз. Mondsee (Австрия)	0.60-2.50	-	Straškrabová, Šimek, 1993
Оз. P. Superiore (Италия)	0.04-4.00	2-191	Callieri et al., 1999
Оз. Gossenköllesee (Австрия)	0.23-2.85	2-119	Wille et al., 1999
Lake Redó (Испания)	<0.40	0.2-126	Felip et al., 1999
Lake La Caldera (Испания)	-	0.3-24.4	Medina-Sánchez et al., 1999
Traunsee Lake (Австрия)	0.05-2.76	1-85	Klammer et al., 2002
Озера Карелии	0.56-1.61	61-138	Павельева, 2003
Мезотрофные			
9 озер (Канада)	0.68-3.85	-	Tadonlélé et al., 2004
Оз. Кус (Польша)	2.50	51±24	Chróst et al., 2009
В-ще Bohemian (Чехия)	Max 4.90	-	Šimek, Straškrabová, 1992
Оз. Бива (Япония)	0.8-5.1	14-99	Nagata, 1988
Оз. Придорожное (Карелия)	2.8-3.1	90-100	Павельева, 2003

Таблица 2.3. (продолжение)

Водный объект	N	B	Литературный источник
Оз. Пионерское (Карелия)	4.0-4.4	162-335	Там же
Оз. Угий-Нур (Монголия)	3.7	104	Копылов, Косолапов, 2003
Оз. Севан (Армения)	0.3-1.2	15-150	Косолапова, 2010
Рыбинское в-ще	0.11-8.01	2-559	Косолапова, в печ.
Эвтрофные			
Оз. Тус (Хакассия)	8.8-26.3	306-818	Косолапов, Копылов, 2003
Оз. Баг-Нур (Монголия)	9.5	554	Там же
Оз. Неро (Ярославская обл.)	1.0-13.2	20-1717	Косолапова, 2008
Оз. Рдейского зап-ка (Новгородская обл.)	0.11-7.46	17.1-1833.5	Tikhonenkov, 2007
Оз. Constance (Германия)	0.5-8.1	-	Weisse, 1990
Оз. Tałtowisko (Польша)	5.8±1.0	137±42	Chróst et al., 2009
В-ще Řimov (Чехия)	0.3-4.5	-	Straškrabová, Šimek, 1993
40 озер (северо-восток Германии)	-	50-280	Auer, Arndt, 2001
Оз. Võrtsjärv (Эстония)	8.4-27.1	-	Kisand, Zingel, 2000
Priest pot (Англия)	9.50-180.0	-	Berninger et al., 1991, 1993
Гипертрофные			
Оз. Орог-Нур (Монголия)	11.8	620	Копылов, Косолапов, 2003
Furuike Pond (Япония)	4.3-22.5	-	Nakano et al., 2001
Rodó Lake (Уругвай)	1.1-30.0	38-2632	Sommaruga, 1995
Soda Lakes	240-400	-	Berninger et al., 1991b

* минимальные и максимальные значения.

Присутствие в планктоне того или иного количества ГНФ зависит от баланса между наличием пищевых объектов, прежде

всего бактерий, (контроль «снизу») и потреблением организмами более высоких трофических уровней, прежде всего инфузориями, ветвистоусыми ракообразными и коловратками (контроль «сверху»). Количество гетеротрофных нанофлагеллят возрастает с увеличением трофического статуса водоема (табл. 2.3).

Газол с соавт. (Gasol et al., 1995) исследовали 16 олиготрофных и мезотрофных озер Канады и выявили тесную корреляцию между фосфором, хлорофиллом, бактериями и гетеротрофными нанофлагеллятами. В то же время важным фактором, влияющим на численность ГНФ, являлось присутствие в планктоне их потребителей — кладоцер и инфузорий. Другие исследователи также обнаружили значительную позитивную связь между численностью бактериопланктона и численностью гетеротрофных нанофлагеллят (Davis et al., 1985; Berninger et al., 1991, Chróst et al., 2009), однако в некоторых водоемах эта зависимость менее выражена (Berninger et al., 1993). Изменение трофического статуса водоема влияет также на таксономический и размерный состав сообществ флагеллят.

Исследование 55 озер разного трофического статуса, расположенных в северо-восточной части Германии (Auer, Arndt, 2001) показало, что доля хризифитовых в общей биомассе гетеротрофных нанофлагеллят выше в гипертрофных озерах (45% $V_{ГНФ}$) по сравнению с мезотрофными (30% $V_{ГНФ}$). Результаты другой работы (Mathes, Arndt, 1994) свидетельствуют, что доля крупных флагеллят в суммарной биомассе возрастает от 10–25% в мезотрофных до 71–88% в гипертрофных озерах (Mathes, Arndt, 1994).

Количественное распределение ГНФ в реках изучено в меньшей степени (табл. 2.4). В малых, мелководных, с быстрым течением реках планктонные простейшие присутствуют в значительно меньших количествах, чем в крупных равнинных реках с медленным течением. В реках последнего типа наблюдаются сезонные изменения планктонного сообщества, хорошо известные для озер. В реке Дунай (Danube) наиболее высокие значения численности и биомассы ГНФ обнаружены в декабре, июне и октябре (Kiss et al., 2009).

В эпипелагиали морей и океанов численность и биомасса ГНФ, как правило, ниже, чем в более продуктивных, прибреж-

ных водах (табл. 2.5). В ряде морских местообитаний также регистрируется значительная позитивная связь между численностью бактериопланктона и численностью ГНФ (Andersen, Sørensen, 1986; Kstulovic et al., 1997).

В водной среде значительное количество ГНФ ассоциировано с микроагрегатами, «морским снегом», матами водорослей Rhizosolenia, агрегатами желеобразной структуры, в которых их численность оказалась в $10-10^4$ раз выше, чем в окружающей среде (Silver et al., 1978; Caron et al., 1982; Laybourn-Parry, Marchant, 1993; Patrson et al., 1993). Поскольку содержание легкоусвояемого органического вещества в большинстве водных экосистем низкое, то его роль как источника пищи для гетеротрофных нанофлагеллят в природных условиях невелика (Richardson, Fogg, 1982; Gaines, Elbrächten, 1987).

Таблица 2.4. Численность (N, кл/мл) и биомасса (B, мг/м³) гетеротрофных нанофлагеллят в реках

Реки	N	B	Литературный источник
Малые			
Сугнзгэр, Боро (МНР)	147-1470	7-35	Копылов и др., 2009
Латка	270-7800	19-580	Косолапова, 2007
Ильд	530-2510	98-415	Тихоненков, 2008
Крупные			
Енисей	4000-4500	3-120	Sorokin, 1990
Ogechee (США)	90-11000	10-5000	Carlough, Meyer, 1989
Рейн (Германия)	100-5000	10-400	Weitere, Arndt, 2003
Луара (Франция)	200-2400	Мах 230	Lair et al., 1999
Дунай (Венгрия)	3300-38000	32-1000	Vörös et al., 2000
Дунай (Венгрия)	270-7800	19-580	Kiss et al., 2009
Селенга (МНР)	2326-4775	101-239	Копылов и др., 2006
Обь	368-640	10-46	Копылов, Косолапов, 2011

Скорость потребления бактерий разными представителями ГНФ существенно варьирует и связана с таксономическим составом и концентрацией пищевых объектов (табл. 2.6). В зависимости от температуры, состава и концентрации пищи, скорости потребления бактерий природными популяциями ГНФ, измеренные разными методами, изменяются в пределах 4–168

бактерий/(кл × ч), но чаще всего, находятся в пределах 5–20 бактерий/(кл × ч) (Bloem, Bar-Gilissen, 1989; Weisse, 1990; Jürgens, Gude, 1990; Jürgens, 1992; Jürgens et al., 1994; Caron, 1990; Šimek, Straškrabová, 1992; Sommaruga, 1995). При этом скорость осветления воды ГНФ составляла 0.2–79 нл/(кл × ч) (Sherr et al., 1986).

Таблица 2.5. Численность (N, кл/мл) и биомасса (B, мг/м³) гетеротрофных нанофлагеллят в морских экосистемах

Водный объект	N	B	Литературный источник
Прибрежные воды			
У северной части Антарктиды	1600-4200	-	Leakey et al., 1996
Бухта Ардли (Антарктида)	420-1236	82-160	Тихоненков, 2011
у островов в Карском море	40-192	3-15	Копылов и др., в печати
у островов в Беринговом море	400-5800	14-398	Копылов и др., 2001
залив Лимфьорд (Дания)	200-15200	-	Andersen, Sørensen, 1986
Бургасский залив (Болгария)	30-8200	2- 473	Копылов и др., 1993
Портовые бухты	1515-5264	48-417	Копылов, Сажин, 1988
Эстуарии (Chesapeake Bay)	8000±3300	-	Dolan, Gallegos, 1991
Эстуарии (Biscay Bay)	700-21000	-	Iriarte et al., 2003
Атлантический океан (США)	300-6300	-	Sherr et al., 1984
Северная часть Балтийского моря	2430-5420	-	Samuelsson, Andersson, 2003
Эпипелагиаль морей и океанов			
Балтийское море	<1000-5000	-	Kuosa, 1991b
Красное море	600-1200	-	Weisse, 1989
Черное море*:			
Восточный район	27-248	1.2-8.2	Копылов, Сажин, 1989
Центральный район	38-438	2.6-7.1	
Западный район	26-574	1.9-11.6	
Средиземное море	19-850	-	Zohary, Robarts, 1992
Атлантический океан			
Северное море	700-6600	-	Neilsen, Richardson, 1989
Саргассовое море	1510-7030	-	Caron, 1983
Северный район	780-860	-	Weisse, Scheffel-Moser, 1991
Северо-восточный район	<100-3760	< 1-54.9	Karayanni et al., 2005
Перуанский район	<20-420	<1-30	Моисеев, 1984

Таблица 2.5. (продолжение)

Водный объект	N	B	Литературный источник
У юго-западной части о. Хоккайдо		0.8-7.9 мг C/м ³	Shinada et al., 2008
Тихий океан			
Японское море	500-9500	10-160	Sorokin, 1977
Берингово море	95-4500	5-125	Sorokin et al., 1996
Юго-западная часть*:			
Субантарктика	43-687	4.0-42.2	Копылов, Сажин, 1988
Субтропики	149-607	9.3-30.3	
Юго-западная часть:			
Субантарктика	71-857 (689)	-	Safi, Hall, 1999
	138-782 (486)		
Зона конвергенции	95-693 (295)	-	
Субтропики		-	
Индийский океан			
Центральная часть	160-980	10-65	Копылов, 1985в
Антарктика			
Сектор Индийского океана	1020	3.2	Ishigama et al., 1993
Сектор Тихого океана*	45-74	8.9-17.0	Копылов, Сажин, 1988

* в среднем для столба воды.

Согласно литературным данным в большинстве пресноводных экосистем гетеротрофные нанофлагелляты являются важнейшими консументами гетеротрофных бактерий, потребляя в олиготрофных водоемах 27% суточной P_B (Laybourn-Parry, Walton, 1998), в мезотрофных — 10–168% P_B (Nagata, 1988; Šimek, Straskrabova, 1992), в эвтрофных — 11–200% P_B (Riemann, 1985; Sanders, Porter, 1986; Tremaine, Mills, 1987; Sanders et al., 1989; Comerma et al., 2003) и в гипертрофных — 76–91% P_B (Sommaruga, 1995). Однако в озерах, где в планктоне доминируют дафнии, ГНФ потребляют только 3–4% суточной продукции бактериопланктона (Christoffersen et al., 1990). В морских экосистемах роль ГНФ в выедании бактериальной продукции также высока — от 30 до >100% суточной P_B (Linley et al., 1983; Sherr et al., 1984; Weisse, 1989; Kuuppo-Leinikki, 1990; Soliç, Krstulović, 1994; Vaque et al., 2002; Tsai et al., 2008).

Таблица 2.6. Скорость потребления бактерий (СПБ, бактерий/(кл × ч)) разными представителями гетеротрофных флагеллят в водоемах разного трофического статуса

Метод	Таксон	Трофический статус*	СПБ	Источник
FLM	<i>Monas (Spumella)</i> - like	ОМ	1.6-27	Carrias et al., 1966
FLB	<i>Spumella</i> sp.	МЭ	10-15	Jürgens, Güde, 1991
FLB	<i>Spumella</i> sp. (2-6 мкм)	МЭ	0-5	Cleven, Weisse, 2001
FLB	<i>Spumella</i> sp. > 6 мкм	МЭ	6-31	Cleven, Weisse, 2001
FLB	Choanoflagellates	МЭ	0-11	Cleven, Weisse, 2001
FLB	<i>Katablepharis</i> sp.	МЭ	0-5	Cleven, Weisse, 2001
FLB	Bodonids	Э	36±17	Šimek et al., 1977
FLB	Choanoflagellates	Э	53±19	Šimek et al., 1977
FLM	Choanoflagellates	Э	8-42	Sanders et al., 1989
FLM	<i>Dinobryon bavaricum</i>	Э	8-32	Sanders et al., 1989
FLM	<i>Dinobryon cylindricum</i>	Э	6-12	Sanders et al., 1989

* ОМ — олигомезотрофные, М — мезотрофные, МЭ — мезоэвтрофные, Э — эвтрофные водоемы.

Значения удельной скорости роста природных популяций ГНФ, полученные экспериментальным путем в различных местообитаниях, часто сопоставимы с таковыми у гетеротрофных бактерий и составляют: в пресных водах — 0.009–0.107 ч⁻¹ (Bloem, Bar-Gilissen, 1989; Weisse, 1991; Carrick et al., 1992; Chrzanowski, Šimek, 1993; Jürgens et al., 1994; Laybourn-Parry, Walton, 1998) и морских водах — 0.06–0.027 ч⁻¹ (Bjornsen et al., 1988).

Гетеротрофные нанофлагелляты активно питаются мелкими цианобактериями и водорослями и в ряде случаев, особенно в олиготрофных водах, они вовлекают в планктонную трофиче-

скую сеть значительное количество пикофитопланктона (Копылов, Сажин, 1988; Iturriaga, Mitchell, 1986; Sherr, Sherr, 1989; Caron et al., 1991; Kuosa, 1991; Tsai et al., 2008). В северо-восточной части Атлантического океана ГНФ потребляли до 24% (Karayanni et al., 2005), а в Балтийском море до 13% первичной продукции фитопланктона (Kuosu, Kivi, 1989).

В морских и пресных водоемах присутствуют частицы мертвого органического вещества размером 0.2–1.0 мкм — так называемый пикодетрит. Эти частицы могут активно использоваться в пищу как гетеротрофными нанофлагеллятами, так и инфузориями (Posch, 1995). Бесцветные жгутиконосцы способны потреблять внеклеточные вирусные частицы и являются важным фактором, контролирующим количество вириопланктона в природных водоемах (González, Suttle, 1993; Manage et al., 2002).

В ряде исследований было показано, что разные виды гетеротрофных флагеллят предпочитают питаться клетками определенного размера (Копылов, Моисеев, 1984; Andersen et al., 1986; Gonzales et al., 1990; Simek, Chrzanowski, 1992; Davidson, Flynn, 1995; Chróst et al., 2009), что влияет на изменение среднего объема клеток бактерий в водоемах в тот или иной период года (Putt, Børsheim, 1990; Sime-Ngando, 1991). В условиях интенсивного потребления бактерий простейшими, состав бактериального сообщества может изменяться вследствие элиминации медленнорастущих клеток (Sinclair, Alexander, 1989). В тоже время скорость выедания активных бактерий была в 4 и более раз выше, чем неактивных (Giorgio et al., 1996). В экспериментах было показано, что скорость потребления бактерий *Bodo saliens* в стадии экспоненциального роста была в 2–3 раза выше таковой, когда жгутиконосец находился в стационарной фазе (Hondeveld et al., 1995).

Важная роль бактериотрофных нанофлагеллят заключается в поглощении и уничтожении патогенных микроорганизмов, попадающих в водную среду (Трунова, 1979; Cohen et al., 1973; Dutca, Bell, 1973; Sherr et al., 1982). Противозидемическое значение гетеротрофных нанофлагеллят изучалось О.Н. Труновой и Б.Ф. Жуковым (Трунова, 1979), которые в экспериментах с двумя видами бесцветных жгутиконосцев (*Bodo caudatus* и *Pleurotonas jaculans*) показали высокую бактериотрофную активность

флагеллят в отношении микроорганизмов, сохраняющих патогенные свойства в водной среде длительное время.

Гетеротрофные нанофлагелляты способны питаться гаметами, выделяемыми в воду многоклеточными животными (Galvaio et al., 1989). Так, гаметы моллюска *Grassostrea virginica* наиболее интенсивно потреблялись крупными флагеллятами размером 8–15 мкм (70–80% их содержали гаметы, у более мелких особей лишь 30–40% содержали гаметы). С помощью электронной микроскопии установлено, что гаметы эффективно переваривались консументами. В их присутствии скорость деления бесцветных жгутиконосцев повышалась вдвое.

Гетеротрофные флагелляты стимулируют деструкционную деятельность бактерий и фотосинтез фитопланктона за счет ускорения регенерации биогенных элементов (Johannes, 1965; Sherr et al., 1982; Van Wainbeke, Bianchi, 1985; Pergerud et al., 1987; Bloem et al., 1989; Turk et al., 1992). Важная роль простейших заключается в стимулировании разложения детрита, богатого структурными углеводами и бедного азотом и фосфором (Fenchel, Harrison, 1976; Sherr et al., 1982). Значительная регенерация биогенов происходит в результате жизнедеятельности гетеротрофных нанофлагеллят, ассоциированных с агрегатами желеобразной структуры. ГНФ, обладая высокой подвижностью, мигрируют с одного агрегата на другой. Таким образом, органические микроагрегаты, встречающиеся во всей толще воды, являются зонами повышенной микробной активности, и играют важную роль в потоках вещества и энергии в бедных биогенными элементами олиготрофных районах океана.

В экспериментах было показано, что простейшие выделяют небольшие количества органических соединений, способствующих более быстрой утилизации бактериями других субстратов (Taylor et al., 1985; Anderson et al., 1985). Подобное явление отмечено также у некоторых видов грибов, для разложения лигнина которыми необходимо добавление легкоусвояемых органических веществ (Kirk, 1980).

Среди гетеротрофных нанофлагеллят встречаются паразиты водорослей и простейших (Копылов, Туманцева, 1991; Coats et al., 1994). Отмечена массовая гибель инфузории *Favella paramensis* в результате заражения паразитическим жгутиконосцем *Dubosquella aspida*. Внутриклеточная фаза этого жгутиконосца

длится приблизительно 21 ч, и за это время потребляется около 35% биомассы инфузорий (Coats et al., 1994).

Гетеротрофные нанофлагелляты, не являющиеся паразитами, также могут вызывать гибель планктонных водорослей. Эксперименты показали, что внесение бесцветного жгутиконосца *Cafeteria roenbergensis* в культуру, содержащую смесь диатомей и криптононад, вызывает быструю и массовую гибель морских диатомовых водорослей. Этот жгутиконосец прикрепляется к поверхности клетки *Skeletonema costatum* через сутки после внесения, формируются хлопьевидные агрегаты, состоящие из флагеллят, бактерий и водорослей. Далее эти хлопья оседают. Это явление может объяснить внезапное прекращение «цветения» воды морскими диатомеями (Nygaard, Hessen, 1994).

Гетеротрофные нанофлагелляты в их природных концентрациях являются существенным дополнительным источником пищи, как для пресноводных инфузорий, коловраток и кладоцер (Павельева, 1973; McCornic, Cairns, 1991; Sanders, Wickham, 1993; Vaque, Pace, 1993; Burns, Schallenburg, 1996), так и для морских инфузорий, личинок беспозвоночных, кладоцер и ктенофор (Копылов и др., 1981; Turner et al., 1988; Bernard, Rassol-zadegan, 1990; Kuurpo-Leinikki, 1990; Sanders, Wickham, 1993).

Гетеротрофные динофлагелляты (ГД). Гетеротрофное питание широко распространено среди динофлагеллят, около половины которых не имеют хлорофилла (Elbrächter, 1991). К числу гетеротрофных динофлагеллят, лишенных фотосинтетических пигментов, относятся виды из родов *Oxyrris*, *Oblea*, *Protoperidinium*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Polykriscos* и др. Большинство видов гетеротрофных динофлагеллят в морских водах имеют размеры от 20 до 200 мкм. Иногда в сообществе гетеротрофных динофлагеллят могут доминировать нанопланктонные (например, *Katodinium* spp. размером около 5 мкм и 10–15 мкм гимнодиниумы) и более крупные динофлагелляты (*Noctiluca*, достигающие 2 мм). Пищевыми объектами группы ГД являются бактерии, нанофлагелляты, динофлагелляты, инфузории, диатомеи, метазоопланктон (Lessard, Swift, 1985; Jacobson, Anderson, 1986; Gaines, Elbrächter, 1987). Динофлагелляты используют разные специализированные механизмы для гетеротрофного типа питания (Turner, Roff, 1993). Кроме поглощения растворенных органических веществ (Lee, 1977; Morrill, Loe-

blich, 1979), у динофлагеллят существует как минимум три типа фаготрофии, т.е. потребления оформленного органического вещества. Некоторые динофлагелляты поглощают пищевые объекты целиком и переваривают их внутри своих клеток (Norris, 1969; Smetacek, 1981; Strom, 1991; Nakamura et al., 1992). К этой группе относятся беспанцирные виды *Polykriscos kofoidii* (пищевой объект — водоросль *Scrippsiella*), *Gyrodinium* sp. (водоросль *Melosira*, инфузория *Strombidium*), *Gymnodinium* sp. (диатомеи), *Gyrodinium instriatum* (инфузория *Helicostomella*), *Gyrodinium spirale* (водоросль *Thalassiosira*), *Gymnodinium sanguinum* (инфузории), а также панцирные виды *Alexandrium psuedogonyaulax* (инфузория *Mesodinium rubrum*), *Amilax* sp., *Ceratium longipes*, *Ceratium furca*, *Ceratium* sp. (инфузории), *Prorocentrum minimum* (криптофитовые водоросли), *Fragilidium subglobosum* и *Peridinium gargantua* (динофлагелляты) (Jacobson, 1999). Другие динофлагелляты образуют псевдоподиальные тяжи (pallium), которыми ловят (захватывают) пищевые объекты и переваривают их содержимое вне клетки (Gaines, Taylor, 1984; Jacobson, Anderson, 1986). Представителями этой группы являются панцирные виды *Protoperidinium depressum* (пищевой объект-водоросль *Thalassiosira*), *Peridinium divergens* (науплии копепод), *Blepharocysta* sp. (цианобактерии), *Oblea rotunda* (водоросль *Pyramimonas* sp.) (Jacobson, 1999). Третий тип фаготрофии динофлагеллят это когда они поглощают пищу, используя специализированные придатки (peduncle) для прикрепления, прокалывания добычи и высасывания ее содержимого (Spero, Moree, 1981; Gaines, Elbrächter, 1987; Larsen, 1988; Hancen, 1991). В эту группу входят как панцирные, так и беспанцирные виды: *Oxyphysis oxytoxoides* (тинтинниды), *Dinophysis rotundata* (инфузория *Tiarina* sp.), *Pfiesteria piscicida* (крупные амебоидные стадии, жабры рыб), *Dinophysis norvegica* и *Gymnodinium fungiforme* (инфузории) (Jacobson, 1999). Последние способы питания позволяют динофлагеллятам использовать в пищу объекты, значительно превышающие их собственные размеры.

В морских водах численность гетеротрофных динофлагеллят изменяется от 40 кл/л до 700×10^3 кл/л, а биомасса — от 0.1 до 50 мкг С/л (Bursa, 1961; Lessard, 1991; Booth et al., 1993; Neuer, Cowles, 1994; Bralewski, Witek, 1995; Strom et al., 1993, 2001, 2007; Olson, Strom, 2002). Наиболее высокая величина $B_{ГД}$ была

зарегистрирована в рыбоводном пруду (Jacobson, 1987). В обзорной работе (Sherr, Sherr, 2009) показано, что независимо от уровня продуктивности морских вод доля гетеротрофных микродинофлагеллят в общей биомассе микрозоопланктонных простейших варьирует от 10 до 99%, составляя, в среднем, в олиготрофных водах 65%, в мезотрофных — 63%, в эвтрофных — 64% (Sherr, Sherr, 2009). Скорость осветления воды у отдельных представителей ГД варьирует от 14–24 нл/(экз × ч) у *Oxvrrhis marina* (Goldman et al., 1989) до 80–700 нл/(экз × ч) у *Oblea rotunda* (Strom, Buskey, 1993). Гетеротрофные динофлагелляты могут играть значительную роль в вовлечении в планктонную трофическую сеть фитопланктона. Так, у берегов Гренландии и в прибрежных водах Дании ГД потребляли соответственно 37 и 57% годовой первичной продукции фитопланктона (Levinson, Nielsen, 2002). В водах Антарктики гетеротрофные динофлагелляты за сутки использовали в пищу 4.8% наличной биомассы фитопланктона или 25% его суточной продукции (Archer et al., 1996). Мелкие гетеротрофные динофлагелляты (приблизительно 5–30 мкм) могут конкурировать с инфузориями за потребление нанофлагеллят (Strom, 1991; Neuer, Cowles, 1995; Jacobsen, Hansen, 1997). Так, в прибрежных водах Кореи популяция *Oxvrris marina* выедала за сутки 73% общей численности популяций гетеротрофных нанофлагеллят (Jeong et al., 2007).

Гетеротрофные эвглени. В отряде эвгленовых (Euglenoidea) имеются роды и виды, которые утратили способность к автотрофному типу обмена веществ и не способны синтезировать хлорофилл. К их числу относятся виды из родов *Petalomonas*, *Floeotia*, *Entosiphon*, питающиеся бактериями, и виды из родов *Peranema*, *Urceolus*, *Dinema*, потребляющие эукариотные организмы (Leander et al., 2001). Количественные исследования гетеротрофных эвглен в водных экосистемах очень немногочисленны. Так, численность и биомасса бактериотрофных *Petalomonas* Stein в озерах Германии составляла 20–240 кл/мл и 0.6–5.0 мкг/мл, а численность и биомасса *Astasia* — 17 кл/мл и 3.1 мкг/мл (Auer, Arndt, 2001).

2.3. Миксотрофные флагелляты

Способность комбинировать фотосинтез и потребление оформленных пищевых объектов, т.е. миксотрофия, широко распространена среди фитопланктона. Миксотрофные виды обнаружены в семи таксономических группах водорослей (Chrysophyceae, Cryptophyceae, Dityophyceae, Dinophyceae, Raphidophyceae, Xanthophyceae и Prymnesiophyceae) (табл. 2.7).

Таблица 2.7. Список родов фитофлагеллят, представители которых способны утилизировать оформленную пищу (из: Porter, 1988; Sanders, Porter, 1988; Sanders, 1991; Kawacki et al., 1991; Nygaard, Tobiesen, 1993; Olric, 1998; Hansen, Calado, 1999; Martin-Cereceda et al., 2003)

Раздел (Отдел)	Класс	Род
Chrysophyta	Chrysophyceae	<i>Catenochrysis</i> , <i>Chromulina</i> , <i>Chrysococcus</i> , <i>Chrysosphaerella</i> , <i>Chrysamoeba</i> , <i>Chrysosphaera</i> , <i>Cyrtophora</i> , <i>Dinobryon</i> , <i>Ochromonas</i> , <i>Palatinella</i> , <i>Phaeaster</i> , <i>Poterioochromonas</i> , <i>Pseudopodinella</i> , <i>Uroglena</i>
	Prymnesiophyceae	<i>Chrysochromulina</i> , <i>Coccolithus</i> , <i>Prymnesium</i>
	Xanthophyceae	<i>Chlorochromonas</i>
Pyrophyta	Dinophyceae	<i>Amphidinium</i> , <i>Ceratium</i> , <i>Dinophysis</i> , <i>Fragilidium</i> , <i>Gymnodinium</i> , <i>Gyrodinium</i> , <i>Heterocapsa</i> , <i>Massartia</i> , <i>Peridinium</i> , <i>Prorocentrum</i>
Cryptophyta	Cryptophyceae	<i>Cryptomonas</i>
	Raphidophyceae	<i>Heterosigma</i>

Многие из этих организмов продуцируют токсины и вызывают опасные «цветения» воды, однако интерес к изучению потребления оформленной пищи этими видами водорослей начал проявляться только в последние годы (Skovgaard et al., 2003).

Многочисленными исследованиями установлено, что миксотрофные флагелляты являются важным фактором контролирующим уровень развития бактерий и других организмов как в

пресных, так и в морских водах (Porter, 1988; Sanders, Porter, 1988; Granéli, Carlsson, 1998; Stoecker, 1998; Sherr, Sherr, 2002). Некоторые исследователи считают, что потребление фитофлагеллятами бактерий связано, прежде всего, с приобретением веществ необходимых для фотосинтеза в периоды их недостатка в водной среде (Nygaard, Tobiesen, 1993), другие полагают, что основная цель — получение углерода для поддержания роста клетки (Caron et al., 1990; Jones et al., 1993). На степень фаготрофии фитофлагеллят влияет свет, концентрации РОВ и потенциальных пищевых объектов (Sanders et al., 1990; Jones et al., 1993).

В пресноводных озерах фаготрофные фитофлагелляты могут представлять до 41% сообщества фитопланктона. Так, численность и биомасса *Goniomonas truncate* Stein в гипертрофных озерах Германии составляет 20–5167 кл/мл и 0.5–473.4 мкг/мл (Auer, Arndt, 2001). Миксотрофные флагелляты могут даже более эффективно питаться бактериями, чем гетеротрофные формы (Domaizon et al., 2003).

В эвтрофных озерах потребление бактерий фаготрофными флагеллятами в зависимости от сезона составляло от 2 до 45% общего выедания бактериопланктона, в олиготрофных озерах в течение летних месяцев — до 50%. В морских водах, в зависимости от сезона и широты, потребление бактерий варьировало от нескольких процентов до 50% общего выедания (Stoecker, 1998). В озерах Антарктиды миксотрофные флагелляты потребляли в сутки от 2 до 31% наличной биомассы бактериопланктона (Roberts, Laybourn-Parry, 1999). В морских прибрежных водах наблюдали активное питание миксотрофной динофлагелляты *Gymnodinium sanguineum* наноинфузориями, которые в сутки потребляли от 6 до 67% наличной биомассы инфузории размером менее 20 мкм (Bockstahler, Coats, 1993).

Миксотрофные флагелляты могут оказывать значительное влияние на структуру и функционирование планктонных сообществ, конкурируя за пищевые объекты с другими консументами, а также за биогенные элементы с бактериями и фитопланктоном (Sanders, Porter, 1988; Stoecker, 1998; Stickney et al., 2000). Эти взаимоотношения существенно влияют на микробную пищевую сеть, на перенос энергии к организмам, находящимся на высших трофических уровнях. Миксотрофные организмы ус-

ложняют схему потоков вещества и энергии в пищевых сетях, функционируя и как продуценты, и как консументы (Stickney et al., 2000). Это необходимо учитывать при анализе трофической структуры планктонных сообществ и изучении потоков вещества и энергии в водных экосистемах (Stoecker, 1998).

2.4. Саркодовые

Раковинные амёбы (Testacea) в основном обитают на субстратах (водной растительности, донных осадках), но также встречаются в потамопланктоне и озерном планктоне (Arndt, 1993; Green, 1994). Численность раковинных амёб в планктоне рек и озер, обычно, невысока: $(0.8–1600) \times 10^3$ экз/л (Bonecker et al., 1996; Velho et al., 1999; Kiss et al., 2009). Численность раковинных амёб в водохранилищах Бразилии находилась в пределах $4–2484$ экз/м³ (Velho et al., 2004).

«Голые» амёбы (Naked amoeba). Предполагается, что в водной толще морских и пресных водоемов «голые» амёбы обычно ассоциированы с поверхностями. Высокие численности этих организмов обнаружены на границе воды и атмосферы (Sieburth et al., 1976; Davis et al., 1978; Kyle, Noblet, 1987), на поверхности водорослей (Kyle, Noblet, 1985; Rogerson, 1991) или на детритных макроагрегатах (Rogerson, Laybourn-Parry, 1992; Arndt, 1993). В Атлантическом океане количество «голых» амёб, питающихся бактериями и нанопланктоном, в поверхностной пленке составляло 1.2–149 экз/мл, а в толще воды — 0.03–7.2 экз/мл (Davis et al., 1978). Численность «голых» амёб на взвешенных детритных макроагрегатах достигало 211–230 экз/агрегат, что в сотни раз превышало таковую в эквивалентном объеме воды (Silver et al., 1998; Zimmermann-Timm et al., 1998). Исследования пространственного распределения «голых» амёб в эпипелагиали Черного моря показали, что в большинстве исследованных проб воды они либо не были обнаружены, либо их численность была низкой (< 0.5 экз/мл), однако на некоторых участках количество «голых» амёб достигало нескольких сотен в 1 мл воды (Копылов, Сажин, 1989; Murzov, Caron, 1996). Между численностью амёб и сухим весом взвешенного материала обнаружена высокая корреляция. В итоге, в некоторых случаях «голые» амёбы были основным компонен-

том гетеротрофного нанопланктона, составляя до 16% общей численности и 93% общей биомассы простейших размером от 2 до 20 мкм. В пищеварительных вакуолях амёб были обнаружены фрагменты и целые клетки водорослей и детрит (Murzov, Caron, 1996). В юго-восточной части Тихого океана численность «голых» амёб чаще всего колебалась в пределах 6–30 экз/мл, что составляло 1–16% численности гетеротрофного нанопланктона. Однако на некоторых участках на глубинах 100–160 м их количество достигало 68 экз/мл, что составляло 40% количества наногетеротрофов (Копылов, Сажин, 1988б).

Количество «голых» амёб в озерах, прудах и эстуариях рек может быть значительным (Arndt, 1993; Mathes, Arndt, 1995; Anderson, 1997, 2007; Rogerson, Gwaltney, 2000). В тоже время в р. Дунай численность и биомасса планктонных «голых» не превышали 4 кл/мл и 90 мкг/м³, соответственно (Kiss et al., 2009). Крупные амёбы могут быть важным компонентом трофической сети водных экосистем как потребители нитчатых и колониальных цианобактерий (Cook, Aheam, 1976; Wright et al., 1981; Van Wichelen et al., 2010). Рекордно высокие величины численности (до 67000 кл/мл) «голых» амёб (*Gymnamoebae*, *Gephyramoeba*) зарегистрированы в гипертрофном пруду в период «цветения» воды цианобактериями *Microcystis* (Van Wichelen et al., 2010). При этом максимальные значения удельной скорости роста и скорости потребления клеток *Microcystis* у амёб составили, соответственно: 0.55–0.59 сут⁻¹ и 12.5–22.24 пикограмм C/(кл × ч). В итоге, благодаря амёбам, в течении 10 суток биомасса *Microcystis* уменьшилась от 35.4 мг C/л до 0.8 мг C/л (при этом численность амёб увеличилась от 2600 кл/мл до 67000 кл/мл) (Van Wichelen et al., 2010). Таким образом, в определенных условиях «голые амёбы» могут быть важным компонентом как морских, так пресноводных планктонных микробных сообществ.

Солнечники (Heliozoa). Численность планктонных солнечныхников в пресноводных экосистемах существенно варьирует (табл. 2.8). По-видимому, она положительно связана с трофическим статусом водоема. Максимального развития эта группа простейших достигает, как правило, во второй половине лета (Zimmermann et al., 1996; Копылов и др., 2008). Численность солнечныхников в морских водах обычно находится в пределах 5–25 экз/л (Takahashi, Yi Ling, 1980; Abboud-Abi Saab, 2002).

Таблица 2.8. Численность солнечныхников (N, экз/л) в планктоне пресноводных экосистем

Водный объект (страна)	Трофический статус	N	Источник
Crooked Lake (Антарктика)	ультраолиготрофный	20–50	Laybourn-Parry et al., 1991
Lake Windermere (Великобритания)	мезотрофный	500	Laybourn-Parry, Rogerson, 1993
Lake Constance (Германия)	мезотрофный	до 6600	Zimmermann et al., 1996
River Danube (Дунай) (Венгрия)	мезотрофный	до 8500	Kiss et al., 2009
Lakes Neumühler See and Schalsee (Германия)	мезоэвтрофный	до 77000	Mathes, Arndt, 1994
Lake Müggelsee (Германия)	высокоэвтрофный	до 51000	Arndt, 1993a
озеро Неро (Россия)	гипертрофный	до 93400	Копылов и др., 2008

Разные виды солнечныхников потребляют бактерий, водорослей, простейших, мелких многоклеточных, при этом они обладают высокой скоростью размножения. Так, в мезотрофном озере Констанс удельная скорость роста природных популяций солнечныхников составляла 0.3–0.5 сут⁻¹, что соответствовало времени удвоения численности 33–55 ч. В период максимальной численности их суточная продукция была сопоставима с таковой гетеротрофных нанофлагеллят (Zimmermann et al., 1996).

2.5. Гетеротрофные инфузории

Цилиаты или инфузории (тип Ciliophora) присутствуют в планктонных сообществах большинства пресноводных и морских экосистем. В настоящее время, тип Ciliophora делится на два подтипа и 11 классов (Lynn, 2008). Размер инфузорий варьирует от 10 мкм у очень мелких сфероидных форм до 4500 мкм у удлинённых, а их объем изменяется, например, у представителей класса Colpodea от 10² мкм³ у *Nivaliella* до 10⁸ мкм³ у *Bursaria* (Lynn, 2008). Численность и биомасса инфузорий в пресноводных и солоноватоводных местообитаниях различается на

несколько порядков и в значительной степени зависит от трофического статуса водоемов (Beaver, Crisman, 1982) (табл. 2.9).

Таблица 2.9. Численность (N, 10³ кл/л) и биомасса (B, мг/м³) планктонных инфузорий в озерах и водохранилищах разного трофического статуса

Водный объект	N	B	Литературный источник
Олиготрофные			
Lake Paione (Испания)	1.5-2.0* (0.02-11.0)	12.1 (0.07-90.0)	Callieri et al., 1999
Lake Gossenköllesee (Австрия)	1.99 (0.28-3.27)	13.9 (5.4-23.1)	Wille et al., 1999
Lake Rodó (Испания)	-	13.6 (0-104.3)	Felip et al., 1999
Оз. Байкал	<0.500-5.0	<20-500	Obolkina, 2006
Оз. Голубое	0.3-0.5	(25-32)	Хлебович, 1997
Оз. Школьное			
Тундровые озера	5.7	110	Лаврентьев, 1991
Оз. Придорожное	-	45	Хлебович, 2004
Мезотрофные			
Рыбинское вод-ще	1.59	173	Мамаева, 1979
Рыбинское вод-ще	1.04	180	Мыльникова, 2000
Оз. Плещеево			Мыльникова, 2009
Оз. Костомоярви	0.2-2.0	150-400	Хлебович, 2001
Lake Кис (Польша)	5.2±3.0	140	Chróst et al., 2009
Озеро Севан (Армения)	0.03-3.76	1.2-162.9	Жариков, 2010
4 озера (Германия)	-	118-254	Auer et al., 2004
Тундровые озера	10.4	235	Лаврентьев, 1991
Мезоэвтрофные			
2 озера Самарской Луки	0.22-1.48	20.9-1111	Жариков и др., 2007
Констанцкое озеро (Германия)	4.70-18.46	155-210	Müller et al., 1991
	0.1-120	1-137	Weisse, Müller, 1998
15 озер (Германия)	-	200-364	Auer et al., 2004
Эвтрофные			
Тундровые озера	39.4	720	Лаврентьев, 1991
Lake Cisó (Испания)	14-331	-	Jürrens et al., 1994

Таблица 2.9. (продолжение)

Водный объект	N	B	Литературный источник
7 озер Самарской Луки	0.53-20.1	25.6-2283	Жариков и др., 2007
Lake Tałtowisko (Польша)	27.8±19.0	210	Chróst et al., 2009
25 озер (Германия)	-	636-1273	Auer et al., 2004
Lake Vechten (Нидерланды)	30-230	-	Bloem-Bär-Gilissen, 1989
Lake Võrtsjärv (Эстония)	55-180	-	Kisand, Zingel, 2000
Гипертрофные			
Озера в шт. Флорида, США	90-215	-	Beaver, Crisman, 1989
Lake Rodó (Уругвай)	31.7 (3.6-84.0)	1777 (39.1-26182)	Sommaruga, 1995
11 озер (Германия)	-	800-1800	Auer et al., 2004
Furuike Pond (Япония)	136-1000	-	Nakano et al., 2001

* среднее за вегетационный период значение, в скобках – минимальное и максимальное значения.

В результате исследования большого количества водоемов установлена положительная связь между численностью (и биомассой) планктонных инфузорий и содержанием в воде хлорофилла, биомассой и продукцией фитопланктона (Локоть, 1998; Хлебович, 2004; Pfister et al., 2002).

Инфузории являются важным структурным компонентом планктонных сообществ озер и водохранилищ. Т.В. Хлебович (Хлебович, 1987), анализируя результаты исследований планктонных инфузорий в водоемах разного типа, установила, что в олиготрофных водоемах инфузории составляли от 9 до 25% биомассы всего зоопланктона, в мезотрофных – до 60%, а в эвтрофных — до 150%. Л.И. Локоть (Локоть, 1998), изучив многочисленные данные по обилию планктонных инфузорий в водоемах на территории бывшего СССР и Монголии, пришла к следующим выводам: общая численность планктонных инфузорий в континентальных водоемах варьирует от 0.008 до 71.0 тыс. экз/л, биомасса планктонных инфузорий (данные для

56 озер) варьирует от 0.004 до 22 г/м³, между биомассой этих простейших и первичной продукцией фитопланктона существует высокая положительная связь ($r = 0.91$). По данным разных авторов, удельная доля инфузорий в общей биомассе пресноводного зоопланктона может составлять в среднем за вегетационный период 4.3–34%, за год 17–58%, а в отдельные месяцы 48–100% (Локоть, 1998).

Сообщества планктонных инфузорий в реках менее изучены, чем таковые в озерах и водохранилищах (Kiss et al., 2009). В небольших мелководных быстротекущих реках инфузории присутствуют в очень малых количествах, либо отсутствуют вовсе (Копылов и др., 2009; Kiss et al., 2009). В крупных равнинных медленно текущих реках численность и биомасса цилиат составляли 34–150 кл/мл и 340–1500 мг/м³, соответственно (Sorokin, 1990; Carlough, Meyer, 1989; Lair et al., 1990; Kiss et al., 2009).

В эпипелагиали морей и океанов численность и биомасса гетеротрофных цилиат, как правило, ниже, чем в более продуктивных, прибрежных водах (табл. 2.10).

Таблица 2.10. Численность (N, кл/л) и биомасса (B, мг/м³) планктонных инфузорий в морских экосистемах

Водный объект	N	B	Литературный источник
Прибрежные воды			
Невкая губа	200-15400	10-3200	Хлебович, 1987
Рижский залив	200-13700	3-287	Андрушайтис, 1987
Лиманы, заливы и открытая часть Азовского моря	7300* 200-117000	163.2 6-1951	Кренева, 2006
Черное море:			
Лиманы	40-117500	0.2-1277.3	Курилов, 2003
Бургасский залив**	до 195000	до 2000	Копылов и др., 1993
Чесапикский залив	3000-23000	90.9-170.4	Dolan, Coats, 1990
Эпипелагиаль морей и океанов			
Каспийское море	27-4800	-	Агамалиев, 1983
Балтийское море	-	< 1-209	Witek, 1998
Черное море	0-1000	0-83.4	Копылов, 1989

Таблица 2.10. (продолжение)

Водный объект	N	B	Литературный источник
Черное море	-	25-300	Туманцева и др., 1991
Тихий океан:			
Район экватора	-	1.3 (0.2-1.5)	Verity et al., 1996
Юго-восточный район	< 10-18000	< 1-130.7	Туманцева, 1984
Юго-восточный район	< 1500-18000	-	Masquelier, Vaulot, 2008
Западный район	50-2540	0.3-45.1	Suzuki et al., 1998
Юго-западный район	< 1000-20000	1.5-70.0	Туманцева, 1988
Берингово море	65-9710	5-160	Sorokin et al., 1996
Восточно-Китайское море	30-3040	0.2-76.4	Ota, 1995
Атлантический океан:			
море Ирмингера	200-1000	55.3 (5.3-168.4)	Montagnes et al., 2010
Северо-восточный район	100-1940	-	Karayanni et al., 2005
Индийский океан:			
Арабское море	420 0-2940	4.5 0-39.5	Garrison et al., 2000
Северо-западная часть	31-823	0.5-6.3	Leakey et al., 1996b
Центральная часть	2140 (5-18200)	24.7 (0.03-243)	Мамаева, 1982
Побережье Австралии	496 (51-1887)	0.7 (0.05-3.95)	Moritz et al., 2006

* среднее значение для станции или района, в скобках — минимальное и максимальные значения; ** в период «цветения» воды водорослью *Exuviaella cordata*.

По преобладающему способу питания и пищевым объектам инфузории делятся на группы (Жариков, 1999; Pratt, Saerns, 1985): бактерио-детритофаги, альгофаги, неселективные всеяды, хищники, гистофаги и миксотрофы. Однако, это деление доста-

точно условно. Так, трофический статус инфузорий-хватателей, в зависимости от того какой вид пищи доминирует в водоеме, может легко меняться от хищников до фитофагов (Хлебович, 2004).

К. Шимек с соавторами (Simek et al., 1998) показали, что роль цилиат в потреблении бактерий увеличивается с увеличением уровня трофии водоемов: от мезотрофных к эвтрофным. В эвтрофных экосистемах в большом количестве присутствуют бактериотрофные перитрихи, прикрепленные к нитчатым цианобактериям *Anabaena*, что защищает их от выедания многоклеточным зоопланктоном (Chrost et al., 2009). Эти инфузории, обладающие высокой скоростью потребления пищевых объектов, даже при невысокой концентрации могут оказывать значительное влияние на развитие бактерий (Simek et al., 1995; Kalinovska, 2004). Разные виды цилиат потребляют от 3 (*Askenasia* spp.) до 3220–4200 (*Voreicella aquadulcis*, *Halteria* spp.) бактерий на 1 инфузорию за 1 час (Cleven, 2004). В некоторых пресных водоемах цилиаты были главными потребителями гетеротрофных бактерий, и их доля в общем количестве потребленного планктонными животными бактериопланктона составляла 71–97% (Simek et al., 1990; Kisand, Zingel, 2000). Однако даже самые мелкие из инфузорий-седиментаторов могут питаться только крупными бактериями, а их основными пищевыми объектами являются мелкие цианобактерии, автотрофный и гетеротрофный нанопланктон (Bernard, Rassolzadegan, 1990). В морских планктонных сообществах в разные сезоны цилиаты использовали в пищу от 7 до 75%, а иногда более 100% суточной первичной продукции фитопланктона (Dolan et al., 1999; Stelfox-Widdicombe et al., 2000; Karayanni et al., 2005). Инфузории активно питаются гетеротрофными нанофлагеллятами (Weisse, 1991; Weisse et al., 1990). Скорость осветления воды инфузориями-седиментаторами, в природных условиях, существенно выше, чем у ГНФ, и, чаще всего, находится в пределах $> 10\text{--}1240$ нл/(кл \times ч) (Cleven, 2004). Крупные инфузории способны потреблять как мелких инфузорий, так и многоклеточных животных (планарий, турбеллрий, коловраток, науплиев ракообразных) (Sanders, Wickham, 1993).

Планктонные инфузории в природных условиях обладают высокой скоростью размножения. В гипертрофных озерах и

прудах удельная скорость роста мелких инфузорий составляла $1.86\text{--}2.28$ сут⁻¹ (Carrick et al., 1992; Jürgens et al., 1999; Nakano et al., 2001). По данным Н.И. Туманцевой (Туманцева, 1988), в субтропических областях Тихого океана удельная продукция инфузорий достигала $0.9\text{--}1.0$ сут⁻¹.

Планктонные инфузории являются важными пищевыми объектами для многих представителей многоклеточного планктона: коловраток, ракообразных, личинок беспозвоночных, медуз, гребневиков, личинок рыб (Sanders, Wickham, 1993). В некоторых водоемах метазоопланктон использовал в пищу до 70–80% суточной продукции цилиат (Sorokin, Paveljeva, 1972; Arndt, 1993b). Хотя биомасса инфузорий в морских экосистемах как минимум в 10 раз ниже биомассы фитопланктона, они составляют около 30% суточного рациона копепод (Calbet, Saiz, 2005).

2.6. Миксотрофные инфузории

Приобретение фототрофии, благодаря содержанию в клетках водорослей-симбионтов или органелл водорослей, широко распространено среди планктонных инфузорий. Фойсснер и др. (цит. по: Stoecker et al., 2009) подсчитали, что около 23% общего количества морских и пресноводных планктонных инфузорий обладают способностью к фототрофному способу питания. Миксотрофия обнаружена, как минимум, в 8 таксонах цилиат: Heterotrichea, Hypotricha, Oligotrichida, Stichotrichia, Litostomatea, Prostomatea, Peniculia и Peritrichia. В семи из восьми этих таксонов фототрофия обычно связана с водорослями-симбионтами, а у Oligotrichida — с сохранением пластид водорослей (Stoecker et al., 2009). В обзорной работе Стокера с соавторами (Stoecker et al., 2009) показано, что во многих пресноводных экосистемах численность миксотрофных планктонных инфузорий может составлять от 4 до 90% общей численности и от 4 до 90% общей биомассы инфузорий. К числу пресноводных инфузорий, имеющих внутриклеточных водорослей-симбионтов, относятся *Strombidium viride*, *Paramecium bursaria*, *Cyclotrichium viride*, *Stentor niger*, *Ophrydinium naumannii* и ряд других видов. Н.В. Мамаева (Мамаева, 1979) в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища наблюдала массовое развитие мик-

сотрофной инфузории *Bursella spumosa* (*Bursellopsis spumosa*), численность и биомасса которой достигали 80 кл/мл и 240 г/м³, соответственно. Вода в этот период была зеленого цвета от множества бурселл, содержащих внутри своих клеток зоохлореллы. В ночное время эта инфузория потребляла других инфузорий и мелких беспанцирных коловраток. При массовом развитии в водоеме миксотрофных инфузорий биомасса альгосимбионтов в них может быть равной или в несколько раз превышать биомассу фитопланктона (Хлебович, 1999; Stoecker et al., 2009). К числу морских цилиат, содержащих пластиды разных водорослей, принадлежат представители родов *Cyrtostrombidium*, *Laboea*, *Strombidium*, *Tontonia* и др. В морских водах численность миксотрофных цилиат может достигать 40–73% общей численности инфузорий, а биомасса — 40–73% общей биомассы инфузорий (Stoecker et al., 2009).

Одна из самых широко распространенных в мировом океане инфузорий — *Myrionecta rubra* (*Mesodinium rubrum*), в отличие от других ресничных простейших, является облигатным фототрофом и получает почти весь углерод от фотосинтеза. Она содержит пластиды криптофитовых водорослей или эндосимбионты, которые придают ей красноватый цвет (Taylor et al., 1972). *Myrionecta rubra* может длительное время существовать без питания оформленной пищей, но должна периодически поглощать подходящие криптофитовые водоросли (*Teleaulax/Geminigera* clade), необходимые для поддержания высокой скорости фотосинтеза и роста (Gustafson et al., 2000; Johnson, Stoecker, 2005). Экспериментально обнаружена способность *M. rubra* поглощать бактерии, скорость потребления которых, в условиях низкой освещенности, составляет 150 кл/инфузорию в час (Myung et al., 2006). Однако ни криптофитовые водоросли, ни бактерии не являются важными источниками углерода для роста *M. rubra* в условиях не лимитированного светового режима. Широко известна способность *M. rubra* формировать на поверхности морей «красную воду» или «красные приливы», а также подповерхностное «цветение» воды (Crawford, 1989). В период массового развития численность инфузории может достигать 1000–4000 кл/мл с величиной хлорофилла «a» более 100 мкг/л и величиной первичной продукции более 1000 мг C/(м³ × ч) (Smith, Barber, 1979; Owen et al., 1992; Crawford et al., 1997).

В эпипелагиали морей в сообществе планктонных инфузорий обычно доминируют олиготрихи, около 30% которых содержат внутри своих клеток пластиды водорослей (Dolan, Perez, 2000). Сохранение пластид водорослей значительно влияет на скорость роста и продукцию цилиат, а также способствует передаче углерода органических соединений, образовавшихся в процессе фотосинтеза, от микробной трофической сети к копеподам, т.е. в «классическую» пищевую цепь.

ГЛАВА 3. Значение микробной «петли» в формировании общей биомассы планктона и потоках углерода в планктонной трофической сети морских экосистем

3.1. Черное море

В результате многочисленных экспедиционных исследований Института Океанологии им. П.П. Ширшова РАН получены обширные данные по составу, биомассе, функциональных характеристиках и пространственно-временному распределению гетеротрофного бактериопланктона, гетеротрофного нанопланктона, гетеротрофных динофлагеллят и инфузорий в прибрежных и открытых районах Черного моря.

Прибрежные районы. Анализ, как собственных данных, так и опубликованных материалов других исследователей позволил оценить пространственно-временное распределение биомассы планктонных микробных сообществ прибрежных вод Черного моря, в разной степени подверженных антропогенному воздействию.

Изучение сезонной динамики основных компонентов прибрежного планктонного сообщества в слабо загрязняемой, Голубой бухте (р-н г. Геленджик, глубина 10 м), предпринятое в 1978 г., показало, что величины биомассы микробной «петли», в течение года, изменяются в пределах $7.7\text{--}38.6\text{ мг С/м}^3$, достигая максимальных значений в июне и августе–сентябре (Зернова, Незлин, 1983; Мамаева, 1983; Мамаева и др., 1983; Моисеев, 1983; Пастернак, 1983). Вклад V_{MC} в V_{PC} колебался от 12.3% в апреле до 68.8% в сентябре. Доля простейших в V_{MC} находилась в пределах 13.7–54.0% (в среднем 24.7%). Следует отметить, что максимальные значения биомасс основных компонентов микробного сообщества наблюдались в разные периоды: у бактериопланктона — в августе–сентябре (200 мг/м^3), у гетеротрофных нанофлагеллят — в июне (70 мг/м^3), у инфузорий — в июле (23 мг/м^3). В итоге среднегодовая биомасса микробного сообщества составляла 24.5 мг С/м^3 или 34.2% V_{PC} , что превышало, соответственно, в 4.0 и 1.9 раза V_{MC} и отношение V_{MC}/V_{PC} , полученные в этот же период для глубоководной прибрежной станции, расположенной в 4 милях от берега (Шушкина и др. 1983).

Однако в периоды мощного берегового стока пресной воды, обогащенной органическими веществами, образовавшегося в результате обильных дождей и таяния снега в горах, а также после сильных штормов, вызывающих значительное перемешивание воды в прибрежной зоне моря, биомасса гетеротрофных бактерий и простейших в Голубой бухте резко возрастала до $261\text{--}375\text{ мг С/м}^3$ (Копылов, Моисеев, 1985). В эти периоды биомасса микробного сообщества составляла около 90% общей биомассы планктона.

Исследования структуры планктонного сообщества были выполнены в 1981–1983 гг. в небольшой бухте Курня, расположенной в 2 км от г. Созопол (Болгария) и подвергавшейся слабому рекреационному воздействию. В июне–июле абсолютные величины биомассы микробного сообщества в этой бухте варьировали в пределах $66.4\text{--}108.1$ (в среднем 55.7) мг С/м^3 или 26.6–39.8% (в среднем 33.2%) V_{PC} . При этом доля простейших, среди которых преобладали гетеротрофные нанофлагелляты, составляла в среднем 26% V_{MC} . В октябре значения V_{MC} были гораздо ниже (27.7 мг С/м^3), но доля V_{MC} в V_{PC} оставалась высокой — 38.4%. Полученные результаты свидетельствуют, что летом и осенью роль микробной «петли» в формировании V_{PC} была выше в более чистой бухте Курня, чем в Голубой бухте.

В Голубой бухте в октябре 1999 г. были изучены особенности суточной динамики численности и биомассы автотрофных и гетеротрофных компонентов пико- и нанопланктона, а также микропланктонных инфузорий (Копылов, Косолапов, 2006). В суточной динамике концентраций автотрофного пикопланктона (цианобактерий и водорослей размером менее 3 мкм) и автотрофных нанофлагеллят выделялось заметное возрастание их численности и биомассы поздним утром (10.00–11.00), при этом коэффициенты вариации их биомасс были соответственно 38.4 и 39.4% (рис. 3.1). Среднесуточные биомассы пико- нанофитопланктона составили соответственно 3.7 мг С/м^3 и 51.6 мг С/м^3 . Численность и биомасса планктонных бактерий оказались довольно постоянными величинами в суточном цикле (C_V численности — 15.1%, C_V биомассы — 20.4%).

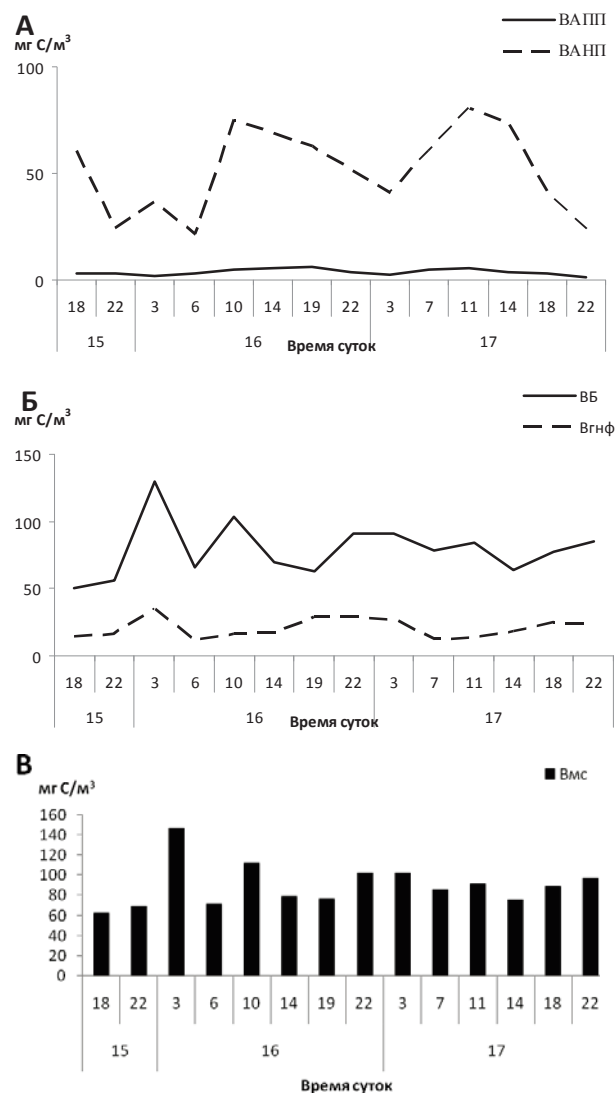


Рис. 3.1. Суточные изменения биомассы (мг С/м³) автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов в Голубой бухте Черного моря у г. Геленджик 15–17 октября 1999 г.: А – биомасса автотрофного пико- (V_{АПП}) и нанопланктона (V_{АНП}), Б – биомасса бактерий (V_Б) и гетеротрофных нанофлагеллят (V_{ГНФ}), В – биомасса гетеротрофного микробного сообщества (V_{МС}).

Колебания численности и биомассы агрегированного бактериопланктона, т.е. бактерий ассоциированных с частицами детрита и находящихся в составе микроколоний, были гораздо более резкими (C_V численности — 73.0%, C_V биомассы — 82.5%). Возрастание концентрации агрегированного бактериопланктона, как правило, отмечалось в вечерние и ночные часы, что, по-видимому, было связано с поступлением в воду оформленного органического вещества, образующегося в процессе питания организмов демерсального планктона, мигрирующего в ночные часы в поверхностные воды, а также активного питания гребневика *Mnemiopsis* в темное время суток (Сергеева и др., 1990). В некоторых ситуациях пищевая активность зоопланктона может быть ключевым фактором для роста бактериопланктона, поскольку в процессе питания зоопланктона в водную среду поступает значительное количество органического вещества в виде остатков пищевых объектов и неусвоенной пищи, а также слизистых тяжей гребневиков (Peduzzi, Herndl, 1992). Численность и биомасса нитевидных форм бактерий также существенно изменялись в течение суток (C_V численности — 71.4%, C_V биомассы — 66.7%). Максимальные значения были отмечены в вечернее и ночное время суток. В течение суток заметно колебалась численность делящихся бактериальных клеток (C_V = 52.0%). Наибольшие концентрации делящихся клеток отмечались вечером, минимальные — в утренние часы. В итоге, в течение суток пики общей биомассы бактериопланктона регистрировались в 22.00–03.00 и 10.00–11.00, при C_V = 26.7% (рис. 3.1). Среднесуточная величина общей биомассы бактериопланктона составила 79.1 мг С/м³, что было значительно выше биомассы фитопикопланктона, при этом вклад в V_B одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий составил 74.0, 24.8 и 1.2%, соответственно. Изучение суточных изменений количества гетеротрофных нанофлагеллят показало, что наибольшие концентрации этих микроорганизмов, в отличие от фототрофных нанофлагеллят, наблюдались в вечерние и ночные часы, при этом C_V численности составил 35.3%, C_V биомассы — 38.1% (рис. 3.1). Между биомассами бактериопланктона и гетеротрофных нанофлагеллят выявлена положительная зависимость (r = 0.55). Самые значительные суточные колебания численности (C_V = 106%) и биомассы (C_V = 106%) были выявлены у инфузорий.

Наиболее высокие величины биомассы цилиат зарегистрированы в дневные и вечерние часы. Среднесуточные значения биомассы гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий составили 20.6 и 2.9 мг С/м³, соответственно. Следует отметить, что биомасса гетеротрофного нанопланктона оказалась в 2.5 раза ниже таковой автотрофного нанопланктона. В конце XX-го века рекреационная нагрузка в районе Голубой бухты резко возросла, о чем свидетельствуют более высокие значения биомассы микробной «петли» по сравнению с 1978 г. В течение суток общая биомасса планктонного микробного сообщества изменялась от 74.9 мг С/м³ до 168.0 мг С/м³ ($C_V = 23.9\%$), с максимальными значениями в период с 22 ч до 3 ч (рис. 3.1). Среднесуточная величина V_{MC} равнялась 102.6 мг С/м³, при этом доли бактерий, гетеротрофных флагеллят и инфузорий в ней составили 77.1, 20.1 и 2.8%, соответственно.

В прибрежных районах Черного моря, испытывающих значительную рекреационную нагрузку и в бухтах крупных портовых городов абсолютные величины биомассы планктонных микробных сообществ были, как правило, существенно выше таковых зарегистрированных в относительно чистых бухтах (табл. 3.1). Наиболее загрязненными участками прибрежной зоны моря являются бухты, на берегах которых расположены крупные портовые города и пляжи, испытывающие летом значительное антропогенное воздействие. Биомасса микробного сообщества в бухте г. Новороссийск, как летом, так и осенью существенно превышала таковую в относительно не загрязняемых участках прибрежной зоны и в глубоководных районах северо-восточной части Черного моря (табл. 3.1). Следует отметить, что в июне основным компонентом протозоопланктона были гетеротрофные динофлагелляты, а в ноябре — инфузории. В бухте г. Варна в июне 1986 г. была зарегистрирована наибольшая среди всех исследованных прибрежных участков моря биомасса планктонного микробного сообщества (табл. 3.1). Среди планктонных простейших, в этот период, преобладали инфузории.

В мае–июне 1986 г. исследование микробного планктонного сообщества Бургасского залива проходило в период «цветения» воды перидиниевой водорослью *Exuviaella cordata*, достигающего силы «красного прилива» (Копылов и др., 1993; Са-

жин, Копылов, 1993). Центр пятна «цветения» был отмечен в кутовой части залива в районе порта г. Бургас. Эволюция «цветения», начиная от кульминации (3–4 июня) до его окончания, прошла за короткий период — менее недели.

Таблица 3.1. Биомассы основных компонентов и общая биомасса микробного сообщества (V_{MC} , мг С/м³) на разных участках прибрежной зоны Черного моря

Участки	Дата	V_B	$V_{ГНФ}$	$V_{ИНФ}$	$V_{ГДФ}$	V_{MC}	$V_{MC}/V_{ПС}, \%$
Бухты портовых городов							
г. Новороссийск	10.11.1985	70.7	4.8	5.2	0.6	81.3	38
	02.07.1986	41.1	8.6	0.8	12.1	62.6	29
г. Варна	31.10.1985	49.5	3.6	4.8	5.2	63.1	—**
г. Варна	24.06.1986	661.0	16.8	27.8	1.9	707.5	-
г. Бургас	31.10.1985	106.4	17.5	83.9	15.9	223.7	-
	24.05.1986	170.2	99.2	18.4	0.4	288.2	(53.5) *
	29.05.1986	193.2	17.9	13.1	0.1	224.3	(33.2)
	03.06.1986	177.3	9.8	54.4	0	241.7	(4.2)
	07.06.1986	494.0	47.7	0.1	0	541.8	21.8 (22.4)
	10.06.1986	415.1	78.8	4.1	0	498.0	78.1 (79.9)
Районы пляжей							
г. Сухуми	19.08.1986	132.4	30.3	4.4	0	167.3	81.4
г. Сочи	17.08.1986	127.8	21.9	6.8	3.4	159.9	84.3
г. Туапсе	17.08.1986	532.1	57.0	14.0	27.9	631.0	91.2
г. Геленджик	25.08.1986	266.4	28.5	5.2	0.4	300.5	87.4
г. Анапа	27.08.1986	94.1	39.9	6.7	0.7	141.4	58.4

* отношение V_{MC} к биомассе фитопланктона, ** определения не проводились.

Очевидно, деградация «цветения» была связана с высокой смертностью клеток, вызванной, главным образом, заражением популяции эктопаразитическим жгутиконосцем (Суханова и др., 1993). Последних можно также рассматривать как компонент планктонного микробного сообщества этого участка Черного моря, в результате деятельности которого в водную среду поступало значительное количество РОВ и БОВ, используемого гетеротрофными бактериями. Развитие «цветения» и его затухание сопровождалось перестройкой структуры планктонного микробного сообщества и изменением его вклада в общую биомассу планктона. До массового развития *Exuviaella cordata* (24–

29 мая) среди простейших доминировали гетеротрофные нанофлагелляты. Общая биомасса гетеротрофных бактерий и простейших была в 2–3 раза ниже биомассы фитопланктона (табл. 3.1). В кульминационный период «цветения» (3–4 июня) численность и биомасса *E. cordata*, в верхнем метровом слое воды, достигали чрезвычайно высоких величин, соответственно, $(171–800) \times 10^6$ кл/л и 205–960 г/м³. Однако столь значительное увеличение количества водорослей не привело к возрастанию биомассы бактериопланктона. Одновременное существование колоссальной массы *E. cordata* и других видов фито- и зоопланктона свидетельствовало об отсутствии токсического действия метаболитов и продуктов разрушения *E. cordata*, что отличает «цветения» этого вида от цветения *Goniaulax excavate*, *G. tamarensis*, *Dinophysis acuminata* (Kat, 1983; Watras et al., 1985; Correto et al., 1986). В то же время задержка в развитии бактерий с 24 мая по 3 июня и снижение их активности в зонах максимального развития *Exuviaella cordata*, вероятно, указывают на некоторое подавление бактериального сообщества. В кульминационный период «цветения» наблюдалось снижение обилия гетеротрофных нанофлагеллят и, напротив, возрастание концентрации инфузорий, особенно крупных видов. Просмотр содержимого пищеварительных вакуолей массовых видов циллят выявил факт интенсивного питания крупных *Strobilidium* sp. молодыми клетками *Exuviaella cordata*. Инфузории, утилизируя водоросли, вызвавшие «красный прилив», непосредственно участвовали в процессе самоочищения прибрежных вод.

Начиная с 7 июня в популяциях *E. cordata* стали встречаться «больные» клетки, что было связано с деятельностью мелких (2–5 мкм) эктопаразитических жгутиконосцев, прикреплявшихся к клеткам с помощью «хоботков», внедряющихся в поры на створке водоросли. Иногда на клетке *E. cordata* сидело до десятка жгутиконосцев, но, как правило, один–четыре; при этом пораженная клетка сохраняла способность к замедленному движению. Численность паразитических флагеллят (прикрепленных к водорослям и в свободном состоянии) достигала 13 тыс. экз/мл при биомассе 175 мг/м³. К 7 июня биомасса водорослей в центре пятна «цветения» снизилась на порядок (70 г/м³). С отмиранием *E. cordata* и резким увеличением концентрации РОВ и БОВ возросло количество бактерий, прежде всего бактериальных агре-

гатов и бактерий на детрите. Одновременно значительно возросла биомасса гетеротрофных нанофлагеллят, но снизилась биомасса инфузорий (табл. 3.1). К 10 июня в клетках практически всей популяции *E. cordata* не был обнаружен хлорофилл «a». Створки отмирающих водорослей по мере погружения образовывали друзды разной величины: от нескольких клеток до десятков и сотен. К концу цветения биомасса гетеротрофного бактериопланктона оставалась на прежнем уровне, но увеличилась биомасса гетеротрофов нанофлагеллят и мелких инфузорий активно потребляющих бактерии. В этот период микробное сообщество оказалось основным компонентом планктона кутовой части Бургасского залива (табл. 3.1).

В августе 1986 г. исследовали влияние рекреационной нагрузки и бытовых сточных вод на уровень количественного развития гетеротрофных бактерий и простейших в водах Черного моря, прилегающих к пляжам крупных курортных городов Кавказского побережья (Копылов, Сорокин, 1988). В районе каждого пляжа, отбор проб производился на 2–4 станциях на расстоянии 6–8 м от берега. В исследованных прибрежных водах биомасса микробной «петли», как правило, существенно превышала таковую фитопланктона и многоклеточного зоопланктона и составляла 58.4–91.2% В_{ПС} (табл. 3.1). Среди простейших доминировали гетеротрофные нанофлагелляты, причем до 44% их численности и до 54% их биомассы было ассоциировано с детритными частицами размером 20–300 мкм. В отличие от незагрязненных вод, на этих прибрежных участках численность гетеротрофного нанопланктона $((4.0–7.4) \times 10^3$ кл/мл) постоянно была выше таковой автотрофного нанопланктона $((1.5–5.7) \times 10^3$ кл/мл), но ниже количества детритных частиц размером 2–20 мкм $((6.6–15.7) \times 10^3$ частиц/мл). Среди исследованных районов, максимальные значения В_{МС} были обнаружены на прибрежном участке, прилегающем к пляжу г. Туапсе (табл. 3.1), что свидетельствует о значительном поступлении на этом участке растворенных и взвешенных органических веществ.

Исследования структуры планктонного сообщества в прибрежной глубоководной зоне (глубина 500 м) северо-восточной части Черного моря показали, что в ходе сезонной сукцессии наблюдалось значительное увеличение общей биомассы планктона в начале апреля и начале сентября (Шушкина и др., 1983).

В эти периоды общая биомасса планктона достигала 83 и 66 ккал/м² (примерно 83 и 66 мг С/м³), но доля микробных сообществ была минимальной 3.7–12.9% от $V_{\text{ПС}}$ (рис. 3.2).

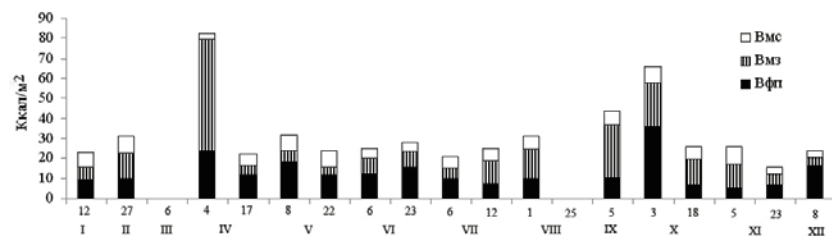


Рис. 3.2. Сезонная динамика биомассы (ккал/м²) фитопланктона (VФП), зоопланктона (VМЗ) и планктонного микробного сообщества (VМС) в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря (район г. Геленджика) в 1978 г. (по: Шушкина и др., 1983).

Весной основным компонентом планктона был зоопланктон, осенью — фитопланктон. Высокие величины биомассы бактериопланктона и, соответственно, высокие доли микробного сообщества (29–32%) в $V_{\text{ПС}}$ были обнаружены в начале года (рис. 3.2). Наибольшие значения вклада биомассы микробного сообщества (34%) в $V_{\text{ПС}}$ регистрировались после весеннего и осеннего максимумов развития фитопланктона, т.е. в периоды обогащения воды органическими веществами за счет отмирания фитопланктона и поступающих с берегов. В итоге среднегодовая биомасса микробного сообщества, в среднем для 100-м столба воды, составляла 6.2 мг С/м³ или 18% $V_{\text{ПС}}$ (причем 15% $V_{\text{ПС}}$ составлял бактериопланктон, а 3% — простейшие). В исследуемом районе Черного моря наблюдалось четкое преобладание деструкционных процессов над процессами создания органического вещества в ходе фотосинтеза (Шушкина и др., 1983). Только в одном случае, в начале июня, первичная продукция превышала гетеротрофную деструкцию. Отрицательный биотический баланс планктонного сообщества в течение всего сезона свидетельствовал о большой роли аллохтонного органического вещества. Основная роль в сезонном деструкционном процессе принадлежала микробному планктонному сообществу: на долю гетеротрофного бактериопланктона падало в среднем

60% гетеротрофной деструкции, а на долю простейших приходилось около 10% (Шушкина и др., 1983).

Бургасский залив, в кут которого сбрасываются бытовые и промышленные сточные воды г. Бургас и окружающих его предприятий, и где находится база нефтеналивного флота, представляет собой акваторию, где присутствуют воды различной степени загрязнения (Дечев и др., 1985). Изучение структуры планктонного сообщества в этом заливе проводилось в течение двух сезонов: в начале лета и осенью (Копылов, 1985а, б; Копылов и др., 1985, 1995; Виноградов и др., 1993; Сажин, Копылов, 1993; Микаэлян, 1993; Суханова и др., 1993а; Шушкина и др., 1985, 1993). Высокая биомасса планктонных водорослей в Бургасском заливе, особенно в его кутовой части, обусловлена поступлением значительных количеств соединений биогенных элементов с бытовыми и промышленными сточными водами (Суханова и др., 1993). На всех участках залива фитопланктон был основным компонентом планктонного сообщества. Летом средние для залива значения общей биомассы планктона составили в 1981 г. 398, а в 1986 г. — 1433 мг С/м³, а биомассы микробной «петли» в 1981 г. — 116, в 1986 г. — 241 мг С/м³. Осенью эти показатели были существенно ниже: в 1982 г. $V_{\text{ПС}}$ оказалась равной 257 мг С/м³ и $V_{\text{МС}}$ — 40 мг С/м³, а в 1985 г. $V_{\text{ПС}}$ — 150 мг С/м³ и $V_{\text{МС}}$ — 54 мг С/м³.

В итоге, в среднем для Бургасского залива доля микробного сообщества в общей биомассе планктона составила в июне 1981 г. — 29.0%, в июне 1986 г. — 16.8%, в октябре 1982 г. — 15.6%, в октябре 1985 г. — 36.0%. Во все периоды проведения исследований наиболее высокие биомассы планктона и микробной «петли» наблюдались во внутренней части залива (ст. мыс Форос). Однако в начале лета вклад гетеротрофных бактерий и простейших в формирование общей биомассы планктона на этом наиболее эвтрофированном участке залива был ниже, чем в менее продуктивных районах, а осенью, напротив, был существенно выше (рис. 3.3, 3.4).

Протозоопланктон оказался важнейшим компонентом планктонного сообщества залива. В распределении биомассы разных групп простейших по акватории Бургасского залива отмечалась следующая закономерность: области максимального развития гетеротрофных наноплагеллят и инфузорий были, как

правило, приурочены к наиболее загрязненным районам залива, в то время как гетеротрофные динофлагелляты явно избегали сильно эвтрофированных участков, и их более высокие концентрации отмечались в мористой части Бургасского залива.

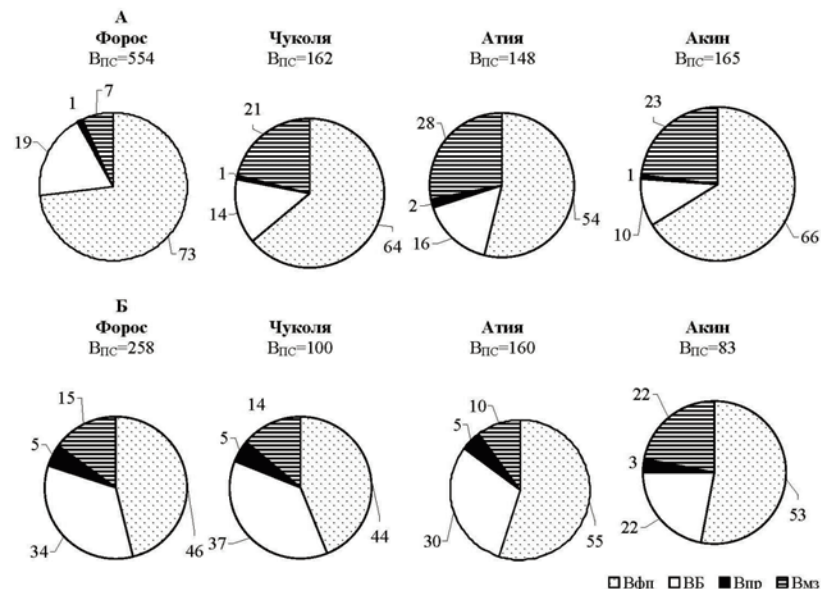


Рис. 3.3. Распределение средней для столба воды общей биомассы планктона ($V_{ПС}$, мг С/м³) и вклад основных компонентов планктонного сообщества (%) в $V_{ПС}$ на различных станциях Бургасского залива (мыс Форос — 2 км от берега, мыс Чукаля — 8 км от берега, мыс Атия — 12 км от берега, мыс Акин — 16 км от берега) в осенний период: А — 20–23 октября 1982 г., Б — 7–10 октября 1985 г.

Не содержащие хлорофилла динофлагелляты являлись важным компонентом планктонного микробного сообщества Бургасского залива (Копылов и др., 1993). Биомасса только одного вида перидиней *Policriscos* sp. достигала в мористой части залива 600 мг/м³. На присутствие гетеротрофных динофлагеллят в западной части Черного моря указывали ранее другие исследователи (Кисилев, 1950; Микаэлян, 1985; Роухияйнен, Сеничина, 1985).

По расчетам Э.А. Шушкиной с соавторами (1993) основную роль в деструкции органического вещества Бургасского залива, как весной, так и осенью играли бактерии и простейшие,

составляющие в сумме весной 65–90%, а осенью — 60–65% общей гетеротрофной деструкции.

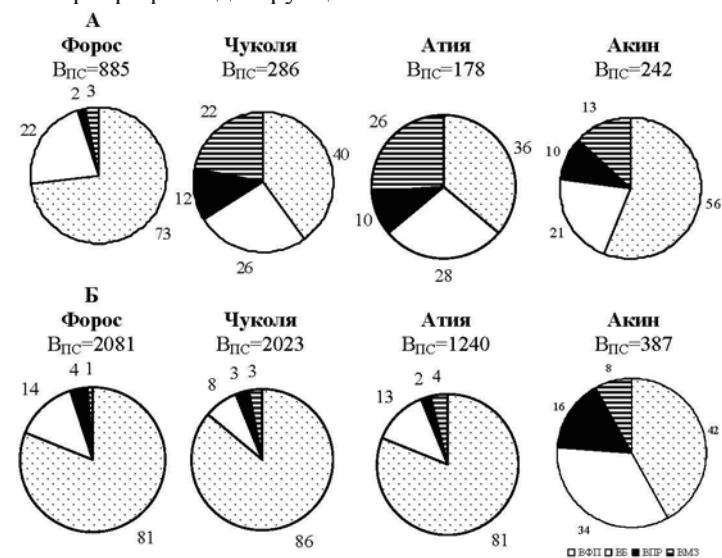


Рис. 3.4. Распределение общей биомассы планктона ($V_{ПС}$, мг С/м³), в среднем для столба воды, и вклад основных компонентов планктонного сообщества (%) в $V_{ПС}$ на различных станциях Бургасского залива (мыс Форос — 2 км от берега, мыс Чукаля — 8 км от берега, мыс Атия — 12 км от берега, мыс Акин — 16 км от берега) в раннелетний период: А — 25–29 июня 1981 г., Б — 30 мая – 7 июня 1986 г.

Открытые районы. Экосистема пелагиали Черного моря делится на два яруса: ярус хемобиоса, включающего толщу анаэробных вод и слой дефицита кислорода, где идет интенсивный бактериальный хемосинтез, и ярус аэробии, или кислородной толщи, подразделяемой сезонным термоклином на верхний перемешанный слой (ВПС) и холодный промежуточный слой (ХПС). Основной границей, разделяющей богатую кислородом и плотно населенную поверхностную зону моря и резко обедненную жизнью (за исключением хемосинтезирующих бактерий) глубинную воду, служит слой основного пикноклина и связанный с ним слой оксиклина (Виноградов, 1989; Виноградов и др., 1991).

Одни из первых достаточно адекватных данных о структуре планктонного сообщества и величинах биомассы его основ-

ных компонентов в пелагиали Черного моря, отвечающие уровню требований балансового исследования, были получены осенью 1978 г. в 64-м рейсе НИС «Витязь» под руководством М.Е. Виноградова. Анализ полученных в этой экспедиции результатов показал, что суммарная биомасса бактериопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий (в г/м^2) в различных глубоководных районах моря составляла от 17 до 37% общей биомассы планктонного сообщества (Шушкина и др., 1980).

Обобщение результатов структурно-функционального анализа планктонных сообществ, полученных в комплексных экспедициях ИОРАН в 1978–1989 гг., позволило Э.А. Шушкиной и М.Е. Виноградову (1991) выявить существенные изменения структуры планктона аэробной зоны открытых районов Черного моря в результате массового развития гребневика *Mnemiopsis leidyi*. По данным этих авторов гребневик в открытых районах моря был впервые отмечен в заметных количествах (30 г/м^2) в марте-апреле 1988 г. Но уже к концу сентября 1988 г. биомасса мнемии резко возросла до 900 г/м^2 , а в июле-сентябре 1989 г. — до 1480 г/м^2 , что повлекло за собой резкие структурные изменения планктонного сообщества по сравнению с предыдущими годами (Шушкина, Мусаева, 1990; Шушкина, Виноградов, 1991). Обладая широким спектром питания, гребневик-мнемии потребляет животных черноморского планктона размером от десятков микрон до 10–15 мм (инфузорий, науплиусов, личинок моллюсков, кладоцер, калянусов, сагитт, личинок рыб и т.д.). Летом 1989 г. в глубоководной части моря биомасса кормового для мнемии зоопланктона снизилась по сравнению с летним периодом 1978 г. в 4.4 раза, биомасса медуз аурелий уменьшилась в 4 раза, биомасса сагитт — почти в 30 раз (Шушкина, Виноградов, 1991). Концентрация зоопланктонных организмов, не потребляемых мнемией, оставалась, примерно, на прежнем уровне. Сравнение результатов исследований в июле-сентябре 1988 г. и в июле-сентябре 1989 г. показало, что присутствие в планктоне большего количества мнемии привело к увеличению биомассы бактериопланктона в 3.5 раза, а простейших — в 3 раза. В итоге, в год с наиболее высоким уровнем развития гребневика мнемии доля микробного планктонного сообщества в общей биомассе планктона, по сравнению с предыдущим годом, заметно возросла (табл. 3.2).

Таблица 3.2. Общая биомасса планктона без медуз и мнемии (В_{ПС}, г С/м^2), биомасса микробного сообщества (В_{МС}, г С/м^2) и биомассы (г С/м^2) основных компонентов планктонного сообщества (В_{ФП} — фитопланктона, В_Б — бактерий, В_{ПР} — простейших, В_{МЗ} — многоклеточного зоопланктона) в глубоководной части Черного моря в разные годы наблюдений (по: Шушкина, Виноградов, 1991)

Параметр	1978	1984		1988		1989
	среднее по сезонам	май	сентябрь–октябрь	апрель–май	июль–сентябрь	июль–сентябрь
Р _{ФП}	290	390	220	280	-	440
Р _{ФП} /Д	0.27	0.20	0.25	0.65	-	0.36
В _{ФП}	1.3	0.8	1.1	3.9	0.9	1.5
В _Б	0.5	0.6	0.6	0.6	0.2	0.7
В _Б /В _{ПС}	0.16	0.19	0.16	0.09	0.10	0.17
В _{ПР}	0.1	0.2	0.1	0.2	0.1	0.3
В _{ПР} /В _{ПС}	0.03	0.03	0.05	0.03	0.05	0.07
В _{МЗ}	1.3	1.7	1.7	2.2	0.7	1.6
В _{МС}	0.6	0.8	0.7	0.8	0.3	1.0
В _{ПС}	3.2	3.6	3.2	6.9	1.9	4.1
В _{МС} /В _{ПС}	0.19	0.21	0.22	0.12	0.15	0.24

Примечание. Р_{ФП} — первичная продукция фитопланктона, $\text{мг С/м}^2 \times \text{сут}$, Р_{ФП}/Д — отношение первичной продукции планктона к гетеротрофной деструкции.

В 7-ой (сентябрь–ноябрь 1985 г.) и 8-ой (май–июнь 1986 г.) экспедициях НИС «Рифт» особое внимание было уделено оценке пространственного распределения численности, биомассы и продукции бактериопланктона, гетеротрофного нано- и микропланктона, их вертикального распределения вплоть до нижней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода (Копылов, Сажин, 1989а, б; Копылов, 1989; Сажин, Копылов, 1989; Флинт и др., 1989). В составе бактериопланктона методом эпифлуоресцентной микроскопии учитывались одиночные клетки, бактерии, находящиеся в составе микроколоний и ассоциированные с частицами детрита, нити. В составе гетеротрофного нано- и микропланктона были обнаружены гетеротрофные нанофлагелляты, динофлагелляты, криптонады, амёбы и инфузории.

В мае–июне 1985 г. в открытых районах Черного моря абсолютные средние для столба воды величины биомассы планктонных микробных сообществ различались незначительно (табл. 3.3). При этом доля простейших в общей биомассе микробной «петли» составляла 15–25%. В общей биомассе протозоопланктона преобладали гетеротрофные нанофлагелляты (табл. 3.3).

Таблица 3.3. Средние для столба воды значения биомассы (мг С/м³) основных компонентов и общей биомассы микробного сообщества (В_{МС}) в различных открытых районах Черного моря в мае–июне 1986 г.

Группа организмов	Район моря*				
	I	II	III	IV	V
Бактерии	14.88 (75.11)**	21.61 (85.18)	18.84 (77.56)	20.68 (78.13)	19.84 (82.60)
Гет. нанофлагелляты	2.08 (10.50)	1.52 (6.00)	2.08 (8.56)	2.62 (9.90)	1.64 (6.83)
Гет. динофлагеллты	1.30 (6.56)	0.33 (1.30)	0.56 (2.31)	0.36 (1.36)	0.45 (1.87)
Гет. криптонады	0.46 (2.32)	0.49 (1.93)	0.27 (1.11)	0.13 (0.49)	0.28 (1.16)
Амебы	0	0	0.19 (0.78)	0	0.38 (1.58)
Инфузории	0.75 (3.79)	1.12 (4.41)	1.64 (6.75)	2.01 (7.59)	1.20 (5.00)
<i>Myrionecta rubra</i>	0.34 (1.72)	0.30 (1.18)	0.71 (2.93)	0.67 (2.53)	0.23 (0.96)
В _{МС}	19.81	25.37	24.29	26.47	24.02

Примечание. * I — свал глубин в районе г. Новороссийска, II — центр восточной халистазы, III — зона конвергенции течений к югу от Крыма, IV — центр западной халистазы, V — свал глубин в районе Бургаса. ** в скобках доля (%) в В_{МС}.

Осенью абсолютные средние для столба воды величины биомассы планктонного микробного сообщества в тех же районах моря были ниже — 10.1–15.9 мг С/м³. На большей акватории моря вклад простейших в В_{МС} снизился до 8.3–11.3%. Исключением был район центра восточной халистазы, где простейшие составляли 25.0% В_{МС}. Среди простейших, наряду с гетеротрофными нанофлагеллятами, доминировали инфузории.

Существенной особенностью пелагиали Черного моря является ярко выраженная стратификация вод с характерными физическими и химическими градиентами, что отражается на вертикальном распределении микробного планктонного сообщества. В толще воды открытых районов моря наблюдаются несколько более или менее постоянно существующих слоя повышенной концентрации бактерий и простейших. В верхнем перемешанном слое, первый максимум обилия микрогетеротрофов находится в поверхностной пленке и входит в состав сообщества приповерхностного слоя гипонейстона (Сорокин, 1980). В этом слое, общее число бактерий на порядок и более выше, чем в пробах, отобранных из ниже лежащих слоев воды (Цыбань, 1970). Кроме того, мы обнаружили наряду с очень высокой концентрацией бактерий, высокие величины численности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят в скоплениях пены на поверхности воды. Так в июне 1981 г. в открытых районах западной части Черного моря мы наблюдали значительные по занимаемой площади и устойчивые во времени скопления пены, вытянутые в длинные широкие тяжи. Численность гетеротрофных нанофлагеллят в этой среде (4200 кл/мл) была в 7 раз выше таковой в поверхностной пленке (624 кл/мл) и более чем на порядок превышала таковую на глубине 0.5 м (156 кл/мл). В итоге, общая биомасса микробного сообщества в пене составила 458 мкг С/л, в поверхностной пленке — 104 мкг С/л и на горизонте 0.5 м — 20 мкг С/л. Учитывая, что скопления пены в этом районе занимали значительную часть водной поверхности, можно полагать, что в период исследования наличие таких микробиоценозов вносило заметный вклад в функционирование планктонного сообщества верхнего перемешиваемого слоя.

Следующий постоянный слой аккумуляции бактериопланктона и простейших находится в районе термоклина. Возрастание концентрации бактериопланктона и простейших в эвфотической зоне обнаруживаются в поверхностном горизонте и разных участках термоклина (Крисс, Лебедева, 1968; Лебедева, 1979; Сорокин, 1982; Моисеев, 1983; Мамаева, 1983; Туманцева и др., 1991). В наших исследованиях (Сажин, Копылов, 1989; Копылов, Сажин, 1989; Копылов, 1989) расположение максимумов концентрации бактерий, гетеротрофного нанопланктона и инфузорий нередко не совпадали. Вертикальное распределение чис-

ленности и биомассы гетеротрофных флагаелл в значительной степени зависело от такового у пикопланктона, а вертикальные профили голозойных инфузорий часто совпадали с таковыми у нанопланктона. В итоге, максимальные величины биомассы микробного сообщества, в разных районах моря, в верхнем перемешиваемом слое в мае–июне 1986 г. колебались в пределах 38–50 мг С/м³, а сентябре–октябре 1985 г. — в пределах 16–31 мг С/м³.

В исследованиях деталей вертикальной структуры планктонных сообществ Черного моря, предпринятых в 8 рейсе НИС «Рифт» в июне 1986 г., был использован подводный обитаемый аппарат (ПОА) «Аргус». С ПОА определялась глубина положения скоплений видимых форм планктона и взвеси, их конфигурация и границы. Прицельный отбор проб батометрами, установленными на ПОА, позволил получить представления о пространственном взаимоотношении важнейших компонентов сообщества в масштабе микроструктуры (Виноградов, Флинт, 1989). В результате, в летний период, повсеместно, в холодном, промежуточном слое (ХПС) были обнаружены глубинные скопления водорослей *Nitzschia* spp. (Ратькова и др., 1989; Копылов и др., 1989). Виды водорослей глубинного комплекса можно охарактеризовать как: 1) теневыносливые, а некоторые, возможно, и тенелюбивые (Морозова-Водяницкая, Ланская, 1969); 2) холодолюбивые; 3) требующие для своего развития значительной концентрации биогенных элементов, которая постоянно существует на глубинах, где формируется максимум водорослей (Ратькова, Копылов и др., 1989). В центре восточной халистазы концентрация фитопланктона в слое максимума (41.5 м) была очень высока, численность превышала 2 млн. кл/мл, биомасса — 3 г/м³. Общая биомасса планктона на этих глубинах была на порядок выше, а биомасса микробного сообщества превышала в 2–4 раза таковые на соседних горизонтах (рис. 3.5).

В составе микробной «петли» помимо гетеротрофных нанофлагаелл и инфузорий, присутствовали гетеротрофные динофлагаеллы, криптонады, амёбы. В итоге, доля простейших в суммарной биомассе микробного сообщества достигала 37.1%, тогда как на соседних глубинах она составляла 3.4–7.7%. Однако вклад микробного сообщества в общую биомассу был невелик — 15.3%. Выше и ниже слоя скопления *Nitzschia* spp., обилие

водорослей резко уменьшалось (рис. 3.5). Основным компонентом планктонного сообщества был бактериопланктон, а доля Вмс значительно превышала таковые у фитопланктона и зоопланктона (рис. 3.5).

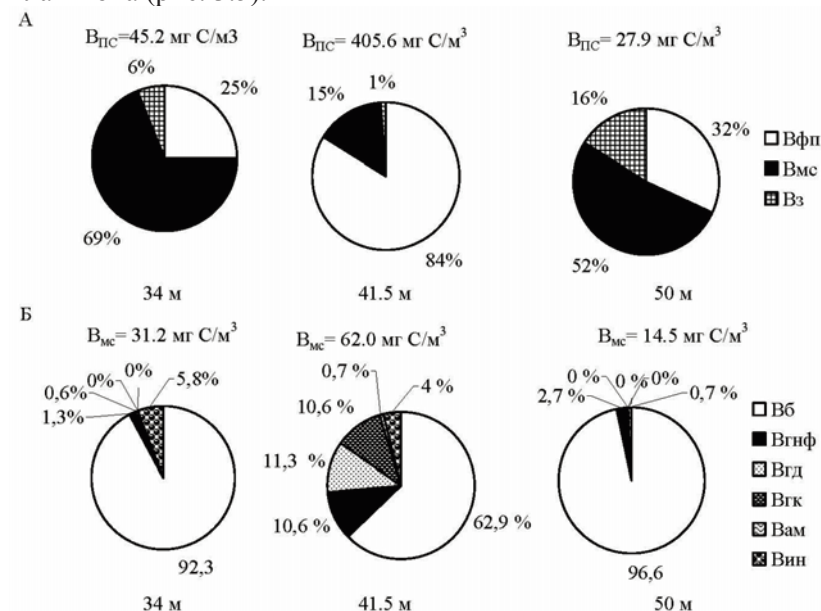


Рис. 3.5. (А). Доля (%) фитопланктона (Вфп), зоопланктона (Вз) и микробного сообщества (Вмс) в общей биомассе планктона (Впс, мг С/м³) и (Б). Доля бактериопланктона (Вб), гетеротрофных нанофлагаелл (Вгнф), гетеротрофных динофлагаелл (Вгдф), гетеротрофных криптонад (Вгк), амёб (Вам), инфузорий (Вин) в общей биомассе микробного сообщества (Вмс, мг С/м³) в зоне скопления диатомовых водорослей (41.5 м) в холодном, промежуточном слое воды в центре восточной халистазы Черного моря в июне 1986 г.

Таким образом, в холодном промежуточном слое, в летний период, в зонах скоплений вегетирующих водорослей наблюдается возрастание биомассы организмов микробной «петли», которые, в определенной степени, принимали участие в вовлечении в классическую пищевую цепь первичной продукции глубоководного фитопланктона. По-видимому, использование водорослей теневого комплекса в пищевых сетях экосистемы моря, вероятно, происходит и через детритную пищевую цепь. Та-

кой путь трансформации вещества и энергии, в определенные периоды, может иметь определяющее значение для функционирования экосистемы открытой части Черного моря.

В нижних слоях кислородной зоны, в области оксиклина и основного пикноклина, проходит нижняя граница вертикального распределения основных компонентов планктона, населяющих аэробную зону, своего рода «ложное дно», на котором могут концентрироваться разные организмы, образуя скопления с удельной биомассой, значительно большей, чем в подповерхностных слоях воды (30–70 м), и соизмеримой, а часто и превышающей величины, характерные для верхней части эвфотической зоны (Виноградов, Флинт, 1989). В дневное время у нижней границы оксиклина мезопланктон по всей акватории глубоководной части моря образует слой высокой концентрации животных (до 38 г/м^3) вертикальной протяженностью от 2–5 до 10–20 м (Виноградов и др., 1987). Нижняя граница этого слоя совпадает с изоксигенной $0.2\text{--}0.5 \text{ мл O}_2/\text{л}$ и отстоит от зоны сероводородного заражения на 15–50 м, в зависимости от района. Ночью большое количество животных мигрирует к поверхности. В итоге, мигрирующие организмы, составляющие значительную часть скоплений планктона в нижней части кислородной зоны, могут осуществлять активный транспорт разных форм органического вещества из поверхностных слоев воды. В пробах, отобранных с ПОА «Аргус» в глубинных скоплениях мезопланктона, постоянно регистрировался высокий уровень развития гетеротрофных микроорганизмов (Флинт и др., 1989). Например, в зоне конвергенции течений к югу от Крыма (ст. 138, координаты: $43^\circ 15' 0'' \text{ с.ш.}, 34^\circ 00' 1'' \text{ в.д.}$; глубина — 2210 м) в сентябре 1985 г., при глубине залегания верхней границы зоны существования кислорода и сероводорода на 120–160 м, были отмечены узкие максимумы концентрации одиночных бактерий, совпадающие по глубине с нижней частью скоплений мезопланктона (рис. 3.6).

Биомасса бактерий в таких максимумах составляла порядка $50\text{--}160 \text{ мг/м}^3$ сырого веса, при фоновых величинах в 2–5 раз меньших. Однако на некоторых станциях наблюдалось снижение концентрации одиночных бактерий, что, по-видимому, связано с их активным потреблением простейшими. Со слоями скоплений представителей мезопланктона практически посто-

янно были связаны и максимумы концентрации бактериальных агрегатов, а также бактерий на детрите (рис. 3.6).

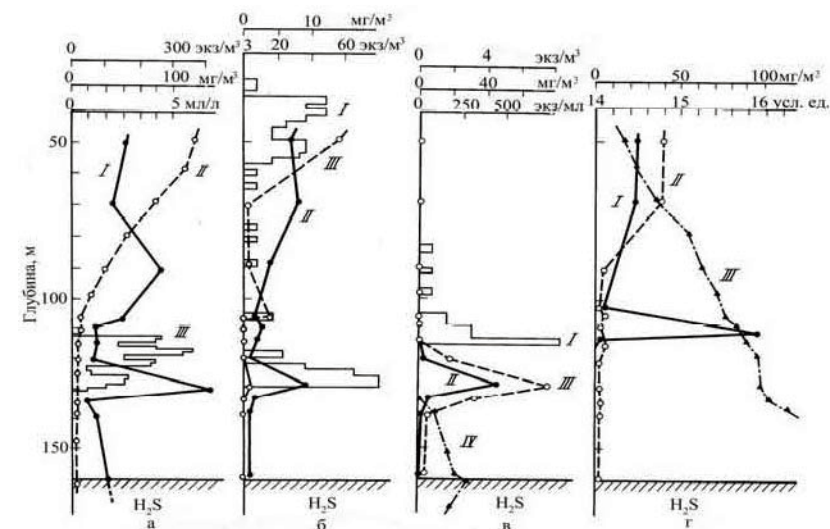


Рис. 3.6. Вертикальное распределение разных групп планктона, растворенного кислорода и плотности воды в нижней части кислородной зоны на ст. 138. а — биомасса одиночных бактерий, мг/м^3 (I); концентрация растворенного кислорода, мл/л (II); численность *C. helgolandicus* днем, экз/м^3 (III); б — численность *C. helgolandicus* ночью, экз/м^3 (I); биомасса гетеротрофного нанопланктона, мг/м^3 (II); биомасса инфузорий, мг/м^3 (III); в — численность *P. pileus* днем, экз/м^3 (I); биомасса ассоциированных бактерий, мг/м^3 (II); численность бактериальных агрегатов и детрита, экз/м (III); биомасса нитевидных форм бактерий, связанных с сероводородной зоной, мг/м^3 (IV); г — биомасса фитопланктона размером более 20 мкм , мг/м^3 (I); биомасса фитопланктона размером 2–20 мкм , мг/м^3 (II); плотность воды, усл. ед. (III) (по: Флинт и др., 1989).

Количество частиц размером 2–200 мкм , с которыми были связаны бактерии, достигало 750 экз/мл . Вертикальная протяженность слоев максимальной концентрации агрегированных бактерий была менее 10 м, причем эти слои существовали на фоне очень низких (или близких к нулю) значений обилия бактерий в микроколониях и бактерий на детрите, характерных для всей аэробной зоны поздней весной и осенью. На горизонтах с содержанием кислорода $0.25\text{--}0.30 \text{ мл/л}$, в слоях скоплений ме-

зоопланктона, возростала концентрация гетеротрофного нанопланктона, особенно гетеротрофных нанофлагеллят. На некоторых станциях численность и биомасса последних в этих слоях превышала таковые на соседних горизонтах, соответственно, в 10 и 50 раз. Инфузории образовывали скопления либо на тех же горизонтах, что и наногетеротрофы, либо в нескольких метрах выше или ниже при близком содержании кислорода в среде. Абсолютные величины биомассы микробной «петли» в слоях скопления мезопланктона составили: в мае–июне — 14–25 мг С/м³, в октябре–ноябре — 10–42 мг С/м³.

Возрастание концентрации простейших у верхней границы сероводородной зона было, впервые, обнаружено Е.В. Моисеевым и Н.В. Мамаевой (1979) в сентябре–октябре 1978 г. В этом слое был обнаружен только один вид инфузорий *Pleuronema marinum*. Биомасса флагеллят и инфузорий в слое максимума достигали соответственно 20 и 8 мг/м³. Максимум обилия гетеротрофных жгутиконосцев у верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода был зарегистрирован в последующих исследованиях (Копылов, Сажин, 1989; Сажин и др., 1991). Биомасса гетеротрофных жгутиконосцев достигала 70 мг/м³ (Сажин и др., 1991). Причем на горизонтах, отстоящих на 5 м вверх и вниз максимального скопления, концентрация жгутиконосцев падала в 5–10 раз (Сажин и др., 1991). Кроме того, в более поздних исследованиях, в водах у верхней границы «С-слоя» найдено еще три вида инфузорий, относящихся к семействам Tracheliida, Amphileptidae и Holophryidae. По численности и биомассе лидирующее положение занимала инфузория — представитель семейства Tracheliida, питающаяся гетеротрофными жгутиконосцами (Зубков, 1989б).

В Черном море в зоне сосуществования кислорода и сероводорода («С-слой») помимо прокариотных организмов постоянно обитают простейшие. За верхнюю границу слоя сосуществования принималась глубина аналитически достоверного появления в воде сероводорода; нижняя его граница отождествлялась с глубиной, на которой содержание растворенного кислорода падало до аналитического нуля. М.В. Зубков (1989а, б) в «С-слое» обнаружил два массовых вида инфузорий и один вид изоконтного жгутиконосца. Глубина проникновения в «С-слой» инфузории, предварительно определенной как представитель

семейства Mesodiniidae, ограничивалась концентрациями сероводорода 0.15, кислорода 0.3 мл/л. Другая инфузория, возможно, относится к отряду Scuticociliatida. Отдельные экземпляры этого вида (до 20 экз/л) встречались до глубин 300 м, где кислород практически отсутствовал, а концентрация сероводорода составляла 2.5 мл/л (Зубков, 1989а). У 30–80% инфузорий, живущих в «С-слое», обнаружены многочисленные эпibiонтные бактерии, являющиеся, по-видимому, симбиотическими. Отсутствие этих инфузорий в кислородной зоне свидетельствует о далеко зашедшей приспособленности к жизни в условиях зоны сосуществования кислорода и сероводорода в водной толще. Другие эукариотные организмы в слое существования кислорода и сероводорода встречались редко, и, вероятно, были занесены из вышележащих слоев, так как представляли типичных обитателей кислородной зоны.

Область заселения специфическим нано- и микропланктоном субанаэробного слоя практически не перекрывается скоплениями зоопланктона в нижней части оксиклина. Данное обстоятельство позволяет предполагать отсутствие сколь угодно эффективного биологического «лифта», обеспечивающего перенос продукции тионового хемосинтеза через субанаэробную зону к скоплениям зоопланктона в нижней части оксиклина и, прежде всего, к мигрирующим копеподам-фильтраторам. Именно с этим компонентом планктона может быть связана передача энергии тионового хемосинтеза к конечным звеньям пелагического сообщества аэробной зоны (Виноградов и др., 1986, 1992; Флинт, Копылов и др., 1989).

3.2. Индийский океан

Прибрежные районы

Коралловые рифы. Планктонные микробные сообщества исследовали в прибрежных водах у о. Сокотра (Йемен), в бухте, на берегу которой был расположен поселок и где настоящий коралловый риф отсутствовал, а дно было покрыто отдельными группами макрофитов и кораллов. В бухте о. Праслен (Сейшельские острова) коралловый риф, также вследствие антропогенного воздействия, находился в угнетенном состоянии. У двух остальных островов (о. Коэтиви и о. Коко) коралловый риф был

хорошо развит. В этих прибрежных водах пробы отбирали на разрезах, которые пересекали коралловый риф на четырех станциях: первая располагалась у берега на глубине 1–3 м, где дно было покрыто отдельными кораллами, макрофитами, песком и обломками кораллов, вторая - над коралловым рифом, третья — у внешнего края рифа и четвертая — 100–300 м от его края.

Анализ полученных результатов показал, что наиболее высокие величины биомассы микробных сообществ наблюдались в загрязненных бухтах (бухта Губбет-Калансия и Бухта Сент-анс-Бей), где коралловые рифы находились в угнетенном состоянии (табл. 3.4). В этих бухтах V_{MC} убывает с удалением от берега. В прибрежных водах у о. Сокотра, V_{MC} , в среднем для станций, составила 72.9 мг С/м^3 (доля $V_{ПР}$ в V_{MC} — 12.3%), а у о. Праслен — 55.0 мг С/м^3 (доля $V_{ПР}$ в V_{MC} — 15.1%).

У островов с развитым коралловым рифом, напротив, наибольшие концентрации бактерий и простейших, как правило, отмечались у внешнего края рифа или в 100–300 м от него (табл. 3.4). Причиной интенсивного развития гетеротрофных организмов вне зоны кораллового рифа является обогащение вод, омывающих коралловые рифы, растворенным и взвешенным органическим веществом, поступающим непосредственно из донных сообществ рифа. В водах, имеющих непосредственный контакт с живым коралловым рифом, биомасса микробного сообщества была наименьшей.

По мнению Ю.И. Сорокина (Сорокин, Тяпкин, 1984), это объясняется активным выеданием микрогетеротрофов фильтрующей донной фауной кораллового рифа. Таким образом, в районе коралловых рифов микробные планктонные сообщества выполняют, в значительной степени, функцию промежуточного звена между автотрофным компонентом данного биоценоза и более высокими трофическими уровнями планктонного и бентосного сообщества. В итоге, V_{MC} в этих прибрежных районах была невысокой: у о. Коэтиви — 13.5 мг С/м^3 (доля $V_{ПР}$ в V_{MC} — 9.0%), а у о. Коко — 40.7 мг С/м^3 (доля $V_{ПР}$ в V_{MC} — 5.9%).

Таблица 3.4. Биомасса (мг С/м^3), в среднем для столба воды, основных компонентов микробного сообщества у островов западной части Индийского океана в феврале-марте 1984 г.

Острова	Место разреза	Т, °С на поверхности	№ ст. (глубина, м)	Бактерии	Флагелляты	Инфузории	Амебы	Микробное сообщество
Сокотра	Бухта Губбет-Калансия	25.0	1 (1)	69.9	6.6	0.3	0	76.8
			2 (2)	77.3	10.5	3.5	0.1	91.4
			3 (26)	55.3	6.5	1.6	0.1	63.5
			4 (24)	52.7	1.9	5.3	0	59.9
Праслен	Бухта Сент-анс-Бей	29.0	1 (2)	60.3	3.9	11.2	0.3	75.7
			2 (7)	71.7	1.8	7.6	0	81.1
			3 (16)	28.2	4.8	1.2	0.1	34.3
			4 (32)	25.1	2.6	0.3	0.2	29.0
Коэтиви	Трансекта у западного берега	29.8	1 (3)	10.2	0.6	0.1	0	10.9
			2 (10) *	13.6	0.5	0	0.1	14.2
			3 (15) *	8.1	0.4	0.1	0.1	8.7
			4 (21)	16.4	3.4	0.1	0.2	20.1
Каргас-Карахос (о-в Коко)	Трансекта у северного берега	28.0	1 (1)	35.5	0.4	0.1	0.1	36.1
			2 (6) *	16.7	2.5	0	0	19.2
			3 (17)	64.8	1.0	0.8	0.2	66.8

* станции с хорошо развитым коралловым рифом.

Портовые бухты. Среди исследованных районов Индийского океана наибольший уровень развития гетеротрофных микроорганизмов был зарегистрирован в портовых бухтах городов Аден (Аденский залив) и Порт-Луи (о. Маврикия), испытывающих значительное антропогенное воздействие (Копылов, Сажин, 1988). В исследованных бухтах, обнаружены высокие величины биомассы бактериопланктона, что объясняет присутствие в этих водах значительных концентраций гетеротрофного нанопланктона, основную массу которого составляют бактериоидные простейшие (табл. 3.5).

Таблица 3.5. Биомасса (мг С/м³) автотрофных и гетеротрофных компонентов пико- и нанопланктона, а также микропланктонных инфузрий в портовых бухтах Индийского океана

Порт (дата)	Т, °С	В _Б	В _{ГНФ}	В _{ГДФ}	V _{АПП}	V _{АНП}	Инфузории	
							< 20 мкм	> 20 мкм
Аден (14.02.1984)	24.5	130.4	20.1	1.0	1.7	159.3	0.1	4.7
Порт-Луи (14.03.1984)	28.0	128.3	10.1	0.3	4.4	22.2	0.3	2.1

Следует отметить, что до 11% суммарной численности и до 14% суммарной биомассы гетеротрофных нанофлагеллят находилось в составе детритных частиц. Общая биомасса гетеротрофного компонента нанопланктона в бухте п. Аден (151.6 мг С/м³) была соизмерима с таковой у автотрофного компонента (161.0 мг С/м³), а в бухте п. Порт-Луи первая величина (139.0 мг С/м³) значительно превышала вторую (26.6 мг С/м³). В итоге суммарная биомасса гетеротрофного микробного сообщества в этих загрязняемых бухтах составила 141.1–156.3 мг С/м³.

Открытые районы

Эпипелагиаль. Исследования в центральной части Индийского океана проводили в августе–октябре 1980 г. на меридианальном разрезе по 80° в.д. в районе больших разломов Аравийско-Индийской ветви срединно-океанического хребта и в районе Тройственной точки. Район работ охватывал воды основных течений тропической зоны Индийского океана — Муссонного,

Южного пассатного, Межпассатного, зоны Южной тропической дивергенции и Южной тропической конвергенции (Сорокин, 1984).

В период исследования (весна Южного полушария) в районах с относительно высоким положением термоклина и интенсивной динамики вод (Муссонное и Пассатное течения, Приэкваториальная дивергенция) скорость фотосинтеза фитопланктона (соответственно 0.4–0.8, 1.0, 0.2–1.4 г С/(м² × сут) была существенно выше таковой (0.1–0.2 г С/(м² × сут) обнаруженной в водах Южной тропической конвергенции (Sorokin et al., 1985). На большинстве станций первых районов первичная продукция фитопланктона (Р_{ФП}) существенно превышала деструкцию органического вещества (Д), что характерно для начальных этапов сезонной сукцессии планктонных сообществ умеренных вод в весенний период (Sorokin, 1977). В зоне конвергенции отношение Р_{ФП}/Д было ниже единицы (табл. 3.6). По-видимому, недостающая энергия может покрываться за счет продукции бактерий при использовании ими органического вещества, созданного в других районах океана. В водах Южно-Индийского течения зарегистрирована высокая интегральная первичная продукция (0.9 г С/(м²·сутки), которая значительно превышала деструкцию органического вещества (табл. 3.6).

Наиболее высокие величины биомассы бактериопланктона были зарегистрированы в районах больших разломов, находящихся в зоне Пассатного течения (табл. 3.6). В зоне конвергенции, занятой олиготрофными водами, первичная продукция фитопланктона была в 5–10 раз ниже, чем в районах основных течений тропической зоны. В то время как бактериальная биомасса здесь была соизмерима с таковыми в других зонах (табл. 3.6).

Это указывает на то, что локальный фитопланктон в тропических водах не является единственным источником органического вещества для бактериопланктона (Сорокин, 1977).

Воды центральной части Индийского океана характеризовались высоким уровнем развития гетеротрофных нанофлагеллят (Копылов, 1985в). Биомасса бесцветных жгутиконосцев в слоях максимумов достигала в районе Муссонного течения 31.2 мг/м³, в зоне приэкваториальной дивергенции — 25.9 мг/м³, в районе Пассатного течения — 44.8 мг/м³, в зоне тропической конвергенции — 21.7 мг/м³ и районе Южно-Индийского

течения — 11.9 мг/м³. Среди исследованных участков наибольшее количество гетеротрофных флагеллят сосредоточено в зонах приэкваториальной дивергенции и больших разломов (Вима и Мария Селеста).

Распределение биомассы инфузорий в районах работ было также неравномерно (Мамаева, 1982). Биомасса инфузорий в слоях максимумов достигала в районе Муссонного течения 9.6 мг/м³, в зоне приэкваториальной дивергенции — 39.0 мг/м³, в районе Пассатного течения — 11.0 мг/м³, в зоне тропической конвергенции — 10.0 мг/м³ и районе Южно-Индоканского течения — 9.0 мг/м³. Максимальная величина отмечена в приэкваториальном районе. Следует отметить, что в зоне Пассатного течения большое количество как гетеротрофных наноплагеллят, так и инфузорий *Vorticella* sp. были прикреплены к водорослям *Chaetoceros* sp.

На всех исследованных станциях основным компонентом протозоопланктона были гетеротрофные флагеллаты — от 55.3 до 97.8% (в среднем 78.9%) суммарной биомассы планктонных простейших (В_{ПР}). На станциях, где интегральная величина скорости фотосинтеза превышала 0.3 г С/(м²·сут), В_{ПР} составляла от 10.9 до 41.7% (в среднем 24.6%) от общей биомассы зоопланктона (В_З). В олиготрофных водах, где Р_{ФП} менее 0.2 г С/(м²·сут) доля простейших в В_З была выше — 38.1–64.8% (в среднем 48.6%).

Абсолютные величины биомассы планктонных микробных сообществ (В_{МС}) в мезотрофных водах колебались в пределах 3.1–12.3 ккал/м² (в среднем 5.9 ккал/м²) или в пределах 2.1–8.2 мг С/м³ (в среднем 3.9 мг С/м³). Максимальные величины В_{МС} наблюдались на станциях расположенных в зоне больших разломов и где зарегистрированы наиболее высокие значения первичной продукции фитопланктона (табл. 3.6). В зоне конвергенции, занятой олиготрофными водами, величина В_{МС}, рассчитанная в среднем для исследованных станций, была немногим меньше таковой в мезотрофных водах — 3.5 мг С/м³. В итоге доля микробной «петли» в общей биомассе планктона в этих водах была выше (58.2–64.4%), чем в других участках центральной части Индийского океана (26.7–43.9%), где первичная продукция фитопланктона превышала величину суммарного дыхания планктонного сообщества (табл. 3.6).

Таблица 3.6. Первичная продукция фитопланктона (Р_{ФП}, г С/(м²·сут) и биомасса (В, ккал/м²) основных компонентов планктона в верхнем слое воды (0–150 м) в центральной части Индийского океана (по: Sorokin et al., 1985)

Зона океана*	Р _{ФП}	Р _{ФП} /Д	В _{ФП}	В _Б	В _{ГНФ}	В _{ИН}	В _{РД}	В _{МЗ}	В _{ПСС}	В _{МС}	В _{МС} /В _{ПСС} , %
МТ	0.8-0.4	1.2-2.5**	4.00-8.40	1.92-2.59	0.65-0.85	0.28-0.29	0.19-0.24	3.6-3.6	10.7-15.9	3.09-3.92	24.6-28.9
ПД	0.6	1.8	6.20	2.26	0.75	0.28	0.22	3.6	13.3	3.51	26.7
ЮТД	1.0	2.4	9.7	4.19	1.28	0.56	0.02	4.2	20.0	6.05	30.2
ЮТД	0.2-0.5	0.7-1.3	2.57-4.85	4.22-6.26	0.46-0.92	0.01-0.07	0.01-0.01	3.0-4.2	10.7-14.6	4.76-7.19	34.5-49.3
СПТ	0.3±0.07	1.0±0.2	3.93±0.69	4.97±0.65	0.69±0.23	0.04±0.02	0.01	3.4±0.4	13.0±1.2	5.70±0.75	43.9±4.7
ЗБР	0.2	0.7	1.93	4.66	0.47	0.05	<0.01	3.0	8.9	5.18	58.2
ЗБР	0.4-1.4	0.9-2.7	4.13-14.16	3.50-9.13	0.81-2.87	0.02-0.30	0.02-0.03	4.8-9.0	24.3-32.9	5.25-12.32	18.5-37.7
ЮИТ	1.0±0.3	2.0±0.5	9.94±3.00	5.59±1.78	1.85±0.59	0.19±0.09	0.02±0.003	7.6±1.4	25.2±5.6	7.66±2.33	31.2±6.4
ЮТК	0.1-0.2	0.6-0.9	1.24-2.30	3.41-4.92	0.52-2.08	0.13-0.22	0-0.01	1.2-1.2	8.2-8.6	4.66-5.83	57.1-70.5
ЮИТ	0.2±0.04	0.7±0.1	1.76±0.31	4.08±0.44	1.10±0.49	0.18±0.03	<0.01	1.2	8.4±0.1	5.37±0.38	64.4±3.9
ЮИТ	0.9	2.3	9.04	3.25	0.48	0.25	0	1.8	14.8	3.98	26.9

* МТ — Муссонное течение (00°06'ю.ш., 80°00'в.д. — 02°54'ю.ш., 80°00'в.д.), ПД — Приэкваториальная дивергенция (09°00'ю.ш., 79°57'в.д.), ЮТД — Экваториальная (южная тропическая) дивергенция (12°02'ю.ш., 79°58'в.д. — 18°12'ю.ш.80°00'в.д.), СПТ — стержень Пассатного течения (11°27'ю.ш., 69°11'в.д.), ЗБР — Зона больших разломов (09°06'ю.ш., 67°18'в.д. — 13°23'ю.ш., 66°45'в.д.), ЮТК — Южная тропическая конвергенция (20°36'ю.ш., 79°58'в.д. — 25°52'ю.ш., 69°18'в.д.), ЮИТ — Южно-Индоканское течение (24°20'ю.ш., 60°06'в.д.). ** над чертой — минимальное и максимальное значение, под чертой — среднее с ошибкой.

Расчет элементов энергетического баланса планктонных сообществ для станций располагавшихся в основных зонах региона показал, что в водах Муссонного и Пассатного течений микрозоопланктон использовал в пищу 65.5–78.7% суточной продукции бактериопланктона и 11.4–15.9% суточной первичной продукции фитопланктона, а в водах Южной тропической конвергенции соответственно 84.9 и 25.8%. Анализ изменений численности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий в столбе воды в течение суток свидетельствовал, что большая часть их продукции выедалась мезозоопланктоном. Таким образом, в период исследования, простейшие, в значительной степени выполняли роль передаточного звена между первичной продукцией фитопланктона и метазоопланктоном.

Мезо- и батипелагиаль. Просмотр проб воды, отобранных на глубине от 200 до 2000 м, показал, что вопреки предположениям о лимитирующем действии давления на вертикальное распределение бесцветных жгутиконосцев в морях и океанах (Tugley, Carstens, 1991), эти протисты обитали до глубины 2000 м. Сразу после отбора проб подсчет живых гетеротрофных жгутиконосцев проводили в камере-пенале объемом 4 мл с использованием фазово-контрастной микроскопии. В образцах воды, полученных в западной части Индийского океана с глубин 200, 400, 600 и 800 м (температура воды составляла 12.5, 10.5, 8.5 и 7.5 °C) были обнаружены флагелляты в количестве 20, 55, 1, 2 экз/мл и биомассе 1.00, 2.75, 0.05, 0.01 мг/м³, соответственно.

В центральной части Индийского океана на глубинах 400–600 м были зарегистрированы живые бесцветные жгутиконосцы в более высоких количествах (табл. 3.7).

Поскольку численность бактерий подсчитывали с использованием световой микроскопии на мембранных фильтрах, окрашенных эритрозином, то вследствие недоучета мелких клеток бактерий, биомасса бактерий может быть занижена. Тем не менее, располагая имеющимися данными, мы получили, что биомасса микробного сообщества в мезо- и батипелагиали центральной части Индийского океана находилась в пределах 0.4–1.2 мг С/м³. Кроме того, на мембранных фильтрах были выявлены и количественно учтены формы, описанные ранее как «оливковые» клетки (Hentshel, 1936). Численность «оливковых» кле-

ток, возможно являющихся цианобактериями, в слое 300–400 м достигала сотен клеток в мл воды (табл. 3.7).

Таблица 3.7. Вертикальное распределение численности (N, экз/мл) и биомассы (B, мг/м³) гетеротрофных бактерий, флагеллят и «оливковых» клеток в мезо- и батипелагиали в центральной части Индийского океана (7-й рейс НИС «Академик Несмеянов», ст. 2255, 20°38' ю.ш., 81°12' в.д.)

Глубина, м	Температура, °C	Бактерии*		Гет. флагелляты		«Оливковые» клетки	
		N, 10 ³	B	N	B	N, 10 ³	B
400	10.4	18	2.2	104	3.5	104	5.2
500	8.5	6	0.7	104	3.5	52	2.6
600	6.7	32	4.2	104	3.5	0	0
1000	-**	12	1.4	26	2.7	0	0
2000	-	7	0.8	13	0.8	0	0

Примечание. * — определение численности бактерий проводили методом Разумова (1932); ** — нет данных.

3.3. Экваториальная часть Тихого океана

Эпипелагиаль. Исследования сообществ эвфотического слоя одного из наиболее продуктивных районов океана — экваториального апвеллинга восточной Пацифики (17-й рейс НИС «Академик Курчатов»), позволили оценить изменчивость структурно-функциональных характеристик планктонных сообществ на экваторе между 97° и 155° з.д. по мере снижения трофности вод с востока на запад, по мере ослабления интенсивности апвеллинга (Виноградов и др., 1976). Первичная продукция фитопланктона на ст. 1454 (18.0 ккал/м² в сутки) была выше, чем на других станциях (3.2–5.0 ккал/м² в сутки) в 3.0–5.6 раз.

По мере продвижения от высокопродуктивных к более бедным районам наблюдалось резкое падение общей биомассы планктона (табл. 3.8), в том числе биомассы микробного сообщества от 12.1 мг С/м³ до 3.3–4.3 мг С/м³. Однако относительное значение микробной «петли» в общей биомассе планктона, напротив, возросло. Биомасса бактерий в менее продуктивных районах снизилась в 3.2–5.9 раз, но оказалась выше биомассы фитопланктона в 1.4–2.9 раз. В то же время общая биомасса простейших на этих станциях либо незначительно снизилась, либо возросла. Во всех исследованных районах доля простей-

ших в общей биомассе зоопланктона довольно велика (на ст. 1454 — 16%, на остальных — 24–42%), что указывало на их существенную роль, особенно в низкопродуктивных районах, в процессах функционирования исследованных планктонных сообществ (Виноградов и др., 1976).

Таблица 3.8. Биомасса различных элементов планктонного сообщества на экваторе (ккал/м²) в слое 0–150 м в январе–феврале 1974 г. (по: Виноградов и др., 1976)

Группа организмов	Ст. 1454	Ст. 1456	Ст. 1458	Ст. 1461
	00°58' ю.ш. 97°00' в.д.	00°00' ю.ш. 122°20' в.д.	00°03' ю.ш. 139°31' в.д.	00°45' ю.ш. 154°55' в.д.
Фитопланктон	18.8	2.0	1.8	1.9
Бактерии	16.5	2.8	5.2	2.9
Гет. флагеллаты	1.4	0.7	0.7	0.4
Инфузории	0.2	1.3	0.4	1.7
Радиолярии + фораминиферы	0.03	0.2	0.1	0.04
Микробное сообщество (МС)	18.13	5.00	6.40	5.04
Зоопланктон	8.1	3.1	3.8	3.8
Планктонное сообщество (ПС)	45.03	10.10	12.00	10.74
МС/ПС, %	40.3	49.5	53.3	46.9

3.4. Юго-восточная часть Тихого океана

Эпипелагиаль. Во время 34-го рейса НИС «Академик Курчатов» (февраль–март 1982 г.) в исследованном районе были встречены планктонные сообщества разной степени зрелости, населяющие воды разной трофности (Шушкина и др., 1984). Большинство станций в Экваториальном и Перуанском районах находилось в мезотрофных водах, самые прибрежные станции перуанского разреза — в эвтрофных водах и на станциях в районе хребта Наска и к югу от него — в олиготрофных водах (табл. 3.9).

В эвтрофных водах основным компонентом был фитопланктон. Биомасса бактериопланктона была ниже таковой у планктонных водорослей в 1.2 раза, но выше биомассы зоопланктона в 1.4 раза. Относительная роль простейших в общей биомассе зоопланктона была невысокой — 8.8%. В итоге био-

масса микробного сообщества составляла в среднем для этого района 15.2 мг С/м³ или 36% от В_{ПС}.

Таблица 3.9. Биомасса (В, ккал/м²) основных элементов планктонных сообществ в эпипелагиали (0–200 м) юго-восточной части Тихого океана в январе–марте 1982 г. (по: Шушкина и др., 1984)

Параметры	Район исследований				
	Экваториальный	Перуанский (08°59' ю.ш. 88°00' з.д. - 07°39' ю.ш. 79°40' з.д.)			Район хребта Наска
	01°23' ю.ш. 85°27' з.д. 01°59' ю.ш. 87°46' з.д.	200-500 миль от берега	70-200 миль от берега	12-70 миль от берега	19°30' ю.ш. 81°25' з.д. 27°37' ю.ш. 83°59' з.д.
Уровень трофности	мезотрофный	мезотрофный	мезотрофный	эвтрофный	олиготрофный
Хлоро-филл, мкг/м ³	120-261 (211±45) **	213-279 (236±22)	354-372 (363)	624-5198 (2396±1417)	75-127 (106±11)
Состояние	развитое	развитое	развитое	равновесное	зрелое
Р _{ФП} /Д*	0.11-0.39 (0.25±0.06)	0.11-0.20 (0.15±0.020)	0.22-0.33 (0.28)	0.50-1.10 (0.90±0.14)	0.03-0.10 (0.06±0.01)
В _{ФП}	3.65-11.00 (6.17±3.45)	1.87-4.60 (3.38±0.58)	15.0-22.1 (18.6)	23.7-44.9 (33.8±4.7)	1.68-8.60 (5.85±1.29)
В _Б	6.01-13.00 (8.86±1.51)	3.05-19.30 (9.16±3.74)	14.9-21.2 (18.1)	16.7-49.6 (28.5±7.2)	8.38-19.60 (11.18±2.1)
В _{ГНФ}	0.07-0.23 (0.11±0.04)	0.07-0.11 (0.08±0.01)	0.13-0.25 (0.19)	0.18-0.37 (0.23±0.05)	0.01-0.17 (0.05±0.03)
В _{ИН}	0.17-0.97 (0.54±0.17)	1.77-4.03 (2.79±0.58)	1.74-7.93 (4.84)	0.51-2.05 (1.54±0.35)	0.28-4.20 (1.66±0.66)
В _{МЗ} (0.2-3 мм)	8.8-20.1 (13.4±2.4)	9.4-31.4 (15.8±5.2)	11.7-13.1 (12.4)	8.3-24.3 (15.2±3.7)	2.1-3.0 (2.5±0.2)
В _{МЗ} (> 3 мм)	1.67-5.83 (3.67±0.98)	3.09-6.88 (4.82±0.79)	11.20-11.32 (11.26)	0.34-10.32 (3.18±2.39)	0.11-0.38 (0.22±0.06)
В _{ПС}	23.3-43.8 (32.8±4.4)	21.8-62.6 (36.0±9.1)	62.4-68.2 (65.3)	59.6-108.8 (82.4±10.3)	14.7-35.3 (21.5±3.6)
В _{МС}	6.2-14.0 (9.5±1.7)	5.0-21.2 (12.0±3.6)	23.1-23.1 (23.1)	18.2-51.8 (30.3±7.3)	9.8-23.8 (12.9±2.7)
В _{МС} /В _{ПС}	0.18-0.40 (0.30±0.05)	0.23-0.43 (0.32±0.04)	0.34-0.37 (0.36)	0.26-0.48 (0.36±0.06)	0.54-0.70 (0.59±0.04)

* Р_{ФП} — первичная продукция фитопланктона, ккал/(м²·сут); Д — общая гетеротрофная деструкция сообщества, ккал/(м²·сут); ** минимальное и максимальное значения (среднее ± ошибка).

В планктонных сообществах населяющих мезотрофные воды, в зависимости от их зрелости и окружающей обстановки близости дивергенции и их интенсивности степени смешения с

другими сообществами и т.п. — трофическая структура заметно отличалась (Виноградов и др., 1984; Шушкина и др., 1984).

В районе Экватора и на участке перуанского разреза, наиболее удаленном от берега, в общей биомассе планктона доминировал зоопланктон. Причем, если в первом районе простейшие составляли лишь 3.7% $V_{ПС}$, то во втором в 3 раза больше (12.2% $V_{ПС}$). Бактериопланктон превышал биомассу фитопланктона в 1.4–2.7 раза. В срединном участке перуанского разреза основными компонентами планктонного сообщества были фитопланктон и бактериопланктон. Доля простейших в общей биомассе зоопланктона увеличилась до 17.5%. По мере приближения к берегу биомасса микробного сообщества возрастала от 4.8 мг C/m^3 (район экватора) до 8.3 мг C/m^3 (70–200 миль от берега), а доля $V_{МС}$ в $V_{ПС}$ — от 30 до 36% (табл. 3.9).

Общая биомасса зрелых планктонных сообществ, населяющих олиготрофные воды, оказалась ниже таковой в мезотрофных водах в 1.5–3.0 раза и в 3.8 раз ниже в эвтрофных водах. Основным компонентом планктона были гетеротрофные бактерии. Доля простейших в общей биомассе планктона достигла 38.6%. Биомасса микробного сообщества в олиготрофных водах составила 6.4 мг C/m^3 , но вклад $V_{МС}$ в $V_{ПС}$ возрос до 59% (табл. 3.9).

Анализ результатов исследований, проведенных в 34-м рейсе НИС «Академик Курчатов» в юго-восточной части Тихого океана, позволил Э.А. Шушкиной и М.Е. Виноградову (1984) сделать вывод, что изменения величин структурных и функциональных характеристик сообществ исследованного района, связанные с их развитием, оказываются гораздо более значимыми, чем изменения в одновозрастных сообществах, связанные с особенностями района (гидрологической обстановкой), в которых они находятся. По мере увеличения зрелости планктонного сообщества, т.е. от молодого к зрелому, наблюдалось существенное снижение общей биомассы планктона. В тоже время, полученные материалы свидетельствуют, что при этом возрастает роль микробных сообществ в структуре планктонной трофической сети.

Мезо- и батипелигиаль. В юго-восточной части Тихого океана (ст. 3616, 50°20' ю.ш., 82°06' з.д.) численность бесцветных жгутиконосцев на глубине 200 м была 1 кл/мл, на глубине

500 м — 1–5 кл/мл и на глубине 1000 м — 18 кл/мл, а биомасса соответственно составила 0.10, 0.22 и 1.35 мг/м³, что соответствовало минимальному количеству флагеллят, обитающих в эвфотической зоне на этих станциях (Моисеев, 1984). Исследования показали, что активно передвигающиеся флагелляты обнаруживались только в первые 20 мин. просмотра пробы. Мелкие динофлагелляты встречались на большинстве исследованных глубин. Их биомасса составила 0.02–1.68 мг/м³. Размер глубоководных «голых» амёб варьировал от 11 до 30 мкм. На глубинах, где они были обнаружены, их биомасса (0.13–3.35 мг/м³) была сопоставима с таковой гетеротрофных флагеллят.

3.5. Юго-западная часть Тихого океана

Прибрежные районы. Общая биомасса планктонного микробного сообщества в бухте порта Веллингтон при температуре воды на поверхности 15.4 °C составила 132.6 мг C/m^3 , что значительно выше максимальных значений $V_{МС}$ зарегистрированных в открытых водах юго-западной части Тихого океана.

Основными компонентами микробной петли были бактериопланктон и гетеротрофные динофлагелляты, инфузории присутствовали в очень небольшом количестве (табл. 3.10). Биомасса гетеротрофного компонента пико- нанопланктона (132.6 мг C/m^3) была выше таковой у автотрофного (68 мг C/m^3).

Таблица 3.10. Численность (кл/л) и биомасса автотрофных и гетеротрофных компонентов пико- и нанопланктона, а также микропланктонных инфузорий в поверхностном горизонте портовой бухты г. Веллингтон (14.03.1985 г.)

Компоненты	Численность	Биомасса	
		мг/м ³	мг C/m^3
Бактерии	2297×10^6	363.9	73.3
Автотрофный пикопланктон	9531×10^3	8.6	1.6
Гет. нанофлагелляты	2083×10^3	84.9	18.7
Гет. динофлагелляты	367×10^3	332.5	39.9
Автотрофный нанопланктон	9750×10^3	362.6	66.4
Инфузории менее 20 мкм	0	0	0
Инфузории более 20 мкм	150	6.0	0.7

Открытые районы. Эпипелагиаль. Исследованная акватория юго-западной части Тихого океана (январь–февраль

1985 г.) охватывала пять больших широтных зон: Антарктическую (АЗ), Антарктическую полярную фронтальную (АПФЗ), Субантарктическую (САЗ), Субтропическую фронтальную (СТФЗ), Субтропическую (СТЗ) и разделяющие их Антарктический (АФ), Субантарктический (САФ) и Субтропические (СТФ) фронты (Экосистемы субантарктической ..., 1988). Эти зоны определяли структуру населяющих их планктонных сообществ.

Располагая собственными материалами по структурно-функциональным характеристикам бактериопланктона и гетеротрофного нанопланктона (Копылов, Сажин, 1988; Сажин, Копылов, 1988), а также привлекая данные наших коллег по фито- и зоопланктону (Экосистемы субантарктической ..., 1988), полученные в 34-м рейсе НИС «Дмитрий Менделеев», мы попытались оценить значение микробной «петли» в структуре планктонных сообществ различных зон.

В составе гетеротрофного нанопланктона преобладающей группой были гетеротрофные флагаеллы. Среди флагаелл размером более 10 мкм были отмечены различные бесцветные динофлагаеллы и хризомонады. В 40 из 240 исследованных проб обнаружены амебы размером от 2 до 12 мкм.

Согласно индексу сукцессионной зрелости, станции с сообществами на равновесной стадии, были приурочены к антарктическим водам, развивающиеся сообщества — к субантарктике и зрелые — к станциям в субтропических водах, что соответствовало сезонным состоянием этих сообществ (Шушкина и др., 1988).

Наиболее высокие величины общей биомассы планктона наблюдались в антарктических водах (табл. 3.11), где основным компонентом был фитопланктон (72.7% от $V_{ПС}$). Планктонный фитоценоз данной зоны был представлен, главным образом, крупными видами. Автотрофный пикопланктон отличался крайней бедностью. Качественный состав, абсолютное количественное преобладание диатомового планктона в АЗ свидетельствовало о поздневековом периоде в его развитии (Суханова и др., 1988).

В период «цветения» антарктических вод диатомовыми водорослями наблюдались относительно низкие величины биомассы бактериопланктона и инфузорий. Средний объем бактериальных клеток составил 0.074 мкм^3 . Доля агрегированных бактерий была очень мала — 1.4% от общей биомассы планктонных бактерий. В составе наногетеротрофов, биомасса кото-

рых была на порядок выше таковой у инфузорий, были многочисленны хоанофлагеллаты. Вклад простейших в суммарную биомассу зоопланктона составил лишь 9.6%. В итоге, биомасса микробного сообщества, в среднем для столба воды, составила 9.5 мг С/м^3 или 8.9% от $V_{ПС}$.

Таблица 3.11. Биомасса (V , ккал/ м^2) основных элементов планктонных сообществ в слое 0–200 м в разных зонах юго-западной части Тихого океана (разрез по 158° з.д., 09.01.–07.02.1985)

Параметры	Район*						
	АЗ 57.0° ю.ш.	АФ 55.5° ю.ш.	АПФЗ 53.5° ю.ш.	САФ 52.5° ю.ш.	САЗ 50.3°-45.3° ю.ш.	СТФЗ 40.2°-35.0° ю.ш.	СТЗ 32.0°-27.0° ю.ш.
$V_{ФП}^{**}$	156.0	99.0	22.3	12.7	<u>10.1-26.4***</u> 18.0±2.4	<u>6.6-15.3</u> 9.8±2.8	<u>6.7-6.9</u> 6.8
V_B	14.8	23.4	22.2	29.3	<u>26.6-43.9</u> 34.5±2.9	<u>16.1-74.8</u> 41.2±17.5	<u>19.6-20.2</u> 19.9
$V_{ГНФ}$	3.9	6.7	1.9	2.3	<u>1.7-7.0</u> 3.6±1.0	<u>4.9-13.3</u> 9.1±2.4	<u>4.1-7.8</u> 6.0
$V_{ИН}^{**}$	0.3	0.7	0.6	0.4	<u>0.3-0.7</u> 0.6±0.1	<u>0.2-1.0</u> 0.5±0.2	<u>0.5-0.6</u> 0.6
$V_{МЗ}^{**}$ (0.2-3 мм)	13.5	17.3	20.4	7.2	<u>1.6-9.7</u> 5.1±1.2	<u>1.8-5.3</u> 4.0±1.1	<u>1.3-2.4</u> 1.8
$V_{МЗ}^{**}$ (> 3 мм)	22.9	31.5	10.1	7.3	<u>0.3-21.2</u> 8.9±3.2	<u>0.8-1.3</u> 1.1±0.2	<u>0.1-0.2</u> 0.2
$V_{МКЗ}^{**}$	3.1	3.1	1.0	1.0	<u>0.6-2.8</u> 1.5±0.4	<u>0.6-4.9</u> 2.2±1.3	<u>0.4-0.4</u> 0.4
$V_{ПС}$	214.5	181.7	78.5	60.2	<u>59.0-90.6</u> 72.2±4.7	<u>40.3-102.9</u> 68.0±18.4	<u>32.9-38.2</u> 35.7
$V_{МС}$	19.0	30.8	24.7	32.0	<u>29.0-48.6</u> 38.7±3.2	<u>25.5-80.1</u> 50.8±15.9	<u>24.3-28.5</u> 26.5
$V_{МС}/V_{ПС}$, %	8.9	17.0	31.5	53.2	<u>36.1-71.4</u> 53.6±5.3	<u>63.2-77.8</u> 72.8±4.8	<u>73.9-74.6</u> 74.2

* — АЗ — антарктическая зона, АФ — антарктический фронт, АПФЗ — антарктическая полярная фронтальная зона, САФ — субантарктическая фронтальная зона, САЗ — субантарктическая зона, СТФЗ — субтропическая фронтальная зона, СТЗ — субтропическая зона; ** — значения биомассы заимствованы из работы Шушкиной и др., 1988; *** — над чертой минимальные и максимальные величины, под чертой — средняя величина ± ошибка.

По мере продвижения на север (в районах АФ и АПФЗ) наблюдалось убывание биомассы фитопланктона и, напротив, возрастание таковой у бактериопланктона (табл. 3.11). Средний объем бактериальных клеток увеличился до 0.100 и 0.145 мкм³. В итоге, в этих зонах биомасса микробной «петли» (в среднем для столба воды) возросла до 15.4 мг С/м³ и 12.4 мг С/м³, а их доля в В_{ПС} — до 17.0% и 31.5% соответственно. Вклад простейших в общую биомассу зоопланктона (7.4–12.5%) изменился незначительно.

В водах Субантарктики (САФ и САЗ), в исследованный период, «цветение» уже окончилось, т.е. фитоценоз находился в другом сезонном состоянии. В САЗ низкая биомасса фитопланктона, преобладание жгутиковых, мелких перидиней и кокколитофорид, ничтожная роль диатомей и в численности и в биомассе — показатели летнего состояния фитоценоза (Суханова и др., 1988). Одновременно зарегистрировано снижение количества многоклеточного зоопланктона, что привело к увеличению значения соотношения между биомассой простейших и общей биомассой зоопланктона (14.8–21.3%). В Субантарктике продолжилось возрастание биомассы бактериопланктона (табл. 3.11). Причем, доля агрегированного бактериопланктона в этой зоне увеличилась до 4.2% от его общей биомассы, а средний объем клеток бактерий колебался в пределах 0.098–0.199 мкм³. В итоге, величины биомассы микробного сообщества в среднем для столба воды (16.0–19.4 мг С/м³) были немногим выше таковых в зонах АФ и АПФЗ, но их вклад в формировании общей биомассы планктона был значительно выше (53.2–53.6% от В_{ПС}).

На станциях Субтропической фронтальной зоны (СТФЗ), разделяющей принципиально разные структуры вод, были зарегистрированы максимальные величины биомассы бактериопланктона, гетеротрофного нанопланктона и инфузорий (табл. 3.11). Средний объем бактериальных клеток изменялся от 0.091 до 0.338 мкм³. В тоже время в олиготрофных водах данного участка биомасса фитопланктона и многоклеточного зоопланктона, по сравнению с мезотрофными водами субантарктической зоны, уменьшились соответственно в 1.8 и 2.1 раза. В результате, доля простейших в общей биомассе зоопланктона достигла более чем 50%. Биомасса микробного сообщества дос-

тигала максимальных для всех исследованных районов значений (табл. 3.11), составляя в среднем для столба воды 25.4 мг С/м³ или 72.8% от В_{ПС}.

В олиготрофных водах Субтропической зоны (СТЗ) были зарегистрированы самые низкие величины общей биомассы планктона (табл. 3.11). Причем, наблюдалось уменьшение абсолютных величин биомасс всех компонентов планктона. Средний объем бактериальных клеток снизился до 0.091 мкм³. Однако сохранилась доминирующая роль простейших в общей биомассе зоопланктона (73.3%). Биомасса микробной петли, в среднем для столба воды, снизилась до 13.2 мг С/м³, но доля В_{МС} в В_{ПС} оставалась очень высокой (74.2%).

Таким образом, проведенное исследование показало, что по мере продвижения с юга на север, из эвтрофных антарктических вод в олиготрофные субтропические и по мере возрастания зрелости планктонных сообществ доля микробной «петли» в общей биомассе планктона увеличивалась более чем в 8 раз.

Время проведения работ на разрезе по 158° и на разрезах по 126° з.д. и по 135° з.д. разделял месячный интервал, и приходилось на кульминационный период летнего сезона, что позволяет сравнить структуру планктонных сообществ Субантарктической зоны и Субтропической фронтальной зоны в аспекте пространственно-временных изменений. На большинстве исследованных станций регистрировались более высокие величины биомассы гетеротрофного нанопланктона и инфузорий, при этом биомассы бактериопланктона, за исключением СТФЗ, остались на прежнем уровне (табл. 3.12). В итоге, установлено, что на станциях этих разрезов, расположенных в зонах САФ, САЗ и СЕФЗ, в летний период, общая биомасса гетеротрофных микроорганизмов была ниже в 1.4–1.8 раз, но они оставались важнейшими компонентами планктонных сообществ, и на долю В_{МС} приходилось от 41.7 до 73.3% от В_{ПС}.

По мере продвижения с юга на север, из богатых антарктических вод в бедные субтропические, идет перестройка не только структурных, но и функциональных характеристик планктонных сообществ. По расчетам Э.А. Шушкиной с соавторами (1988) в общей гетеротрофной деструкции (Д) возрастает роль микробного сообщества (от 70 до 90%) и падает роль мезозоопланктона (от 30 до 5%). Бактериям принадлежит большая роль

в гетеротрофной деструкции органического вещества. Даже в эвтрофных антарктических водах на их долю приходится около половины величины деструкции, а в мезотрофных и олиготрофных — до 60–70%.

Таблица 3.12. Биомасса (В, ккал/м²) основных компонентов планктонного сообщества (ФП — фитопланктон, Б — бактериопланктон, ГНФ — гетеротрофные нанофлагелляты, ИН — инфузории, МЗ — мезопланктон от 200 мкм до 3 мм, МЗ — мезопланктон более 3 мм, МЗП — макрозоопланктон, МС — микробное сообщество, ПС — планктонное сообщество) в слое 0–200 м в юго-западной части Тихого океана

Параметры	Разрез по 126° з.д. (12-21.02.1985)			Разрез по 135° з.д. (23-25.02.1985)
	САФ* 51.5° ю.ш.	САЗ 49.6°-41.0° ю.ш.	СТФЗ 39.4°-38.0° ю.ш.	САЗ 46.6°-49.0° ю.ш.
В _{ФП} **	18.3	7.2-61.3 23.6±9.7	9.1-15.8 13.4±1.5	15.9-20.6 18.3
В _Б	34.6	26.4-47.2 34.1±3.6	39.6-75.8 57.6±9.1	27.4-41.9 34.6
В _{ГНФ}	7.4	2.1-18.5 7.8±2.9	4.6-12.0 8.2±1.7	11.1-11.8 11.4
В _{ИН} **	2.0	0.4-2.9 1.1±0.4	0.6-1.4 1.1±0.2	0.4-0.4 0.4
В _{МЗ} ** (0.2-3 мм)	12.0	5.0-24.7 11.7±3.5	1.2-7.1 4.2±1.2	9.7-10.7 10.2
В _{МЗ} ** (> 3 мм)	8.1	2.1-81.2 22.2±15.2	0.3-14.4 4.8±3.3	11.4-12.0 11.7
В _{МКЗ} **	2.3	1.3-7.8 2.6±1.3	0.7-3.8 1.9±0.7	1.4-1.4 1.4
В _{ПС}	84.7	60.3-157.8 103.1±22.2	66.3-106.5 91.2±9.0	83.3-92.8 88.0
В _{МС}	44.0	30.8-66.5 43.0±6.5	44.8-87.0 66.9±10.8	39.6-53.4 46.4
В _{МС} /В _{ПС} , %	51.9	30.3-54.2 41.7±2.4	58.3-81.8 73.3±5.7	47.5-57.5 52.7

* обозначения те же, что в таблице 3.11; ** величины биомассы заимствованы из работы Шушкиной и др., 1988.

Второе место по вкладу в гетеротрофную деструкцию занимают простейшие (20–30%), в то время как роль мезопланктона в деструкции существенна лишь в антарктических водах (≈30%), а в субантарктических и, особенно в субтропических, она оказывается невысокой (5–10%). На долю макрозоопланктона приходится менее 1% общей гетеротрофной деструкции (Шушкина и др., 1988).

Мезо- и батипелигиаль. В субантарктической зоне Тихого океана (25 рейс НИС «Дмитрий Менделеев») ниже эпипелагиали, на глубинах 300–2000 м также были обнаружены заметные количества наногетеротрофов (табл. 3.13).

Таблица 3.13. Вертикальное распределение численности (N, кл/мл) и биомассы (В, мг/м³) бактерий, пикоцианобактерий и гетеротрофного нанопланктона в юго-восточной части Тихого океана (25 рейс НИС «Дмитрий Менделеев»), ст. 3008, 48°30' ю.ш. 158°00' з.д.)

Глубина, м	Т, °С	Бактерии		Пикоцианобактерии		Гет. нанопланктон	
		N, 10 ³	В	N	В	N	В
300	8.2	177.7	20.21	140	0.07	23	1.45
400	7.8	184.5	33.03	50	0.02	16	1.22
500	7.5	224.4	27.11	80	0.04	19	3.99
600	7.1	140.4	18.12	0	0	12	0.21
800	6.2	185.8	33.26	160	0.08	14	0.31
1000	5.1	107.0	8.40	50	0.03	21	5.59
1500	3.2	82.4	9.02	10	0.01	17	2.82
2000	2.5	94.9	10.72	0	0	13	3.63

При микроскопировании живого материала с этих глубин были встречены жгутиконосцы *Bodo* sp., *Spumella* sp., мелкие динофлагелляты и другие неидентифицированные организмы (Копылов, Сажин, 1988). Инфузории на этих горизонтах отсутствовали.

В общей биомассе гетеротрофного нанопланктона преобладали гетеротрофные нанофлагелляты. Пикоцианобактерии были обнаружены в очень небольшом количестве. В мезо- и батипелагиали связь между биомассой гетеротрофного нанопланктона и биомассой бактериопланктона не наблюдалась. В глубинных водах субантарктики (ст. 3008) максимальные значения биомассы наногетеротрофов были соизмеримы с таковыми в эвфотиче-

ском слое. На глубинах 1000–2000 м абсолютные величины V_{MC} были ниже таковых в верхних горизонтах. В тоже время на тех же глубинах доля простейших в V_{MC} была наибольшей. Изучение вертикального распределения мезозопланктона, выполненное М.Е. Виноградовым с соавторами (1988), одновременно с нашими работами на той же станции, позволили оценить вклад микробной «петли» в общую биомассу планктона в бати- и мезопелагиали в субантарктических водах (табл. 3.14).

Таблица 3.14. Вертикальное распределение общей биомассы планктона (V_{PC} , мг C/m^3) и биомассы микробного сообщества (V_{MC}) в субантарктических водах (ст. 3008)

Горизонт, м	V_{PC}^*	V_{MC}	V_{MC}/V_{PC} , %	V_{MP}/V_{MC} , %
300	5.78	4.77	82.5	6.7
400	8.44	6.69	79.3	4.0
500	7.31	6.80	93.0	12.9
600	4.26	3.91	91.8	1.3
800	14.05	6.53	46.5	1.1
1000	4.80	3.29	68.5	37.4
1500	4.13	2.63	63.7	23.6
2000	3.42	3.17	92.7	25.2

* содержание органического углерода в сыром весе многоклеточного зоопланктона принимали равным 5%.

Полученные результаты показали, что за исключением горизонта 800 м, где наблюдалось скопление метазоопланктона, соизмеримое по биомассе с биомассой метазоопланктона верхнего перемешиваемого слоя (Виноградов и др., 1988), микробная «петля» была доминирующим компонентом в общей биомассе планктона. В среднем, для исследованных глубоководных горизонтов, биомасса микробного планктонного сообщества оценивалась величиной 4.7 мг C/m^3 , что составляло 72% общей биомассы планктона.

На станции 3044, расположенной на границе субтропической зоны и субтропической фронтальной зоны, абсолютные величины общей биомассы микробного сообщества были существенно выше: 6.52–29.49 мг C/m^3 , в среднем 20.16 мг C/m^3 (табл. 3.15). При этом доля простейших организмов в V_{MC} изменялась в пределах 1.9–13.2% (в среднем 5.1%).

Таблица 3.15. Вертикальное распределение численности (N, кл/мл) и биомассы (B, мг/м³) бактерий, цианобактерий и гетеротрофного нанопланктона в юго-восточной части Тихого океана (25 рейс НИС «Дмитрий Менделеев», ст. 3044, 41°30' ю.ш. 158°00' з.д.)

Глубина, м	T, °C	Бактерии		Пикоцианобактерии		Гет. нанопланктон	
		N, 10 ³	B	N	B	N	B
300	8.0	373	51.4	10	10	56	7.45
400	7.7	441	159.0	0	0	45	3.69
500	7.3	530	130.2	10	10	40	3.82
1000	4.9	381	102.5	0	0	253	8.70
1500	3.0	369	139.1	0	0	18	1.95
2000	2.4	156	34.9	0	0	12	0.69

Более поздние исследования также обнаружили гетеротрофных нанофлагеллят, обитающих в мезо- и батипелагиали (Alongi, 1991; Yamaguchi et al., 2000; Cho et al., 2000; Fukuda et al., 2007). В северо-западной части Тихого океана отношение численности бактерий к численности гетеротрофных флагеллят увеличивалось от 1000 в поверхностных горизонтах до 5000–10000 в батипелагиали (Yamaguchi et al., 2000). Скорость осветления воды гетеротрофными флагеллятами в мезопелагиали близка к таковой в поверхностных водах (Cho et al., 2000). В субарктической зоне Тихого океана и Беринговом море средние для слоя (минимальные – максимальные величины) величины численности гетеротрофных флагеллят в эпи-, мезо- и батипелагиали составили 1400 (180–3300), 60 (5.7–260) и 6.6 (1.4–12) кл/мл, соответственно (Fukuda et al., 2007). Биомасса бесцветных жгутиконосцев в этих слоях, в среднем, равнялась 4.8, 3.2 и 0.83% биомассы бактериопланктона.

3.6. Западная часть Тихого океана

Прибрежные районы. Портовая бухта г. Сингапур. В бухте порта Сингапур, температура воды на поверхности была 29°C, обнаружена высокая численность и биомасса бактериопланктона (табл. 3.16). В составе гетеротрофного нанопланктона преобладали гетеротрофные нанофлагелляты, составляя 83% в сыром весе и 89% в единицах углерода от его общей биомассы. Среди инфузорий преобладали крупные *Strombidium* sp. и *Strombidium* sp.

Таблица 3.16. Численность и биомасса автотрофных и гетеротрофных компонентов пико- и нанопланктона, а также микропланктонных инфузорий в поверхностном горизонте портовой бухты г. Сингапур (05.04.1985)

Компоненты	Численность, кл/л	Биомасса	
		мг/м ³	мг С/м ³
Бактерии	4210×10^6	730.9	143.1
Автотрофный пикопланктон	817×10^3	0.4	0.1
Гет. нанофлагелляты	5217×10^3	231.4	50.9
Гет. динофлагелляты	52×10^3	47.1	6.1
Автотрофный нанопланктон	18736×10^3	2651.5	485.2
Инфузории менее 20 мкм	1500	2.7	0.3
Инфузории более 20 мкм	2000	140.8	15.5
<i>Myrionecta rubra</i>	750	48.7	5.4
Микроскопические грибы	22×10^6	414.5	41.4

Кроме простейших организмов к числу наногетеротрофов относятся и микроскопические грибы (Sieburth et al., 1978). Исследования, выполненные в районе порта Сингапур, показали, что среди мелкого гетеротрофного нанопланктона, грибы были наиболее многочисленной группой (табл. 3.16). Размер одиночной клетки составлял 3×4 мкм. Полученные результаты свидетельствуют о том, что микроскопические грибы могут играть весьма существенную роль в прибрежных экосистемах, подверженных значительному антропогенному воздействию. Суммарная биомасса гетеротрофного компонента пико- и нанопланктона (257.3 мг С/м³) была почти в 2 раза ниже таковой у автотрофного компонента нанопланктона (485.3 мг С/м³). В итоге, общая биомасса микрогетеротрофов в бухте составила 262.7 мг С/м³.

Участок Южно-Китайского моря, прилегающий к устью р. Сайгон. В марте 1984 г. во время продвижения НИС «Академик Несмеянов» из Южно-Китайского моря по реке к г. Хо Ши Мин (Вьетнам), с целью изучения микробных сообществ, были отобраны с поверхности морские (до впадения реки в море) и речные (перед впадением реки в море) пробы воды. Температура воды на поверхности находилась в пределах 27 – 29 °С. В речном участке (станции 1–3) содержалось значитель-

ное количество детритных частиц размером от 3 до 30 мкм, прозрачность воды не превышала 15 см. На исследованном отрезке реки зарегистрированы очень высокие величины численности (в среднем 16144×10^3 кл/мл) и биомассы (в среднем 7441 мг/м³) бактериопланктона (табл. 3.17). На ст. 2 и 3, расположенных перед впадением реки в море, бактерии, ассоциированные с детритными частицами составляли 68 – 80% общего количества.

Средний объем бактериальной клетки составил 0.450 – 0.500 мкм³. На речном участке зарегистрированы высокие абсолютные величины продукции бактерий, но низкие величины удельной скорости роста бактерий (табл. 3.17). В участке впадения реки в море наблюдалось снижение количества мелкодисперсного детрита, общего количества бактерий, доли агрегированного бактериопланктона (30%), среднего объема клетки (0.150 мкм³), продукции бактериопланктона (табл. 3.17, 3.18). В морских водах общая численность (в среднем 5110.3×10^3 кл/мл) и биомасса (1041.0 мг/м³), а также средний объем бактериальной клетки (0.143 – 0.281 мкм³) были существенно ниже, чем в речных (табл. 3.17). При относительно невысоких величинах продукции бактерий, их скорость размножения была высокой (табл. 3.17). Количество мелких детритных частиц, в прибрежных водах, уменьшилось, по сравнению с рекой, более чем на порядок (табл. 3.18).

На речных станциях величины численности (в среднем 1047 кл/мл) и биомассы (68.1 мг/м³) гетеротрофных нанофлагеллят превышали таковые в море, соответственно, 754 кл/мл и 49.0 мг/м³ (табл. 3.18). Следует отметить, что в реке большое количество бесцветных жгутиконосцев (36 – 38% от общей численности) находилось в составе детритных частиц. Напротив, на морских станциях величины численности (в среднем 2481 кл/л) и биомассы (200.9 мг/м³) инфузорий преобладали над таковыми в реке соответственно 988 кл/л и 35.3 мг/м³ (табл. 3.17). Среди морских цилиат массовыми видами были крупные *Strombidium* sp., *Strombidium* sp., *Tontonia* sp., *Tintinnidium* sp., *Tiarina* sp. Анализ пищеварительных вакуолей крупных стромбидиумов выявил присутствие в них, наряду с водорослями, мелких детритных частиц.

Таблица 3.17. Численность (N_B), биомасса (B_B), суточная продукция (P_B) и удельная скорость роста (μ) бактериопланктона в районе устья р. Сайгон

Станция	Расстояние до границы река-море	Одиночные		На детрите		Сумма			P _B , мг C/м ³	μ, ч ⁻¹
		N _B , 10 ³ кл/мл	B _B , мг/м ³	N _B , 10 ³ кл/мл	B _B , мг/м ³	B _B				
						мг/м ³	мг C/м ³			
Река										
1	8 миль	18627	8494	5499	2508	24126	11002	1645	434.0	0.0098
2	4 миль	2460	1230	5207	2603	7666	3833	559	170.3	0.0111
3	2 миль	3393	1527	13245	5960	16638	7487	1123	209.2	0.0071
4	Граница	5383	809	2615	342	7998	1151	235	56.2	0.0090
5	2 миль	5207	1041	1492	298	6699	1340	252	143.3	0.0187
6	4 миль	3759	538	895	128	4654	666	138	97.8	0.0224
7	8 миль	3328	935	651	183	3978	1118	191	126.1	0.0211
Море										

Таблица 3.18. Количество мелких детритных частиц (частиц/мл), а также численность (N , экз/л) и биомасса (B , мг/м³) простейших и многоклеточного микрозоопланктона в районе устья р. Сайгон

Станция	Детритные частицы	Гетеротрофный нанопланктон		Инфузории		<i>Myrionecta rubra</i>		Многоклеточный микрозоопланктон	
		$N, \times 10^3$	B	N	B	N	B	N	B
1	786456	1416	92.0	1000	52.7	0	0	67	25.7
2	743814	1200	78.0	1465	38.3	0	0	29	5.2
3	946078	526	34.2	500	15.0	0	0	11	1.9
4	373542	425	27.6	1133	99.0	0	0	145	43.5
5	106586	568	36.9	1733	146.6	10000	300	32	9.6
6	63907	560	36.4	4459	300.4	22500	675	117	23.1
7	46464	1135	73.8	1250	155.7	5250	157.5	441	132.3

Таким образом, мелкий речной детрит, попадая в море, используется крупными инфузориями в пищу. Кроме того, в морских водах, в значительных количествах, присутствовали миксотрофные инфузории *Myrionecta rubra*. В речном планктоне в небольших количествах (1–3 экз/л и 0.06–0.20 мг/м³) присутствовали солнечники. В итоге, в речном протопланктоне по биомассе доминировали гетеротрофные нанофлагелляты, в морском — инфузории. Наибольшее количество морского многоклеточного микрозоопланктона (в основном науплии и велигеры) было обнаружено на самой удаленной от берега станции (табл. 3.18).

В речном участке биомасса микробного сообщества была очень высокой (в среднем 1127.6 мг С/м³), при этом доля простейших в В_{МС} оказалась очень невысокой — 0.6–3.7% (табл. 3.19).

Таблица 3.19. Общая биомасса микробного сообщества (В_{МС}, мг С/м³) и доля (%) основных компонентов в В_{МС}

Станция	В _{МС}	Бактерии	Гетеротрофные флагелляты	Инфузории	<i>Myrionecta rubra</i>
1	1671	98.44	1.21	0.35	0
2	580	96.31	2.97	0.72	0
3	1132	99.20	0.66	0.14	0
4	252	93.26	2.42	4.32	0
5	310	81.52	2.62	5.20	10.66
6	253	54.45	3.16	13.05	29.34
7	242	79.09	6.69	7.07	7.15

Вклад гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий в В_{ПР}, в среднем для станций составил соответственно 87.0 и 13.0%. На станции 4, расположенной непосредственно у устья реки, В_{МС} существенно снизилась и возросла доля цилиат (64.1%) в В_{ПР}. В морском участке В_{МС} без учета миксотрофной инфузории *Myrionecta rubra*, составила в среднем 226.6 мг С/м³, что значительно превышало значения В_{МС}, зарегистрированные нами в открытых водах Южно-Китайского моря. В составе протопланктона, который составлял 8.8–22.9% В_{МС}, доминировали инфузории (51.4–80.5% от В_{ПР}). С учетом биомассы *Myrionecta rubra*, которая являлась доминирующим видом среди простейших,

средняя величина В_{МС} возросла до 268.1 мг С/м³. Полученные результаты свидетельствуют, что поступление речных вод, богатых биогенными элементами, РОВ и ВОВ, стимулировали развитие автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов, обитающих в прибрежных водах Южно-Китайского моря.

Коралловые рифы. Оценка уровня развития микробной «петли» в заливе Бен-Гой и Сиамском заливе была предпринята (совместно с Е.В. Моисеевым, неопубликованные данные) в апреле–мае 1984 г. Пробы для анализа отбирали на разрезах через береговой коралловый риф в сторону моря на 3–4-х станциях. Первая станция располагалась у берега, где дно было покрыто отдельными кораллами, макрофитами, песком и обломками кораллов (зона R), вторая — над коралловым рифом (зона FI), третья станция выполнялась у внешнего края рифа или в 50–100 м от его края (зона Fr) и четвертая станция — в 1.5–2.0 км от рифа (зона O).

Во всех исследованных районах в составе простейших, как по численности, так и по биомассе, чаще всего, преобладали гетеротрофные нанофлагелляты (табл. 3.20, 3.21). Бесцветные жгутиконосцы, связанные с частицами детрита и водорослями, составляли 2–10% от общей численности и 2–8% от их общей биомассы. На большинстве разрезов, проходящих через коралловый риф, максимальные биомассы микробного сообщества отмечались вне рифа (табл. 3.20, 3.21). Вертикальное распределение бактерий и простейших в толще воды над коралловым рифом характеризовалось значительным снижением их концентраций у дна, что, по-видимому, объясняется интенсивным потреблением микрогетеротрофов придонного слоя воды фильтрующей донной фауной кораллового рифа. Минимальные и максимальные величины биомасс отличались в 3–6 раз. С удалением от островов распределение концентраций бактерий и простейших по вертикали становилось более равномерным (отношение максимальных и минимальных значений не превышало 3).

В заливе Бен-Гой величины В_{МС}, в среднем для разреза, находились в пределах 60.6–78.8 мг С/м³ (доля В_{ПР} в В_{МС} — 4.6–10.1%), у о. Чуонг — 48.8 мг С/м³ (доля В_{ПР} в В_{МС} — 3.7%), у о. Монгтай — 40.0 мг С/м³ (доля В_{ПР} в В_{МС} — 8.0%). На большинстве станций биомасса простейших превышала таковую у многоклеточного микрозоопланктона (табл. 3.20, 3.21).

Таблица 3.20. Средние для столба воды значения биомассы (мг С/м³) разных компонентов микробного сообщества в прибрежных водах залива Бен-Г'ой

Разрез	Зона (Т, °С)	Глубина, м	Бактерии	Гетеротрофные флагелляты	Инфузории	Динофлагелляты и амебы	Микробное сообщество	Многоклеточ- ный микро- зоопланктон
I	R(27.5)	2	119.1	1.9	0.2	0.1	121.3	0.1
	Fl(27.8)	9	64.2	1.3	0.2	0.2	65.9	0
	Fr(26.8)	18	70.0	1.2	3.8	0.9	75.9	0.1
	O(26.8)	25	47.5	3.2	0.9	0.3	51.9	0.1
II	R(28.8)	2	53.0	0.8	0.8	0.1	54.7	0.1
	Fl(28.8)	3	54.0	2.1	1.7	0.6	58.4	0.2
	Fr(28.8)	11	64.0	2.5	1.7	0.4	68.6	< 0.1
III	R(28.8)	2	94.6	1.8	1.2	0	97.6	< 0.1
	Fl(28.8)	6	39.4	5.5	2.6	0.5	48.0	< 0.1
	Fr(28.8)	18	64.8	3.3	3.3	0.1	71.5	< 0.1

Таблица 3.21. Средние для столба воды значения биомассы (мг С/м³) разных компонентов микробного сообщества в прибрежных водах у островов Сиамского залива

Остров	Стан- ция	Глуби- на, м	Бактерии	Гетеро- трофные флагелляты	Инфузо- рии	Динофлагел- ляты и амебы	Микроб- ное со- общество	Многоклеточ- ный микрозоо- планктон
Чуонг	R	1	66.9	0.6	2.5	0.1	70.1	1.2
	R	4	54.8	0	0.4	0.2	55.4	0.7
	Fl	7	17.3	0.2	0.3	0.1	17.9	0.3
	Fr	10	48.7	2.1	0.7	0.1	51.6	0.6
Монг- тай	R	1	39.6	0	0.3	0	39.9	0
	Fl	3	29.0	2.5	1.4	0.3	33.2	0.5
	Fr	10	35.0	3.8	0.5	0	39.3	0.2
	O	18	43.9	3.1	0.3	0.1	47.4	0.3

Суточные изменения концентраций бактериопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят и мелких динофлагеллят, а также инфузорий изучали (совместно с Е.В. Моисеевым, неопубликованные данные) на якорной стоянке у островов Намзу (Сиамский залив, 09°42' ю.ш., 104°21' в.д.) на глубинах 0, 5, 10 и 14 м. Пробы отбирали через каждые 4 часа. В исследованном районе наблюдались активные суточные миграции зоопланктона. На отдельных горизонтах максимальные и минимальные величины биомасс отличались у бактерий в 2.7–5.1 раз, у нанофлагеллят — в 3.7–16.0 раз, у динофлагеллят — в 1.7–4.6 раз, у инфузорий — в 2.1–16 раз, общая биомасса микробного сообщества — в 1.9–3.0 раз (табл. 3.22, рис. 3.7). В среднем для столба воды эти отношения существенно уменьшались. Максимальные концентрации бактерий на разных глубинах регистрировалось в разное время суток: на горизонтах 0 и 5 м в вечерние часы, а на горизонтах 10 и 14 м — в утренние (табл. 3.22). Наибольшее содержание гетеротрофных нанофлагеллят и динофлагеллят на поверхности обнаружено в вечернее время, на остальных глубинах в утренние часы. На всех глубинах инфузории были наиболее многочисленны в одно и то же время — в 16 часов.

Между биомассой бактерий и таковой у простейших наблюдалась слабая отрицательная зависимость: для бактерий и гетеротрофных флагаеллят $r = 0.20$, для бактерий и инфузорий $r = 0.28$. Значительная отрицательная корреляция ($r = 0.50$) обнаружена между гетеротрофными флагаеллятами и многоклеточным микрозоопланктоном. По-видимому, наблюдаемая картина суточных динамик концентраций этих групп организмов в исследуемых водах свидетельствовала о существовании между ними напряженных трофических связей.

Исследования у о. Намзу обнаружили, что суточный ход численности автотрофных нанофлагеллят не совпадал с таковым у гетеротрофных нанофлагеллят. Численность наноавтотрофов, в среднем для столба воды, была максимальной в 20.00 и 24.00, а минимальной — в 04.00 и 8.00. Коэффициент вариации составил 36.4%. Очевидно, в данном случае наблюдался разный суточный ритм деления фотосинтезирующих и гетеротрофных флагаеллят. В итоге, суммарная численность нанопланктонных флагаеллят в течение суток в столбе воды изменялась менее значительно ($C_v = 11.4\%$).

Таблица 3.22. Время суток (час.мин), когда наблюдались максимальные (max) и минимальные (min) значения биомассы (В, мг С/м³) основных компонентов микробного сообщества (МС) на разных глубинах у о-ва Намзу (Сиамский залив) 14–15 апреля 1984 г. (C_v – коэффициент вариации, %)

Горизонт, м	Компонент	max		min		CV
		Время суток	В	Время суток	В	
0	Бактерии	20.00	22.8	24.00	5.4	36.4
	Нанофлагелляты	20.00	5.2	24.00	1.1	33.8
	Динофлагелляты	20.00	3.4	12.00	0	86.6
	Инфузории	16.00	2.6	24.00	0.7	41.8
5	Бактерии	16.00	30.6	12.30	10.8	30.9
	Нанофлагелляты	08.00	9.7	20.00-24.00	2.6	44.3
	Динофлагелляты	08.00	2.9	24.00	0	73.5
	Инфузории	16.00	3.2	20.00	0.2	68.9
10	Бактерии	04.00	52.2	08.00	10.7	60.7
	Нанофлагелляты	08.00-12.00	7.9-8.6	20.00-24.00	1.5, 1.9	47.1
	Динофлагелляты	08.00	2.9	24.00	0	61.0
	Инфузории	16.00	2.1	20.00-24.00	1.0	37.9
14	МС	04.00	57.6	08.00	20.0	42.6
	Бактерии	08.00	23.4	12.00	9.2	32.4
	Нанофлагелляты	16.00	24.6	24.00	9.6	-
	Динофлагелляты	04.00	11.2	20.00	0.7	69.0
Среднее	Бактерии	04.00	4.6	24.00	0	86.2
	Нанофлагелляты	08.00	1.7	16.00-20.00	0.3, 0.2	49.6
	Динофлагелляты	04.00	27.3	12.00	11.1	17.7
	Инфузории	08.-12.0	6.8, 6.6	20.00	2.0	36.7
	Бактерии	08.00	1.8	24.00	0.3	-
	Инфузории	16.00	2.1	20.00	0.6	35.2

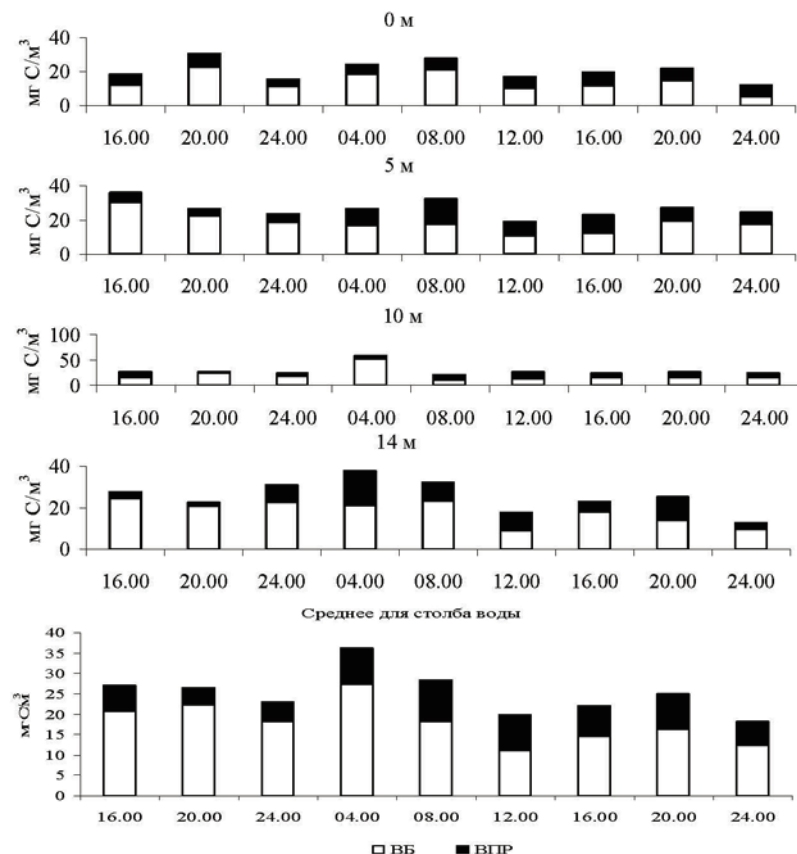


Рис. 3.7. Суточные изменения биомассы (мг C/м^3) бактерий (B_b) и простейших (гетеротрофных флагоеллат и инфузорий, $B_{пр}$) у о. Намзу (Сямский залив) 14–15 апреля 1974 г. на горизонтах 0, 5, 10 и 14 м и в среднем для столба воды.

Таким образом, в период снижения численности гетеротрофного нанопланктона возрастала плотность автотрофных жгутиконосцев, в определенной степени, уменьшая пресс хищников на наногетеротрофов.

В течение суток величины биомассы микробного сообщества на разных глубинах также существенно отличались (рис. 3.7). Коэффициент вариации на поверхности составил 23.1%, на глубине 5 м — 19.3%, на глубине 10 м — 41.4%, на глубине 14 м — 30.0%, в среднем для столба воды — 20.9%.

В верхнем 5-ом слое воды возрастание $B_{МС}$ наблюдается в вечерние часы (16.00–20.00) и утренние часы (08.00), а снижение — в полдень и полночь. В промежуточном горизонте 10 м резкое увеличение биомассы микробного сообщества зарегистрировано в ранние утренние часы, в остальное время суток $B_{МС}$ отличалась незначительно ($CV=7.6\%$). В придонном слое воды более высокие $B_{МС}$ также регистрировались в утренние часы (рис. 3.7). В итоге, биомасса микробного сообщества, в среднем для столба воды, в течение 32 часов изменялась от 18.2 мг C/м^3 до 36.1 мг C/м^3 , достигая максимальных значений ранним утром. Наиболее низкие величины $B_{МС}$ наблюдались в полдень и полночь (рис. 3.7). В разное время суток и на разных горизонтах доля простейших в $B_{МС}$ колебалась от 7.5% до 54.6% (в среднем 30.8%) от $B_{МС}$.

Открытые районы. Структурно-функциональные параметры планктонных микробных сообществ в поверхностных горизонтах различных районов западной части океана изучали, совместно с А.Ф. Сажиным, в марте–апреле 1985 г. Первые пять станций характеризовались низкими величинами первичной продукции фитопланктона и концентрации биогенов в поверхностном слое, обычными для олиготрофных и переходных между олиготрофными и мезотрофными водами (Шушкина и др., 1987). Водные массы в Южно-Китайском и Восточно-Китайском морях соответствовали мезотрофным водам. Пробы отбирались в одно время суток (10.00–11.00). Температура воды на поверхности находилась в пределах 23–29 °С. Продукцию гетеротрофных микроорганизмов определяли с использованием смеси антибиотиков (Martí et al., 1979; Сажин, 1979; Сажин, Копылов, 1988).

Общая численность бактериопланктона и средний объем бактериальной клетки изменялись от 445 тыс. кл/мл и 0.087 мкм^3 в олиготрофных водах, до 4209 тыс. кл/мл и 0.323 мкм^3 в мезотрофных. Минимальные и максимальные величины биомассы бактериопланктона на исследованных станциях отличались на порядок (табл. 3.23). В водах разной продуктивности абсолютные величины продукции бактерий отличались более чем на порядок, но Р/В-коэффициенты, за исключением ст. 1, различались менее значительно. Простейшие выедали от 27% до 83% суточной продукции бактериопланктона (табл. 3.24).

Таблица 3.23. Биомасса (мг С/м³) основных автотрофных и гетеротрофных компонентов пико- и нанопланктона, а также микропланктонных инфузорий в поверхностном горизонте в западной части Тихого океана

Дата	Район отбора проб		Пикопланктон		Нанопланктон				Инфузории
			Бактерии	Цианобактерии	Гет. нанофлагелляты	Гет. динофлагелляты	Грибы	Фитофлагелляты	
17.03.85	30°31' ю.ш.	163°49' в.д.	17.0	< 0.1	3.4	9.6	0	17.7	4.1
19.03.85	20°15' ю.ш.	156°12' в.д.	26.6	0.2	4.4	9.5	2.1	16.7	26.0
21.03.85	11°00' ю.ш.	152°00' в.д.	18.8	0.2	4.3	0	1.7	28.4	4.7
23.03.85	03°11' ю.ш.	144°35' в.д.	14.4	17.2	8.6	1.7	0	98.8	19.8
25.03.85	01°19' с.ш.	138°15' в.д.	9.2	0.3	5.0	2.8	6.0	32.1	3.8
28.03.85	Южно-Китайское море		34.7	13.1	4.1	1.7	0	45.7	9.1
31.03.85	Южно-Китайское море		23.6	0.2	3.9	0.3	5.6	51.2	12.2
05.04.85	Восточно-Китайское море		125.2	0.3	29.4	0	15.9	429.4	55.6
08.04.85	Восточно-Китайское море		55.5	< 0.1	5.1	3.7	0.3	85.8	8.9

Гетеротрофные флагелляты размером менее 4 мкм, среди которых встречалось значительное количество делящихся особей (до 3% общей численности), составляли небольшую долю (0.9–11.9, в среднем 5.3%) от суммарной биомассы гетеротрофных нанофлагеллят, хотя по численности они, как правило, преобладали (24.9–77.9%, в среднем 56.6% от общей численности гетеротрофных нанофлагеллят). По-видимому, мельчайшие гетеротрофные нанофлагелляты были представлены как мелкими видами жгутиконосцев, так и измельчавшими особями более крупных видов. Последнее предположение вытекает из известного факта, что в условиях дефицита пищи, т.е. при голодании размер простейших существенно снижается (Fenchel, 1982b). Результаты исследования показали, что мельчайшие гетеро-

трофные флагелляты размером 1.8–3.0 мкм способны размножаться в условиях низких величин численности и биомассы бактериопланктона, не обеспечивающих рост более крупных гетеротрофных нанофлагеллят. Подобное явление отмечено для других гидробионтов.

Таблица 3.24. Биомасса планктонного микробного сообщества (B_{MC} , мг С/м³), общая биомасса автотрофного пико- и нанопланктона ($B_{AПП+АНП}$), продукция (P , мг С/(м³ × сут)) и удельная скорость роста (μ , ч⁻¹) основных компонентов микробной «петли» и выедание бактериопланктона (G , мг С/(м³ × сут)) в поверхностном горизонте водной толщи западной части Тихого океана

Дата	$B_{AПП+АНП}$	B_{MC}	Бактериопланктон			Гетеротрофные флагелляты		Микроскопические грибы	
			P	P/B , ч ⁻¹	G	P	μ	P	μ
17.03.85	17.7	30.0	3.8	0.0093	1.7	1.1	0.0135	0	0
19.03.85	16.9	68.6	33.0	0.0517	13.4	1.3	0.0123	0.2	0.0004
21.03.85	28.6	29.5	13.8	0.0306	3.7	2.4	0.0232	0.2	0.0049
23.03.85	116.0	44.5	12.7	0.0367	3.5	0.5	0.0024	0	0
25.03.85	32.4	49.6	7.0	0.0317	2.1	0.3	0.0025	0.4	0.0028
28.03.85	58.8	49.6	34.8	0.0418	29.0	4.2	0.0427	0	0
31.03.85	51.4	45.6	22.1	0.0390	7.3	3.5	0.0374	4.5	0.0335
05.04.85	429.4	226.1	-*	-	-	-	-	-	-
08.04.85	85.8	73.5	56.3	0.0423	9.4	2.6	0.0212	0.3	0.0417

* — определения не проводились.

Стембергер и Гилберт (Stemberger, Gilbert, 1987) полагают, что при низких концентрациях пищи более мелкие коловратки имеют энергетические преимущества в развитии, чем крупные формы коловраток. Представляют интерес данные регистрации изменения численности и биомассы бактериопланктона и гетеротрофных нанофлагеллят в экспериментальных сосудах в течение 2–3 суток. Оказалось, что возрастание концентрации бактерий способствовало увеличению темпов размножения гетеротрофных нанофлагеллят размером 4–9 мкм. Этот факт свидетельствует о том, что наблюдаемые в естественных условиях концентрации бактериопланктона не обеспечивали максимальных темпов размножения естественных популяций гетеротрофных нанофлагеллят данного размера. В итоге, в различных открытых районах западной части Тихого океана суммарная про-

дукция нанопланктонных бесцветных жгутиконосцев колебалась от 0.5 до 4.2 мг C/(м³ × сут).

Гетеротрофные динофлагелляты преобладали по биомассе над другими группами простейших только на 2-х станциях (табл. 3.23). В других исследованных районах их биомасса не превышала 3 мг C/м³. На шести станциях, в пробах воды в составе гетеротрофного нанопланктона были, в заметных количествах (145–2677 экз/мл) обнаружены микроскопические грибы. Причем в наиболее продуктивных водах темпы размножения этих организмов были высокими (табл. 3.23 и 3.24). Уровень развития инфузорий в значительной степени зависел от такового автотрофного нанопланктона: между биомассами этих компонентов обнаружена высокая положительная зависимость ($r = 0.89$).

Среди исследованных районов наибольшие величины биомассы микробного сообщества были зарегистрированы в Восточно-китайском море, наименьшие в олиготрофных районах океана (табл. 3.24). Причем, в некоторых случаях биомасса микрогетеротрофов превышала таковую у фотосинтезирующих микроорганизмов размером менее 20 мкм, а в более продуктивных водах напротив биомасса первых оказывалась ниже биомассы вторых. Тем не менее, между этими компонентами обнаружена очень высокая положительная связь ($r = 0.95$). Доля простейших в B_{MC} изменялась в пределах 24.5–67.6%, с максимальными значениями, обнаруженными в олиготрофных и олигомезотрофных водах, минимальными — в мезотрофных.

3.7. Берингово море

Прибрежные районы

Прибрежные воды у острова Сент-Поль (от острова Прибылова). Структурно-функциональный анализ планктонных сообществ в прибрежных водах, порту и соленой лагуне острова Сент-Поль (острова Прибылова, Берингово море) был выполнен в июне–августе 1994 г. Полученные материалы позволили выявить особенности структуры и функционирования микробной «петли» в различных морских биотопах на восточном шельфе Берингова моря (Копылов и др., 2001). Бактериопланктон, несмотря на низкие температуры, был существенным компонен-

том планктонных сообществ во всех трех биотопах. Его биомасса в прибрежных водах острова составляла от 10–20% суммарной биомассы фитопланктона в первой половине июня и до 50–65% во второй половине июля (Flint et al., 1996). В планктоне порта это соотношение находилось в тех же пределах, а в соленой лагуне в конце июля бактериальная биомасса на 20% превосходила биомассу планктонных водорослей.

Результаты исследований позволили выявить существенную роль гетеротрофного нано- и микропланктона в планктонных сообществах исследуемого района. Биомасса простейших в прибрежных водах острова составляла от 20% биомассы метазоопланктона в июне и до 200% в июле. В портовой бухте в начале наблюдений количество нано- и микрогетеротрофов было соизмеримо с биомассой метазоопланктона, а в июле — на порядок и более выше. Биомасса простейших в соленой лагуне практически постоянно в 2–20 раз превосходила биомассу многоклеточного зоопланктона. Абсолютные величины биомассы микробного сообщества, в среднем за исследуемый период, были выше в районах с более высокой температурой воды и с более высокими значениями первичной продукцией фитопланктона (табл. 3.25). Вклад микробных сообществ в общую биомассу планктона, в среднем за исследуемый период, составил в лагуне 55%, в портовой бухте — 41% и в прибрежном районе 48%.

Проведенные исследования выявили, что в исследованном районе пищевой пресс простейших является важным фактором, регулирующим развитие автотрофного пикопланктона и гетеротрофного бактериопланктона. В различных биотопах от 37% до 120% продукции пикоавтотрофов выедалось нано- и микропланктоном. Особенно интенсивным выедание было в прибрежных водах острова и в лагуне во второй половине июля. Средний за сезон исследований уровень выедания бактериальной продукции составлял 85–94%, т.е. потреблялась почти вся продукция бактериопланктона. В отдельные периоды в середине летнего сезона во всех трех биотопах выедалась не только вся суточная продукция, но и существенная часть наличной биомассы бактериопланктона.

Таблица 3.25. Первичная продукция фитопланктона ($P_{ФП}$), биомасса основных компонентов планктона (B), продукция бактериопланктона (P_B) и скорость его выедания (G_B) в разных биотопах у о. Сент-Поль

Параметры	Район		
	Лагуна	Порт	Прибрежная зона
Глубина, м	2	6.5	20
Температура, °C	10.8 (10.3-11.3)*	6.8 (4.5-8.7)	3.6 (1.9-5.3)
$P_{ФП}$, мг C/(м ³ ·сут)	354 (76-656)	334 (232-439)	84 (60-103)
B_B , мг C/м ³	100 (44-184)	89 (48-149)	55 (25-106)
$B_{ГНФ}$, мг C/м ³	38 (8-71)	40 (3-91)	18 (6-41)
$B_{ИН}$, мг C/м ³	67 (40-137)	21 (5-38)	13 (3-23)
$B_{МС}$, мг C/м ³	205 (110-355)	150 (84-259)	86 (35-147)
$B_{ФП}$, мг C/м ³	160	207	77
$B_{МЗ}$, мг C/м ³	7	7	15
$B_{ПС}$, мг C/м ³	372	364	178
$B_{МС} / B_{ПС}$, %	55.1	41.2	48.3
P_B , мг C/(м ³ ·сут)	36 (9-100)	19 (8-35)	12 (1-28)
G_B , мг C/(м ³ ·сут)	32 (8-93)	18 (6-25)	10 (1-25)
G_B/P_B , %	92 (57-110)	94 (48-125)	85 (60-113)

* средняя величина (минимальная и максимальная величины).

Эпипелагиаль. Берингово море относится к числу наиболее продуктивных и важных в промысловом отношении регионов Мирового океана. Восточный шельф, занимающий вместе с областью континентального склона около 40% площади бассейна, является наиболее продуктивной частью берингоморской экосистемы. Уровень первичной продукции здесь в течение большей части вегетационного сезона может достигать 3–5 г C/(м²·сут) (Стародубцев, 1970; Копылов и др., 2002; Sambrotto et al., 1986). Биомасса зоопланктона достигает величин, характерных для самых богатых районов океана (Flint et al., 2002). Экосистема этого района поддерживает крупнейшие в мире популяции пелагических и демерсальных промысловых рыб, донных беспозвоночных, морских птиц и млекопитающихся (Hood, Calder, 1981). Комплексные гидробиологические исследования, предпринятые в 1994 г., позволили впервые оценить значение микробной «петли» в структуре и функционировании планктонного сообщества в восточной части Берингова моря в связи с характерной для этого региона пространственной неоднородностью и сезонной измен-

чивостью. Характерная черта исследованного района – это то, что на относительно небольшой акватории вокруг островов (примерно 170 × 170 км) присутствуют все специфические океанографические области и фронтальные зоны, характерные для восточного шельфа Берингова моря и примыкающих районов глубокого бассейна. Это прилегающая к островам мелководная прибрежная область, прибрежный фронт, область срединного шельфа со срединным фронтом и шельфовым фронтальным разделом, область внешнего шельфа, фронт над свалом континентального шельфа и глубоководная океанографическая область. Пространственное разнообразие океанографических условий в прибыловском районе и специфические условия в каждой из областей детально рассмотрены в публикациях (Flint et al., 1996, 2002). Исследованные нами область восточного шельфа Берингова моря и прилегающие к континентальному свалу глубоководные районы, в летний сезон характеризуются значительной пространственно-временной изменчивостью уровня первичной продукции (Копылов и др., 2002).

Отбор проб для определения параметров бактерио- и фитопланктона, простейших проводился на 3-х разрезах (прибрежные воды острова Сент-Поль — глубоководная область, разрез А; прибрежные воды о. Сент-Поль — шельфовый фронтальный раздел, разрез Б; прибрежные воды Сент-Джордж — глубоководная область, разрез В), показанных на рисунке 3.8. Наблюдения проведены 10–15 июня и 19–28 июля 1994 г. Пробы воды для анализа микроорганизмов отбирали 5-литровыми нетоксичными батометрами Нискина с горизонтов 0, 5, 10, 20, 50 и 100 м.

Температура поверхностного слоя воды, в изученных районах, в июле была выше, чем в июне, в среднем, на 2.9–3.3 °C. В тоже время на большинстве станций отмечалось снижение прозрачности воды и уровня первичной продукции фитопланктона (табл. 3.26).

По-видимому, наши исследования совпали с периодом автотрофной (июнь) и гетеротрофной (июль) фаз развития планктонного сообщества. Наиболее благоприятные условия для высокой продукции фитопланктона создаются в области прибрежного фронта и в прибрежной зоне островов, а также в районе, прилежащем с мористой стороны к фронту над свалом шельфа и в области шельфового фронтального раздела (табл. 3.26).

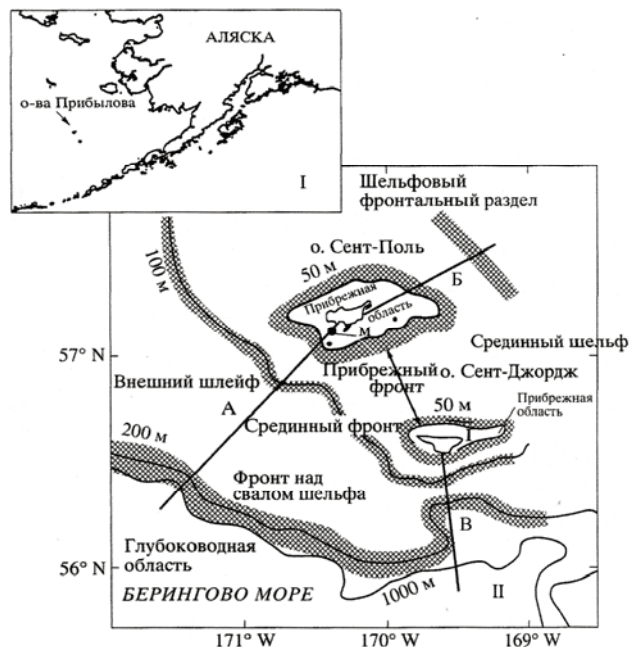


Рис. 3.8. Район исследований в Беринговом море (I), положение океанографических областей и фронтов в районе исследований (II). А–В — разрезы, на которых отбирались пробы воды фитопланктона, бактериопланктона, простейших и зоопланктона.

Исследованный район в начале и середине лета в целом характеризовался значительной изменчивостью численности бактериопланктона (от 0.14×10^6 до 5.84×10^6 кл/мл), гетеротрофных наноплагеллят (от 21 до 2051 кл/мл), гетеротрофных динофлагеллят (от 6 до 118 кл/мл), инфузорий (от 100 до 3500 кл/л). Диапазон изменений биомасс основных компонентов микробной «петли» представлен в таблицах 3.27–3.29. Планктонные бактерии достигали максимального обилия в середине лета во всех океанографических областях, за исключением глубоководной области.

Таким образом, максимумы численности и биомассы бактериопланктона наблюдались примерно через месяц после окончания весеннего диатомового цветения (Флинт и др., 2003). Полученные в настоящей работе данные свидетельствуют, что в большинстве случаев в бактериопланктоне доминируют одиночные клетки, а доля агрегированных бактерий и нитевидных форм невелика. Однако на отдельных горизонтах в эвфотиче-

ском слое суммарная биомасса агрегированного бактериопланктона и нитей достигала $18\text{--}25 \text{ мг С/м}^3$ и была соизмерима с биомассой фитопланктона.

Таблица 3.26. Диапазон изменений поверхностной температуры воды (T , °C), относительной прозрачности воды по диску Секки (H_c , м) и первичной продукции фитопланктона в столбе воды ($\Sigma P_{\text{ФП}}$, г С/($\text{м}^2 \times \text{сут}$)) в разных областях прибыловского района восточного шельфа Берингова моря в 1994 г.

Район	Дата	T , °C	H_c	$\Sigma P_{\text{ФП}}$
Прибрежные зоны	10-15 июня	2.3 (1.4-3.8)	9.9 (8.5-12.5)	2.1 ± 0.4 (1.1-4.5)
	19-28 июля	5.5 (5.3-5.6)	6.2 (4.0-7.5)	2.2 ± 0.3 (1.2-4.9)
Прибрежный фронт	10-15 июня	3.4 (2.4-4.1)	9.9 (8.0-11.5)	2.0 ± 0.8 (1.4-2.7)
	19-28 июля	6.5 (5.6-7.5)	9.0 (7.0-10.0)	1.0 ± 0.3 (0.5-1.4)
Срединный шельф	10-15 июня	4.4 (4.2-4.6)	9.9 (8.5-12.0)	0.8 ± 0.5 (0.3-1.8)
	19-28 июля	8.1 (7.1-8.7)	9.5 (7.0-14.5)	0.8 ± 0.4 (0.4-1.6)
Внешний шельф	10-15 июня	5.1 (4.8-5.3)	9.0 (8.0-11.0)	1.7 ± 0.3 (1.2-2.6)
	19-28 июля	8.0 (7.9-8.3)	7.5 (7.0-8.5)	0.9 ± 0.2 (0.6-1.2)
Фронт над свалом шельфа	10-15 июня	5.1 (4.8-5.3)	8.8 (8.0-9.5)	1.97
	19-28 июля	8.4 (8.3-8.6)	9.0 (8.0-10.0)	0.32
Глубоководная область	10-15 июня	5.1 (4.5-5.7)	9.4 (8.0-12.5)	2.4 ± 0.4 (0.5-4.1)
	19-28 июля	8.1 (7.9-8.3)	8.0 (7.0-9.0)	1.4 ± 0.8 (0.2-3.0)

При размере бактериальных агрегатов до $5 \times 10^5 \text{ мкм}^3$ и нитевидных бактерий до 30 мкм^3 они могут служить существенным источником пищи для грубых фильтраторов. Наибольшие величины биомассы гетеротрофных наноплагеллят, напротив, были зарегистрированы в начале лета, а в июле наблюдалось снижение величины данного параметра.

Таблица 3.27. Диапазон изменений биомассы (В, мг/м³) основных компонентов планктонного микробного сообщества на разрезах о. Сент-Поль — глубоководная область в 1994 г.

Район	Интервал глубин, м	Дата	Бактерии	Гетеротрофные нанофлагеллаты	Инфузории	Гетеротрофные динофлагеллаты
Прибрежные зоны	0-50	10 июня	144 (119-180)*	40 (32-58)	4 (2-6)	16 (0-44)
		19 июля	354 (152-477)	16 (10-29)	6 (2-10)	7 (0-35)
Прибрежный фронт	0-70	10 июня	190 (119-281)	41 (16-59)	6 (2-12)	37 (0-85)
		19 июля	400 (270-536)	17 (9-29)	8 (0-12)	35 (0-85)
Срединный шельф	0-90	10 июня	91 (73-131)	40 (9-107)	4 (2-8)	36 (0-158)
		19 июля	484 (117-757)	8 (2-18)	8 (0-18)	40 (0-81)
Внешний шельф	0-100	10 июня	214 (38-419)	47 (2-118)	5 (0-16)	45 (0-199)
		19 июля	375 (118-626)	8 (1-17)	8 (0-15)	29 (0-104)
Фронт над Свалом шельфа	0-100	10 июня	68 (46-124)	29 (11-69)	2 (0-7)	26 (0-77)
		19 июля	296 (151-543)	11 (4-24)	9 (0-16)	33 (0-64)
Глубоководная область	0-100	10 июня	244 (20-537)	62 (11-186)	9 (0-45)	50 (0-157)
		19 июля	282 (68-539)	11 (1-34)	9 (0-25)	21 (0-64)

* – Средняя величина (минимальная – максимальная величины).

Таблица 3.28. Диапазон изменений биомассы (В, мг/м³) основных компонентов планктонного микробного сообщества на разрезах о. Сент-Джордж — глубоководная область в 1994 г.

Район	Интервал глубин, м	Дата	Бактерии	Гетеротрофные нанофлагеллаты	Инфузории	Гетеротрофные динофлагеллаты
Прибрежная зона	0-50	14 июня	118 (64-231)*	17 (9-30)	8 (3-15)	7 (0-18)
		14 июня	100 (68-132)	16 (6-25)	4 (2-5)	58 (0-209)
Внешний шельф	0-100	14 июня	84 (26-138)	32 (9-64)	5 (1-11)	24 (0-143)
		14 июня	114 (9-205)	55 (6-98)	8 (7-11)	25 (0-87)
Глубоководная зона	0-100	14 июня	152 (35-275)	20 (2-39)	6 (1-12)	27 (0-162)

* – Средняя величина (минимальная – максимальная величины).

Таблица 3.29. Диапазон изменений биомассы (B , мг C/m^3) основных компонентов планктонного микробного сообщества на разрезах о. Сент-Поль — шельфовый фронтальный раздел в 1994 г.

Район	Интервал глубин, м	Дата	Бактерии	Гетеротрофные нанофлагелляты	Инфузории	Гетеротрофные динофлагелляты
Прибрежные зоны	0-20	16 июня 28 июля	108 (88-129)* 224 (179-333)	19 (16-23) 26 (11-34)	2 (2-4) 6 (3-12)	14 (0-57) 21 (0-83)
Прибрежный фронт	0-50	15 июня 28 июля	128 (62-261) 226 (135-347)	24 (14-35) 37 (10-94)	3 (0-9) 4 (0-10)	13 (0-41) 24 (0-83)
Срединный шельф	0-65	15 июня 28 июля	87 (68-100) 286 (149-492)	13 (6-27) 5 (1-10)	3 (0-6) 7 (0-16)	14 (0-51) 20 (0-86)
Шельфовый фронтальный раздел	0-65	28 июля	321 (176-477)	5 (1-10)	6 (0-16)	15 (0-91)

* — Средняя величина (минимальная — максимальная величины).

В тоже время биомасса инфузорий в июле по сравнению с июнем существенно возросла. На разрезе о. Сент-Поль — шельфовый фронтальный раздел биомасса гетеротрофных динофлагеллят была также выше в июле. В глубоководной области, напротив, $B_{ГДФ}$ в июне превышала таковую в июле в 2.4 раза. Ранее большое количество мелких динофлагеллят в июне было обнаружено в поверхностном слое в районе свала глубин и глубоководной части Берингова моря (Мамаева, 1983).

Располагая данными по биомассе фитопланктона (авторы благодарны за эти сведения И.Н. Сухановой) и биомассе метазоопланктона (авторы благодарны за эти сведения М.В. Флинту) мы рассчитали абсолютные величины биомассы планктонного микробного сообщества и его долю в общей биомассе планктона в разных океанографических областях исследованного района. Величины общей биомассы планктона ($B_{ПС}$) на станциях разреза о. Сент-Поль — глубоководная область, рассчитанные в среднем для слоя 0–20 м, как правило, были выше таковых рассчитанных в среднем для слоя 20–(50–100) м (табл. 3.30). В июне основным компонентом планктонного сообщества поверхностного (0–20 м) слоя воды был фитопланктон, составляя, в среднем для 7 станций, 67.9% от $B_{ПС}$. Доли бактериопланктона, простейших и метазоопланктона в $B_{ПС}$, в среднем для семи станций, составили 17.6%, 4.8% и 9.7% соответственно. Исключением оказалась наиболее удаленная от острова глубоководная станция, где основным компонентом $B_{ПС}$ был метазоопланктон (табл. 3.30). В слое воды ниже 20 м на некоторых станциях (в трех из восьми) основным компонентом $B_{ПС}$ был бактериопланктон (табл. 3.30). Доли фитопланктона, бактериопланктона, простейших и метазоопланктона в $B_{ПС}$, в среднем для 7 станций, составили 40.5%, 36.0%, 9.7% и 13.8%, соответственно. Исключением оказалась наиболее удаленная от острова глубоководная станция, где основным компонентом $B_{ПС}$ также был метазоопланктон (табл. 3.30).

В прибрежном районе не наблюдалось различий в вертикальном распределении абсолютной величины биомассы микробного сообщества. В более удаленных от острова районах величина $B_{МС}$, в среднем для семи станций, в эвфотическом слое (64.6 мг C/m^3) превышала таковую в слое 20–100 м (42.8 мг C/m^3) в 1.5 раза.

Таблица 3.30. Средние для слоя воды значения биомассы (мг C/m^3) фитопланктона ($B_{ФП}$), бактериопланктона (B_B), простейших ($B_{ПР}$), метазоопланктона ($B_{МЗ}$), микробного сообщества ($B_{МС}$) и общей биомассы планктонного сообщества ($B_{ПС}$) на станциях разреза о. Сент-Поль — глубоководная область 9–10 июня 1994 г.

Район	Расстояние от острова, глубина, м	Интервал глубин, м	$B_{ФП}$	B_B	$B_{ПР}$	$B_{МЗ}$	$B_{ПС}$	$B_{МС}/B_{ПС}$, %
Прибрежная зона	5.1 мили, 57 м	0-20	150 (71.8)*	35 (16.7)	14 (4.9)	10 (6.7)	209 49	23.4
		20-50	108 (68.4)	30 (19.0)	8 (5.0)	12 (7.6)	158 38	24.0
Прибрежный фронт	11.2 мили, 78 м	0-20	180 (68.7)	44 (16.8)	14 (5.3)	24 (9.2)	262 58	22.1
		20-70	54 (44.6)	41 (33.9)	10 (8.3)	16 (13.2)	121 51	42.1
Срединный шельф	18.7 мили, 98 м	0-20	170 (76.6)	21 (9.4)	15 (6.8)	16 (7.2)	222 36	16.2
		20-90	29 (37.2)	21 (26.9)	9 (11.5)	19 (24.4)	78 30	38.5
Внешний шельф	30.6 мили, 113 м	0-20	196 (64.7)	67 (22.1)	22 (7.3)	18 (5.9)	303 89	29.4
		20-100	39 (43.3)	25 (27.8)	7 (7.8)	19 (21.1)	90 42	46.7
Внешний шельф	44.0 мили, 120 м	0-20	150 (67.3)	33 (14.8)	21 (9.4)	19 (8.5)	223 54	24.2
		20-100	38 (35.8)	58 (54.7)	2 (1.9)	8 (7.6)	106 60	56.6
Фронт над свалом глубин	51.6 мили, 137 м	0-20	60 (57.1)	17 (16.2)	8 (7.6)	20 (19.1)	105 25	23.8
		20-100	4 (11.5)	13 (37.1)	13 (37.1)	5 (14.3)	35 26	74.3
Глубоководная область	56.9 мили, 640 м	0-20	190 (59.0)	79 (24.5)	15 (4.7)	38 (11.8)	322 94	29.2
		20-100	34 (36.2)	44 (46.8)	11 (11.7)	5 (5.3)	94 55	58.5
Глубоководная область	61.2 мили, 1500 м	0-20	55 (16.2)	56 (16.5)	40 (11.7)	189 (55.6)	340 96	28.2
		20-100	36 (26.9)	25 (18.6)	11 (8.2)	62 (46.3)	134 36	26.9

* — В скобках доля (%) в $B_{ПС}$.

Таблица 3.31. Средние для слоя воды значения биомассы (мг C/m^3) фитопланктона ($B_{ФП}$), бактериопланктона (B_B), простейших ($B_{ПР}$), метазоопланктона ($B_{МЗ}$), микробного сообщества ($B_{МС}$) и общей биомассы планктонного сообщества ($B_{ПС}$) разреза о. Сент-Поль — глубоководная область 19–20 июля 1994 г.

Район	Расстояние от острова, глубина, м	Интервал глубин, м	$B_{ФП}$	B_B	$B_{ПР}$	$B_{МЗ}$	$B_{ПС}$	$B_{МС}/B_{ПС}$, %
Прибрежная зона	4.8 мили, 57 м	0-20	56 (33.5)*	83 (49.7)	5 (3.0)	23 (13.8)	167 88	52.7
		20-50	14 (11.5)	85 (69.7)	5 (4.1)	18 (14.7)	122 90	73.8
Прибрежный фронт	11.1 мили, 79 м	0-20	26 (17.2)	89 (59.0)	13 (8.6)	23 (15.2)	151 102	67.5
		20-70	15 (9.7)	88 (57.2)	4 (2.6)	47 (30.5)	154 92	59.7
Срединный шельф	18.1 мили, 99 м	0-20	67 (26.1)	148 (57.6)	11 (4.3)	31 (12.0)	257 159	61.9
		20-90	26 (23.8)	57 (52.3)	5 (4.6)	21 (19.3)	109 62	56.9
Внешний шельф	30.1 мили, 112 м	0-20	47 (24.2)	114 (58.8)	9 (4.6)	24 (12.4)	194 123	63.4
		20-100	10 (14.5)	36 (52.2)	2 (2.9)	21 (30.4)	69 38	55.1
Внешний шельф	43.0 мили, 123 м	0-20	52 (32.3)	87 (54.0)	7 (4.3)	15 (9.3)	161 94	58.4
		20-100	3 (3.9)	48 (63.2)	3 (3.9)	22 (29.0)	76 51	67.1
Фронт над свалом глубин	50.7 мили, 135 м	0-20	70 (35.9)	78 (40.0)	11 (5.6)	36 (18.5)	195 89	45.6
		20-100	10 (13.3)	42 (56.0)	3 (4.0)	20 (26.7)	75 45	60.0
Глубоководная область	56.0 мили, 247 м	0-20	131 (48.5)	86 (31.9)	9 (3.3)	44 (16.3)	270 95	35.2
		20-100	24 (30.0)	41 (51.2)	3 (3.8)	12 (15.0)	80 44	55.0
Глубоководная область	60.3 мили, 2195 м	0-20	136 (60.2)	65 (28.8)	10 (4.4)	15 (6.6)	226 75	33.2
		20-100	24 (35.3)	34 (50.0)	1 (1.5)	9 (13.2)	68 35	51.5

* — В скобках доля (%) в $B_{ПС}$.

В тоже время, вклад микробной «петли» в формирование общей биомассы планктонного сообщества в слое 0–20 м (24.7%) был меньше такового в глубоководном слое (49.1%) в 2 раза.

В июле основным компонентом планктонного сообщества звфотического слоя, в большинстве районов, оказался бактериопланктон, составляя, в среднем для 6 станций, 54.9% (табл. 3.31). Доли фитопланктона, простейших и метазоопланктона в В_{ПС}, в среднем для 6 станций, составили 28.6, 2.5 и 14.0% соответственно. Исключением оказались станции в глубоководной области, где основным компонентом В_{ПС} оказался фитопланктон (табл. 3.31). На глубинах ниже 20 м доли фитопланктона, бактериопланктона, простейших и метазоопланктона, в среднем для восьми станций, составили 17.6%, 57.8%, 1.8% и 22.8% соответственно. В прибрежном районе также не наблюдалось существенных различий в вертикальном распределении абсолютной величины биомассы микробного сообщества. В более удаленных от острова районах величина В_{МС}, в среднем, в эвфотическом слое была выше, чем в июне (105.2 мг С/м³) и превышала таковую в слое 20–100 м (52.4 мг С/м³) в 2 раза. В итоге, вклад микробной «петли» в формирование общей биомассы планктонного сообщества в слое 0–20 м (52.2%) и в глубоководном слое (57.9%) существенно не отличались.

На станциях разреза о. Сент-Джордж — глубоководная область наблюдалась иная, чем на предыдущем разрезе, картина вертикального распределения биомассы микробного сообщества (табл. 3.32). В прибрежном районе не наблюдалось существенных различий в вертикальном распределении биомассы микробного сообщества. В планктоне преобладали водоросли (в среднем, 76.8% от В_{ПС}). В районе внешнего шельфа на всех глубинах основным компонентом планктонного сообщества был также фитопланктон, но доля В_{МС} в В_{ПС} в верхнем 20-ти метровом слое была значительно ниже таковой в слое 20–100 м (табл. 3.32).

На более удаленных от острова станциях биомасса фитопланктона резко снизилась, а в планктоне, в большинстве случаев, преобладал метазоопланктон.

Таблица 3.32. Средние для слоя воды значения биомассы (мг С/м³) фитопланктона (В_{ФП}), бактериопланктона (В_Б), простейших (В_{ПР}), метазоопланктона (В_{МЗ}), микробного сообщества (В_{МС}) и общей биомассы планктонного сообщества (В_{ПС}) на станциях разреза о. Сент-Джордж — глубоководная область 13 июня 1994 г.

Район	Расстояние от острова, м глубина, м	Интервал глубин, м	В _{ФП}	В _Б	В _{ПР}	В _{МЗ}	В _{ПС}	В _{МС}	В _{МС} /В _{ПС} , %
Прибрежная зона	1.1 мили, 61 м	0-20	135 (76.3)*	25 (14.1)	6 (3.4)	11 (6.2)	177	31	17.5
		20-50	118 (77.6)	20 (13.2)	4 (2.6)	10 (6.6)	152	24	15.8
Прибрежный фронт	5.6 мили, 96 м	0-20	210 (79.6)	24 (9.1)	13 (4.9)	17 (6.4)	264	37	14.0
		20-90	107 (69.9)	20 (13.1)	3 (2.0)	23 (15.0)	153	23	15.0
Внешний шельф	10.0 мили, 137 м	0-20	137 (73.7)	20 (10.7)	17 (9.1)	12 (6.5)	186	37	19.9
		20-100	16 (43.3)	12 (32.4)	2 (5.4)	7 (18.9)	37	14	37.8
Фронт над свалом глубин	15.0 мили, 228 м	0-20	22 (19.5)	31 (27.4)	22 (19.5)	38 (33.6)	113	53	46.9
		20-100	5 (9.6)	13 (25.0)	7 (13.5)	27 (51.9)	52	20	38.5
Глубоководная область	20.0 мили, 453 м	0-20	19 (17.1)	28 (25.2)	13 (11.7)	51 (46.0)	111	41	36.9
		20-100	6 (8.6)	19 (27.1)	7 (10.0)	38 (54.3)	70	26	37.1
Глубоководная область	27.0 мили, 215 м	0-20	34 (27.9)	41 (33.6)	12 (9.8)	35 (28.7)	122	53	43.4
		20-100	8 (12.0)	33 (49.2)	9 (13.4)	17 (25.4)	67	42	62.7
Глубоководная область	34.2 мили, 1417 м	0-20	11 (14.5)	39 (51.3)	5 (6.6)	21 (27.6)	76	44	57.9
		20-100	7 (10.8)	18 (27.7)	2 (3.1)	38 (58.4)	65	20	30.2

* – В скобках доля (%) в В_{ПС}.

На станциях удаленных от острова на 15–27 миль биомасса микробного сообщества в верхнем 20-ти метровом слое (в среднем 41.3 мг C/м^3) была в 1.4–2.4 раза выше таковой в слое 20–100 м (в среднем 27.0 мг C/м^3), однако доля V_{MC} в V_{PC} на разных глубинах существенно не отличалась. В толще воды станции расположенной в 34.2 мили от острова доля V_{MC} в V_{PC} была значительно выше в эвфотической зоне (табл. 3.32).

Таким образом, в исследованном районе вертикальное распределение абсолютных значений биомассы микробного сообщества и его вклада в формировании V_{PC} отличается как в разных океанографических областях, так и в разные периоды развития планктонного сообщества.

В прибрежной зоне островов V_{MC} в июне изменялась в пределах 27–44 мг C/м^3 (в среднем 34 мг C/м^3) достигая максимального значения у юго-западного побережья о. Сент-Поль, при этом отношения V_{MC}/V_{PC} отличались незначительно, составляя, в среднем, 20% (рис. 3.9–3.11). В июле значения данных параметров возросли, соответственно, до 58–90 мг C/м^3 (в среднем 74 мг C/м^3) и 50–64% (в среднем 57%).

В зонах прибрежного фронта и срединного шельфа наблюдалась аналогичная картина. В июле, V_{MC} (62–94 мг C/м^3 , в среднем 75 мг C/м^3) и отношения V_{MC}/V_{PC} (44–69%, в среднем 56%) были существенно выше таковых в июне, соответственно 19–55 мг C/м^3 (в среднем 32 мг C/м^3) и 13–33% (в среднем 26%). Следует отметить, что среди глубоководных станций в зоне срединного шельфа были зарегистрированы как наименьшая, так и наибольшая величины V_{MC} .

На станциях в зоне внешнего шельфа и фронтальной зоне над свалом глубин V_{MC} в июне (19–43 мг C/м^3 , в среднем 29 мг C/м^3) были также ниже, чем в июле (53–59 мг C/м^3 , в среднем 56 мг C/м^3). Отношение V_{MC}/V_{PC} было значительно выше в середине лета (48–63%, в среднем 56%), чем в начале (26–47%, в среднем 35%).

Величины биомассы микробного сообщества в глубоководной области к юго-западу от о. Сент-Поль в июне и июле были близки (рис. 3.8). Для всех станций в этом районе V_{MC} в июне в среднем, составила 58 мг C/м^3 , а в июле — 49 мг C/м^3 .

Вклад V_{MC} в V_{PC} в начале лета колебался в пределах 26–54% (в среднем 39%, $CV=28\%$), в середине — 45–48% (в среднем 46%). Результаты исследований позволили установить существенную роль простейших в планктонных сообществах исследуемого района. Биомасса этой группы на некоторых станциях была близка к таковой у метазоопланктона и достигала 44–69% от общей биомассы зоопланктона (V_Z) (рис. 3.12–3.14). Основным компонентом протопланктона, как в июне, так и в июле были гетеротрофные нанофлагелляты (рис. 3.15–3.17). Среди прибрежных станций (прибрежная область и прибрежный фронт) более высокие V_{PP} обнаружены у о. Сент-Поль. Причем у юго-западного побережья острова максимальные V_{PP} (12 мг C/м^3) и вклад V_{PP} в V_Z (52%) зарегистрированы в июне, а у северо-восточного — в июле (соответственно 11 мг C/м^3 и 58%).

На остальных станциях V_{PP} в июне (5–19 мг C/м^3 , в среднем 10 мг C/м^3) была выше, чем в июле (3–17 мг C/м^3 , в среднем 6 мг C/м^3). Отношение V_{PP}/V_Z было также значительно выше в начале лета (13–56%, в среднем 33%), чем в середине лета (4–74%, в среднем 22%).

Таким образом, полученные материалы показали, что в разных океанографических провинциях восточной части Берингова моря микробная пищевая сеть играет существенную роль в формировании органического углерода взвеси. Характерной чертой количественного распределения бактериопланктона, простейших и микробного сообщества в целом исследованного района была высокая степень пространственной изменчивости биомассы этих микрогетеротрофов, которая наблюдалась во всех океанографических областях. Аналогичные особенности в распределении бактерий в летнее время прослеживается и по данным предыдущих исследований на шельфе и в прилежащих районах глубоководной области восточной части Берингова моря (Кудрявцев и др., 1992; Цыбань и др., 1990; Andersen, 1988). По-видимому, прежде всего, это связано с характерной для этих районов пятнистостью в составе и развитии фитопланктона (Копылов и др., 2001; Sukhanova et al., 1999; Flint et al., 1996, 2002), что приводит к пространственной неравномерности в количественном распределении субстрата, необходимого пелагическим бактериям и простейшим.

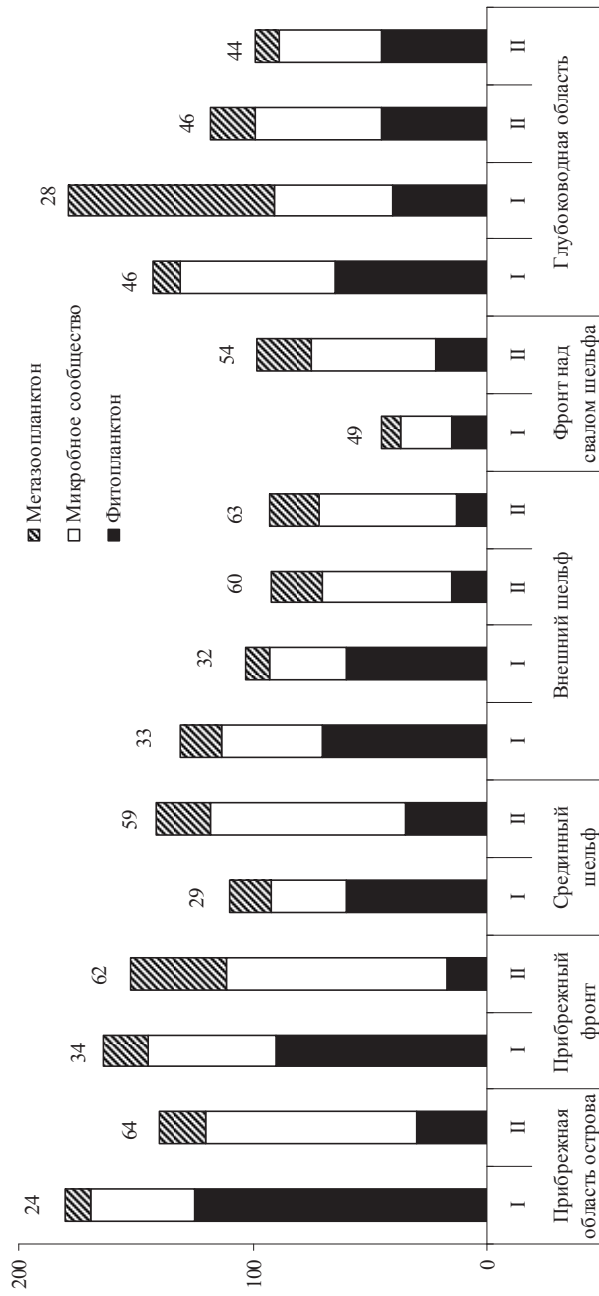


Рис. 3.9. Сезонные изменения средних для столба воды значений биомасс (мг C/m^3) фитопланктона, микробного сообщества и многоклеточного зоопланктона на разрезе о. Сен-Поль — глубоководная область 9–10 июня (I) и 19–20 июля (II) 1994 г. Числами указаны доли (%) микробного сообщества в общей биомассе планктона.

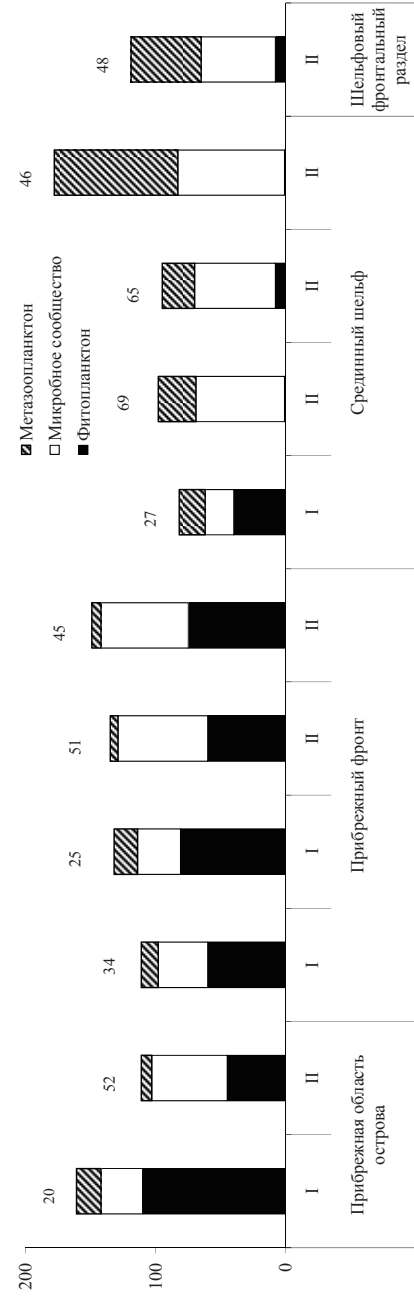


Рис. 3.10. Сезонные изменения биомасс (мг C/m^3), в среднем для столба воды, фитопланктона, микробного сообщества, многоклеточного зоопланктона на разрезе о. Сен-Поль — шельфовый фронтальный раздел, 15 июня (I) и 28 июля (II) 1994 г. Цифрами указана доля микробного сообщества в общей биомассе планктона.

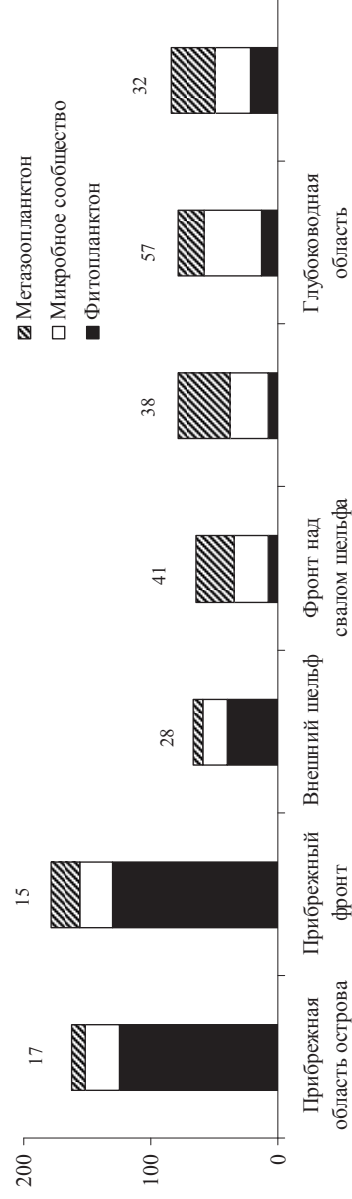


Рис.3.11. Сезонные изменения биомасс (мг С/м³), в среднем для столба воды, фитопланктона, микробного сообщества (Вмс), многоклеточного зоопланктона на разрезе о. Сент-Джордж — глубоководная область, 13–14 июня 1994 г. Цифрами указана доля микробного сообщества в общей биомассе планктона.

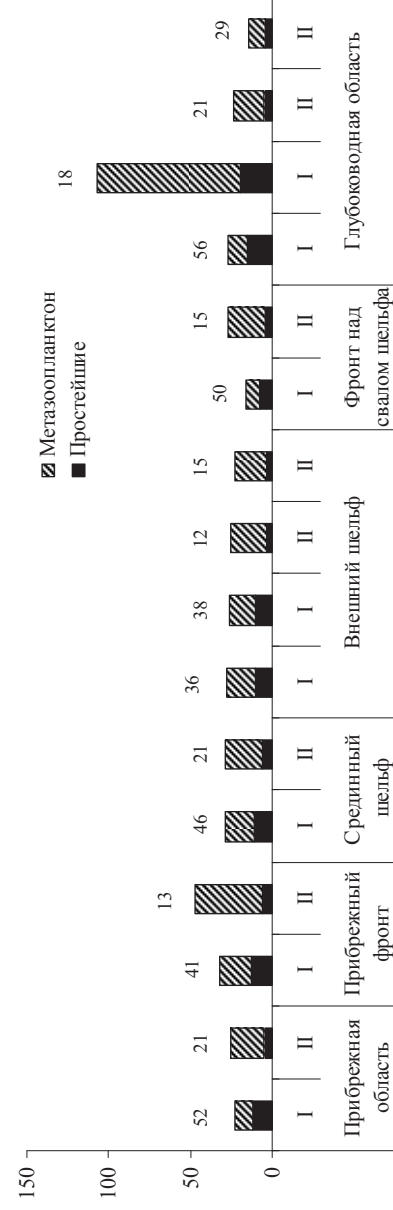


Рис. 3.12. Сезонные изменения биомасс (мг С/м³), в среднем для столба воды, простейших и многоклеточного зоопланктона (Вмз) на разрезе о. Сен-Поль — глубоководная область, 9–10 июня (I) и 19–20 июля (II) 1994 г. Цифрами указана доля простейших в общей биомассе зоопланктона.

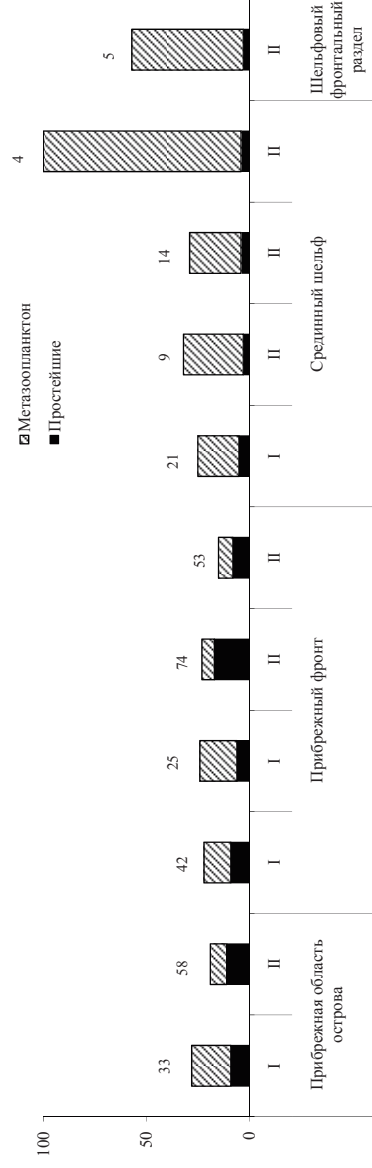


Рис. 3.13. Сезонные изменения биомассы (мг С/м³), среднем для столба воды, простейших и многоклеточного зоопланктона на разрезе о. Сен-Поль — шельфовый фронтальный раздел, 15 июня (I) и 28 июля (II) 1994 г. Цифрами указана доля простейших в общей биомассе зоопланктона.

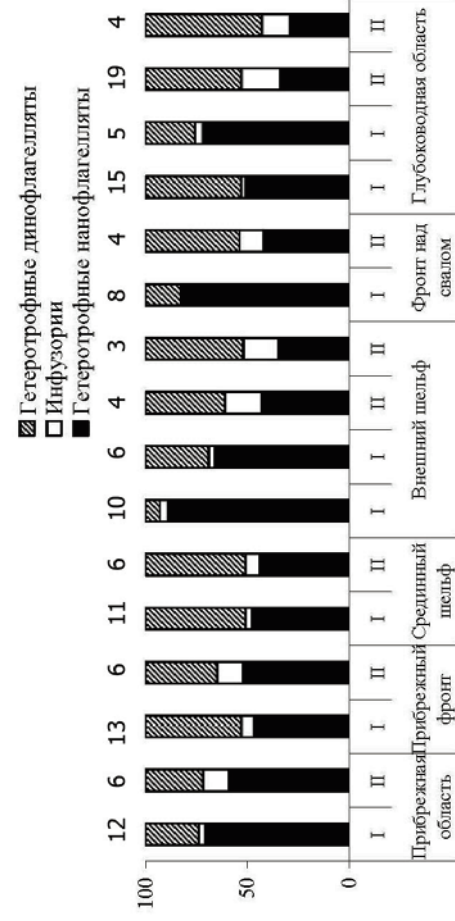


Рис. 3.14. Сезонные изменения биомассы (мг С/м³), в среднем для столба воды, простейших и многоклеточного зоопланктона на разрезе о. Сент-Джордж — глубоководная область, 13–14 июня 1994 г. Цифрами указана доля простейших в общей биомассе зоопланктона.

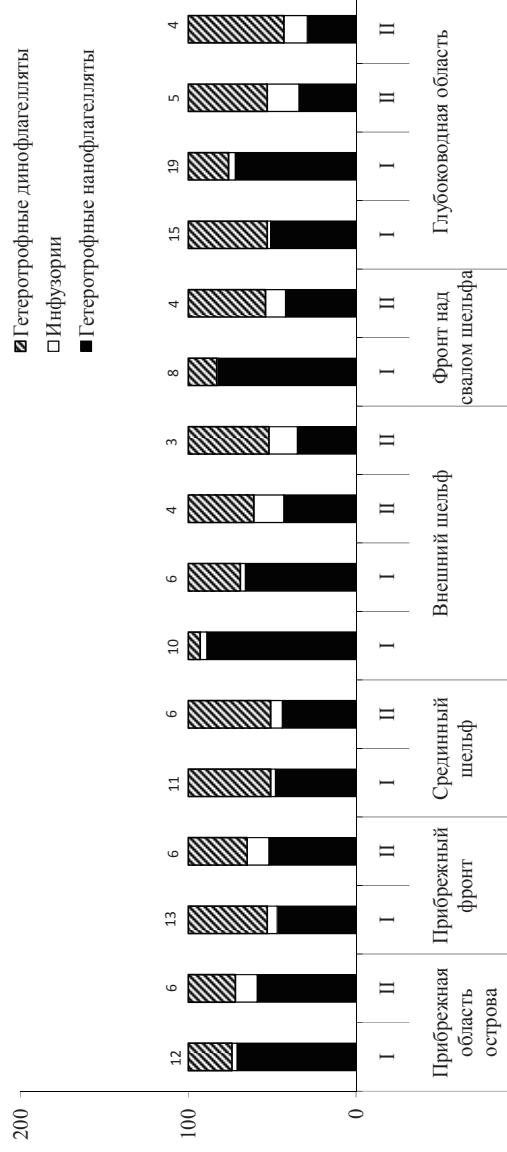


Рис. 3.15. Доля (%) гетеротрофных нанофлагеллат, инфузorios и гетеротрофных динофлагеллат в суммарной биомассе простейших (мг С/м^3) на разрезе о. Сен-Поль — глубоководная область, 9–10 июля (I) и 19–20 июля (II) 1994 г. Цифрами указана суммарная биомасса простейших.

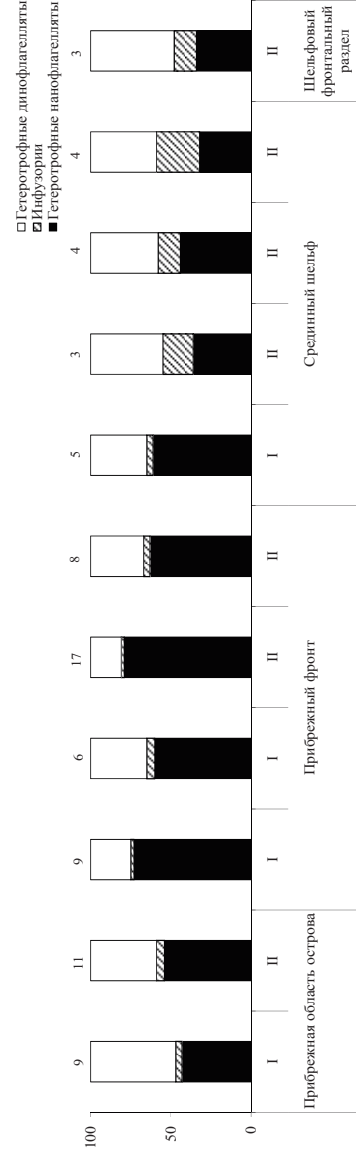


Рис. 3.16. Доля (%) гетеротрофных нанофлагеллат, инфузorios и гетеротрофных динофлагеллат в суммарной биомассе простейших (мг С/м^3) на разрезе о. Сен-Поль — шельфовый фронтальный разрез, 9–10 августа (I) и 19–20 августа (II) 1994 г. Цифрами указана суммарная биомасса простейших.

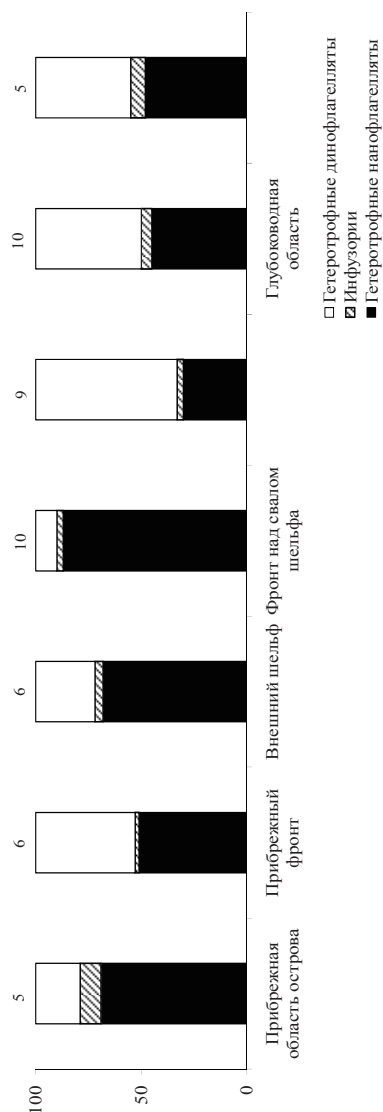


Рис. 3.17. Доля (%) гетеротрофных нанофлагеллят, инфузорий и гетеротрофных динофлагеллят в суммарной биомассе простейших (мг С/м³) на разрезе о. Сен-Поль — глубоководная область, 13–14 июня 1994 г. Цифрами указаны суммарная биомасса простейших.

ГЛАВА 4. Значение микробной «петли» в формировании биомассы планктона и потоках углерода в планктонной трофической сети пресноводных и солоноватоводных экосистем

4.1. Реки

Малые реки. Изучение трофической структуры планктонных сообществ малых рек (Копылов и др., 2006) проводили в девяти притоках Рыбинского водохранилища (июль–август 1989 г. и май–сентябрь 2001 г.), двух притоках Горьковского водохранилища (май–август 1992 г.) и двух малых реках Монголии (июль–август 2002 г.). Краткая характеристика исследованных водотоков представлена в таблице 4.1.

Таблица 4.1. Характеристика исследованных участков малых рек

Река	Участок реки	Скорость течения, м/с	Глубина, м	Температура, °С	Прозрачность, см
Притоки Рыбинского водохранилища					
Чеснава	устье	-	2-4	23.1	80
Сить	устье	-	4	19.9	85
Себла	устье	-	12	21.0	130
Суда	устье	-	5-7	21.0	80
Шексна	Район г. Череповец	-	5	20.9	30
Согожа	устье	-	3-6	22.4	50
Ухра	устье	-	5	21.0	100
Кондоша	устье	-	4-5	21.4	70
Латка 1	проточный	0.05-0.21	0.2-0.7	7.0-14.5	до дна
Латка 2	бобровый пруд	-	0.5-1.9	7.0-23.0	50-105
Латка 3	загрязняемый	0.05-0.18	0.3-1.1	8.0-16.8	5-45
Притоки Горьковского водохранилища					
Черемуха	район г. Рыбинск	0.01-0.015	1	12.5-16.6	30
Коровка	район г. Рыбинск	0.08-0.15	0.5-1.3	12.1-16.4	30
Притоки р. Селенга (Монголия)					
Тола	у п. Заамар	1.7	0.5-1.1	24.8	25
Хангал	у г. Эрденет	1.8	0.5-1.0	24.9	25

В устьевых участках притоков Рыбинского водохранилища, характеризующихся сложным гидрологическим режимом, об-

щая биомасса планктонных организмов изменялась в пределах 488–1299 мкг С/л (табл. 4.2).

Таблица 4.2. Суммарная биомасса планктонного сообщества ($V_{ПС}$, мг С/м³), отношение биомассы микробного сообщества к общей биомассе планктона ($V_{МС}/V_{ПС}$, %), отношение биомассы простейших к общей биомассе зоопланктона ($V_{ПР}/V_3$, %) и отношение биомасс зоопланктона и фитопланктона ($V_{МЗ}/V_{ФП}$) в речных экосистемах

Река	$V_{ПС}$	$V_{МС}$	$V_{МС}/V_{ПС}$	$V_{ПР}/V_3$	$V_{МЗ}/V_{ФП}$
Малые реки					
Чеснава	1191	185.8	15.6	5.06	0.131
Сить	1140	474.2	41.6	14.01	1.048
Себла	488	160.1	32.8	51.0	0.107
Кондоша	1160	126.4	10.9	13.75	0.074
Суда	1285	259.6	20.2	39.66	0.126
Согожа	1299	227.3	17.5	21.82	0.234
Ухра	617	183.2	29.7	18.73	0.478
Шексна	779	275.8	35.4	54.43	0.083
Латка 1	118	59.7	50.6	97.81	0.005
Латка 2	1155	239.1	20.7	11.73	25.3
Латка 3	4194	4131.1	98.5	99.96	0.022
Черемуха	212	203.7	96.1	98.26	0.066
Коровка	288	211.1	73.3	98.26	0.007
Хангал	591	424.3	71.8	99.92	0.0002
Туул	325	169.0	52.0	99.98	0.0001
Крупные реки					
Волга 1	298	118.3	39.7	29.58	0.222
Волга 2	433	240.7	55.6	83.86	0.059
Селенга 1	182	120.5	66.2	99.95	0.0002
Селенга 2	283	173.8	61.4	99.96	0.0001
Орхон 1	456	311.9	68.4	99.98	0.0001
Орхон 2	440	367.8	83.6	99.87	0.0008
Обь	528	313.0	59.2	10.9	0.405

Как правило, основным компонентом планктонного сообщества был фитопланктон (рис. 4.1, 4.2). Доля бактериопланктона в $V_{ПС}$ варьировала от 9.9% (р. Кондоша) до 36.7% (р. Сить), в среднем 21.1%. Вклад простейших в $V_{ПС}$ и V_3 находился в пределах соответственно 0.5–6.8% (в среднем 4.4%) и 5.1–54.4% (в

среднем 27.3%). В итоге, в исследованных реках отношение $V_{МС}/V_{ПС}$ составило 10.9–41.6% (в среднем 25.5%) (табл. 4.2).

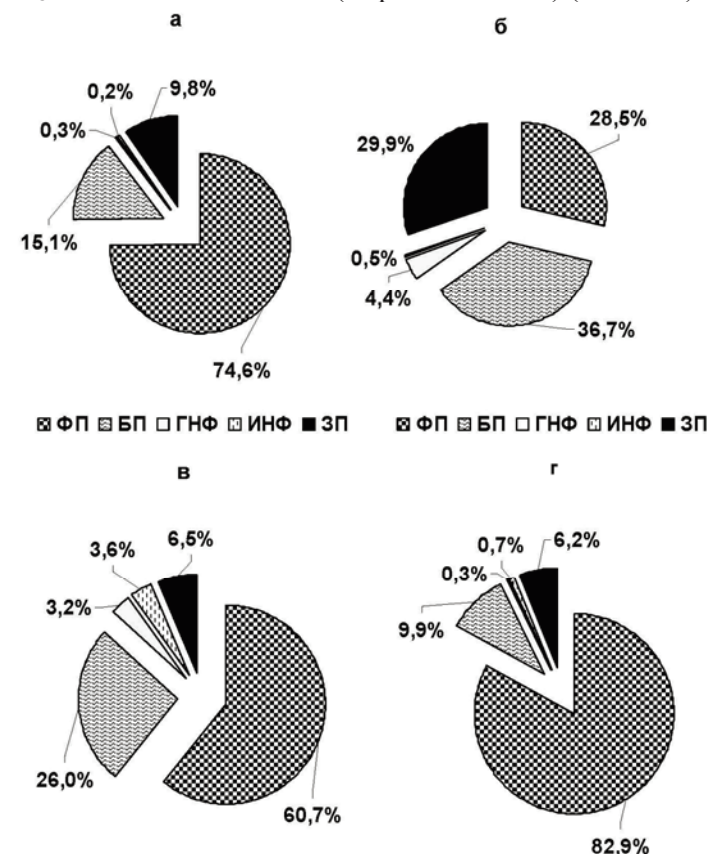


Рис. 4.1. Структура планктонного сообщества в реках–притоках Рыбинского водохранилища: Чеснава (а), Сить (б), Себла (в) и Кондоша (г). ФП — фитопланктон, БП — бактериопланктон, ГНФ — гетеротрофные нанофлагелляты, ИНФ — инфузории, ЗП — многоклеточный зоопланктон.

Равнинные реки умеренной полосы России — это гетерогенные системы, состоящие из разнообразных биотопов. Поэтому для исследований на одном из притоков Рыбинского водохранилища — малой реке Латка были выбраны три характерных биотопа, резко различающихся между собой по абиотическим и

биотическим факторам (табл. 4.1). Это проточный участок, расположенный под пологом леса, быстротекущий в периоды половодья и паводков и медленнотекущий в меженные периоды; участок, загрязняемый неочищенными сточными водами сыроваренного завода, и участок, зарегулированный бобрами. Исследования малой реки Латка показали, что в результате внешнего воздействия структура планктонного сообщества и значение микробной «петли» могут существенно меняться.

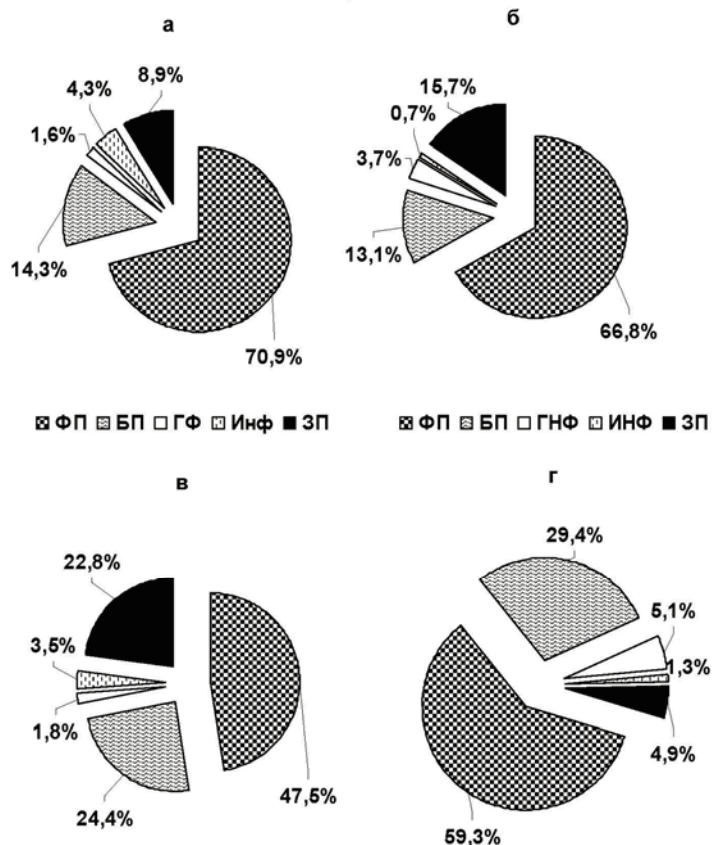


Рис. 4.2. Структура планктонного сообщества в реках–притоках Рыбинского водохранилища: Суда (а), Согожа (б), Ухра (в) и Шексна (г). Обозначения см. рис. 4.1.

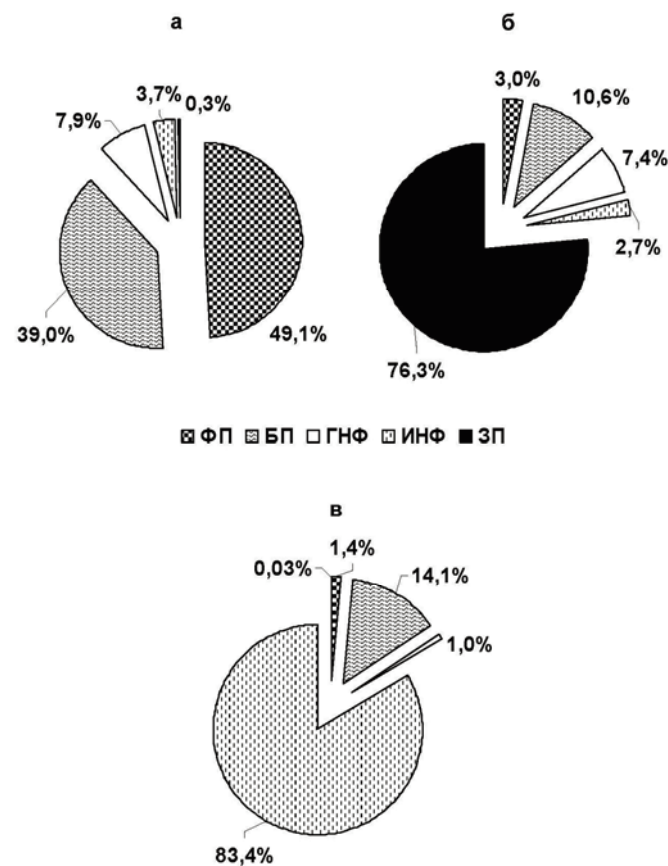


Рис. 4.3. Структура планктонного сообщества, в среднем за вегетационный сезон, в различных биотопах р. Латка: проточный участок (а), бобровый пруд (б) и участок, загрязненный стоками сырзавода (в). Обозначения см. рис. 4.1.

На проточном участке р. Латка средняя за вегетационный период суммарная биомасса планктона оказалась равной 118 мкг С/л. Основными группами гидробионтов были фитопланктон и гетеротрофные бактерии (рис. 4.3). Зоопланктон был развит слабо — его биомасса составила только 0.3% суммарной биомассы планктона. Биомасса протозоопланктона была примерно на 2 порядка выше таковой многоклеточного зоопланкто-

на. В итоге, в исследованном участке реки отношение V_{MC}/V_{PC} составило 50.6% (табл. 4.2).

В результате зарегулирования стока реки бобрами произошли резкие изменения в развитии зоопланктона, который в обычных условиях течения реки представлял собой количественно бедный комплекс организмов. Летом и осенью в бобровом пруду наблюдалось массовое развитие ветвистоусых ракообразных, биомасса которых достигала в сентябре 2.61 мг С/л. Это привело к существенному редуцированию микробной «петли», и планктонное сообщество на этом участке реки функционировало как классическая пищевая цепь. По-видимому, важным дополнительным источником пищи для кладоцер служил детрит. В итоге, в среднем за вегетационный сезон, вклад зоопланктона в суммарную биомассу планктона был наибольшим (рис. 4.3). Фитопланктон и гетеротрофный бактериопланктон присутствовали в значительно меньших количествах. Биомасса протозоопланктона была в 7.6 раз ниже таковой многоклеточного зоопланктона. Доля V_{MC} в V_{PC} в бобровом пруду составила 20.7% (табл. 4.2).

На участке реки, принимающем сточные воды сыроваренного завода, средняя за вегетационный сезон, биомасса планктона достигала 4194 мкг С/л, что в 35.5 раз выше, чем на проточном участке, и в 3.6 раз выше, чем в бобровом пруду (табл. 4.2). Существенную трансформацию претерпела также структура планктонного сообщества. Поступление в р. Латка неочищенных стоков сыроваренного завода привело к локальному массовому развитию инфузорий, биомасса которых достигала осенью 10.4 мг С/л, а вклад в суммарную биомассу планктона, в среднем за вегетационный сезон, был наибольшим (рис. 4.3). Среди цилиат доминировали два вида: *Paramecium caudatum* и *Colpidium colpoda*. Основной пищей инфузорий на этом участке служили не пико- и нанопланктон, а мелкодисперсная органическая взвесь, попадающая в реку со сточными водами. Количество взвешенных органических частиц размером 5–20 мкм в воде на этом участке реки превышало 180 тыс. частиц/мл. В данной ситуации ресничные простейшие играли ведущую роль в процессах биологического самоочищения. Кроме инфузорий заметным компонентом планктона были бактерии, а

фитопланктон и беспозвоночные занимали менее 1.5% от V_{PC} (табл. 4.2, рис. 4.3). В результате на этом отрезке реки в планктоне доминировало микробное сообщество (98.5% V_{PC}), а классическая пищевая цепь оказалась в значительной степени редуцированной.

Структура планктонной трофической сети в р. Латка существенно варьировала не только между различными участками реки, но и по сезонам. Весной и осенью на проточном участке V_{MC} составляла соответственно 43.0% и 63.5% V_{PC} (рис. 4.4).

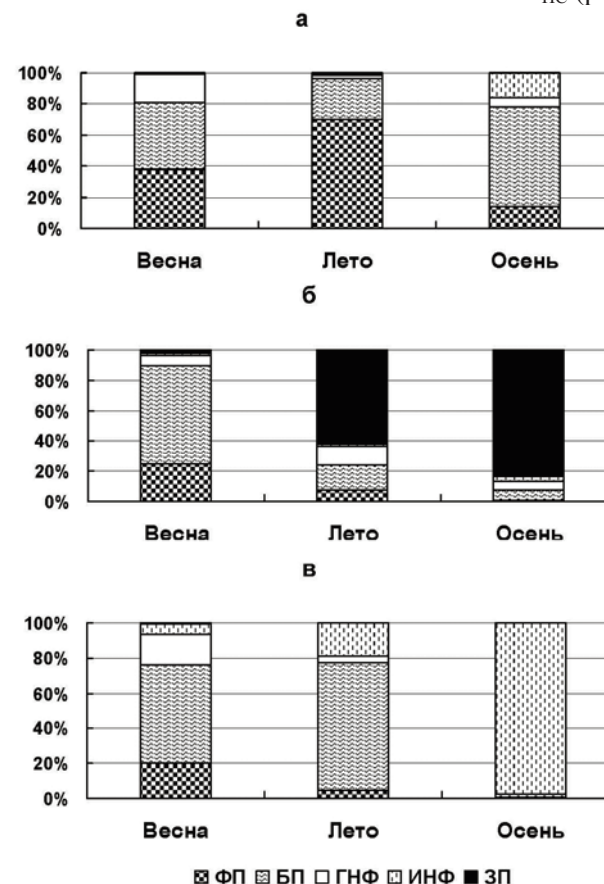


Рис. 4.4. Сезонные изменения структуры планктонного сообщества в различных биотопах р. Латка: проточный участок (а), бобровый пруд (б) и загрязненный участок (в). Обозначения см. рис. 4.1.

Причем если весной в составе протозоопланктона доминировали гетеротрофные флагелляты, то осенью — инфузории. Летом в больших количествах развивался фитопланктон, составляющий 69.7% суммарной биомассы планктона. Зоопланктона во все сезоны было очень мало — его биомасса не превышала 0.4% суммарной биомассы планктона.

В биомассе планктона бобрового пруда доля микробного сообщества постепенно снижалась от весны (72.7%) к осени (17.7%) (рис. 4.4). Весной доминировали бактерии (64.4% от $V_{ПС}$), а летом и особенно осенью происходило массовое развитие многоклеточного зоопланктона, чья биомасса составляла 62.2–83.5% от $V_{ПС}$. В составе метазоопланктона преобладали ветвистоусые ракообразные. Остальные группы гидробионтов были слабо развиты.

На участке реки, расположенном в зоне влияния сыроваренного завода, вклад $V_{МС}$ в $V_{ПС}$ составлял 79.1% весной, 95.0% — летом и 99.6% — осенью. Если весной и летом основной группой гидробионтов были гетеротрофные бактерии, то осенью доминировали инфузории (рис. 4.2). Суммарная биомасса планктонного сообщества была максимальной на проточном участке р. Латка летом (176 мкг С/л), а в бобровом пруду и на загрязненном участке — осенью (2608 мкг С/л и 10423 мкг С/л соответственно).

В сильно загрязненных реках Черемуха и Коровка, принимающих промышленные и коммунальные сточные воды г. Рыбинска, доля $V_{МС}$ в суммарной биомассе планктонного сообщества была очень высокой (табл. 4.2). Наибольший вклад в формирование биомассы планктона этих рек вносили гетеротрофные бактерии — 62.9–82.2% (рис. 4.5). Среди простейших доминировали гетеротрофные нанофлагелляты, на долю которых в обеих реках приходилось более 10% суммарной биомассы планктона. В реке Коровка инфузории обнаружены не были, а в р. Черемуха найдено всего лишь два вида цилиат (*Paramecium caudatum* и *Metopus* sp.), биомасса которых составляла только 1.2% биомассы планктона. В реке Коровка значительного развития достигал фитопланктон, на долю которого приходилось 26.5% биомассы планктона. В реке Черемуха фитопланктон был развит очень слабо. Биомасса зоопланктона в обеих реках со-

ставляла менее 1% от $V_{ПС}$. Идентифицировано лишь несколько видов коловраток и ракообразных — обитателей загрязненных вод.

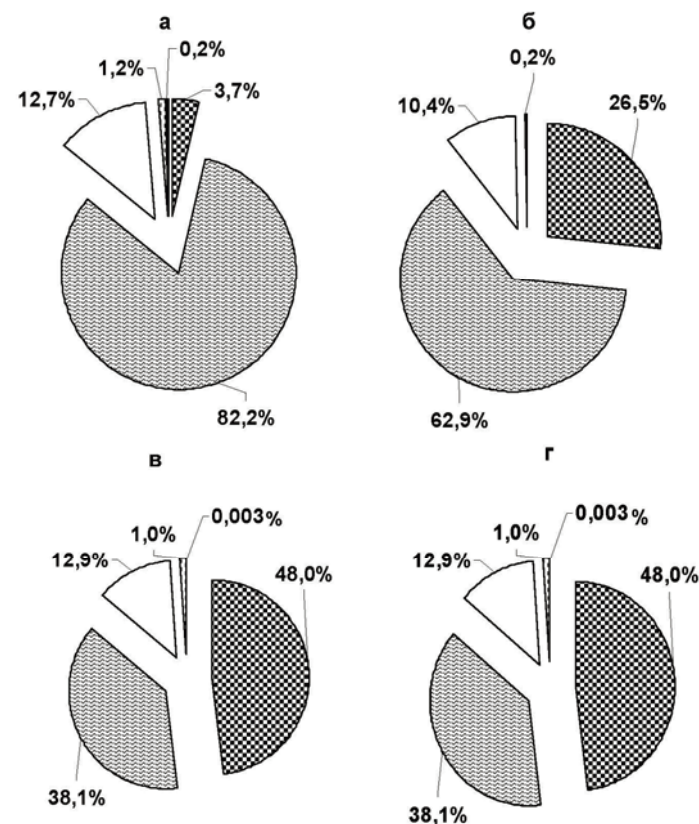


Рис. 4.5. Структура планктонного сообщества в загрязненных малых реках–притоках Горьковского водохранилища Черемуха (а) и Коровка (б) и малых реках Монголии Хангал (в) и Туул (г). Обозначения см. рис. 4.1.

Общая биомасса планктона в малых реках Монголии была сравнима с таковой в малых реках бассейна Верхней Волги (табл. 4.2). Вклад микробной «петли» в формирование $V_{ПС}$ в горных реках по сравнению с равнинными существенно выше, и составлял более 50% (табл. 4.2, рис. 4.5). Высокая скорость течения воды препятствовала развитию зоопланктона, который

представлен чрезвычайно бедно. Его биомасса не превышала 0.003% от $V_{\text{ПС}}$. Организмы зоопланктона обитали, в основном, в плесах и затонах рек, а также случайно попадали из пойменных водоемов. Биомасса инфузорий была также низкой. В результате, планктонное сообщество было представлено тремя значимыми компонентами (в порядке убывания важности) — это бактериопланктон, фитопланктон и гетеротрофные флагелляты (рис. 4.5).

Крупные реки. На русловых участках Верхней Волги исследования проводили в мае и августе 1992 г. на двух станциях в относительно чистой речной части Рыбинского водохранилища в районе п. Глебово и на 5 станциях в загрязненной зоне в речной части Горьковского водохранилища в черте г. Рыбинска. Эти участки характеризуются сложным гидрологическим режимом, который определяется работой Угличской и Рыбинской гидроэлектростанций. Скорость течения воды на этих отрезках р. Волга была относительно невысокой (табл. 4.3). На незагрязненном речном участке Рыбинского водохранилища общая биомасса планктона была сравнительно невысокой (табл. 4.2). Из всех компонентов планктонного сообщества наибольшей была биомасса фитопланктона, которая достигала почти половины $V_{\text{ПС}}$ (рис. 4.6). Вторым по значимости компонентом были бактерии. Биомасса простейших была существенно ниже таковой у многоклеточного зоопланктона. В итоге, гетеротрофные микроорганизмы занимали 39.7% суммарной биомассы планктона (рис. 4.6, табл. 4.3). На русловом участке Горьковского водохранилища в зоне влияния г. Рыбинска $V_{\text{ПС}}$ была в 1.5 раза выше, чем на незагрязняемой акватории. В планктонном сообществе уменьшилась доля фито- и зоопланктона, а доля гетеротрофных бактерий и гетеротрофных нанофлагеллят, напротив, возросла. Биомасса микробного сообщества и его вклад в $V_{\text{ПС}}$ увеличились, соответственно, в 2.0 раз и в 1.4 раза (табл. 4.2, рис. 4.6).

Изучение рек Селенга и Орхон, расположенных в гористой центральной части Азиатского материка на территории Монгольской Народной Республики, проводили в июле–августе 2002 г. В отличие от равнинных рек бассейна Верхней Волги, р. Селенга и ее притоки не зарегулированы и отличаются высо-

ким расходом воды. Все исследованные биотопы этих рек относятся к быстротекущим участкам (табл. 4.3).

Таблица 4.3. Характеристика исследованных участков крупных рек

Река	Участок реки	Скорость течения, м/с	Глубина, м	Температура, °C	Прозрачность, см
Волга 1	речной участок Рыбинского вдхр.	0.12-0.17	6-10	12.9-17.5	120-150
Волга 2	речной участок Горьковского вдхр.	0.06-0.52	4-6	12.1-15.9	45-130
Селенга 1	У пос. Хялганат	0.9-3.2	0.5-1.5	24.2	0.50-75
Селенга 2	выше впадения р. Орхон	0.9-3.2	1.5	24.6	70
Орхон 1	выше впадения р. Хангал	0.5-5.5	0.5-2.0	25.4	65
Орхон 2	ниже впадения р. Туул	0.5-5.5	1.0-2.0	24.4	40
Обь 1	выше г. Салехард	-*	4.0-16.0	13.3-13.8	0.5-1.1
Обь 2	ниже г. Салехард	-	5.0-16.0	13.7-15.1	0.7-1.1

* измерения не проводилось.

Этот район Монголии характеризуется хорошо развитым скотоводством, в результате чего в реки поступает большое количество органических веществ и соединений биогенных элементов. Основным компонентом планктонного сообщества был бактериопланктон. Биомасса простейших значительно преобладала над таковой у многоклеточного зоопланктона (табл. 4.2, рис. 4.6). В итоге, на всех исследованных участках крупных монгольских рек доля $V_{\text{МС}}$ в $V_{\text{ПС}}$ превышала 60%.

Планктонное микробное сообщество р. Обь исследовали в районе г. Салехард на двух разрезах 11.06.2000 г. и 17.06.2000 г. (табл. 4.3) (Копылов, Косолапов, 2011). Первый разрез находился выше г. Салехард (Обь 1), второй — ниже (Обь 2). Сопоставление величин продукции гетеротрофного бактериопланктона и первичной продукции фитопланктона (табл. 4.4) показало, что в

данном участке нижнего течения р. Обь, в период исследования, деструкционные процессы преобладали над продукционными. Основными компонентами планктонного сообщества были бактериопланктон (58% от $V_{ПС}$) и фитопланктон (30% от $V_{ПС}$).

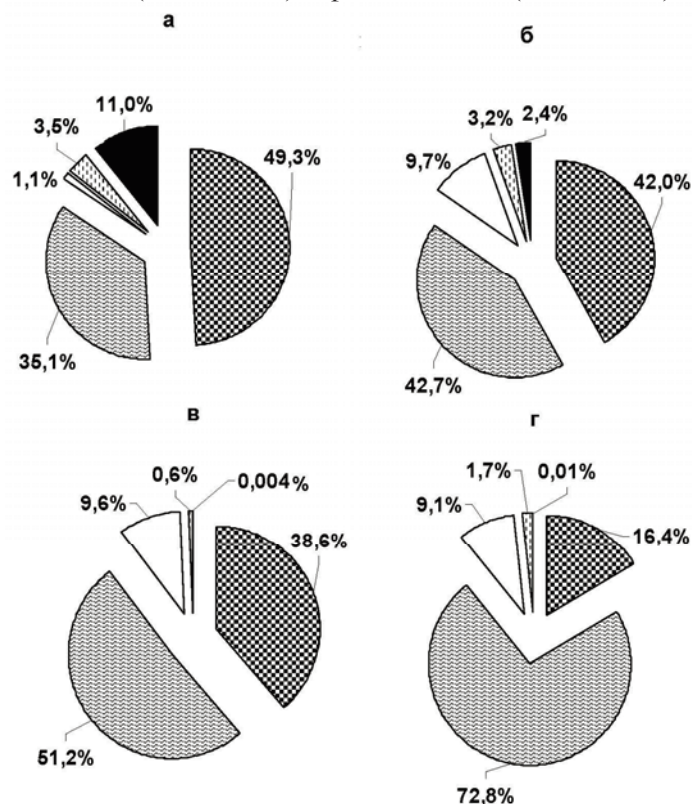


Рис. 4.6. Структура планктонного сообщества на относительно чистом (а) и загрязненном (б) участках р. Волги, в р. Селенга (ст. Селенга 2) (в) и ее притоке — р. Орхон (ст. Орхон 2) (г). Обозначения см. рис. 4.1.

Биомасса микробного сообщества достигала высоких значений (табл. 4.4) и была выше таковых зарегистрированных на русловых участках р. Волга. Более высокий уровень развития гетеротрофных микроорганизмов ниже г. Салехард свидетельствует о существенном поступлении в реку аллохтонного органического вещества и активно протекающих процессах биологиче-

ского самоочищения (табл. 4.4). В отличие от других крупных рек, доля простейших в микробном сообществе и в общей биомассе зоопланктоны были довольно низкими (табл. 4.2, 4.4).

Таблица 4.4. Отношение интегральных ($\text{мг С}/(\text{м}^2 \times \text{сут})$) продукций бактериопланктона и фитопланктона ($\Sigma P_B/\Sigma P_{ФП}$), биомасса ($\text{мг С}/\text{м}^3$) основных компонентов микробного сообщества в нижнем течение р. Обь

Параметры	Выше г. Салехард		Ниже г. Салехард	
	11.06.2000	17.06.2000	11.06.2000	17.06.2000
$\Sigma P_B/\Sigma P_{ФП}$	0.69 (0.22-0.95)	0.55 (0.25-0.90)	2.04 (0.96-2.94)	1.00 (0.64-1.47)
V_B	203 (166-238)*	224 (182-280)	372 (351-394)	428 (354-466)
$V_{ГНФ}$	4.9 (2.4-6.7)	5.5 (2.8-10.1)	3.6 (2.2-4.6)	4.5 (3.8-5.2)
$V_{ИН}$	3.6 (0.9-7.7)	1.0 (0.6-1.3)	2.0 (1.6-2.6)	1.7 (0.7-3.4)
$V_{МС}$	211.5	230.5	377.6	434.2

* среднее значение (минимальное – максимальное значение).

Отношение биомасс многоклеточного зоопланктона и фитопланктона ($V_{МЗ}/V_{ФП}$) используется в качестве индекса биотических взаимодействий в сообществе, отражающем эффективность переноса углерода и энергии по трофической сети. Это отношение связано с количественным развитием гетеротрофных бактерий и простейших. Выявлена обратная зависимость обилия гетеротрофных микроорганизмов от отношения $V_{МЗ}/V_{ФП}$ (Бульон и др., 1999). При сильном прессе метазойного планктона индекс $V_{МЗ}/V_{ФП}$ приближается к 1, а биомасса гетеротрофных микроорганизмов снижается. Напротив, микробная биомасса возрастает, если усиливается влияние фитопланктона как трофического ресурса (отношение уменьшается до 0.06). В исследованных нами реках отношение $V_{МЗ}/V_{ФП}$ колебалось от 0.0001 до 25.3 (табл. 4.2). Между этим индексом и отношением $V_{МС}/V_{ПС}$ обнаружена слабая отрицательная связь ($r = 0.27$). По-видимому, данный индекс лучше использовать в пределах одной или нескольких водных экосистем, где фитопланктон является основным источником питательных веществ для функционирования гетеротрофных микроорганизмов. В наших исследованиях отношение $P_B/P_{ФП}$ в различных реках колебалось от 0.04 до 15.75 (табл. 4.5), т.е. в ряде водотоков, помимо фитопланктона, посту-

пление аллохтонного органического вещества в значительной степени обеспечивало рост гетеротрофного бактериопланктона.

Таблица 4.5. Первичная продукция фитопланктона ($P_{ФП}$, мг С/(м³ × сут)), продукция бактериопланктона ($P_{Б}$, мг С/(м³ × сут)) и их потребление инфузориями (ИНФ) и гетеротрофными флагеллятами (ГНФ) в реках

Река	Р _{ФП}	Р _Б	ИНФ		ГНФ, % Р _Б
			% Р _{ФП}	% Р _Б	
Малые реки					
Чеснава	2073	173	0.4	3.2	11.0
Сить	1367	301	0.8	8.6	39.8
Себла	1499	91	1.3	26.6	36.8
Кондоша	1808	94	4.6	37.5	18.7
Суда	3528	132	7.4	69.5	42.2
Согожа	1235	139	2.8	31.7	64.6
Ухра	1235	94	4.6	37.5	18.7
Шексна	1323	177	2.7	14.4	32.4
Черемуха	8	126	4.2	4.3	62.4
Коровка	65	128	0	0	57.9
Хангал	435	450	0.8	0.4	24.2
Туул	2489	2650	0.1	0.6	5.8
Крупные реки					
Волга 1	375	68	4.2	33.1	10.0
Волга 2	372	152	7.3	36.3	50.1
Селенга 1	487	167	0	0	12.6
Селенга 2	187	183	0.6	0.5	20.8
Орхон 1	1314	250	0.1	0.7	54.4
Орхон 2	1107	300	0.3	3.4	46.3
Обь	972	71	-	-	15.2

В устье р. Согожа — одного из притоков Рыбинского водохранилища — суточная продукция гетеротрофных бактерий, в период исследования, составляла 11.2% суточной первичной продукции. Простейшие потребляли около 3% продукции фитопланктона и 74% продукции бактериопланктона (рис. 4.7). В притоках Рыбинского водохранилища, в июле-августе, в фитопланктоне преобладали крупные колониальные цианобактерии *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis holsatica*, почти не используемые в пищу зоопланктоном.

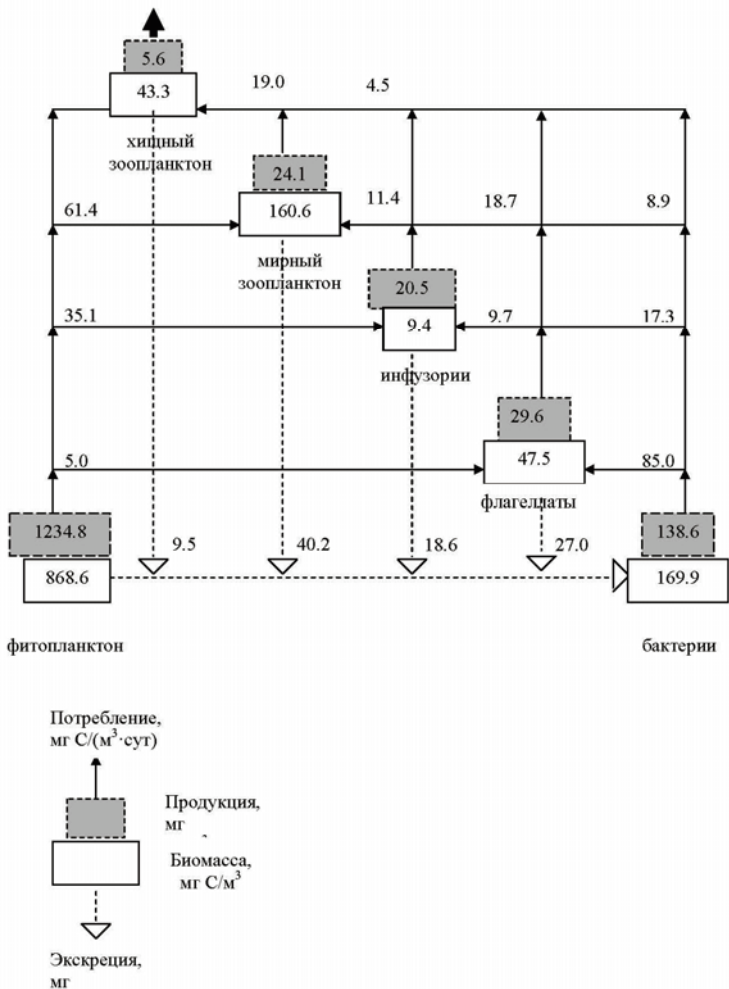


Рис. 4.7. Схема потоков углерода в планктонном сообществе р. Согожа.

Так, в р. Согожа цианобактерии составляли около 80% суммарной биомассы фитопланктона (Корнева, 1993). В этих условиях значительная часть первичной продукции фитопланктона едоступна для зоопланктона. В итоге, мирный многоклеточный зоопланктон выедал только 5% суточной продукции фитопланктона. В то же время значительную долю его рациона

составляли инфузории, гетеротрофные нанофлагелляты и бактерии. Тем самым, в планктонном сообществе р. Согожа микрогетеротрофы, в значительной степени, выполняли важную функцию промежуточного звена в трансформации органического вещества от автотрофных организмов к метазойному планктону.

В реках Черемуха и Коровка, протекающих по территории крупного индустриального центра — г. Рыбинска, величина продукции бактериопланктона превышала таковую фитопланктона (табл. 4.5). Это свидетельствует о значительном поступлении аллохтонного органического вещества в эти водотоки, что позволяет бактериям быть менее зависимыми от первичной продукции фитопланктона. Простейшие организмы более устойчивы к действию неблагоприятных условий среды, чем многоклеточные организмы, поэтому их биомасса, особенно биомасса гетеротрофных нанофлагеллят, достигала в загрязненных реках значительных величин. В итоге доля простейших в суммарной биомассе консументов достигала 98.3%. Гетеротрофные флагелляты были основными потребителями продукции бактериопланктона (табл. 4.5). Количественный анализ потоков углерода в планктонном сообществе р. Черемуха показал, что прото-зоопланктон потреблял за сутки 66.7% продукции бактерий и 11% продукции фитопланктона (рис. 4.8). Непосредственно в многоклеточный зоопланктон включалось только 0.7% первичной продукции фитопланктона и 0.1% бактериальной продукции. Выедание простейших метазоопланктоном было также незначительно — за сутки беспозвоночные потребляли всего лишь 0.5% продукции флагеллят и инфузорий. Подавляющая часть продукции простейших использовалась, по-видимому, на прирост их собственной биомассы. В результате в сильнозагрязненной р. Черемуха только незначительная часть органического вещества фитопланктона потреблялась многоклеточным зоопланктоном, и микробное сообщество функционировало по типу микробной «петли», т.е. большая часть углерода циркулировала между фитопланктоном, РОВ, бактериями и простейшими.

В горных реках Монголии были зарегистрированы очень низкие значения индекса $B_{M3}/B_{ФП}$ (0.0001–0.0008) и высокий уровень развития гетеротрофных микроорганизмов. Отношение $P_B/P_{ФП}$ колебалось от 19% до 106% (табл. 4.5). Среди консументов

преобладали простейшие. Развитию гетеротрофных микроорганизмов способствовало очень низкая концентрация многоклеточного зоопланктона, а также значительное поступление терригенных органических веществ.

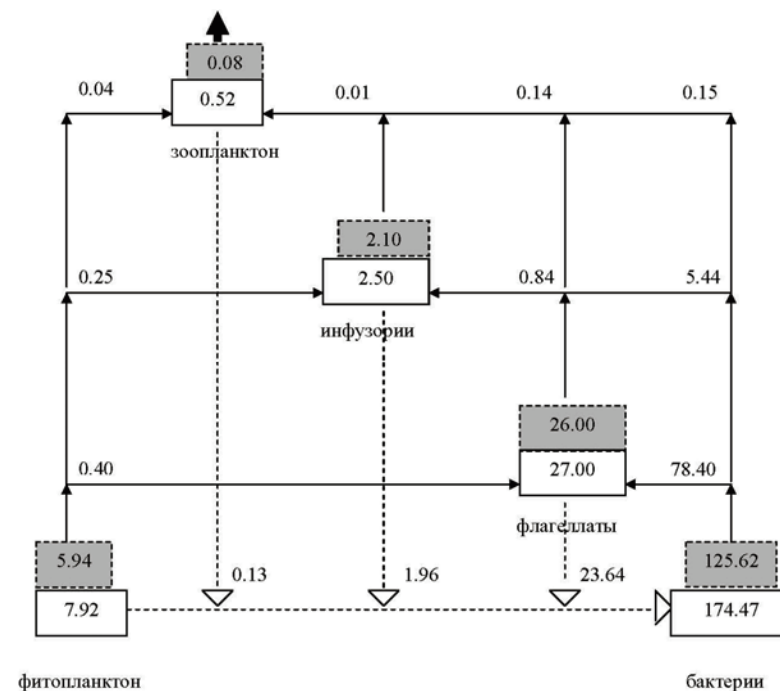


Рис. 4.8. Схема потоков углерода в планктонном сообществе р. Черемуха. Обозначения см. рис. 4.7.

В реке Селенга выедание зоопланктоном водорослей, бактерий и простейших было незначительным. Простейшие, среди которых доминировали гетеротрофные нанофлагелляты, за сутки потребляли 1.1% первичной продукции фитопланктона и 20.0% бактериальной продукции (рис. 4.9). Таким образом, микробные сообщества горных рек еще в большей степени, чем сообщества загрязненных рек, функционировали по типу микробной «петли».

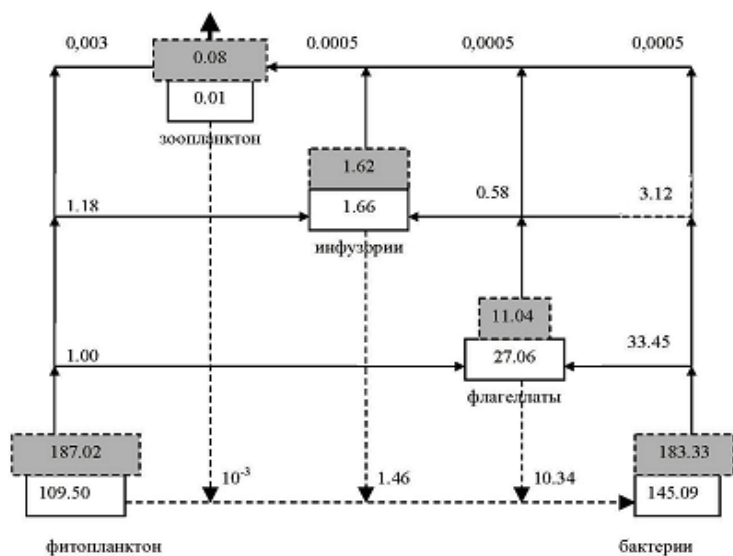


Рис. 4.9. Схема потоков углерода в планктонном сообществе р. Селенга (ст. Селенга 2). Обозначения см. рисунок 4.7.

Комплексные гидробиологические исследования разнотипных рек показали, что гетеротрофные микроорганизмы являются важным компонентом планктона равнинных и горных, крупных и малых рек. В ряде рек биомасса гетеротрофных бактерий и простейших, формирующие микробные пищевые сети, превышает биомассу фитопланктона и биомассу многоклеточного зоопланктона. Развитие бактерий и простейших зависит, с одной стороны, от запасов субстратов и биогенных элементов, с другой — от активности метазойного зоопланктона, т.е. регулируется как «снизу», так и «сверху». Какой из механизмов преобладает, определяется существующей комбинацией гидрологических, гидрохимических и биотических факторов. Усиление роли микроорганизмов наблюдается на участках рек с высокими скоростями течения воды или загрязняемых промышленно-бытовыми сточными водами населенных пунктов. В большой степени структурная и функциональная организация реофильных микробных пищевых сетей зависит от количественного развития ветвистоусых рачков и коловраток. В сравнительно чис-

тых равнинных реках, характеризующихся низкими скоростями течения воды и обильным развитием зоопланктона, вклад гетеротрофных бактерий и простейших в общую биомассу планктона составляет 10.9–55.6%. Планктонные микробные сообщества этих водотоков выполняют, в значительной степени, функцию промежуточного звена в трансформации органического вещества, образуемого фитопланктоном, к многоклеточному зоопланктону. В реках с высокими скоростями течения воды, а также испытывающих существенное антропогенное загрязнение, концентрация многоклеточного зоопланктона низка, доля микробных сообществ в общей биомассе планктона составляет 52.0–98.5%, и планктонные микробные сообщества этих водотоков функционируют как микробная «петля», т.е. основная часть углерода циркулирует между фитопланктоном, РОВ, бактериями и простейшими.

4.2. Озера

Озера Владимирской области. Структуру планктонных микробных сообществ изучали в семи небольших карстовых озерах (Кщара, Светленькое, Поридово, Санхар, Юхор, Большое и Малое Гаравы), расположенных во Владимирской области, в июне, июле и сентябре 2003 г. (Копылов и др., 2007). Краткая характеристика этих озер в период проведения исследований представлена в таблице 4.6. Полученные результаты свидетельствуют, что среди исследованных водоемов оз. Юхор относилось к эвтрофному типу, а остальные озера — к мезотрофному. Величины отношения продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона, рассчитанные под единицей площади водоема, в озерах Санхар и Юхор, в среднем за исследованный период, составили 1.7–2.1, что указывает на существование в этих водоемах, помимо фитопланктона, других существенных источников субстратов для гетеротрофных бактерий (высшая водная растительность, перифитон, поступление аллохтонного органического вещества). В остальных озерах отношение $\sum P_B / \sum P_{ФП}$ находилось в пределах 0.4–0.7.

Таблица 4.6. Физико-химическая характеристика водной толщи, содержание азота (TN), содержание общего фосфора (TP), первичная продукция фитопланктона в единице объема воды ($P_{фп}$) и под 1 м^2 ($\sum P_{фп}$) в озерах Владимирской области: Кшара (1), Светленькое (2), Порохово (3), Б. Гаравы (4), Санхар (5), М. Гаравы (6), оз. Юхор (7)

Параметры	1	2	3	4	5	6	7
Глубина отбора проб, м	11-12	8-12	3	8-9	18-21	16-18	10-11
Температура на поверхности, °C	<u>14.2-24.0</u> 17.7	<u>15.0-25.8</u> 18.7	<u>14.0-27.0</u> 19.2	<u>14.0-25.2</u> 18.3	<u>14.0-27.4</u> 18.5	<u>14.6-26.4</u> 18.8	<u>13.0-25.8</u> 17.9
Температура у дна, °C	<u>5.3-7.8</u> 6.8	<u>4.7-7.4</u> 6.4	<u>11.6-16.2</u> 14.0	<u>5.1-8.4</u> 7.4	<u>3.8-6.2</u> 5.1	<u>4.4-6.4</u> 5.5	<u>6.1-7.6</u> 6.8
Прозрачность, м	<u>1.9-2.5</u> 2.2	<u>4.9-6.2</u> 4.9	<u>0.2-0.5</u> 0.3	<u>1.4-2.2</u> 1.7	<u>1.8-3.5</u> 2.6	<u>2.5-3.8</u> 3.2	<u>0.8-1.2</u> 1.0
pH_{90}	<u>7.5-8.4</u> 7.8	<u>5.4-7.0</u> 6.3	<u>6.5-6.9</u> 6.6	<u>5.1-5.8</u> 5.6	<u>7.2-7.9</u> 7.6	<u>6.3-6.6</u> 6.4	<u>8.4-9.4</u> 8.9
TN, мг/л	<u>0.35-0.72</u> 0.50	<u>0.24-0.54</u> 0.40	<u>0.98-1.60</u> 1.30	<u>0.29-0.68</u> 0.45	<u>0.49-0.95</u> 0.64	<u>0.30-0.53</u> 0.39	<u>0.76-1.97</u> 1.46
TP, мкг/л	<u>29-61</u> 37	<u>9-29</u> 17	<u>22-34</u> 30	<u>9-34</u> 20	<u>18-27</u> 22	<u>8-27</u> 16	<u>271-472</u> 348
$P_{фп}$, мг C/(м ³ × сут)	<u>61-424</u> 191	<u>19-65</u> 47	<u>54-716</u> 284	<u>80-375</u> 271	<u>58-196</u> 124	<u>47-130</u> 89	<u>202-1429</u> 788
$\sum P_{фп}$, мг C/(м ² × сут)	<u>167-976</u> 452	<u>115-321</u> 215	<u>16-358</u> 130	<u>120-786</u> 477	<u>202-470</u> 294	<u>149-347</u> 274	<u>242-1429</u> 752

Примечание. Над чертой — пределы колебаний параметра, под чертой — его среднее значение.

Значимая зависимость между $V_{фп}$ и V_B выявлена не была, но с ростом биомассы фитопланктона возрастала биомасса ГНФ ($r = 0.36, p < 0.05$), инфузорий ($r = 0.74, p < 0.05$) и кладоцер ($r = 0.63, p < 0.05$). Абсолютные величины $V_{МС}$ отличались в 3 раза (табл. 4.7) и слабо коррелировали с биомассой фитопланктона ($r = 0.25, p < 0.05$) и первичной продукцией фитопланктона под м^2 ($r = 0.39, p < 0.05$). В тоже время наблюдалась высокая обратная связь между $V_{МС}/V_{ПС}$ и $V_{фп}$ ($r = 0.91, p < 0.05$) и между $V_{МС}/V_{ПС}$ и $V_{ПС}$ ($r = 0.88, p < 0.05$).

Во всех озерах доминирующим компонентом микробной пищевой сети был бактериопланктон — 69.0–96.0% (в среднем 80.5%) $V_{МС}$. На некоторых станциях в составе бактериопланктона в значительном количестве присутствовали агрегированные бактерии (бактерии, ассоциированные с детритными частицами и находящиеся в составе микроколоний), биомасса которых достигала 20–30% общей биомассы бактериопланктона (табл. 4.7). Высокая позитивная связь между биомассой агрегированных бактерий и биомассой мирного зоопланктона ($r = 0.84, p < 0.05$) предполагает наличие прямой трофической связи между этими компонентами в исследованных озерах. Значительная корреляция количества внеклеточных вирусных частиц с численностью бактериопланктона ($r = 0.36, p < 0.05$) свидетельствует, что в составе вириопланктона преобладают бактериофаги. Доли биомасс гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий в $V_{МС}$ составляли 1.1–13.3% (в среднем 7.2%) и 2.3–22.1% (в среднем 9.7%) соответственно.

Между биомассой пикопланктона (одиночные бактерии и пикоцианобактерии) и гетеротрофными нанофлагеллятами наблюдалась умеренная положительная связь ($r = 0.30, p < 0.05$), а уровень развития инфузорий, обитающих в этих озерах, не зависел от концентрации пикопланктона. В тоже время между биомассой нанопланктона, 22% биомассы которого составляли гетеротрофные нанофлагелляты, и биомассой инфузорий выявлена очень высокая позитивная корреляция ($r = 0.95, p < 0.05$). В свою очередь изменения биомассы мирного метазоопланктона были связаны с таковыми пикопланктона ($r = 0.38, p < 0.05$), нанопланктона ($r = 0.57, p < 0.05$) и инфузорий ($r = 0.46, p < 0.05$).

Таблица 4.7. Биомасса (мг С/м³) различных компонентов планктонного сообщества в озерах Владимирской области

Компонент	1	2	3	4	5	6	7
Вирусы	5.4	1.9	5.2	4.0	6.4	3.3	5.3
Фитопланктон, в т.ч.:							
< 2 мкм	329.8	145.1	243.4	15.4	68.6	10.5	103.8
2-20 мкм	1.1	1.5	2.8	2.1	0.7	0.8	6.8
> 20 мкм	248.8	114.4	42.1	6.6	43.6	4.2	9.8
Бактериопланктон, в т.ч.:	79.9	29.2	198.5	6.7	24.3	5.5	87.2
Одиночные бактерии	60.0	49.8	68.8	41.6	116.1	40.4	113.9
Агрегированные бактерии	51.9	47.4	66.9	37.8	92.8	34.5	89.7
Гетеротрофные флагеллаты	8.1	2.4	1.9	3.8	23.3	5.9	24.2
Инфузории	13.0	4.9	3.2	2.4	1.3	2.9	19.5
Зоопланктон, в т.ч.:	23.3	16.0	9.3	2.3	2.8	1.9	5.8
Мирный зоопланктон	342.5	40.6	73.6	52.7	157.1	28.6	312.4
Коловратки	329.8	36.8	61.1	49.1	138.7	26.2	297.8
Копеподы	6.7	4.4	4.1	3.2	1.2	3.6	5.9
Кладоцеры	12.9	21.1	46.8	16.0	36.3	10.7	176.6
Хищный зоопланктон	310.2	11.3	10.2	29.9	101.2	11.9	115.3
Планктонное сообщество	12.7	3.8	12.5	3.6	18.4	2.4	14.6
Микробное сообщество	774.0	258.3	403.5	118.4	352.3	87.6	560.7
В _{МС} /В _{ПС} , %	94.4	72.2	84.1	48.4	120.9	46.0	145.9
(В _{ГНФ} + В _{Вин})/(В _{ГНФ} + В _{Вин} + В _З), %	12.2	28.0	20.8	40.9	34.3	52.5	26.0
Н/А	23.28	33.98	14.52	8.19	2.54	14.37	7.49
Н/А	1.321	0.767	0.636	6.428	4.042	7.028	4.345

Примечание. Обозначения озер такие же, как в табл. 4.6. В_{ГНФ} — биомасса гетеротрофных флагеллат; В_{Вин} — биомасса инфузорий; В_{МЗ} — биомасса метазойного зоопланктона; В_{ПС} — суммарная биомасса планктона; В_{МС} — биомасса микробного сообщества; Н — биомасса гетеротрофов; А — биомасса автотрофов. Содержание углерода в вирусной частице принимали равным 2×10^{-10} мкг С/частицу.

По-видимому, в пределах микробных сообществ исследованных озер, поступление органического углерода пикопланктонных организмов в планктонную трофическую сеть происходило, преимущественно, через гетеротрофных нанофлагеллат. Кроме того, в планктоне этих озер, вероятно, имело место интенсивное прямое потребление пикопланктона мирным многоклеточным зоопланктоном.

Вклад различных групп гидробионтов в формирование суммарной биомассы планктона изменялся в течение вегетационного сезона. Во всех изученных озерах Владимирской области, за исключением оз. М. Гаравы, фитопланктон был наиболее важным компонентом планктонного сообщества в начале июня (25.4–84.4% В_{ПС}) (рис. 4.10).

Мирный зоопланктон достигал максимального развития в июле и сентябре, когда его биомасса составляла 22.0–71.9% В_{ПС}. В этот же период была, как правило, наибольшей доля бактериопланктона в В_{ПС} (14.8–65.4%). Максимальный вклад простейших в формирование В_{ПС} регистрировали в начале лета (4.7–13.1%). Биомасса микробного сообщества озер в течение вегетационного периода изменялась в 1.3–2.0 раза. Характер сезонных флуктуаций доли микробного сообщества в В_{ПС} различался между озерами: в озерах Санхар и Юхор отношение В_{МС}/В_{ПС} было максимальным в июне (32.5–41.2%), в оз. Светленькое — в июле (37.1%), а в озерах Кщара, Поридово и Б. Гаравы — в сентябре (15.9–70.9%). В озере М. Гаравы доля микробного сообщества в В_{ПС} в течение вегетационного периода изменялась в пределах 53.4–55.5%.

Озера Ярославской области. Структура планктонного сообщества мезотрофного оз. Плещеево исследовалась в мае-октябре 1996 г.. Максимальная глубина озера составляла 24 м. В период исследования температура воды на поверхности колебалась в пределах 9.0–23.2 °С (в среднем 17.7 °С), прозрачность воды по диску Секки — 2.0–3.5 м (в среднем 2.9 м), первичная продукция фитопланктона под единицей площади — 155–998 мг С/(м² × сут) (в среднем 537 мг С/(м² × сут)). Максимальные величины В_{ПС} и В_{МС} были зарегистрированы в июне (рис. 4.11).

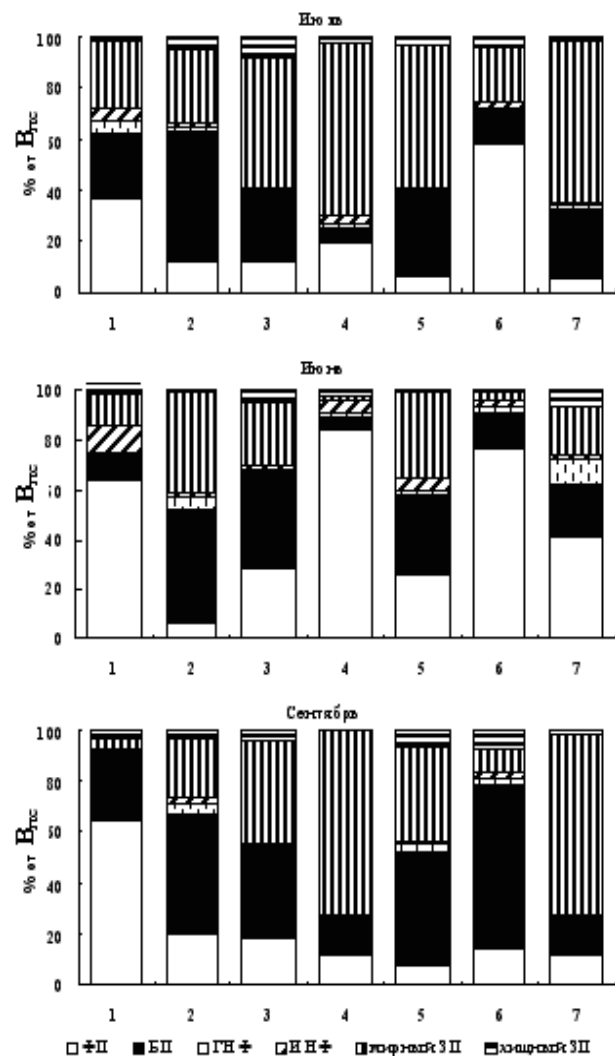


Рис. 4.10. Доля (%) различных групп гидробионтов в биомассе планктонного сообщества ($V_{Пс}$) озер Владимирской области в июне, июле и сентябре 2003 г. 1 — Светленькое, 2 — М. Гаравы, 3 — Санхар, 4 — Кшара, 5 — Б. Гаравы, 6 — Поридово, 7 — Юхор. МО — микробное сообщество, ФП — фитопланктон, БП — бактериопланктон, ГНФ — гетеротрофные нанофлагелляты, ИНФ — инфузории, ЗП — зоопланктон.

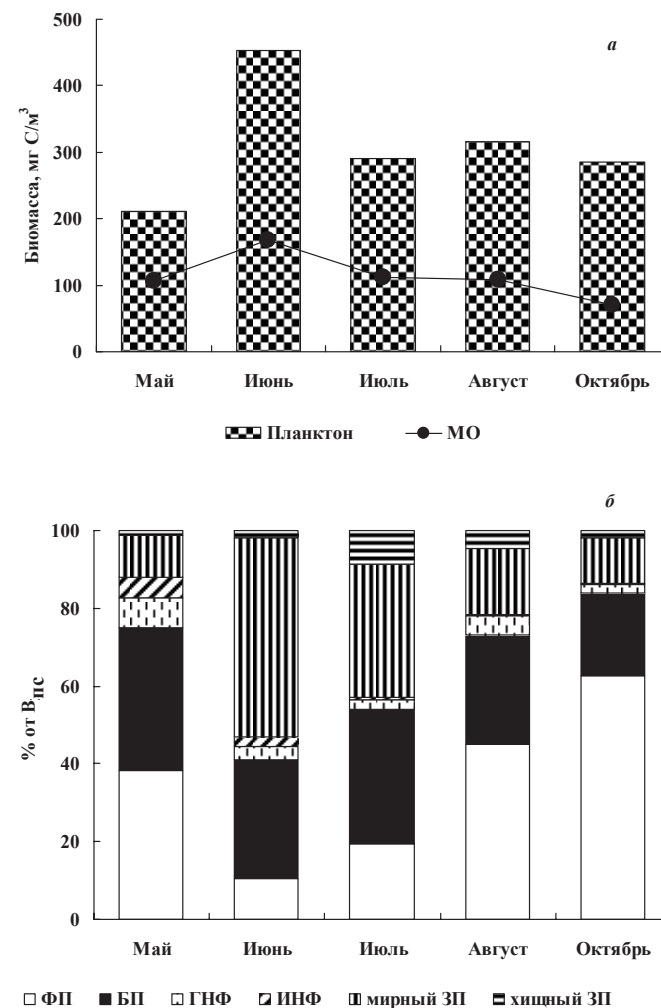


Рис. 4.11. Изменения суммарной биомассы планктона, биомассы микробного сообщества (а) и доли (%) различных групп гидробионтов в биомассе планктона (б) в оз. Плещеево (Ярославская обл.) в течение вегетационного периода 1996 г.

В озере Плещеево прослеживается тенденция уменьшения доли гетеротрофных микроорганизмов в $V_{Пс}$ от весны (50.3%) к осени (24.7%). Фитопланктон был наиболее существенным ком-

понентом планктона в мае, августе и октябре, когда отношение $V_{ФП}/V_{ПС}$ оказалось равным 38.4–62.7% (рис. 4.11). Доля бактериопланктона в $V_{ПС}$ изменялась в течение вегетационного сезона незначительно — в пределах 21.4–36.6%.

Так же, как в озерах Владимирской области, биомасса простейших была максимальной весной (13.1% $V_{ПС}$). Мирный зоопланктон, в составе которого доминировали коловратки и кладоцеры, достигал наибольшего развития в июне (51.4% $V_{ПС}$). В итоге, в среднем за период исследования, $V_{ПС}$ была равна 311.1 мг С/м³, $V_{ФП}$ — 101.3 мг С/м³ (32.6% от $V_{ПС}$), V_B — 93.0 мг С/м³ (29.9% от $V_{ПС}$), $V_{ГНФ}$ — 12.1 мг С/м³ (3.9% от $V_{ПС}$), $V_{ИН}$ — 5.2 мг С/м³ (1.7% от $V_{ПС}$), $V_{МЗ}$ — 99.5 мг С/м³ (31.9% от $V_{ПС}$). Доля микробной «петли» в общей биомассе планктона составила в среднем 36.4%, а доля простейших в общей биомассе зоопланктона — 14.8%.

Трофические взаимодействия в планктонном сообществе были подробно изучены в мелководном озере Неро. Расчеты запасов и потоков углерода в водной толще этого водоема выполнены по материалам, собранным в период с 11 мая по 28 октября 2004 г. на двух станциях, одна из которых расположена в прибрежной части у западного берега, на котором находится г. Ростов, а вторая — в центральном наиболее глубоководном районе (Копылов и др., 2008). В период проведения исследований на каждой из этих станций было проведено по семь гидробиологических съемок, в ходе которых изучались основные компоненты планктона: фитопланктон, бактерии, простейшие и метазоопланктон. Всего проанализировано 17 компонентов планктона (табл. 4.8). Данные усредняли по четырем сезонам: весна, первая половина лета (лето 1), вторая половина лета (лето 2) и осень. Краткая характеристика условий наблюдений на разных участках озера представлена в таблице 4.8. На основании физико-химических и биологических характеристик оз. Неро относят к гипертрофным водоемам (Бикбулатов и др., 2008).

В прибрежной зоне озера суммарная биомасса планктонного сообщества ($V_{ПС}$) изменялась от 967 до 2935 мг С/м³ (табл. 4.9). Минимальное значение этого параметра было зарегистрировано весной, максимальное — во второй половине лета.

В течение всего вегетационного периода основным компонентом планктонного сообщества озера был фитопланктон. Но если в мае основной вклад в формирование биомассы фитопланктона вносили водоросли размером 2–25 мкм (65% $V_{ФП}$), то летом и осенью доминировали крупные и колониальные водоросли и цианобактерии (71–81% $V_{ФП}$). Биомасса фототрофного пикопланктона в течение всего вегетационного периода была незначительной (0.08–0.29% $V_{ФП}$).

Таблица 4.8. Физико-химическая характеристика водной толщи и первичная продукция фитопланктона в единице объема воды ($P_{ФП}$) и под 1 м² ($\Sigma P_{ФП}$) в оз. Неро

Параметры	Прибрежная зона	Открытая зона
Глубина отбора проб, м	1.3 (1.0–2.0)	2.8 (2.0–3.8)
Температура, °С	16.2 (4.0–23.0)	16.2 (9.0–23.0)
Прозрачность, м	0.8 (0.4–1.7)	0.8 (0.4–1.6)
pH	8.84 (8.68–9.05)	8.78 (8.63–8.95)
TN, мг/л	1.68 (0.91–2.69)	1.60 (0.70–2.68)
TP, мкг/л	102 (50–182)	93 (61–124)
$P_{ФП}$, мг С/(м ³ × сут)	1075 (259–1964)	1319 (245–2040)
$\Sigma P_{ФП}$, мг С/(м ² × сут)	1126 (510–2057)	2013 (901–3121)

Бактериопланктон был вторым по биомассе компонентом планктона в литорали озера. Следует отметить тот факт, что в летне-осенний период доля агрегированного бактериопланктона, т.е. бактерий, образующих микроколонии и прикрепленных к детритным частицам, составляла 25–31% V_B . Весной доля агрегированных бактерий была в 2.4–3.0 раза ниже, они занимали около 10% V_B . Отличительной чертой экосистемы оз. Неро служит присутствие в планктоне значительного количества солнечников, биомасса которых летом и осенью в прибрежье составляла около 3% $V_{ПС}$. Максимальное количество солнечников и их наибольший вклад в $V_{ПС}$ были зарегистрированы во второй половине лета. В этот же период наблюдали пик развития другой группы простейших организмов — гетеротрофных нанофлагеллат.

Инфузории были важнейшим компонентом литорального планктона весной и в первой половине лета, когда их биомасса превышала таковую других групп простейших и метазойного

планктона. В весеннем планктоне в значительном количестве присутствовали хищные инфузории. В остальные сезоны биомасса инфузорий не превышала 1% $V_{ПС}$. Важной особенностью литорального планктонного сообщества являлось превышение весной и летом в 1.3–4.3 раза биомассы простейших над таковой многоклеточного зоопланктона. Осенью величины биомасс протозойного и метазойного планктона были соизмеримы. Биомасса микробного сообщества ($V_{МС}$) колебалась в течение вегетационного периода в пределах 298–440 $мг\ C/м^3$ с более высокими значениями весной и во второй половине лета. Доля $V_{МС}$ в $V_{ПС}$ существенно снижалась от весны к осени (табл. 4.9).

В открытой части озера суммарная биомасса планктонного сообщества в течение вегетационного сезона изменялась в пределах 1062 до 2613 $мг\ C/м^3$ (табл. 4.10), что близко к таковой в прибрежье. Минимальное значение также зарегистрировано весной. В центре озера, в отличие от прибрежной зоны, не наблюдали четко выраженного летнего максимума развития планктонного сообщества. В течение всего периода исследований основным компонентом планктона был фитопланктон. В мае в суммарной биомассе фитопланктона преобладали (59% $V_{ФП}$) водоросли размером от 2 до 25 $мкм$, в другие сезоны — крупные и колониальные водоросли и цианобактерии (63–72% $V_{ФП}$). Пикофитопланктон в течение всего вегетационного сезона вносил незначительный вклад в биомассу фитопланктона (0.02–0.58% $V_{ФП}$).

В открытой части озера весной и летом биомасса бактериопланктона была выше, чем в прибрежье (табл. 4.10). Особенностью сезонной динамики бактериопланктона в этой части озера было значительное увеличение его биомассы во второй половине лета. Кроме того, в июле-августе биомасса агрегированных бактерий превышала биомассу одиночных бактерий. Биомасса солнечников в центре озера оказалась существенно ниже таковой в прибрежных водах, их доля в $V_{ПС}$ не превышала 1%. Не обнаружено существенных колебаний биомассы гетеротрофных нанофлагеллят в течение вегетационного сезона, а их максимальный вклад в $V_{ПС}$ наблюдали весной.

Таблица 4.9. Биомасса основных компонентов планктонного сообщества прибрежной зоны оз. Неро в 2004 г.

Компоненты	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	$мг\ C/м^3$	% $V_{ПС}$	$мг\ C/м^3$	% $V_{ПС}$	$мг\ C/м^3$	% $V_{ПС}$	$мг\ C/м^3$	% $V_{ПС}$
Фитопланктон, в т.ч.:								
< 2 $мкм$	375.0	38.8	1650.0	80.1	2437.5	83.0	2250.0	87.0
2–25 $мкм$	1.1	0.1	1.3	0.1	2.2	0.1	2.5	0.1
> 25 $мкм$	243.7	25.2	475.6	23.1	463.1	15.8	591.9	22.9
Бактериопланктон, в т.ч.:	130.2	13.5	1173.1	57.0	1972.2	67.2	1655.6	64.0
Одиночные бактерии	244.1	25.3	218.4	10.6	244.9	8.3	261.7	10.1
Агрегированные бактерии	218.6	22.6	156.6	7.6	169.1	5.8	195.3	7.6
Солнечники	25.5	2.6	61.8	3.0	75.8	2.6	66.4	2.6
Гет. нанофлагелляты	0	0	53.5	2.6	93.0	3.2	6.0	0.2
Инфузории, в т.ч.:	11.6	1.2	28.1	1.4	64.8	2.2	20.0	0.8
Мирные	184.3	19.1	73.4	3.6	2.9	0.1	10.5	0.4
Хищные	67.7	7.0	73.4	3.6	2.9	0.1	10.5	0.4
Мирный зоопланктон	116.6	12.1	0	0	0	0	0	0
Кладоцеры	135.3	14.0	12.5	0.6	1.4	<0.1	24.8	1.0
Копеподы	<0.1	<0.1	10.0	0.5	0.9	<0.1	23.9	0.9
Коловратки	0.1	<0.1	1.0	0.1	0.4	<0.1	0.1	<0.1
Хищный зоопланктон	135.2	14.0	1.5	0.1	0.1	<0.1	0.8	<0.1
Кладоцеры	11.6	1.2	17.5	0.9	90.7	3.1	12.4	0.5
Копеподы	0	0	0.7	<0.1	3.0	0.1	2.1	0.1
Коловратки	11.6	1.2	16.6	0.8	87.6	3.0	8.8	0.3
Всесидный зоопланктон	0	0	0.2	<0.1	0.1	<0.1	1.5	0.1
Копеподы	4.7	0.5	5.7	0.3	0.2	<0.1	1.9	0.1
Коловратки	4.7	0.5	0.4	<0.1	0.1	<0.1	0.7	<0.1
Копеподы	0	0	5.3	0.3	0.1	<0.1	1.2	<0.1
Весь зоопланктон	151.6	15.6	35.7	1.7	92.3	3.1	39.1	1.5
Микробная «петля»	440.0	45.5	373.4	18.1	405.6	13.8	298.2	11.5
$V_{ПС}$	966.6	100	2059.1	100	2935.4	100	2587.3	100

Таблица 4.10. Биомасса основных компонентов планктонного сообщества центральной части оз. Неро в 2004 г.

Компоненты	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	мг С/м³	% В _{ПС}	мг С/м³	% В _{ПС}	мг С/м³	% В _{ПС}	мг С/м³	% В _{ПС}
Фитопланктон, в т.ч.: <2 мкм 2–25 мкм > 25 мкм	450.0	42.4	2175.0	83.2	1687.5	71.6	2062.5	85.7
	2.6	0.3	3.1	0.1	1.4	0.1	0.4	<0.1
	265.5	25.0	641.0	24.5	472.6	20.0	771.6	32.1
Бактериопланктон, в т.ч.: Одиночные бактерии Агрегированные бактерии	181.9	17.1	1530.9	58.6	1213.5	51.5	1290.5	53.7
	265.5	25.0	288.8	11.1	485.9	20.6	201.2	8.4
	208.1	19.6	198.6	7.6	220.8	9.4	147.6	6.1
Агрегированные бактерии	57.5	5.4	90.2	3.5	265.1	11.4	53.6	2.2
	3.5	0.3	26.0	1.0	8.7	0.4	8.7	0.4
Солнечники	33.9	3.2	38.9	1.5	40.7	1.7	46.8	2.0
Гет. нанофлагеллаты	178.2	16.8	40.7	1.6	104.5	4.4	50.0	2.1
Инфузории, в т.ч.: Мирные Хищные	66.0	6.2	40.7	1.6	104.5	4.4	50.0	2.1
	112.2	10.6	0	0	0	0	0	0
Мирный зоопланктон	115.7	10.9	28.1	1.1	3.3	0.1	28.3	1.2
	0.1	<0.1	25.8	1.0	1.5	0.1	26.8	1.1
	2.1	0.2	1.0	<0.1	1.4	0.1	0.2	<0.1
Хищный зоопланктон	113.4	10.7	1.2	0.1	0.4	<0.1	1.2	0.1
	2.1	0.2	5.9	0.2	14.3	0.6	3.1	0.1
	0	0	0.1	<0.1	7.6	0.3	0	0
Всеядный зоопланктон	2.1	0.2	5.2	0.2	6.7	0.3	3.0	0.1
	0	0	0.6	<0.1	<0.1	<0.1	0.1	<0.1
	12.7	1.2	9.7	0.4	13.5	0.6	4.9	0.2
Весь зоопланктон	12.3	1.2	0.5	<0.1	3.7	0.2	2.8	0.1
	0.4	<0.1	9.2	0.4	9.8	0.4	2.1	0.1
	130.5	12.3	43.7	1.7	31.1	1.3	36.3	1.5
Микробная «петля»	481.1	45.3	394.4	15.1	639.8	27.1	306.7	12.8
В _{ПС}	1061.6	100	2613.1	100	2358.4	100	2405.5	100

В центре озера, в отличие от побережья, инфузории были многочисленны в течение всего вегетационного периода, максимальные значения их биомассы отмечали весной и во второй половине лета. В планктонном сообществе открытой части озера биомасса простейших превышала таковую метазойного планктона в 1.6–4.9 раз. Значения биомассы микробного сообщества (307–640 мг С/м³) были выше, чем в прибрежной зоне. Как и в прибрежье, здесь наиболее высокие значения В_{МС} зарегистрированы весной и во второй половине лета, но более существенный вклад в формирование общей биомассы планктона гетеротрофные микроорганизмы вносили весной (табл. 4.10).

Средние за вегетационный сезон значения суммарной биомассы планктонного сообщества в прибрежье и открытой части озера были сопоставимы друг с другом (табл. 4.11). Абсолютные величины биомассы основных компонентов планктона и их относительные вклады в В_{ПС} в литорали и пелагиали озера отличались незначительно. Простейшие составляли существенную часть общей биомассы консументов планктона озера. Доля микробной «петли» в общей биомассе планктоне оказалась сравнительно невысокой. Среднее значение отношения биомассы гетеротрофных к биомассе автотрофных организмов было 0.3, что также указывает на близкий к гипертрофному трофический статус водоема.

Таблица 4.11. Средние за вегетационный период значения биомассы (мг С/м³) различных компонентов планктонного сообщества оз. Неро в 2004 г.

Группа	Прибрежная зона	Открытая зона	В среднем для озера
Фитопланктон (В _{ФП})	1678.1 (78.5)	1593.8 (75.6)	1635.9 (77.0)
Бактерии (В _Б)	242.3 (11.3)	310.4 (14.7)	276.4 (13.0)
Простейшие (В _{ПР})	137.0 (6.4)	145.2 (6.9)	141.1 (6.6)
Метазоопланктон (В _{МЗ})	79.7 (3.7)	60.4 (2.9)	70.0 (3.3)
Микробная «петля» (В _{МС})	379.3 (17.8)	455.6 (21.6)	417.5 (19.7)
В _{ПС}	2137.1	2109.8	2123.4
В _{ПР} /(В _{ПР} +В _{МЗ})	0.63	0.71	0.69
Т/А	0.27	0.32	0.30

Примечание. В скобках приведена доля (%) каждого компонента в В_{ПС}.

Скорость продуцирования органического вещества фитопланктоном ($P_{ФП}$) в вегетационный период 2004 г существенно варьировала (табл. 4.12). Минимальное ее значение было зарегистрировано в мае, максимальное — во второй половине лета. Наибольшие значения бактериальной продукции отмечены в летний период. Отношение интегральных продукций и фитопланктона ($\Sigma P_{БП}/\Sigma P_{ФП}$) было высоким весной (35%), а в остальные сезоны это отношение варьировало в пределах 11–17%. В среднем за вегетационный период значение этого параметра составило около 17%.

Таблица 4.12. Элементы суточного баланса органического вещества ($\text{мг С}/(\text{м}^2 \times \text{сут})$) в водной толще оз. Неро в разные сезоны 2004 г.

Трофическая группа	P	R	F	C	Выедание
Весна (11.05.04)					
Фитопланктон	705.60	235.20	141.12	1081.92	728.88
Бактерии	247.35	371.02	0	618.38	232.52
Солнечники	2.00	2.00	1.70	5.70	3.42
Гетеротрофные флагаеллы	50.62	50.62	25.22	126.48	49.48
Мирные инфузории	104.58	104.58	89.64	298.82	78.95
Хищные инфузории	89.80	89.80	77.01	256.58	7.14
Мирные коловратки 100–300 мкм	105.05	157.40	214.68	477.12	85.68
Мирные кладоцеры 0.2–0.4 мм	0.03	0.08	0.05	0.36	0.01
Мирные копеподы (науплиусы)	0.44	0.66	1.71	2.88	0.15
Всеядные коловратки 0.3–0.6 мм	5.20	7.75	5.58	18.35	-
Всеядные копеподы (копеподиты I–III)	0.02	0.03	0.09	0.14	<0.01
Хищные копеподы (копеподиты IV–VI)	0.96	1.36	3.28	5.58	–
Лето 1 (03.06.04 – 15.07.04)					
Фитопланктон	2013.75	671.25	402.75	3087.75	419.49
Бактерии	350.15	525.22	0	875.38	229.84
Солнечники	83.82	83.82	71.90	239.54	11.50
Гетеротрофные флагаеллы	56.90	56.90	28.26	142.05	20.99
Мирные инфузории	111.20	111.20	95.92	318.32	63.38

Таблица 4.12. (продолжение)

Трофическая группа	P	R	F	C	Выедание
Мирные коловратки 100–300 мкм	1.16	1.63	2.14	4.89	0.28
Мирные кладоцеры 0.2–0.4 мм	5.48	8.26	11.33	24.89	2.44
Мирные копеподы (науплиусы)	0.49	0.74	1.78	2.97	0.30
Всеядные коловратки 0.3–0.6 мм	0.24	0.31	0.24	0.80	<0.01
Всеядные копеподы (копеподиты I–III)	0.89	1.41	3.50	5.84	0.42
Хищные коловратки	0.17	0.24	0.61	0.55	<0.01
Хищные кладоцеры	0.19	0.19	0.09	0.56	-
Хищные копеподы (копеподиты IV–VI)	1.41	2.02	0.56	8.28	–
Лето 2 (27.07.04 – 25.08.04)					
Фитопланктон	2521.85	840.62	504.37	3866.84	481.94
Бактерии	388.63	583.06	0	806.68	360.88
Солнечники	158.24	158.24	135.63	452.10	37.46
Гетеротрофные флагаеллы	101.53	101.53	50.82	253.88	72.72
Мирные инфузории	62.70	62.70	54.45	179.85	10.60
Мирные коловратки 100–300 мкм	0.11	0.16	0.23	0.48	0.10
Мирные кладоцеры 0.2–0.4 мм	0.36	0.57	0.74	1.60	0.35
Мирные копеподы (науплиусы)	0.28	0.38	1.04	1.76	0.27
Всеядные коловратки 0.3–0.6 мм	0.54	0.84	0.60	1.98	0.04
Всеядные копеподы (копеподиты I–III)	0.33	0.50	1.23	2.06	0.38
Хищные коловратки	0.02	0.03	0.02	0.07	-
Хищные кладоцеры	1.29	1.82	0.66	3.63	–
Хищные копеподы	5.94	8.96	2.52	37.07	0.37
Осень (27.09.04 – 27.10.04)					
Фитопланктон	1008.25	336.08	201.65	1545.98	86.95
Бактерии	109.00	163.55	0	272.55	84.87
Солнечники	5.10	5.10	4.40	14.60	0.50

Таблица 4.12. (продолжение)

Трофическая группа	P	R	F	C	Выедание
Гетеротрофные фла- гелляты	32.40	32.40	16.25	81.05	2.42
Мирные инфузории	17.0	17.0	14.50	48.50	2.87
Мирные коловратки 100–300 мкм	0.40	0.68	0.90	1.95	0.21
Мирные клadoцеры 0.2–0.4 мм	5.95	8.90	12.20	27.15	2.36
Мирные копеподы (науплиусы)	0.04	0.06	0.14	0.24	0.04
Всеядные коловрат- ки 0.3–0.6 мм	0.55	0.85	0.60	1.85	0.02
Всеядные копеподы (копеподиты I–III)	0.14	0.20	0.60	0.90	0.11
Хищные коловратки	0.42	0.62	0.25	1.25	–
Хищные клadoцеры	0.14	0.2	0.1	0.4	–
Хищные копеподы	0.46	0.60	1.52	2.60	<0.01

Примечание. Здесь и в таблицах 4.13 и 4.14 прочерки означают, что данный параметр не рассчитывался.

Суммарная продукция планктонных простейших ($P_{\text{ПР}}$) в разные сезона колебалась от 54.5 до 321.8 мг C/(м² × сут) (табл. 4.12). В течение вегетационного периода изменялся вклад различных групп простейших в $P_{\text{ПР}}$. Весной и в первой половине лета большая доля (79 и 44% соответственно) $P_{\text{ПР}}$ принадлежала инфузориям, во второй половине лета — солнечникам (49%), осенью — гетеротрофным нанофлагеллятам (59%). Суммарная продукция простейших за вегетационный период составила 34.7 г C/м², она складывалась из продукции солнечников (32.9%), гетеротрофных нанофлагеллят (31.4%) и инфузорий (35.7%).

Весной в планктоне наблюдали превышение величины общего потребления фитопланктона над его продукцией (табл. 4.12, 4.13). Основными потребителями фитопланктона в этот период служили мирные коловратки и инфузории. В первой половине лета основная роль в потреблении фитопланктона принадлежала инфузориям. Во второй половине лета наряду с инфузориями активное участие в утилизации планктонных авто-

трофов принимали солнечники. Осенью, фитопланктон, преимущественно, потребляли инфузории и клadoцеры (табл. 4.13).

Таким образом, в оз. Неро инфузории принимали активное участие в потреблении первичной продукции фитопланктона в течение всего вегетационного периода. Значительное выедание фитопланктона солнечниками, мирными коловратками и клadoцерами наблюдалось только в один из сезонов. За вегетационный период продолжительностью 180 суток (май–октябрь 2004 г.) планктонные животные выедали всего 24.2% первичной продукции фитопланктона (табл. 4.16).

В течение всего вегетационного периода основными потребителями бактериопланктона являлись гетеротрофные нанофлагелляты (табл. 4.14). Весной значительная доля в суммарном потреблении продукции бактериопланктона принадлежала инфузориям и мирным коловраткам, летом — солнечникам. Весной, благодаря мирным коловраткам, непосредственно в «классическую» трофическую цепь, минуя простейших, поступало 17% суточной $P_{\text{Б}}$, в остальные сроки — менее 1% $P_{\text{Б}}$. В разные сезоны консументы выедали 66–94% суточной $P_{\text{БП}}$, а в среднем за вегетационный период — 82.1% $P_{\text{БП}}$ (табл. 4.16). Следует отметить, что в этих расчетах не учитывали гибель бактерий в результате вирусного лизиса.

Количество органического вещества, выделяемого в водную среду всеми планктонными организмами, составляло в разные сезоны 71–93% количества растворенного органического вещества, необходимого для роста гетеротрофных бактерий. Если учесть образование в озере легкоусвояемых органических соединений высшей водной растительностью и фитоперифитом, а также поступление аллохтонного материала, то гетеротрофный бактериопланктон не должен испытывать недостатка в субстратах. По-видимому, «контроль сверху» имел гораздо большее значения для развития гетеротрофного бактериопланктона в озере, чем «контроль снизу».

Консументы потребляли от 11 до 56% суточной продукции протозоопланктона (табл. 4.15). Летом и осенью их естественная смертность существенно превосходила их выедание консументами.

Таблица 4.13. Потребление (G, мг C/(м² × сут)) первичной продукции фитопланктона (P_{фл}) разными группами планктонных организмов в оз. Неро в 2004 г.

Группа	Весна			Лето 1			Лето 2			Осень			Среднее		
	G	%G _Σ	%P _{фл}	G	%G _Σ	%P _{фл}	G	%G _Σ	%P _{фл}	G	%G _Σ	%P _{фл}	G	%G _Σ	%P _{фл}
Солнечники	1.65	0.2	0.2	92.36	22.0	4.6	323.11	67.0	12.8	12.17	14.0	1.2	107.32	25.0	6.9
Гетеротрофные флагелляты	1.19	0.2	0.2	1.54	0.4	0.1	2.90	0.6	0.1	0.65	0.8	0.1	1.57	0.4	0.1
Инфузории	328.75	45.1	46.6	292.44	69.7	14.5	148.84	30.9	5.9	44.40	51.1	4.4	203.61	47.4	13.0
Мирные коловратки	393.00	53.9	55.7	4.11	1.0	0.2	0.39	0.1	<0.1	1.90	2.2	0.2	99.85	23.3	6.4
Мирные клагоцеры	<0.01	<0.1	<0.1	22.86	5.5	1.1	2.53	0.5	0.1	25.85	29.7	2.6	12.81	3.0	0.8
Мирные копеподы	2.57	0.4	0.4	2.76	0.7	0.1	1.58	0.3	0.1	0.24	0.3	<0.1	1.79	0.4	0.1
Всеядные коловратки	1.71	0.2	0.2	0.70	0.2	<0.1	1.26	0.3	0.1	1.00	1.2	0.1	1.17	0.3	0.1
Всеядные копеподы	0.01	<0.1	<0.1	2.72	0.7	0.1	1.33	0.3	0.1	0.74	0.9	0.1	1.20	0.3	0.1
Суммарное потребление (G _Σ)	728.88	100	103.3	419.49	100	20.8	481.94	100	19.1	86.95	100	8.6	429.32	100	27.5

Таблица 4.14. Потребление (G, мг C/(м² × сут)) продукции бактериопланктона (P_{бп}) разными группами планктонных организмов оз. Неро в 2004 г.

Группа	Весна			Лето 1			Лето 2			Осень			Среднее		
	G	%G _Σ	%P _{бп}	G	%G _Σ	%P _{бп}	G	%G _Σ	%P _{бп}	G	%G _Σ	%P _{бп}	G	%G _Σ	%P _{бп}
Солнечники	1.89	0.8	0.8	78.99	34.4	22.6	86.34	23.9	22.2	1.12	1.3	1.0	42.18	18.5	15.4
Гетеротрофные флагелляты	125.19	53.8	50.6	140.61	61.2	40.2	250.89	69.5	64.6	80.41	94.7	73.8	149.28	65.8	54.6
Инфузории	62.88	27.0	25.4	9.20	4.0	2.6	22.72	6.3	5.9	2.65	3.1	2.4	24.36	10.7	8.9
Мирные коловратки	41.70	17.9	16.9	0.24	0.1	0.1	0.02	<0.1	<0.1	0.03	<0.1	<0.1	10.50	4.6	3.8
Мирные клагоцеры	0	0	0	0.50	0.2	0.1	0.03	<0.1	<0.1	0.50	0.6	0.5	0.26	0.1	0.1
Мирные копеподы	0.15	0.1	0.1	0.06	<0.1	<0.1	0.06	<0.1	<0.1	<0.01	<0.1	<0.1	0.07	<0.1	<0.1
Всеядные коловратки	0.71	0.3	0.3	0.06	<0.1	<0.1	0.39	0.1	0.1	0.14	0.2	0.1	0.32	0.1	0.1
Всеядные копеподы	<0.01	<0.1	<0.1	0.18	0.1	0.1	0.43	0.1	0.1	0.02	<0.1	<0.1	0.16	0.1	0.1
Суммарное потребление (G _Σ)	232.52	100	94.0	229.84	100	65.6	360.88	100	92.9	84.87	100	77.9	227.03	100	83.0

Таблица 4.15. Потребление (G, мг C/(м² × сут)) продукции простейших (Р_{пр}, мг C/(м² × сут)) разными группами планктонных организмов оз. Неро в 2004 г.

Группы	Весна			Лето 1			Лето 2			Осень			Среднее		
	G	%G _Σ	%Р _{пр}	G	%G _Σ	%Р _{пр}	G	%G _Σ	%Р _{пр}	G	%G _Σ	%Р _{пр}	G	%G _Σ	%Р _{пр}
Простейшие, в т.ч.:	87.15	62.7	35.3	84.83	72.5	33.7	80.27	66.4	24.9	2.77	47.8	5.1	63.75	70.5	24.8
Солнечники	2.16	1.6	0.9	68.15	71.1	27.1	71.99	59.6	22.4	1.31	22.6	2.4	35.90	39.7	13.2
Инфузории	84.99	61.2	34.4	16.68	17.4	6.6	8.28	6.9	2.6	1.46	25.2	2.7	27.85	30.8	11.6
Зоопланктон, в т.ч.:	51.84	37.3	21.0	11.04	11.5	4.4	40.56	33.6	12.6	3.02	52.2	5.5	26.62	29.5	10.9
мирный	40.56	29.2	16.4	2.52	2.6	1.0	0.34	0.3	0.1	1.12	19.3	2.1	11.14	12.3	4.9
всеядный	8.40	6.0	3.4	3.07	3.2	1.2	0.72	0.6	0.2	0.35	6.1	0.6	3.14	3.5	1.4
хищный	2.88	2.1	1.2	5.45	5.7	2.2	39.50	32.7	12.3	1.55	26.8	2.8	12.34	13.7	4.6
Суммарное	38.99	100	56.3	95.87	100	38.1	20.83	100	37.6	5.79	100	10.6	90.37	100	35.7
28 потребление (G _Σ)															

Таблица 4.16. Элементы баланса органического вещества (мг C/м²) в планктонном сообществе оз. Неро за вегетационный сезон 2004 г. (180 сут)

Трофическая группа	P	R	F	C	Выделение
Фитопланктон	291411.90	97137.30	58282.38	446831.58	70403.28
Бактерии	48445.28	63691.77	0	106152.95	39793.51
Солнечники	11428.0	11428.0	9795.43	32651.43	2384.02
Гетеротрофные флагеллаты	10877.74	10877.74	5438.87	27194.35	6070.13
Инфузории мирные	12376.34	12376.34	10608.29	35360.97	6120.12
Инфузории хищные	2963.40	2963.40	2540.06	8466.86	235.62
Мирные коловратки	3548.31	5322.46	7257.9	16128.68	2857.45
Всеядные коловратки	240.79	361.18	257.99	859.96	3.06
Хищные коловратки	34.19	51.28	21.37	106.84	<0.01
Мирные клadoцеры	627.10	940.65	1282.7	2850.45	270.19
Хищные клadoцеры	67.89	101.84	42.43	212.16	—
Мирные копеподы	51.89	77.84	194.58	324.31	33.31
Всеядные копеподы	64.43	96.64	241.62	402.69	43.16
Хищные копеподы	396.43	594.64	1486.62	2477.69	17.02

В трофической структуре планктонного микробного сообщества оз. Неро наряду с мирными простейшими (гетеротрофными флагоеллятами и инфузориями, использующими в пищу пикопланктон) присутствовали инфузории-фитофаги и солнечники, в рацион которых входят гетеротрофные флагоелляты.

Кроме того, весной в планктоне в массовых количествах развивались хищные инфузории, а летом — крупные солнечники, которые потребляют широкий спектр пищевых объектов, в том числе мелких инфузурий и солнечников. В результате существенную часть суммарной продукции простейших (5–35%) использовали консументы микробной трофической сети озера.

За исключением осени, многоклеточный зоопланктон в меньшей степени, чем сами простейшие, контролировал развитие протозоопланктона. Однако потребление одноклеточных эукариотных гетеротрофных организмов многоклеточным зоопланктоном было значительным. Весной и во второй половине лета существенная часть продукции простейших (12.6–21.0% $P_{пр}$) вовлекалась зоопланктоном в «классическую» пищевую цепь (табл. 4.15). В среднем за вегетационный период хищные простейшие выедали 24.8%, а метазойный планктон — 10.9% суточной $P_{пр}$. Следовательно, все консументы использовали только 35.7% продукции протозоопланктона.

В целом, в оз. Неро в 2004 г. баланс органического вещества был положительным (табл. 4.16). Для оценки эффективности передачи энергии фитопланктона и бактериопланктона на более высокие трофические уровни мы воспользовались коэффициентом трансформации энергии (СЕТ), который представляет собой отношение продукции, созданной звеном-потребителем s (P_s) за счет потребления источника k , к продукции самого источника (P_k): $СЕТ(s,k) = P_s(k)/P_k$ (Казанцева, 2003). Допуская, что распределение продукции трофической группы по источникам энергии соответствует распределению ее рациона, получаем, что в оз. Неро только 7.8% энергии, созданной фитопланктоном, аккумулируется в органическом веществе консументов первого порядка (простейшие, мирный и всеядный зоопланктон). Внутри микробного сообщества бактериотрофные флагоелляты и инфузории за счет потребления бактериопланктона обеспечивают 23.4% своей продукции. В свою очередь, 12.4% $P_{пр}$, созданной

за счет потребления бактерий, и продукции агрегированного бактериопланктона, аккумулируется в органическом веществе многоклеточных консументов первого порядка. Эффективность передачи энергии в сообществе зоопланктона от консументов первого порядка к консументам второго порядка (планктонным хищникам) составляет 3.6%.

Проведенное исследование показало, что микробная «петля» представляет очень важный структурно-функциональный компонент планктонного сообщества гипертрофного оз. Неро. Данный факт служит подтверждением того, что в эвтрофных и гипертрофных водоемах в определенных ситуациях, например, в присутствии большого количества «несъедобных» водорослей, а также в отсутствие значительного пресса со стороны метазоопланктона, возможно значительное развитие планктонного микробного сообщества.

В результате исследований озер Средней полосы России (Владимирская и Ярославская области) установлена положительная связь между уровнем количественного развития микробной «петли» и трофическим статусом исследованных озер. Абсолютные величины биомассы микробного сообщества положительно коррелировали с величинами биомассы фитопланктона (табл. 4.17). В тоже время, между относительным вкладом микробной «петли» в общую биомассу планктона и биомассой фитопланктона была обнаружена отрицательная зависимость. Кроме того, была выявлена обратная зависимость $V_{МС}/V_{ПС}$ от биомассы ветвистоусых рачков (табл. 4.17).

Таблица 4.17. Характеристика связей между разными параметрами, рассчитанными в среднем за вегетационный сезон, в планктонных сообществах озер Средней полосы России

Параметры	Уравнение	r	F
$V_{МС} - V_{ПС}$	$y = 29.4 + 0.18x$	0.96	90.7
$V_{МС} - V_{ФП}$	$y = 64.4 + 0.21x$	0.95	66.6
$(V_{МС}/V_{ПС}) - V_{ПС}$	$y = 36.4 - 0.01x$	0.58	3.6
$(V_{МС}/V_{ПС}) - V_{ФП}$	$y = 33.5 - 0.01x$	0.41	2.2
$(V_{МС}/V_{ПС}) - V_{КЛАД}$	$y = 34.5 - 0.06x$	0.51	2.5
$(V_{ГЕТ}/V_{АВТ}) - V_{ФП}$	$y = 3.8 - 0.003x$	0.54	2.8

Озера Монголии. Гидробиологические исследования степных монгольских озер проводили в августе 2002 г. В этот период изучали пресноводное проточное оз. Угий, расположенное в долине р. Орхон, небольшое мелководное оз. Баг, отделенное от оз. Угий узким перешейком, и бессточное пересыхающее солонатоводное оз. Орог, находящееся в Гобийском районе Монголии (Копылов и др., 2007, 2009). Результаты определения прозрачности воды и скорости фотосинтеза планктона позволили отнести оз. Угий к мезотрофному типу, оз. Баг — к эвтрофному и оз. Орог — к гипертрофному (табл. 4.18).

Таблица 4.18. Физико-химическая характеристика водной толщи, максимальная скорость фотосинтеза в единице объема воды ($P_{ФП}$) и первичная продукция фитопланктона под 1 м^2 ($\Sigma P_{ФП}$) в озерах Монголии

Параметры	Угий	Баг	Орог
Глубина отбора проб, м	5.2	0.6	0.6
Температура на поверхности, °C	20.0	24.2	22.6
Температура у дна, °C	19.4	24.2	22.0
Прозрачность, м	4.50	0.60	0.07
$P_{ФП}$, мг C/($\text{м}^3 \times \text{сут}$)	206	1280	4608
$\Sigma P_{ФП}$, мг C/($\text{м}^2 \times \text{сут}$)	693	554	680

Общая биомасса планктона в исследованных озерах отличалась в 5 раз (табл. 4.19). В планктонном сообществе мезотрофного оз. Угий доминировали водоросли. В фитопланктоне озера преобладали динофитовые водоросли, составляющие 65–93% от суммарной биомассы (Корнева, 2009). Вклад бактериопланктона в формирование $V_{ПС}$ был невысоким. Биомасса простейших, среди которых преобладали гетеротрофные нанофлагеллаты, была немногим ниже биомассы многоклеточного зоопланктона. В целом, на долю микробной «петли» приходилось лишь 13.1% $V_{ПС}$. В исследованный период суммарный рацион фитофагов составлял только 21.6% суточной продукции фитопланктона, причем 14.4% приходилось на долю простейших (рис. 4.12). По нашим расчетам, в пелагиали оз. Угий вся суточная бактериальная продукция использовалась планктонными животными. Основными потребителями были гетеротрофные нанофлагеллаты. Значительная часть продукции простейших

использовалась метазойным планктоном, т.е. вовлекалась в «классическую» трофическую цепь.

В эвтрофном оз. Баг основным компонентом планктонного сообщества был фитопланктон (табл. 4.19), в котором по биомассе преобладали цианобактерии. Доля бактериопланктона в $V_{ПС}$ была выше, чем в расположенном рядом оз. Угий, но биомасса простейших была в 2.5 раза ниже, чем биомасса многоклеточного зоопланктона.

Таблица 4.19. Биомасса (мг C/ м^3) различных компонентов планктонного сообщества в озерах Монголии

Компонент	Угий	Баг	Орог
Фитопланктон ($V_{ФП}$), в т.ч.:	673.0 (83.02)	2903.4 (67.22)	995.0 (42.17)
менее 2 мкм	2.4 (0.30)	5.6 (0.13)	5.0 (0.21)
2–20 мкм	71.6 (8.83)	135.7 (3.14)	109.0 (4.62)
более 20 мкм	599.0 (73.89)	2762.1 (63.95)	881.0 (37.74)
Бактериопланктон ($V_{Б}$), в т.ч.:	77.2 (9.52)	977.2 (22.63)	842.2 (35.70)
Одиночные бактерии	67.6 (8.34)	639.7 (14.81)	465.9 (19.75)
Агрегированные бактерии	9.6 (1.18)	337.5 (7.82)	376.3 (15.95)
Гетеротрофные флагеллаты ($V_{ГНФ}$)	19.5 (2.41)	121.9 (2.82)	136.4 (5.78)
Инфузории ($V_{ИН}$)	9.4 (1.16)	0.5 (0.01)	271.9 (11.52)
Зоопланктон ($V_{МЗ}$), в т.ч.:	31.5 (3.89)	316.2 (7.32)	114.0 (4.83)
Мирный зоопланктон	28.8 (3.56)	289.1 (6.69)	113.7 (4.82)
Коловратки	> 0.02	0.4 (0.01)	4.7 (0.20)
Копеподы	0.2 (0.03)	41.7 (0.96)	109.0 (4.62)
Кладоцеры	28.6 (3.53)	247.0 (5.72)	>0.01
Хищный зоопланктон	2.7 (0.33)	27.1 (0.63)	0.3 (0.01)
Планктонное сообщество ($V_{ПС}$)	810.6	4319.2	2359.5
Микробное сообщество ($V_{МС}$)	106.1	1099.6	1250.5
$V_{МС}/V_{ПС}$, %	13.1	25.5	53.0
$V_{ПР}/V_{ПР} + V_{МЗ}$	47.77	27.91	78.17
Н/А	0.204	0.488	1.371

В составе зоопланктона озер Угий и Баг, в значительной степени, доминировали ветвистоусые ракообразные (Крылов, Дулмаа, 2009), которые способны потреблять как пикопланктон, так и нанопланктон. По-видимому, присутствие в планктоне

значительного количества этих ракообразных влияло на уровень развития гетеротрофных микроорганизмов в этих озерах. Вклад микробного сообщества в суммарную биомассу планктона в оз. Баг оказался также невысоким (табл. 4.19). В исследованный период большая часть биомассы фитопланктона в оз. Баг была представлена *Microcystis holsatica* и являлась недоступной для зоопланктона.

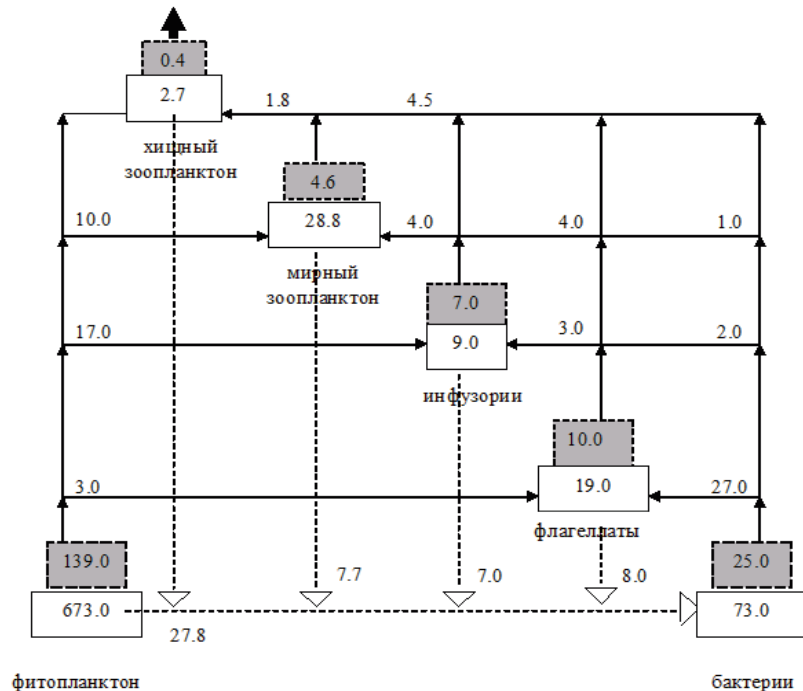


Рис. 4.12. Схема потоков углерода в планктонном сообществе оз. Угий. Здесь и на рис. 4.13–4.14 обозначения те же, что на рис. 4.7.

В итоге, в этом озере консументами выедалось всего лишь 8.3% суточной первичной продукции фитопланктона, на долю простейших приходилось 2.4% (рис. 4.13). Таким образом, большая часть первичной продукции фитопланктона в конечном итоге будет использована гетеротрофными микроорганизмами. Простейшие и клadoцеры выедали соответственно 65.9% и 7.8% суточной продукции бактериопланктона. В тоже время, более 70% продукции гетеротрофных флагоеллат, являющихся основ-

ными потребителями бактерий в озере, вовлекалось зоопланктоном в планктонную трофическую сеть. Микробное сообщество оз. Баг в значительной степени выполняло функцию промежуточного звена в трансформации органического вещества от автотрофных организмов к метазойному планктону.

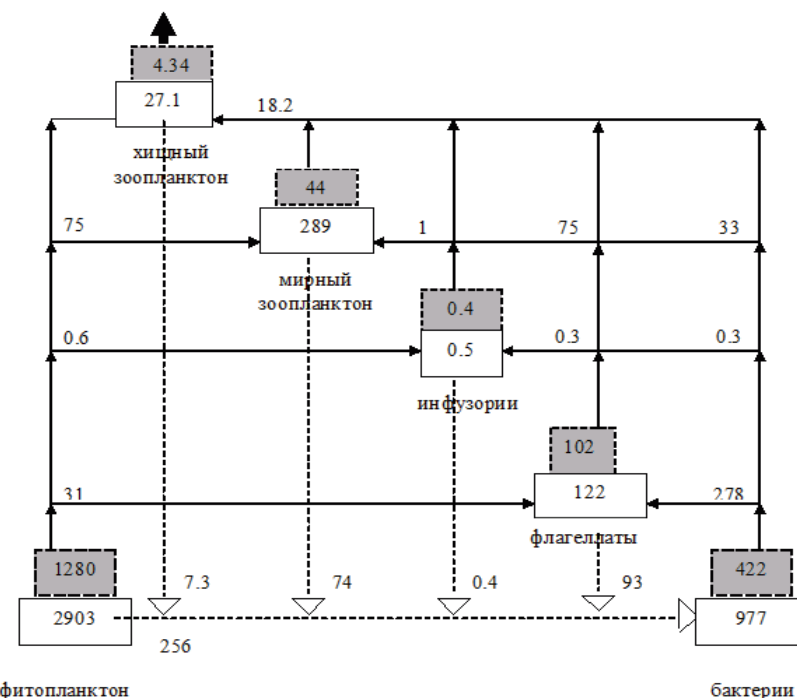


Рис. 4.13. Схема потоков углерода в планктонном сообществе оз. Баг.

В гипертрофном оз. Орог доля фитопланктона лишь немногим превосходила таковую бактериопланктона (табл. 4.19). Отличительной особенностью этого озера был высокий уровень развития инфузорий, которые активно питались фитопланктоном. Биомасса простейших была в 3.5 раза выше, чем биомасса многоклеточного зоопланктона. Основным компонентом метазоопланктона были веслоногие ракообразные. В итоге, в этом гипертрофном озере более половины биомассы планктона приходилась на долю гетеротрофных микроорганизмов. Планктонными животными потреблялось 62.0% суточной продукции фи-

топланктона (рис. 4.14). Важно отметить, что основной поток органического вещества от фитопланктона был направлен к инфузориям, которые выедали 55.6% суточной первичной продукции. Продукция бактериопланктона также полностью использовалась простейшими, главным образом, гетеротрофными флагеллятами. Цилиаты выедали около 30% суточной продукции бактерий и около 70% суточной продукции гетеротрофных нанофлагеллят. В свою очередь только незначительная доля продукции инфузорий и гетеротрофных нанофлагеллят использовалась метазойным планктоном, в основном, копеподами.

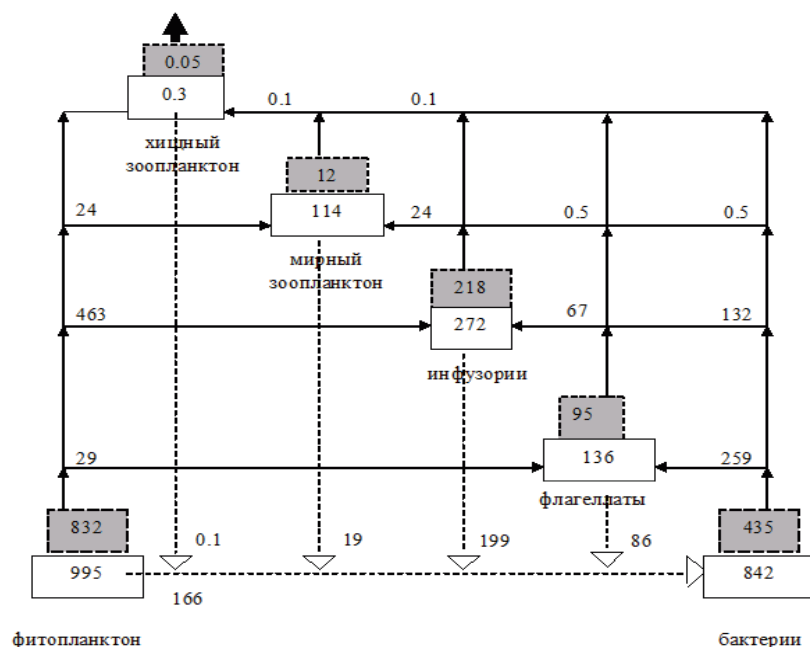


Рис. 4.14. Схема потоков углерода в планктонном сообществе оз. Орог.

Таким образом, микробное сообщество оз. Орог в небольшой степени выполняло функцию промежуточного звена в трансформации органического вещества от автотрофных организмов к более высоким трофическим уровням планктонной пищевой сети, и основная часть микробной биомассы не ис-

пользовалась многоклеточным зоопланктоном и оставалась в пределах микробной трофической сети.

Озера Республики Хакасия. Озеро Шира — солоноватоводное озеро, с максимальной глубиной 25 м, расположено в Чулымо-Енисейской котловине среди холмистой безлесной степи (Parnachev, Degemerdzhy, 2002). В период исследования (июль 1999 г., август 2000 г.) в озере наблюдалась температурная стратификация. В эпилимнионе температура воды от поверхности до глубины 6 м находилась в пределах 19–22 °С. Термоклин находился на глубинах 6–8 м, где температура снизилась до 12 °С. От глубин 12–13 м до дна температура изменялась от 2.5 до 1.2 °С. Аэробная зона, с максимум содержания кислорода на глубинах 6–8 м, достигала глубины 11 м (миксолимнион). В зоне хемоклина (11–14 м) в низких концентрациях присутствовали как кислород, так сульфиды и сульфаты. Анаэробная зона (монимолимнион) находилась ниже 14 м и содержала высокие концентрации сульфидов и сульфатов (Kalacheva et al., 2002). Прозрачность воды в озере в период летней стратификации находилась в пределах 3.8–4.0 м. Суммарная величина первичной продукции планктона составила около 1.3 г С/(м² × сут), которая на 75% продуцировалась фитопланктоном, 34% — хемоавтотрофами и 4% — фотосинтезирующими серобактериями (Korylov et al., 2002b). Продукция гетеротрофных бактерий (1.5 г С/(м² × сут)) превышала общий фотосинтез планктона, что, по-видимому, связано с поступлением в озеро значительного количества аллохтонного органического вещества.

Отчетливо выраженная вертикальная стратификация водных масс с характерными физическими и химическими градиентами определяла структуру микробного сообщества в пелагической зоне оз. Шира (Korylov et al., 2002a). Анализ полученных данных позволил выделить в пелагиали озера три основных биотопа (миксолимнион, хемоклин и монимолимнион), которые населяют сообщества автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов существенно отличающиеся по структурно-функциональным характеристикам (рис. 4.15).

В миксолимнионе суммарная биомасса микроорганизмов, в единицах сырого веса, размером менее 20 мкм (пико- и нанопланктон), в среднем для аэробного слоя, составляла 2.3 г/м³.

При этом биомасса гетеротрофов превышала биомассу автотрофов в 1.6 раз (рис. 4.15).

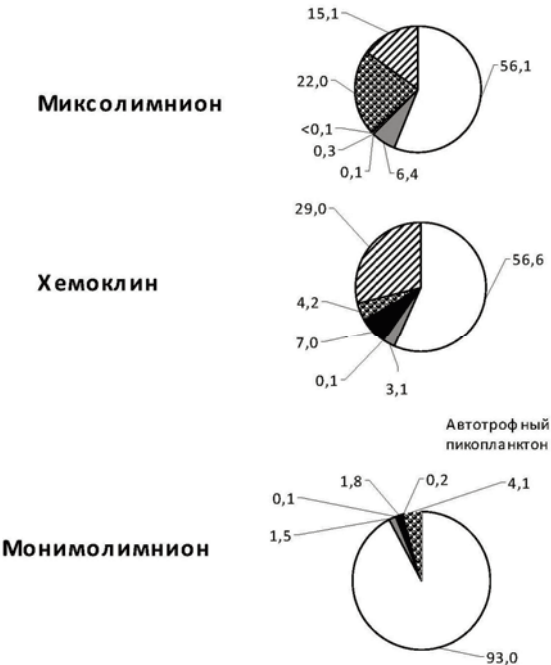


Рис. 4.15. Доля (%) биомасс различных компонентов в общей биомассе автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов пико- и нанопланктона в оз. Ши́ра.

Среди фотосинтезирующих организмов доминировал автотрофный пикопланктон. Основным компонентом гетеротрофного микробного сообщества был бактериопланктон (табл. 4.20).

Таблица 4.20. Средние величины биомасса микробной «петли» (V_{MC} , мг С/м³) и доля разных компонентов в V_{MC} в разных зонах пелагиали оз. Ши́ра (Б — гетеротрофные бактерии, ГНФ — гетеротрофные нанофлагелляты, СОЛ — солнечники, ИН — инфузории, ГР — грибы)

Зона	V_{MC}	% от V_{MC}				
		Б	ГНФ	СОЛ	ИН	ГР
Миксолимнион	279.8	87.63	11.51	0.54	0.11	0.21
Хемоклин	371.4	93.54	6.22	0	0	0.24
Монимолимнион	526.2	97.85	2.00	0	0	0.15

По сравнению с другими меромиктическими озерами оз. Ши́ра характеризуется крайне низким развитием инфузорий. Основной вклад в формирование $V_{гр}$ (94.7%) принадлежал гетеротрофным нанофлагеллятам. В этом слое биомасса простейших составляла 12.2% от V_{MC} .

Общая биомасса гетеротрофных и автотрофных микроорганизмов в слое хемоклина составляла 3.4 г/м³, и отношение их биомасс в этом слое сохранилось (рис. 4.15). Однако среди автотрофных микроорганизмов доминировали фотосинтезирующие серные бактерии. Общая биомасса гетеротрофных микроорганизмов существенно возросла, но при этом уменьшилась доля простейших в V_{MC} (табл. 4.20).

В монолимнионе наряду с гетеротрофными присутствовали фототрофные прокариты, и в гораздо меньших количествах, эукариотные автотрофные микроорганизмы (рис. 4.15). Как правило, последние обитали в верхних горизонтах анаэробной зоны. В период исследования скопления пикоцианобактерий *Synechocystis* sp., с биомассой 0.5 мг/л, располагались на глубине 16 м (Gaevsky et al., 2002). В анаэробной зоне были обнаружены гетеротрофные флагелляты — представители родов *Hexamita* и *Trepanomonas*. Известно, что все виды отряда Diplomonadida являются факультативными или облигатными анаэробами (Lackey, 1932). Общая биомасса пико- и нанопланктона, в среднем для слоя, составила 3.2 г/м³. Таким образом, в анаэробной зоне озера существует, значительно редуцированная, микробная «петля» (табл. 4.20).

На берегах оз. Ши́ра расположены санатории, дома отдыха, туристические базы, т.е. водоем испытывает существенную рекреационную нагрузку. Исследования микробных сообществ в разных прибрежных участках озера показало, в районах подверженных антропогенному влиянию V_{MC} выше таковой в относительно незагрязненных участках в 2–3 раза (табл. 4.21). Среди простейших доминировали гетеротрофные нанофлагелляты. Доля простейших в V_{MC} в «чистых» участках (10–13%) была ниже, чем в загрязненных (17%).

Экосистема меромиктического солоноватоводного озера Ши́ра характеризуется редуцированной пищевой сетью (Degermendzhy, Gulati, 2002). Фитопланктон был представлен *Botryo-*

coccus braunii, *Dictyosphaerium tetrachotomum*, *Oocystis submarina*, *Cyclotella tuberculata*, *Microcystis* sp., *Lyngbya contorta*. В планктоне отсутствуют клadoцеры, циклопы, хищный зоопланктон. Метазойный планктон в пелагиали озера представлен *Brachionus plicatilis*, *Hexarta oxiuris* и *Arctodiaptomus salinus*, причем доля последнего в общей биомассе зоопланктона занимает около 90%. Во второй половине лета коловратки составляют до 44% биомассы зоопланктона. Единственным представителем фауны макробеспозвоночных является *Gammarus lacustris*, обитающий в литорали. Полностью отсутствует ихтиофауна. Общая биомасса планктонного сообщества в озере, в июле-августе, составила 8271 мг С/м² (рис. 4.16).

Таблица 4.21. Биомасса (мг С/м³) основных компонентов планктонных микробных сообществ в разных прибрежных участках оз. Шира

Группа	Городской пляж	Выпуск сточных вод	Северный берег	Устье р. Сон
Бактерии	432.9	436.7	133.5	221.3
Гет. флагелляты	85.3	56.0	20.1	20.8
Инфузории	0	5.1	0	0
Солнечники	4.5	28.8	0	5.6
Микроскопические грибы	1.9	2.3	0.9	2.1
В _{МС}	524.6	528.9	154.5	249.8

Основными компонентами планктона были гетеротрофные бактерии (39.2% от В_{ПС}) и автотрофные организмы (34.7% от В_{ПС}). Вклад зоопланктона, простейших и микроскопических грибов в В_{ПС} составил соответственно 20.7, 5.3 и 0.1%. В итоге, доля микробной «петли» в В_{ПС} оказалась высокой — 44.6%. Простейшие потребляли около 12% суммарной первичной продукции автотрофного фитопланктона и фототрофных серных бактерий и около 56% бактериальной продукции (рис. 4.16).

В отличие от классической пищевой цепи органические вещества, усваиваемые в микробной «петле», должны находиться в растворенной форме. Поэтому роль микробной «петли» в функционировании планктонных сообществ должна быть выше в водных экосистемах с более высокой концентрацией РОВ и

низкой первичной продукцией (Hessen, 1985; Tranvik, 1988). Анализ литературных данных показывает, что доля микробного сообщества в общей биомассе планктона озер разного трофического статуса варьирует в широких пределах: от 2 до 90% и достигает максимальных значений в ультраолиготрофных и олиготрофных водах (Christofersen et al., 1990; Sommaruga, 1995; Straskrabova, 2000).

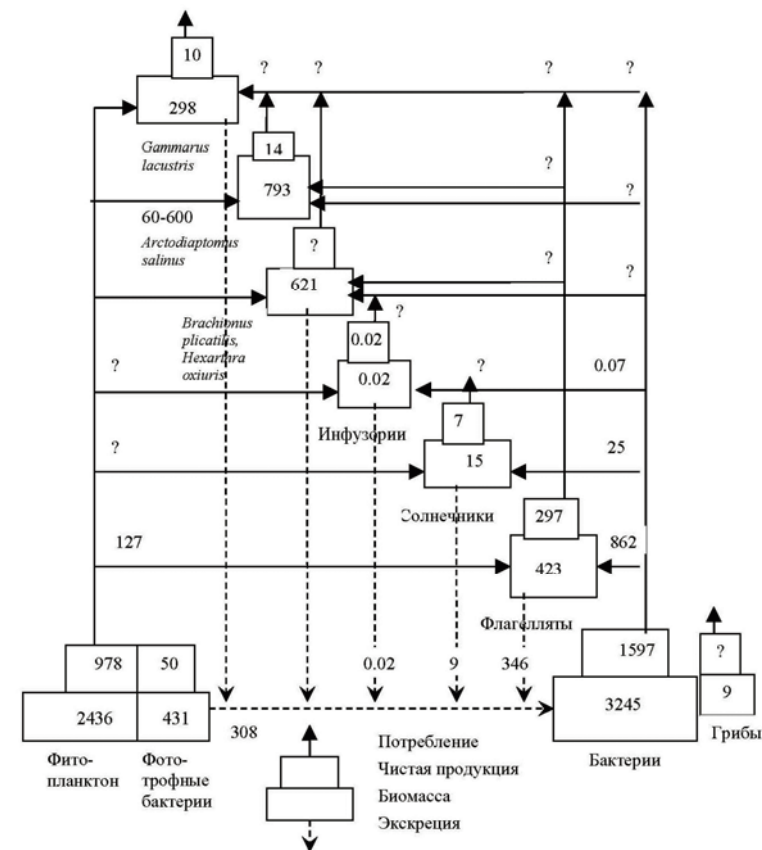


Рис. 4.16. Схема потоков углерода в планктонном сообществе аэробной и микроаэрофильных зонах (0–14 м) водной толщи оз. Шира в течение июля–августа (1999–2001). Биомасса выражена в мг С/м², а продукция, потребление и экскреция — в мг С/(м²·сут) (по: Degertmendzhy, Gulati, 2002).

Однако другие авторы (Weisse, Stockner, 1994), признавая доминирующую роль микробных пищевых сетей в олиготрофных экосистемах, считают, что микроорганизмы могут служить важным компонентом планктона также в эвтрофных и гипер-трофных водах в периоды слабого развития ветвистоусых рачков из рода *Daphnia*, являющихся активными потребителями простейших и бактерий. Низкое количество дафний наблюдается при доминировании в фитопланктоне малосъедобных колониальных и нитчатых цианобактерий (Sterner, 1989), а также при сильном пищевом прессе на зоопланктон со стороны рыб (Persson et al., 1988). Среди исследованных нами озер минимальным развитием ветвистоусых рачков характеризовалось гипертрофное оз. Орог (Монголия). В этом озере их биомасса не превышала 1 мг С/м³, а биомасса микробной «петли» составляла более половины (53%) суммарной биомассы планктона.

Основную часть биомассы микробного сообщества (63–96%) всех исследованных нами озер занимали гетеротрофные бактерии. Бактериопланктон озер представлен разными размерно-морфологическими типами: одиночными клетками; нитевидными формами, бактериями, ассоциированными с детритом и образующими микроколонию. Доля агрегированных бактерий и нитей в бактериопланктоне возрастает с увеличением трофии озер, составляя в мезотрофных озерах 2.8–21.8%, в эвтрофных — 21.3–34.5%, а в гипертрофном озере Орог — 44.7% биомассы бактерий. Присутствие в водной толще озер этих бактерий позволяет грубым фильтраторам непосредственно, минуя звено простейших, использовать их в пищу, эффективность переноса энергии по трофической сети при этом возрастает.

В мезотрофных и эвтрофном озерах центральной Азии доля простейших в суммарной биомассе консументов находилась в пределах 23.7–47.8%. В гипертрофном оз. Орог она достигала 78.2%. Наши данные подтверждают полученные ранее выводы других авторов о том, что простейшие являются важным компонентом планктона озер, где они занимают существенную часть биомассы консументов (Arndt et al., 1993; Mathes, Arndt, 1994). В озерах Германии биомасса простейших составляла 24% биомассы консументов в мезотрофных и слабоэвтрофных озерах и 42% в высокоэвтрофных и гипертрофных озерах. В этих озерах доля простейших за счет развития гетеротрофных флагеллят возрастала весной до 60% (Auer et al., 2004).

Дель Джорджио и Гэзол (Del Giorgio, Gasol, 1995) на основании собственных исследований планктонных сообществ озер Канады и анализа литературных данных по другим озерам показали, что с возрастанием трофического статуса водоемов отношение биомасс гетеротрофных и автотрофных организмов планктона (Н/А) снижается от 6.4 в олиготрофных до 0.05 в высокоэвтрофных озерах. Эту тенденцию авторы объяснили тем, что биомасса гетеротрофов (бактерий, простейших и многоклеточного планктона) с увеличением уровня трофии водоемов возрастает более медленными темпами, чем биомасса автотрофов. Наши исследования частично подтвердили это предположение. Отношение Н/А варьировало от 6–7 в мезотрофных водоемах Владимирской и Ярославской областей с биомассой фитопланктона 10–15 мг С/м³ до 0.6–1.3 в мезотрофных и эвтрофном водоемах, где биомасса фитопланктона была на порядок выше (243–329 мг С/м³). Между биомассой фитопланктона и отношением Н/А в этих озерах обнаружена отрицательная корреляционная связь ($r = -0.81$, $p < 0.05$). Для озер Монголии не получено достоверной зависимости между этими параметрами. В эвтрофном оз. Баг и гипертрофном оз. Орог отношение Н/А было выше, чем в мезотрофном оз. Угий в 2.4 и 6.7 раза, соответственно. По-видимому, в этих мелководных степных озерах в результате интенсивного ветрового перемешивания происходит постоянное обогащение толщи воды взвешенными и растворенными органическими веществами, а также бактериями, поступающими из донных отложений, что способствует развитию планктонных гетеротрофных микроорганизмов.

4.3. Водохранилища

Водохранилища Верхней и Средней Волги. Исследования структуры планктонных сообществ глубоководных районов Ивановского, Угличского, Рыбинского, Горьковского, Чебоксарского (на участке от нижнего бьефа Горьковской ГЭС до г. Нижний Новгород) и Шекснинского водохранилищ проводились в августе–сентябре 2005 г. Температура воды на поверхности в августе составила 19.9–21.1 °С, в сентябре — 16.6–17.2 °С. Этот период соответствовал автотрофной фазе развития планктонных сообществ, о чем свидетельствуют высокие величины первичной продукции фитопланктона (табл. 4.22).

Таблица 4.22. Характеристика условий наблюдений и биологические параметры планктонных сообществ глубоководных участков водохранилищ Верхней и Средней Волги (n — количество станций)

Параметры	Водохранилища					
	Иваньковское	Угличское	Рыбинское	Горьковское	Чебоксарское	Шекснинское
n (Дата)	12 (24-26.08.2005)	10 (22-24.08.2005)	17 (19-20.08.2005)	14 (02-04.09.2005)	3 (07.09.2005)	12 (03-09.08.2008)
Глубина, м	8,8±1,4*	10,8±1,4	10,3±1,1	8,6±0,5	5,1±1,1	6,4±0,9
Прозрачность, см	90±8	113±6	122±14	114±4	112±11	106±9
$\Sigma P_{фл}$, мг C/(м ³ ×сут)	2664±1192	1426±134	1873±422	1507±164	765±119	1021±111
$\Sigma P_{б}$, мг C/(м ³ ×сут)	1408±246	1156±151	360±62	714±60	556±60	320±32
$\Sigma P_{ф}/\Sigma P_{фл}$, %	52,8	81,1	19,2	47,4	72,7	31,3
$V_{фл}$, мг C/м ³	368±36 (39,7) **	177±44 (34,1)	432±63 (58,5)	438±54 (61,9)	432±32 (68,8)	330±88 (54,7)
$V_{б}$, мг C/м ³	6±1 (0,6)	6±1 (1,2)	4±0,4 (0,6)	5±0,5 (0,7)	3±0,3 (0,5)	2±0,1 (0,3)
$V_{б}/V_{фл}$, %	287±60 (30,9)	238±33 (45,8)	149±9 (20,2)	209±14 (29,5)	168±12 (26,7)	122±15 (20,2)
$V_{ин}$, мг C/м ³	25±5 (2,7)	24±9 (4,6)	15±3 (2,0)	15,3±3 (2,1)	7±1 (1,1)	10±3 (1,7)
$V_{мз}$, мг C/м ³	7±1 (0,8)	17±7 (3,3)	16±4 (2,2)	8±1 (1,1)	3±0,5 (0,5)	12±2 (2,0)
$V_{пс}$, мг C/м ³	235±126 (25,3)	57±7 (11,0)	122±23 (16,5)	33±17 (4,7)	15±3 (2,4)	127±17 (21,1)
$V_{пс}/V_{фл}$, %	928	519	738	708	628	603
$V_{мс}$, мг C/м ³	319	279	180	232	178	144
$V_{мс}/V_{пс}$, %	34,4	53,8	24,4	32,8	28,3	23,9
$V_{пс}/V_{мс} + V_{пс}$, %	12,0	41,8	20,3	41,1	40,0	14,8

* — средняя величина ± ошибка средней, ** — доля (%) от $V_{пс}$.

Отношение интегральных величин бактериальной продукции и первичной продукции фитопланктона ($\Sigma P_{б}/\Sigma P_{фл}$), полученные для глубоководных участков водохранилищ, существенно отличались. Отношение $\Sigma P_{б}/\Sigma P_{фл}$ в русловых Угличском и Чебоксарском водохранилищах находилось в пределах 72,7–81,1%, что свидетельствует о существовании для гетеротрофных бактерий, кроме фитопланктона, дополнительных источников субстратов.

Анализ полученных результатов показал, что между $\Sigma P_{фл}$ и $V_{пс}$ под 1 м², а также между $\Sigma P_{фл}$ и $V_{мс}$ под м² наблюдалась сильная положительная связь, соответственно: $r = 0,95$ и $r = 0,71$. Коэффициенты корреляции между $V_{фл}$ и $V_{пс}$, а также $V_{фл}$ и $V_{мс}$, рассчитанными под м², были существенно ниже, соответственно: $r = 0,72$ и $r = 0,15$. Слабая отрицательная зависимость ($r = 0,40$) обнаружена между $V_{фл}$ под м² и отношением $V_{мс}/V_{пс}$. Главным компонентом планктона водохранилищ, за исключением Угличского, был фитопланктон (табл. 4.22). В Угличском водохранилище основной вклад в формирование $V_{пс}$ вносил бактериопланктон. Учитывая более высокую, по сравнению с другими водохранилищами, численность бактерий, ассоциированных с большим количеством детритных частиц, можно предположить, что значительное влияние на функционирование планктонного сообщества этого водохранилища оказывает поступающее с водосбора аллохтонное органическое вещество. В Угличском водохранилище зарегистрирована наиболее высокая доля микробной «петли» в суммарной биомассе планктонного сообщества (табл. 4.22). В остальных водохранилищах она находилась в пределах 24–34%. Между $V_{б}$ и $V_{пс}$ выявлена высокая положительная связь ($r = 0,86$). Биомасса простейших составляла 1,6–7,9% (в среднем 4%) от $V_{пс}$, 5,6–17,2% (в среднем 12,5%) от $V_{мс}$ и 12,0–46,6% (в среднем 29,1%) от суммарной биомассы одноклеточного и многоклеточного зоопланктона. В Угличском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, в период исследования, биомасса простейших была немногим меньше таковой у метазоопланктона (табл. 4.22), что указывает на значительное участие этих организмов в функционировании планктонных сообществ этих водохранилищ.

Значительная роль микробной «петли» в формировании общей биомассы планктона была обнаружена в участках водохранилищ подверженных существенному антропогенному воздействию. Так, в верхнем бьефе шлюза Рыбинской ГЭС (небольшом участке Рыбинского водохранилища, где в период навигации, в ожидании шлюзования скапливается значительное количество судов) доля $V_{МС}$ в $V_{ПС}$ была постоянно высокой (табл. 4.23). Основными компонентами весеннего планктона были фитопланктон и инфузории. Следует отметить, что в пищеварительных вакуолях последних были обнаружены многочисленные детритные частицы. Летом в $V_{ПС}$ преобладал фитопланктон, а осенью биомассы фитопланктона и бактериопланктона были сопоставимы. Биомасса простейших, особенно весной и осенью, превышала таковую у метазoopланктона.

Таблица 4.23. Биомасса (мг С/м³) основных компонентов планктонного сообщества в участках водохранилищ, испытывающих антропогенное воздействие

Месяц, год	$V_{ФП}$	$V_{Б}$	$V_{ГНФ}$	$V_{ИН}$	$V_{МЗ}$	$V_{ПС}$	$V_{МС}$	$V_{МС}/V_{ПС}, \%$	$V_{ПР}/V_{З}, \%$
Верхний бьеф шлюза Рыбинской ГЭС									
05.1992	500	112	11	239	11	873	362	41.5	95.8
08.1992	353	257	48	0	36	694	305	43.9	57.1
10.1992	103	93	4	1	1	202	98	48.5	83.3
В районе порта г. Ярославль									
08.1999	2103	429	22	17	34	2605	468	18.0	53.4
В районе порта г. Углич									
08.1999	76	462	57	5	3	603	524	86.9	95.4

В районе порта г. Ярославль наблюдалось интенсивное «цветение» воды цианобактериями (табл. 4.23). В данном участке обнаружены высокие величины автотрофного пикопланктона (800 тыс. кл/мл) и гетеротрофного бактериопланктона (14 млн. кл/мл.). Простейшие, в отличие от многоклеточного зоопланктона, характеризовались большим видовым разнообразием и высокой численностью. Среди гетеротрофных нанофлагеллят были многочисленны хоанофлагелляты. Основным компонентом планктона был фитопланктон (80.7% $V_{ПС}$). Исследованный

участок отличался высоким уровнем развития микробного сообщества, хотя его доля в $V_{ПС}$ была относительно невысокой (табл. 4.23). Биомасса простейших была сопоставима с таковой метазoopланктона: 1.5 и 1.3% $V_{ПС}$ соответственно.

В районе порта г. Углич, где вода была загрязнена нефтепродуктами, структура планктонного сообщества была иной. В фитопланктоне доминировал единственный массовый вид *Chroomonas* sp. (Cryptophyta). Основным компонентом планктона был гетеротрофный бактериопланктон (76.6% $V_{ПС}$), наименьший вклад в формирование $V_{ПС}$ вносил многоклеточный зоопланктон (0.5% $V_{ПС}$). В протозoopланктоне, по биомассе, преобладали гетеротрофные нанофлагелляты. Исследованный участок также отличался высоким уровнем развития планктонного микробного сообщества, однако его доля в $V_{ПС}$ была очень высокой (табл. 4.23). Биомасса простейших в 20 раз превышала таковую у метазoopланктона.

Рыбинское водохранилище. Структурно-функциональные характеристики планктонного сообщества крупного, равнинного Рыбинского водохранилища изучали в июле–августе 1989 г. на 33 мелководных и 43 глубоководных станциях. Мелководная зона в Рыбинском водохранилище ограничивается 2-х метровой изобатой, и занимает около 21% площади водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972). Исследования проводили в период «цветения» воды цианобактериями, т.е. в автотрофную фазу развития планктонного сообщества (Минеева, 1993). Анализ результатов, полученных для большого количества станций, позволил выявить пространственную неоднородность распределения биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла, являющихся показателями уровня трофии вод, по акватории водохранилища (Корнева, 1993; Минеева, 1993). В этот период воды центральной части водохранилища, содержащие приблизительно 10 мкг хлорофилла в литре, характеризовались как мезотрофные, а прибрежья и речные плесы — как эвтрофные или гипертрофные (табл. 4.24). Это в равной степени прослеживалось по распределению хлорофилла в верхнем 2-х метровом слое, так и во всем столбе воды (Минеева, 1993). В период проведения исследований по всему водохранилищу численно преобладали цианобактерии, представленные тремя видами: *Apha-*

nizomenon flos-aquae, *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis holsatica* (Корнева, 1993).

Таблица 4.24. Концентрация хлорофилла «a» (мкг/л), общая биомасса планктона ($V_{\text{ПС}}$, мг С/м³), биомасса его основных компонентов (мг С/м³), биомасса микробной «петли» ($V_{\text{МС}}$, мг С/м³) и простейших ($V_{\text{ПР}}$, мг С/м³) на разных участках Рыбинского водохранилища в июле–августе 1989 г.

Компоненты	Участки водохранилища			
	Мезотроф- ные	Слабозв- трофные	Высокозв- трофные	Гипертроф- ные
Хлорофилл «a»	<u>5–15</u> 10±1	<u>16–40</u> 25±1	<u>46–73</u> 55±3	<u>103–122</u> 112±5
Фитопланктон	<u>85–300</u> 181±16	<u>239–1246</u> 571±42	<u>491–1002</u> 788±67	<u>1321–2852</u> 2134±334
Бактерии	<u>77–201</u> 121±8	<u>98–426</u> 175±11	<u>106–310</u> 192±21	<u>221–484</u> 355±70
Гетеротрофные флагелляты	<u>2–31</u> 13±2	<u>1–71</u> 21±3	<u>2–51</u> 25±7	<u>12–78</u> 45±17
Инфузории	<u>0–16</u> 8±2	<u>0–81</u> 10±2	<u>4–45</u> 18±4	<u>6–15</u> 11±2
Зоопланктон ($V_{\text{МЗ}}$):	<u>10–453</u> 153±25	<u>25–1049</u> 156±27	<u>60–633</u> 270±77	<u>159–314</u> 228±38
мирный	<u>7–366</u> 97±23	<u>3–853</u> 92±24	<u>26–316</u> 149±51	<u>18–321</u> 106±46
хищный	<u>3–91</u> 56±11	<u>6–274</u> 64±12	<u>17–357</u> 122±54	<u>21–401</u> 122±68
$V_{\text{ПС}}$	<u>279–697</u> 476±27	<u>448–1579</u> 933±45	<u>856–1716</u> 1293±99	<u>1931–3524</u> 2773±349
$V_{\text{МС}}$	142	206	235	411
$V_{\text{МС}}/V_{\text{ПС}}$, %	29.8	22.1	18.2	14.8
$V_{\text{ПР}}/(V_{\text{ПР}} + V_{\text{МЗ}})$, %	12.1	16.6	13.7	19.7
Н/А	1.63	0.63	0.64	0.30

С увеличением уровня трофии вод водохранилища биомасса фитопланктона возрастала быстрее, чем биомасса бактерий (табл. 4.24). Вклад фитопланктона в суммарную биомассу планктона, в среднем для участков, составлял 37.8% в мезотрофных водах и увеличивался до 77.0% в гипертрофных. В то-

же время доля бактерий в $V_{\text{ПС}}$ уменьшалась с ростом продуктивности вод: с 25.3% в мезотрофных участках до 12.8% в гипертрофных. В итоге, отношение биомасс бактерио- и фитопланктона существенно снижалось в гипертрофных водах (16.6%) по сравнению с мезотрофными (66.8%). В других исследованиях было также показано, что хотя биомасса бактериопланктона возрастает с увеличением трофического статуса водоема, его вклад в суммарную биомассу планктона в мезотрофных озерах (13%) значительно выше, чем в гипертрофных (3.1%) (Auer et al., 2004). Предполагают, что в эвтрофных водах органические соединения менее доступны для бактерий (отношение растворенного органического вещества к оформленному органическому веществу ниже), а скорости седиментации выше (Gasol, Duarte, 2000). Другим из аргументов, объясняющих относительно низкие соотношения биомасс бактерио- и фитопланктона в эвтрофных системах, является более интенсивное потребление бактерий простейшими (Sanders et al., 1992) и большая смертность бактерий в результате лизиса вирусами (Weinbauer, 2004; Weinbauer, Höfle, 1998). В наших исследованиях сравнительная оценка скорости выедания бактерий разными группами консументов показала, что в мезотрофных водах гетеротрофные флагелляты и мирные кладоцеры оказались наиболее активными потребителями бактериальной продукции, в более продуктивных водах бактериопланктон использовался в основном гетеротрофными флагеллятами (табл. 4.25). Суммарная скорость потребления бактерий одноклеточным и многоклеточным зоопланктоном (ΣG) возрастала с увеличением трофического статуса вод, но отношение ΣG к бактериальной продукции изменялось незначительно (табл. 4.25).

Биомасса гетеротрофных нанофлагеллят также повышалась от мезотрофных к гипертрофным участкам водохранилища, тогда как изменения биомассы инфузорий и многоклеточного зоопланктона были выражены менее четко (табл. 4.24). Более того, биомасса последних в гипертрофных водах снижалась. Это может объясняться подавлением развития простейших и метазоопланктона токсичными соединениями, выделяемыми цианобактериями из родов *Microcystis* и *Aphanizomenon* (Collins, 1978; Christoffersen, 1996a, b; Paerl, Pinckney, 1996). В итоге, абсолютные величины $V_{\text{МС}}$ в различных районах водохранилища отличались в 2.9 раза.

Таблица 4.25. Потребление (G , мг $C/(м^3 \times \text{сут})$) продукции бактериопланктона (P_B) разными группами организмов в водах разного уровня трофии в Рыбинском водохранилище в июле–августе 1989 г.

Группа организмов	Мезотрофные			Слабоэвтрофные			Высокоэвтрофные			Гипертрофные		
	G	ΣG	$\% P_B$	G	ΣG	$\% P_B$	G	ΣG	$\% P_B$	G	ΣG	$\% P_B$
Гетеротрофные флагаеллы	19.6	36.6	24.2	43.1	63.6	34.8	58.8	62.3	45.2	121.8	75.0	48.3
Инфузории	9.1	17.0	11.2	7.6	11.2	6.1	11.5	12.2	8.8	11.0	6.8	4.4
Мирные коловратки	1.1	2.1	1.4	2.5	3.7	2.0	7.2	7.6	5.5	9.7	6.0	3.8
Мирные клadoцеры	17.2	32.1	21.2	12.2	18.0	9.8	15.9	16.8	12.2	16.3	10.0	6.5
Мирные копеподы	6.5	12.2	8.0	2.4	3.5	1.9	1.0	1.1	0.8	3.6	2.2	1.4
Суммарное выедание, ΣG	53.5	100	66.0	67.8	100	54.6	94.4	100	72.5	162.4	100	64.4

Причем в более продуктивных участках доля V_{MC} в V_{PC} была в 2 раза ниже, чем в менее продуктивных. Вклад простейших в общую биомассу зоопланктона различался в меньшей степени (табл. 4.24).

Мы попытались оценить роль микробной «петли» в структуре и потоках углерода планктонного сообщества в период «цветения» воды цианобактериями в целом для всего Рыбинского водохранилища (табл. 4.26). Площадь зеркала водохранилища при среднем уровне за период наблюдения 100.37 м БС составила 3848 км² (Литвинов, Рощупко, 1993; Минеева, 1993). Руководствуясь пространственным распределением хлорофилла «*a*» по акватории водохранилища, мы установили, что мезотрофные воды занимали 58.0% площади водохранилища (средняя глубина водного столба на исследованных станциях составила 5.8 м), слабоэвтрофные — 30.4% (средняя глубина — 5.2 м), высокоэвтрофные — 9.8% (средняя глубина — 5.6 м) и гипертрофные — 1.8% (средняя глубина — 1.5 м).

Таблица 4.26. Элементы суточного энергетического баланса, рассчитанные в среднем для Рыбинского водохранилища, в июле–августе 1989 г.

Компонент	B	P	R	F	C	G
	кал/м ²	кал/(м ² × сут)				
Фитопланктон	20016	17149	5718	3430	26297	31163
Бактериопланктон	7984	5211	12159	0	17370	3434
Вириопланктон	171	-	-	-	-	-
Гетеротрофные флагаеллы	917	770	770	385	1925	548
Инфузории	529	529	529	456	1514	456
Мирный зоопланктон, в т.ч.:	3846	748	1122	1268	3138	672
Коловратки	358	107	160	179	446	59
Кладoцеры	2918	584	876	973	2433	551
Копеподы	570	57	86	116	259	62
Хищный зоопланктон, в т.ч.:	2515	273	409	454	1136	-
Коловратки	28	6	9	4	19	-
Кладoцеры	979	116	174	72	362	-
Копеподы	1508	151	226	378	755	-

Расчеты, выполненные для всего водохранилища, показали, что в исследованный период общая биомасса планктона, в среднем для всех станций, составила 35978 кал/м^2 , а биомасса микробной «петли» — 9430 кал/м^2 или 26.2% от $V_{\text{ПС}}$. При этом доли бактерий и простейших в $V_{\text{ПС}}$ равнялись соответственно 22.2% и 4.0%. Биомасса простейших была в 4.4 раза ниже таковой у многоклеточного зоопланктона и составляла 18.5% общей биомассы зоопланктона. По нашим данным, в это время года в водоеме происходило значительное накопление органического вещества автохтонного происхождения. Беспозвоночные животные потребляли только 18.4% чистой суточной первичной продукции фитопланктона. При этом основными потребителями фитопланктона были инфузории и клadoцеры. В общей биомассе фитопланктона доминировали не кормовые крупные цианобактерии (*Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Melosira*, *Anabaena*), образующие крупные ценобии и комки, которые могут потребляться зоопланктоном лишь частично в виде обрывков нитей или мелких комочков. Основная биомасса этих цианобактерий становится доступной для фильтраторов через детритную пищевую цепь или осаждается на дно (Рыбинское водохранилище, 1972).

В период проведения исследований в питании гидробионтов значительную роль играли бактерии, и существенная часть бактериальной продукции поступала в «классическую» пищевую цепь. Суммарное суточное выедание бактерий консументами составило 65.9% $P_{\text{Б}}$. Гетеротрофные флагоелляты и инфузории потребляли 42.0%, а многоклеточный зоопланктон — 23.9% суточной бактериальной продукции. В свою очередь, 27.9% суточной продукции гетеротрофных нанофлагоеллят и 52.5% суточной продукции инфузорий использовалось в пищу мирным зоопланктоном. Таким образом, половина (55.4%) суточного рациона мирного зоопланктона была представлена гетеротрофными микроорганизмами: 39.7% — бактерии, 6.9% — гетеротрофные флагоелляты, 8.8% — инфузории. Хищный многоклеточный зоопланктон потреблял 12.9% суточной продукции инфузорий, что составляло 6.0% его суточного рациона.

Рассчитанные нами траты энергии на дыхание в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища составили

$20707 \text{ кал/}(\text{м}^2 \times \text{сут})$, что оказалось на 25% выше экспериментально полученной величины (Минеева, 1993). Отношение валовой первичной продукции фитопланктона к суммарной деструкции оказалось равным 1.3, что свидетельствует об относительной сбалансированности продукционных и деструкционных процессов в толще воды водохранилища в период «цветения» воды цианобактериями. Основная доля в деструкции органического вещества принадлежала микробному сообществу — 65.0% (58.7% — бактерии, 6.3% — простейшие).

Значение микробного сообщества в структуре и функционировании планктонной трофической сети центральной глубоководной части Рыбинского водохранилища было количественно оценено в 1977, 1988 и 1990–1995 гг. Исследования проводились в многоводную фазу гидрологического цикла водохранилища: в эти годы объем притока (и сброса) в водохранилище превышал среднюю многолетнюю величину (Литвинов, Рошупко, 2000). Начиная с 1976 г. в районе водохранилища установлено направленное повышение температуры воздуха, а также значимое ее возрастание в поверхностном слое воды водохранилища (Литвинов, Рошупко, 2007). В 1977 г. средние за вегетационный сезон величины содержания хлорофилла и первичной продукции отличались более низкими значениями по сравнению с наблюдавшимися в 1988 г. и в 1990–1995 гг. (табл. 4.27). Согласно трофической классификации водоемов на основании содержания в воде хлорофилла и первичной продукции (Бульон, 1994), водохранилище классифицировалось как мезотрофное в 1977 г., а в остальные годы как эвтрофное.

Общая биомасса планктона ($V_{\text{ПС}}$) возросла в 1988 г. по сравнению с 1977 г. в 1.8 раза, а в 1990–1995 гг. — в 1.3–1.8 раза (в среднем в 1.6 раза) (табл. 4.28). При этом биомасса фитопланктона и мирного зоопланктона увеличивались быстрее, чем биомасса бактериопланктона и гетеротрофных флагоеллят. Численность и биомасса инфузорий в 80–90-е гг. XX-го века (исключая 1993 г.), были ниже таковых в 1977 г. В эти годы в водохранилище наблюдали снижение концентрации ранее массовых весенних (холодолюбивых) видов инфузорий (Мыльникова, 2000).

Таблица 4.27. Температура поверхностного слоя воды (T , °C), прозрачность воды (S , см), средняя для фотического слоя концентрация хлорофилла a (мг/м^3) и первичная продукция фитопланктона ($\Sigma P_{\text{фл}}$, $\text{мг C}/(\text{м}^2 \times \text{сут})$) в Рыбинском водохранилище в разные годы

Параметр	Годы									
	1977	1988	1990	1991	1992	1993	1994	1995		
Даты	27.04.- 27.10.	11.05.- 11.10.	26.04.- 15.10.	12.05.- 28.10.	06.05.- 15.10.	12.05.- 26.10.	25.05.- 18.10.	26.05.- 17.10.		
T	1.0-25.6 13.6±0.3	4.0-24.2 15.6±0.3	2.1-21.0 13.3±0.2	4.6-23.3 13.9±0.2	1.6-20.9 14.2±0.1	3.0-19.8 12.7±0.2	2.8-21.4 13.7±0.1	6.4-25.3 15.9±0.2		
S	35-200 111±3	50-210 122±2	50-200 121±2	60-180 122±2	35-190 118±2	70-170 120±2	60-150 110±2	30-140 101±3		
Хлорофилл	1.3-48.7 9.0±1.0	2.1-72.5 17.4±2.0	1.3-74.7 11.9±1.7	1.2-68.0 13.7±1.7	1.2-72.8 15.0±1.3	1.1-73.4 16.1±1.4	3.2-119 18.5±2.1	1.9-83.4 18.0±2.1		
$\Sigma P_{\text{фл}}$	11-1037 245±27	6-3938 732±105	11-1218 373±40	36-2323 658±65	21-3314 631±61	19-3049 718±92	8-3743 701±87	29-2338 614±89		
n	78	66	60	72	66	72	66	54		

Примечание. n — количество измерений, над чертой — минимальные и максимальные значения, под чертой — среднее ± стандартная ошибка.

Таблица 4.28. Средняя за вегетационный период (май–октябрь) биомасса планктонного сообщества ($V_{\text{пл}}$, мг C/м^3) и биомасса его основных компонентов в открытой части Рыбинского водохранилища в разные годы исследований

Компонент	Годы											
	1977	1988	1990	1991	1992	1993	1994	1995				
Фитопланктон	224.6±28.4* (45.3-525.0)	441.2±54.8 (69.2-1180)	280.6±39.7 (40.0-855.0)	325.0±37.1 (57.5-862.5)	366.4±35.5 (177.5-917)	422.2±50.1 (45.0-1188)	420.7±53.1 (80.0-1142)	414.2±50.0 (72.5-1165)				
Бактериопланктон	71.4±7.6 (33.4-186.0)	78.7±3.4 (48.7-109.1)	75.6±3.3 (49.8-104.9)	83.5±4.3 (42.4-145.0)	92.4±4.4 (61.0-143.6)	88.6±5.1 (47.5-157.3)	91.9±4.5 (45.2-138.6)	93.3±4.0 (57.4-144.1)				
Гетеротрофные флагелляты ($V_{\text{гнф}}$) Инфузории ($V_{\text{ин}}$)	1.2-19.1 11.4±2.3 (0.3-48.9)	3.1±0.5 (0.4-9.9) (0.2-23.0)	6.4±1.0 (1.2-17.7) (0.3-21.6)	8.2±1.5 (0.4-28.9) (0-25.8)	10.9±1.5 (2.3-35.7) (0-60.1)	11.8±2.1 (0.4-40.0) (0-134.4)	9.8±1.5 (2.9-31.8) (0.9-41.5)	8.7±1.7 (1.0-32.6) (0.3-60.6)				
Нехищный метазоопланктон	20.6±2.4 (2.7-85.2)	68.9±9.5 (1.0-460.5)	52.8±8.2 (0.9-280.3)	52.6±5.9 (1.4-249.1)	50.4±5.9 (0.2-279.0)	47.6±6.7 (0.6-265.2)	36.3±3.6 (1.0-151.8)	51.4±5.4 (5.2-188.8)				
Всезядный метазоопланктон	4.3±0.9 (0.1-41.9)	6.3±1.0 (0.5-31.9)	6.0±1.0 (0.7-42.2)	3.7±0.7 (0.3-31.5)	4.2±0.6 (0.1-22.7)	3.7±0.6 (0.1-29.0)	3.8±0.5 (0.2-17.3)	3.0±0.4 (0.1-14.7)				
Хищный метазоопланктон	6.6±1.1 (0.1-56.2)	13.8±1.8 (0.5-81.5)	12.0±1.8 (1.1-57.1)	8.9±1.5 (0.5-88.6)	8.0±1.8 (0.1-90.2)	8.6±1.2 (0.7-73.2)	10.0±1.4 (0.2-39.6)	9.0±1.5 (0.3-52.7)				
Метазоопланктон сумма ($V_{\text{мз}}$)	31.5±3.6 (2.9-143.7)	89.0±10.7 (2.0-513.6)	70.8±9.4 (3.4-294.1)	65.2±6.9 (2.5-287.3)	62.6±6.9 (0.4-294.5)	59.9±7.5 (1.5-282.7)	50.1±4.3 (7.1-152.5)	63.4±6.4 (6.6-256.1)				
Планктонное сообщество ($V_{\text{плс}}$)	345.8±29.0 (135-683)	617.8±55.6 (177-1396)	440.1±43.6 (108-1009)	486.8±43.0 (117-1109)	539.7±39.0 (272-1086)	610.5±61.1 (105-1548)	582.4±58.1 (168-1329)	589.4±52.4 (160-1335)				
Микробное сообщество ($V_{\text{мс}}$)	89.7±8.8 (45.4-196.5)	87.6±3.8 (53.0-124.7)	88.7±4.9 (53.0-137.6)	96.6±5.6 (45.0-161.8)	110.7±5.7 (74.3-170.9)	128.4±15.1 (49.5-331.7)	111.6±7.1 (70.6-211.9)	111.8±6.8 (62.5-200.0)				
$V_{\text{мс}}/V_{\text{плс}}$, %	25.9±2.1 (11.2-49.3)	14.2±1.7 (5.7-29.6)	20.2±1.7 (11.8-53.0)	19.8±1.2 (12.9-38.4)	20.5±1.1 (11.9-30.6)	21.0±1.7 (12.9-47.0)	19.2±1.7 (9.0-47.1)	19.0±1.6 (9.7-39.1)				
$V_{\text{пп}}/(V_{\text{пп}}+V_{\text{мз}})$, %	36.7±3.9 (6.4-81.7)	9.7±3.8 (2.8-57.2)	15.6±2.6 (1.0-50.3)	16.7±5.8 (1.0-86.2)	22.6±7.0 (3.3-97.8)	39.9±2.1 (0.8-90.9)	28.2±5.8 (6.6-87.7)	22.6±5.5 (4.0-89.0)				
N/A	0.54	0.40	0.57	0.50	0.47	0.44	0.38	0.42				

* — над чертой средняя величина ± ошибка, под чертой минимальная и максимальна величины.

Как результат, с повышением продуктивности водохранилища отмечалось увеличение абсолютных значений биомассы микробного сообщества, но при этом снижалась его доля в $V_{\text{ПС}}$. Во все годы исследований основным компонентом планктонного сообщества был фитопланктон (64–72% $V_{\text{ПС}}$). Доля бактериопланктона (13–21% $V_{\text{ПС}}$) за исключением 1988 г., превышала таковую многоклеточного зоопланктона (9–16% $V_{\text{ПС}}$). Вклад простейших в формирование $V_{\text{ПС}}$ составил 1.4–6.5%, а их доля в суммарной биомассе планктонных животных изменялась от 10 до 40% (табл. 4.28).

Исследования структуры планктонных сообществ водоемов разного трофического типа, учитывающие все основные компоненты планктона, немногочисленны и проводились в основном на озерах. Их анализ показывает, что вклад $V_{\text{МС}}$ в $V_{\text{ПС}}$ колеблется от 4 до 90% (Казанцева, 2003; Копылов и др., 2006–2008; Christoffersen et al, 1990; Sommaruga, 1995; Straile, 1998; Straskrabova, 2000; Auer et al., 2004). Как правило, наибольшие значения отношения $V_{\text{МС}}/V_{\text{ПС}}$ регистрируются в олиготрофных озерах, наименьшие — в гипертрофных. В пелагиали Рыбинского водохранилища в среднем за вегетационный сезон относительное значение микробной «петли» в формировании биомассы планктонного сообщества в 1977 г. было близко к таковому в мезотрофных озерах, а в 1988 и 1990–1995 гг. соответствовало наблюдаемому в эвтрофных водоемах (Казанцева, 2003; Копылов и др., 2007, 2008; Christoffersen et al, 1990; Sommaruga, 1995; Straile, 1998; Straskrabova, 2000; Auer et al., 2004).

В Рыбинском водохранилище соотношение биомассы всех гетеротрофных (Н) и автотрофных (А) организмов (индекс Н/А) составляет 0.4–0.6, что указывает на близкий к эвтрофному трофический статус водоема (Del Giorgio, Gasol, 1995).

Во все периоды вегетационного сезона основным компонентом планктонного сообщества водохранилища был фитопланктон (55–75% $V_{\text{ПС}}$), биомасса которого достигала максимального значения во второй половине лета (табл. 4.29). За исключением фазы «чистой воды» (Лето 1) гетеротрофный бактериопланктон по величине биомассы (14–17% $V_{\text{ПС}}$) был вторым, после фитопланктона, компонентом планктонного сообщества. Вклад простейших в $V_{\text{ПС}}$ в разные фазы развития планктона су-

щественно различался и снижался от 8.4% весной до 1.3% осенью. Весной биомасса протопланктона в 1.6 раза превышала таковую многоклеточного зоопланктона, летом и осенью количество гетеротрофных флагаелл и инфузорий было меньше, чем метазоопланктона (табл. 4.29).

Таблица 4.29. Сезонные изменения биомассы (мг С/м^3) основных компонентов планктонного сообщества в центральной части Рыбинского водохранилища в 1990–1995 гг. (среднее за 6 лет)

Компоненты	Весна	Лето 1	Лето 2	Осень
Фитопланктон	373.1±36.1	250.4±16.3	526.2±46.2	322.6±29.4
< 2 мкм	7.8±0.6	7.5±0.5	13.7±1.4	12.9±1.2
2–25 мкм	295.1±27.7	28.6±2.0	59.5±6.5	191.3±18.9
> 25 мкм	70.2	214.3	453.0	118.4
Бактериопланктон	92.6±4.2	79.3±2.9	100.0±3.3	77.9±2.6
одиночный	86.8±3.9	73.9±2.5	92.6±2.7	68.7±2.3
агрегированный	5.8±0.3	5.4±0.4	7.4±0.6	9.2±0.3
Вирусы	2.7±0.2	3.2±0.4	3.8±0.4	2.4±0.3
Гетеротрофные флагаеллы	17.2±1.5	6.4±0.6	10.8±0.8	2.8±0.3
Инфузории	28.1±6.4	7.1±1.9	6.2±1.0	3.0±0.7
Нехищный метазоопланктон	18.1±3.5	87.2±7.3	40.7±2.6	41.3±2.9
Кладоцеры	11.2±2.9	73.8±6.9	26.8±2.3	36.1±2.8
Копеподы	3.1±0.7	6.4±0.7	10.2±0.7	4.2±0.4
Коловратки	3.8±0.6	7.0±1.1	3.7±0.4	0.9±0.1
Всеядный метазоопланктон	3.6±0.9	5.4±0.6	5.6±0.4	1.2±0.1
Копеподы	3.1±0.9	4.0±0.5	5.3±0.4	1.2±0.1
Коловратки	0.5±0.2	1.4±0.3	0.3±0.1	0.02±0.01
Хищный метазоопланктон	6.8±1.3	15.2±1.5	12.7±1.2	1.7±0.2
Кладоцеры	0.1±0.05	4.2±1.0	4.9±0.9	0.2±0.1
Копеподы	6.7±1.2	11.0±1.2	7.8±0.6	1.5±0.1
Весь метазоопланктон ($V_{\text{МЗ}}$)	28.5±5.3	107.8±7.9	59.0±3.4	44.1±2.9
$V_{\text{ПС}}$	542.2±45.0	454.2±21.3	706.0±42.2	452.8±33.8
$V_{\text{МС}}$	140.6	96.0	120.8	86.1
$V_{\text{МС}}/V_{\text{ПС}}$, %	25.9	21.1	17.1	19.0
$V_{\text{ПР}}/(V_{\text{ПР}}+V_{\text{МЗ}})$, %	61.4	11.1	22.4	11.6
n	66	95	125	103

Абсолютная величина биомассы микробного сообщества была наибольшей в период летнего максимума развития фитопланктона (Лето 2), тогда как относительный вклад B_{MC} в $B_{ПС}$ — весной (табл. 4.29). За шесть лет исследований (1990–1995 гг.), осредненная за вегетационный период, величина биомассы планктонного сообщества составила 544.5 мг С/м^3 , которую на 68.2% представлял фитопланктон, на 16.1% — бактериопланктон, на 3.7% — простейшие, на 0.6% — вириопланктон, на 11.4% — многоклеточный зоопланктон.

Скорость продуцирования органического вещества фитопланктоном существенно варьировала в течение вегетационного сезона (табл. 4.30).

Таблица 4.30. Сезонные изменения элементов суточного энергетического баланса (кал/м²) в Рыбинском водохранилище в 1990–1995 гг. (среднее по 6-ти станциям за 6 лет)

Трофическая группа	P	R	F	C	Выедание
Весна (средняя глубина на станциях 10.1 ± 0.3)					
Фитопланктон	5534	1537	0	7071	2858
Бактериопланктон	2424	5656	0	8080	2463
Вирусы-бактериофаги	30	-	505	535	-
Гетеротрофные флагел- ляты	475	475	407	1357	160
Инфузории	1262	1262	1082	3606	178
Нехищные коловратки	71	106	146	323	21
Нехищные клadoцеры	111	166	228	505	39
Нехищные копеподы	30	45	61	136	10
Всеядные коловратки	10	15	21	36	-
Всеядные копеподы	10	15	37	62	-
Хищные клadoцеры	<1	<1	<1	<1	-
Хищные копеподы	16	24	60	100	-
Лето 1 (средняя глубина на станциях 10.0 ± 0.2 м)					
Фитопланктон	7238	2011	0	9249	1843
Бактериопланктон	2991	6779	0	9970	3270
Вирусы-бактериофаги	20	-	450	470	-
Гетеротрофные флагел- ляты	250	250	220	720	212
Инфузории	480	480	411	1371	407
Нехищные коловратки	210	315	429	954	95
Нехищные клadoцеры	1180	1770	2414	5364	351
Нехищные копеподы	100	150	204	454	31
Всеядные коловратки	30	45	32	107	-

Таблица 4.30. (продолжение)

Трофическая группа	P	R	F	C	Выедание
Всеядные копеподы	20	30	75	125	-
Хищные клadoцеры	38	57	24	119	-
Хищные копеподы	40	70	160	270	-
Лето 2 (средняя глубина на станциях 9.3 ± 0.3 м)					
Фитопланктон	13350	3708	0	17058	1632
Бактериопланктон	5923	13820	0	19743	2988
Вирусы-бактериофаги	47	-	660	707	-
Гетеротрофные флагел- ляты	456	456	390	1302	159
Инфузории	391	391	335	1117	153
Нехищные коловратки	102	153	209	464	47
Нехищные клadoцеры	400	600	818	1818	212
Нехищные копеподы	93	140	190	423	81
Всеядные коловратки	9	14	9	32	-
Всеядные копеподы	28	42	105	175	-
Хищные клadoцеры	40	60	25	125	-
Хищные копеподы	28	42	105	175	-
Осень (средняя глубина на станциях 8.4 ± 0.2 м)					
Фитопланктон	1772	492	0	2264	1201
Бактериопланктон	2018	4709	0	6727	1078
Вирусы-бактериофаги	34	-	495	529	-
Гетеротрофные флагел- ляты	126	126	101	353	11
Инфузории	160	160	137	457	18
Нехищные коловратки	17	26	34	77	10
Нехищные клadoцеры	294	441	601	1336	17
Нехищные копеподы	34	51	69	154	2
Всеядные коловратки	<1	<1	<1	<1	-
Всеядные копеподы	3	5	11	19	-
Хищные клadoцеры	<1	<1	<1	<1	-
Хищные копеподы	3	5	11	19	-

Примечание. Здесь и в табл. 4.31 прочерки означают, что данный параметр не рассчитывали.

Минимальные ее значения регистрировали осенью, максимальные — во второй половине лета (Лето 2). Количество фитопланктона, непосредственно потребляемое планктонными гидробионтами, также значительно варьировало (табл. 4.30 и 4.31): достигало максимума (81% $P_{ФП}$) осенью и было минимальным в период массового развития цианобактерий (15% $P_{ФП}$). Наиболее активными потребителями цианобактерий и водорослей оказа-

лись инфузории и кладоцеры (табл. 4.31). Участие гетеротрофных флагеллят и инфузорий в выедание пико- и нанофитопланктона было велико весной (51% $P_{ФП}$) и осенью (23% $P_{ФП}$), и существенно снижалось летом (5.5–7.0% $P_{ФП}$).

В течение вегетационного сезона наиболее высокая продукция бактериопланктона наблюдалась во вторую половину лета (Лето 2) (табл. 4.30), в другие периоды скорость продуцирования бактериальной массы была ниже в 2.0–2.9 раза. Наиболее интенсивное (более 100%) потребление P_B зарегистрировано в первую половину вегетационного сезона (табл. 4.30, 4.32). При этом весной основными потребителями бактерий были гетеротрофные флагеллаты (51% P_B), а в период «чистой воды» (Лето 1) — кладоцеры (45% P_B). Во второй половине вегетационного сезона выедание бактериальной продукции снизилось вдвое. В период «цветения» воды цианобактериями (Лето 2) наиболее активными консументами бактериопланктона оказались гетеротрофные нанофлагеллаты (19% P_B). Осенью элиминация бактериопланктона в основном (26% P_B) происходила в результате вирусного лизиса (табл. 4.32).

Таким образом, в трофическую сеть водохранилища в разные периоды вегетационного сезона планктонными беспозвоночными вовлекалось значительное количество биомассы бактериопланктона. Летом оно превышало биомассу потребленных водорослей и цианобактерий в 1.8 раза, тогда как весной и осенью было ниже в 1.1–1.2 раза.

Продукция гетеротрофных флагеллят была высокой весной и во второй половине лета (табл. 4.30). В начале вегетационного сезона основными потребителями бесцветных жгутиконосцев были инфузории, в другое время — кладоцеры (табл. 4.33). В течение вегетационного сезона потребление суточной продукции гетеротрофных нанофлагеллят изменялось от 85% (Лето-1) до 9% (Осень).

Продукция инфузорий в начале вегетационного сезона существенно превышала таковую других планктонных животных, летом и осенью она была ниже в 2.6–7.9 раз (табл. 4.30). Весной основными их потребителями были хищные копеподы, в остальные периоды — мирные кладоцеры (табл. 4.34). В течение сезона метазоопланктон потреблял от 85% (Лето-1) до 11% (Осень) суточной продукции инфузорий.

Таблица 4.31. Выедание фитопланктона (G , мг $C/(м^2 \times \text{сут})$) разными группами животных (P — первичная продукция фитопланктона, мг $C/(м^2 \times \text{сут})$), G/P (%) — доля потребляемой продукции фитопланктона

Группа	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	G	$G/P, \%$	G	$G/P, \%$	G	$G/P, \%$	G	$G/P, \%$
Гетеротрофные нанофлагеллаты	11.0	2.4	7.0	1.2	16.7	1.5	5.9	4.0
Инфузории	223.6	48.5	35.1	5.8	44.6	4.0	28.6	19.4
Нехищные:								
Коловратки	16.5	3.6	21.5	3.6	17.6	1.6	4.1	2.8
Копеподы	7.1	1.5	8.7	1.4	13.9	1.2	8.2	5.5
Кладоцеры	25.4	5.5	103.4	17.1	60.2	5.4	72.5	49.1
Всеядные:								
Коловратки	0.4	0.1	5.3	0.9	2.8	0.3	< 0.1	< 0.1
Копеподы	1.8	0.6	3.3	0.5	7.4	0.7	0.8	0.5
Суммарное потребление	285.8	62.2	184.3	30.5	163.2	14.7	120.1	81.3

Таблица 4.32. Потребление бактериопланктона (G, мг C/(м²·сут)) разными группами организмов (P — продукция бактериопланктона, мг C/(м²·сут), G/P (%) — доля потребляемой продукции бактериопланктона)

Группа	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	G	G/P, %	G	G/P, %	G	G/P, %	G	G/P, %
Вирусы	53.5	22.1	47.0	15.7	70.7	11.9	52.9	26.2
Гетеротрофные флагеллаты	123.2	50.8	65.0	21.7	113.5	19.2	29.4	14.6
Инфузории	57.0	23.5	45.5	15.2	35.8	6.0	6.4	3.2
Нехищные:								
Коловратки	4.1	1.7	22.9	7.6	11.5	1.9	0.9	0.4
Копеподы	1.8	0.7	11.3	3.8	18.1	3.1	1.8	0.9
Кладоцеры	6.5	2.7	134.5	45.0	48.2	8.1	16.2	8.0
Всеядные копепоиды	0.2	0.1	0.8	0.3	1.0	0.2	0.2	0.1
Сумма	246.3	101.6	327.0	109.3	298.8	50.4	107.8	53.4

Таблица 4.33. Потребление гетеротрофных флагеллат (G, мг C/(м²·сут)) разными группами животных (P — продукция гетеротрофных флагеллат, мг C/(м²·сут))

Группа	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	G	G/P, %	G	G/P, %	G	G/P, %	G	G/P, %
Инфузории	11.9	25.1	4.1	16.4	4.4	9.7	0.1	0.8
Нехищные:								
Коловратки	0.8	1.7	2.1	8.4	1.4	3.1	0.1	0.8
Копеподы	0.4	0.8	1.0	4.0	2.2	4.8	0.1	0.8
Кладоцеры	1.3	2.7	11.8	47.2	5.8	12.7	0.7	5.5
Всеядные:								
Копеподы	0.6	1.3	0.8	3.2	1.4	3.1	0.1	0.8
Коловратки	1.0	2.1	1.4	5.6	0.7	1.5	< 0.1	< 0.1
Сумма	16.0	33.7	21.2	84.8	15.9	34.9	1.1	8.7

Таблица 4.34. Потребление инфузорий (G, мг C/(м²·сут)) разными группами животных (P — продукция инфузорий, мг C/(м²·сут))

Группа	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	G	G/P, %	G	G/P, %	G	G/P, %	G	G/P, %
Нехищные:								
Коловратки	2.8	2.2	4.6	9.6	1.6	4.1	0.1	0.6
Копеподы	1.2	1.0	2.3	4.8	2.5	6.4	0.2	1.3
Кладоцеры	4.4	3.5	27.3	56.9	6.7	17.1	1.3	8.1
Всеядные:								
Копеподы	1.9	1.5	1.7	3.5	1.6	4.1	0.1	0.6
Коловратки	3.1	2.4	3.2	6.7	0.7	1.8	< 0.1	< 0.1
Хищные:								
Кладоцеры	0.2	0.2	0.6	1.2	1.1	2.8	< 0.1	< 0.1
Копеподы	4.2	3.3	1.0	2.1	1.1	2.8	0.1	0.6
Сумма	17.8	14.1	40.7	84.8	15.3	39.1	1.8	11.2

Относительное участие разных компонентов планктона в общей деструкции органического вещества выражалось следующими величинами: бактерии — 68%, фитопланктон — 17%, метазопланктон — 8% и простейшие — 7%. За вегетационный период в пищевую сеть пелагиали Рыбинского водохранилища поступало 437.5 ккал/м² (G_Б) или 68% продукции бактериопланктона (табл. 4.35), остальная ее часть элиминировалась, по-

видимому, в результате потребления миксотрофными флаголлями и естественной гибели. Доли простейших, многоклеточного зоопланктона, вирусов в G_b , составили соответственно 49, 27 и 24%.

Таблица 4.35. Элементы энергетического баланса вещества (ккал/м²) в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища за вегетационный сезон (181 суток) в 1990–1995 гг. (среднее за 6 лет)

Трофическая группа	P	R	F	C	Выедание
Фитопланктон	1105.2	368.4	221.0	1694.6	332.4
Бактериопланктон	638.5	1489.9	0	2128.5	437.5
Вирусы	6.2	-	97.8	104.1	-
Гетеротрофные флаголльи	60.3	60.3	51.6	172.2	23.6
Инфузории	98.5	98.5	84.4	281.4	31.1
Нехищные:					
Коловратки	16.9	25.3	34.6	76.8	6.9
Кладоцеры	82.8	124.1	169.3	376.2	26.8
Копеподы	11.7	17.5	35.5	53.0	6.2
Всеядные коловратки	2.0	3.0	4.0	9.0	-
Всеядные копеподы	2.9	4.4	10.8	18.1	-
Хищные кладоцеры	3.6	5.4	2.2	11.2	-
Хищные копеподы	3.8	5.7	14.3	23.8	-

За вегетационный период животные использовали в пищу только 30% первичной продукции фитопланктона. Относительно низкое потребление $R_{фл}$ планктонными животными объясняется преобладанием в пелагиали водохранилища «некормовых» крупных цианобактерий из родов *Microcystis*, *Aphanisomenon* и *Anabaena*, образующих крупные ценобии и комки, которые могут быть потреблены зоопланктерами лишь в виде обрывков нитей или мелких комочков. Ранее Ю.И. Сорокин (Sorokin, 1972) по материалам, полученным в 1964–1967 гг., рассчитал, что в Рыбинском водохранилище в пищу животным идет всего 25% органического вещества фитопланктона. В других водоемах, где также наблюдается массовое развитие цианобактерий, выедание беспозвоночными планктонных водорослей и цианобактерий составляет 13–54% продуцируемой фитопланктоном биомассы (Приймаченко и др., 1978; Казанцева, 2003; Stone et al., 1993).

В Рыбинском водохранилище наряду с кладоцерами активными потребителями фитопланктона служат инфузории. Вероятно, элиминация продукции фитопланктона в летний период должна быть выше вследствие смертности цианобактерий в результате лизиса вирусами-цианофагами. Электронно-микроскопические исследования фитопланктона Рыбинского водохранилища выявили существенную зараженность вирусами цианобактерий из родов *Synechococcus*, *Synechocystis* и *Microcystis*.

В питании гидробионтов водохранилища чрезвычайно велика роль бактерий, об этом свидетельствует высокое потребление бактериальной продукции, особенно в начале вегетационного сезона. Основными потребителями бактерий служат гетеротрофные флаголльи, кладоцеры, инфузории и вирусы-бактериофаги. Подобный высокий уровень выедания бактерий, достигающий 100% их суточной продукции, отмечен для ряда других водных экосистем (Christoffersen et al., 1990; Sommaruga, 1995; Comerma et al., 2003; Chrost, Siuda, 2006). В тоже время, количественный анализ потоков углерода в трофической сети водохранилища показал, что значительное количество продукции микробного сообщества не поступает в линейную трофическую цепь, конечным звеном которой являются рыбы, а остается внутри микробного сообщества.

Полученные результаты свидетельствуют об исключительно важной роли микробной петли в структурно-функциональной организации планктонного сообщества Рыбинского водохранилища. Если сопоставить энергосодержание различных компонентов планктона, то на первом месте оказываются фито- и бактериопланктон, затем следуют кладоцеры и простейшие.

При этом средняя за вегетационный сезон биомасса одноклеточных гетеротрофных микроорганизмов (бактерии, флаголльи, инфузории) в водной толще водохранилища, как правило, преобладает над таковой многоклеточного зоопланктона и составляет 50–74% общей биомассы планктонных гетеротрофных организмов. Средняя за вегетационный период биомасса простейших, оказалась ниже таковой метазоопланктона, но их продукция, напротив, превышала продукцию ракообразных и коловраток.

Для оценки эффективности передачи энергии бактериопланктона и фитопланктона с одного трофического уровня на следующий мы воспользовались коэффициентом трансформации энергии (CET), который представляет отношение продукции, созданной звеном-потребителем s (P_s) за счет потребления источника k , к продукции самого источника (P_k) (Казанцева, 2003):

$$CET(s,k) = P_s(k)/P_k,$$

Предполагают, что распределение продукции трофической группы по источникам энергии соответствует спектру ее рациона. Значение коэффициента трансформации энергии, созданной бактериопланктоном, для простейших было более чем в 2 раза выше такового для многоклеточного нехищного зоопланктона (табл. 4.36).

Таблица 4.36. Значения коэффициентов трансформации энергии ($CET(s,k) = P_{s(k)}/P_k$) бактериопланктона и фитопланктона в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища (среднее за сезон (181 сут) для 6 станций в 1990–1995 гг.)

Трофическая группа	Номер трофической группы	$P_{s(k)}/P_k$	$CET(s,k)$
Бактериопланктон	1		
Простейшие	2	$P_{2(1)}/P_1$	0.118
Нехищный метазоопланктон	3	$P_{3(1)}/P_1$	0.048
Нехищный зоопланктон	4	$P_{4(1)}/P_1$	0.159
Фитопланктон	1		
Простейшие	2	$P_{2(1)}/P_1$	0.052
Нехищный метазоопланктон	3	$P_{3(1)}/P_1$	0.037
Нехищный зоопланктон	4	$P_{4(1)}/P_1$	0.086

При расчете CET для последнего учитывали, что часть потребленного и усвоенного ракообразными и коловратками органического вещества простейших была создана гетеротрофными флагеллятами и инфузориями за счет энергии гетеротрофных бактерий. В итоге, весь мирный зоопланктон (простейшие, ракообразные, коловратки) в процессе прямого потребления перевел в свою продукцию 16% продукции бактериопланктона.

Анализ полученных данных показал, что лишь около 9% энергии, созданной фитопланктоном, аккумулировалось в органическом веществе всего нехищного зоопланктона (табл. 4.36). Причем значение коэффициента трансформации энергии рассчитанное для простейших оказалось выше такового рассчитанного для многоклеточного нехищного зоопланктона. Внутри сообщества зоопланктона эффективность трансформации энергии составила ~5%. В расчетах данного коэффициента не учитывали продукцию гетеротрофных флагеллят. Следовательно, степень преобразования продукции бактериопланктона в продукцию нехищного зоопланктона заметно выше такой при использовании последним продукции фитопланктона.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище микробное сообщество вносит большой вклад в формирование общей биомассы планктона и играет значительную роль в трансформации вещества и энергии от автотрофных организмов к многоклеточному зоопланктону. Через бактериопланктон в трофическую сеть пелагиали водохранилища, наряду с первичной продукцией фитопланктона вовлекается также органическое вещество из других источников (продукция макрофитов, фитобентоса, перифитона и аллохтонное органическое вещество). Гетеротрофные бактерии являются исключительно важным источником пищи простейших и многоклеточных тонких фильтраторов, составляя значительную долю их рациона. Большое количество органического вещества бактерий поступает к метазоопланктону через потребленных им гетеротрофных флагеллят и инфузорий. В то же время, существенная часть продукции бактерий и простейших оказывается недоступной для организмов верхних трофических уровней, а остается в трофической сети планктонного микробного сообщества и циркулирует в потоках энергии внутри микробной (органическое вещество (ОВ) → бактерии → простейшие → ОВ) и вирусной «петли» (ОВ → бактерии → вирусы → ОВ).

ГЛАВА 5. Планктонные микробные сообщества в других морских и пресноводных экосистемах (литературные сведения)

Одна из самых первых работ по изучению роли бактерий и простейших в морских планктонных сообществах принадлежит Петеру Вилльямсу (Williams, 1981). Исследования проводились во фьордах (British Columbia, Canada). По его данным доля микробной «петли» в общей биомассе (в единицах сухого вещества) планктона составила 6.3% (табл. 5.1). Однако если пересчитать биомассе на единицы углерода, то в этих морских водах микроорганизмы занимают значительно большую долю (Pomeroy, Williams et al., 2007). Кроме того, П. Вилльямс (Williams, 1981) показал, что хотя биомасса бактерий была меньше, чем таковая фитопланктона и зоопланктона, но если сравнить площадь живой поверхности разных категорий организмов, то здесь доминируют бактерии. Эти мелкие, но многочисленные микроорганизмы с большой площадью поверхности имеют наибольшую возможность взаимодействовать с химическими субстратами в морской воде.

Таблица 5.1. Сравнение биомасс и площади живой поверхности различных групп планктона в экспериментальных мезокосмах (по: Williams, 1981)

Группа планктона	Биомасса, мкг сухо- го веса/л, (% общей биомассы)	Площадь поверхно- сти, см ² /л, (% об- щей площади)
Бактериопланктон	26 (4.6%)	24.6 (69%)
Простейшие	9.2 (1.7%)	0.3 (0.7%)
Фитопланктон	310 (56%)	10.7 (30%)
Зоопланктон	206 (37%)	0.3 (0.9%)
Общая	551	35.9

В олиготрофных водах южной части Бискайского залива (глубина 180 м) значения биомасс микробного сообщества до (1262 мг С/м² или 7.0 мг С/м³) и после (1101 мг С/м² или 6.1 мг С/м³) прибрежного апвеллинга отличались незначительно (González et al., 2003). В тоже время, отношение биомассы фитопланктона к биомассе микробного сообщества после апвеллинга

было существенно выше — соответственно 0.9 и 1.7. Вклад гетеротрофных микроорганизмов в суммарное дыхание планктона составлял 70% (González et al., 2003).

Пути передачи продукции пикопланктона к макрозоопланктону исследовал Дж. МакМанус (McManus, 1991) с использованием модели, основанной на данных, полученных при изучении планктонных сообществ в умеренных морских прибрежных водах. Простейшие были представлены тремя компонентами: нанофлагелляты, наноцилиаты и микрозоопланктон (более крупные цилиаты и гетеротрофные динофлагелляты). Согласно этой модели пикоавтотрофы производили 40% чистой первичной продукции, а пикогетеротрофы утилизировали 51.4% первичной продукции в виде растворенных органических веществ. Приблизительно 32% и 14% продукции пикоавтотрофов и пикогетеротрофов, соответственно, через простейших, достигали макрозоопланктона. В итоге, в рационе макрозоопланктона 23.2% органического углерода принадлежало наноцилиатам и 38.0% микропланктонным простейшим. Таким образом, в условиях относительно низкой продукции фитопланктона размером более 2 мкм, простейшие являлись важным передаточным звеном между продукцией пикопланктона и более высокими трофическими уровнями (McManus, 1991).

Детальные исследования структуры планктонного сообщества и динамики углерода были проведены в прибрежных водах северного побережья Чили, испытывающего влияние апвеллинга (Vagas, Gonzalez, 2004). В этом районе биомасса микробного сообщества (бактерии, гетеротрофные нанофлагелляты, инфузории и гетеротрофные динофлагелляты) в слое 0–25 м колебалась в пределах 177–3710 мг С/м², что составляло 8.8–41.0% суммарной биомассы планктона. В составе протозоопланктона, как правило, доминировали гетеротрофные нанофлагелляты, составлявшие 30–91% общей биомассы. Простейшие потребляли значительную часть первичной продукции планктона (в разные сезоны от 26 до 45% суточной продукции), что было значительно больше, чем потреблял мелкий метазоопланктон (1–6% суточной продукции).

Высокие величины выедания фитопланктона простейшими были зарегистрированы также в прибрежных водах Балтийского

моря (23% суточной первичной продукции, Uitto et al., 1997) и заливе Св. Лаврентия (от 40 до 100% суточной первичной продукции, Tamigneaux et al., 1997). В тоже время простейшие использовали в пищу от 57 до 105% суточной продукции бактериопланктона. В свою очередь инфузории, мелкие копеподы и аппендикулярии потребляли 12.4–22.4% суточной продукции гетеротрофных нанофлагеллят, мелкие копеподы и аппендикулярии использовали в пищу 3–46% суточной продукции инфузорий и 1–13% суточной продукции гетеротрофных динофлагеллят. Полученные результаты свидетельствуют, что микробная «петля» является важным звеном в потоках углерода в прибрежных апвеллинговых экосистемах.

В прибрежных водах западного побережья Гренландии (Бухта Disko) в августе 1998 г. биомасса микробного сообщества (бактерии, гетеротрофные нанофлагелляты и нанодинофлагелляты, инфузории и крупные динофлагелляты), в среднем для верхнего 50-м слоя изменялась в пределах 15.9–35.6 мг С/м³, что составляло 38.9–42.6% общей биомассы планктона (Møller, Nielsen, 2000). Биомасса протозоопланктона, основными компонентами которого были инфузории и крупные динофлагелляты, оказалась сопоставимой с биомассой метазоопланктона.

В морских водах у побережья Бельгии в период весеннего «цветения» воды колониальной водорослью *Phaeocystis*, биомасса микробной «петли» (бактерии, гетеротрофные флагаелляты, инфузории и динофлагелляты), в среднем для верхнего 20-м слоя воды, составляла 63.7 мг С/м³ или 20.5% общей биомассы планктона (Rousseau et al., 2000). Биомасса простейших была сопоставима с таковой мезозоопланктона. За период исследования простейшие потребляли 83% продукции бактериопланктона и около 10% первичной продукции фитопланктона. Доля организмов микропланктонных простейших в рационе мезозоопланктона оказалась равной 26%, что составляло 37% общей продукции микробной пищевой сети. Авторы оценили трофическую эффективность линейной и микробной пищевых сетей, которая определялась как отношение потребления мезозоопланктоном данного пищевого источника к продукции последнего. Поскольку колонии *Phaeocystis* не использовались в пищу мезозоопланктоном, то трофическая эффективность линейной

пищевой цепи с учетом общей первичной продукции составила только 5.6%. Трофическая эффективность микробной пищевой сети рассчитывалась как отношение между количеством потребленного микрзоопланктона и поступающими в микробную цепь пищевыми ресурсами. Рассчитанная трофическая эффективность (1.5%) предполагает, что трансформация углерода к мезозоопланктону через микрзоопланктон была незначительной.

В эпипелагиали (0–200 м) субтропической зоны северной части Атлантического океана доли фитопланктона, бактериопланктона, простейших и мезозоопланктона в общей биомассе планктонного сообщества (2675 мг С/м²) составили 52.0, 15.8, 15.3 и 16.9%, соответственно (Maranon et al., 2007). Вклад В_{МС} в В_{ПС} оказался равным 31.1%. В исследованном районе биомасса фитопланктона была на 46% представлена фототрофным пикопланктоном. По расчетам авторов, простейшие потребляли около 90% первичной продукции фитопланктона.

Б.Г. Александров и Ф.В. Курилов (2002) количественно оценили вклад пелагических организмов в трансформацию органического вещества в прибрежной зоне Черного моря (Одесский залив). Согласно результатам этих наблюдений, на долю пелагических организмов приходилась большая часть (75.5%) общего взвешенного вещества. Вклад отдельных компонентов по энергетическому эквиваленту веса был распределен следующим образом: бактериопланктон — 72.7, нанопланктон — 1.57, остальные микрофиты — 0.89, беспозвоночные — 0.33% (соответственно инфузории — 0.15 и мезозоопланктон — 0.18%). Гетеротрофные флагаелляты в этих исследованиях не учитывались. Многоклеточные и простейшие (инфузории) потребляли до 8% чистой первичной продукции и около 1.3% бактериальной продукции. Крайне низкие значения потребления продукции бактериопланктона свидетельствуют, что на этом участке Черного моря бактерии являются скорее минерализующими агентами, нежели пищевым ресурсом (Александров, Курилов, 2002).

Изучению пелагических микробных сообществ мезо- (глубины от 200 до 1000 м) и батипелагиали (глубины от 1000 до 4000 м) уделяется особое внимание (Aristegui et al., 2009). Эта пелагическая сфера, часто именуемая в зарубежной литературе

как «темный океан» (dark ocean), является наибольшей средой обитания в биосфере, состоящей из 1.3×10^{18} м³ воды. Она характеризуется отсутствием света, достаточного для фотосинтеза, хотя слабый свет достигает глубин около 1000 м. Эта сфера заметно отличается от эпипелагиали океана высоким давлением, низкой температурой и высоким содержанием неорганических веществ. «Темный океан» является наибольшим резервуаром «активного» органического углерода в биосфере, преимущественно в форме растворенного органического вещества (POB) (Hansell, Carlson, 1998). Большая часть глубоководного океанического POB является продуктом биологических процессов в верхних слоях океана. Органический углерод может поступать в глубинные слои воды в результате вертикального потока оседающих частиц, активного транспорта мигрирующим планктоном, вертикального передвижения водных масс. Исследования последних двух десятилетий свидетельствуют, что трофическая сеть мезопелагиали мирового океана включает разнообразных бактерий и архей (Karner et al., 2001; Lopez-Garsia et al., 2001; Kirchman et al., 2007) и разнообразные вирусы, простейшие, зоопланктон (Koppelman, Weikert, 1992; Countway et al., 2007; Fukuda et al., 2007). Однако количественных исследований структуры и функционирования микробной «петли» в глубинных океанических водах очень мало.

В северо-западной части Средиземного моря в слое 100–1000 м численность и биомасса разных компонентов микробной «петли» колебались в значительных пределах: $(3.1–3.4) \times 10^7$ кл/л и 0.5–50.4 мг С/м³ у бактерий, $(1.2–1.8) \times 10^5$ кл/л и 0.01–0.6 мг С/м³ у гетеротрофных флагеллят и 1.6–376 кл/л и 0.004–1.2 мг С/м³ у инфузорий, соответственно (Tanaka, Rassoulzadegan, 2002). В этом районе интегральная суммарная биомасса микробного сообщества для слоя 110–1000 м составляла 148.4 mmol С/м² (1.78 г С/м²) и была на 87.6% представлена гетеротрофным бактериопланктоном, на 4.5% — гетеротрофными флагеллятами и на 7.9% инфузориями (Tanaka et al., 2005). Модельный анализ потоков углерода в планктонном сообществе мезопелагиали Средиземного моря выявил, что продукция гетеротрофного бактериопланктона почти в равной степени потреблялась гетеротрофными флагеллятами (40–48% Р_Б) и лизировалась вируса-

ми (52–62% Р_В). Инфузории и метазоопланктон выедали бактерий в гораздо меньшей степени: 0.36–0.43 и 0.039–0.0046% продукции бактериопланктона, соответственно (Tanaka, 2009).

Анализ результатов исследований глубоководных микробных сообществ в разных районах Мирового океана, полученных до 2007 г., позволил авторам недавнего обзора (Aristegui et al., 2009) рассчитать средние для слоя воды 200–1000 м значения численности и биомассы гетеротрофного бактериопланктона (1.51×10^5 кл/мл и 2.28 мг С/м³) и гетеротрофных флагеллят (90 кл/мл и 0.14 мг С/м³). В этих расчетах принимали, что средний объем клетки равен 7.1 мкм³ (Fukuda et al., 2007). Экспериментальными исследованиями было установлено, что скорость осветления воды гетеротрофными нанофлагеллятами в мезопелагиали близка к таковой в поверхностных водах (Cho et al., 2000). В мезопелагиали субарктического района Тихого океана в мезопелагиали основными компонентами протопланктона были гетеротрофные нанофлагелляты и гетеротрофные динофлагелляты, а в субтропическом — только гетеротрофные нанофлагелляты. Радиоларии, инфузории и формаминиферы присутствовали в меньших количествах. В мезопелагиали субарктического района биомасса метазоопланктона составляла 80% общей биомассы планктона и значительно превышала таковую микробного сообщества, а в субтропической области наибольший вклад в формирование общей биомассы планктона вносили бактерии и простейшие: 60% и 20%, соответственно (Yamaguchi et al., 2004).

В зоне батипелагиали (1000–5000 м) основными компонентами трофической сети являются бактерии, археи, вирусы и простейшие (Aristegui et al., 2009). Численность прокариотов в этих глубинах варьирует в пределах $(0.03–2.3) \times 10^5$ кл/мл и снижается с глубиной (Nagata et al., 2010). Средние для всех изученных районов морей и океанов значения численности и биомассы бактериопланктона составили 0.43×10^5 кл/мл и 0.60 мг С/м³, соответственно (Aristegui et al., 2009). Численность гетеротрофных нанофлагеллят в этих районах изменялась от < 0.02 до 20 кл/мл, биомасса — от 2 до 300 мкг С/м³ (Patterson et al., 1993; Tanaka, Rassoulzadegan, 2002; Arndt et al., 2003; Yamaguchi et al., 2004; Fukuda et al., 2007; Tanaka et al., 2007; Sohrin et

al., 2010) и составила в среднем 10 кл/мл и 15 мкг С/м³, соответственно (Aristegui et al., 2009). В этих расчетах допускали, что средний объем клетки равен 6.6 мкм³ (Fukuda et al., 2007). Было обнаружено, что в батипелагической зоне (1000–3500 м) субарктического района Тихого океана гетеротрофные нанофлагелляты потребляли половину продукции прокариотов (Fukuda et al., 2007). Численность и биомасса инфузорий в Средиземном море, северо-западном и центральном районах Тихого океана колебалась, соответственно, от < 0.8 до 29 кл/л и от 1 до 100 мкг С/м³ (Tanaka, Rasoulzadegan, 2002; Yamaguchi et al., 2004; Sohrin et al., 2010).

Некоторые авторы (Tanaka, Rasoulzadegan, 2002; Sohrin et al., 2010) отмечают у инфузорий более существенное, по сравнению с гетеротрофными флагаеллятами, уменьшение численности с глубиной. В батипелагической зоне центральной части Тихого океана биомасса инфузорий значительно и положительно коррелировала с биомассой прокариот, но не наблюдалось связи между инфузориями и гетеротрофными флагаеллятами (Sohrin et al., 2010). По мнению авторов, этот факт отражает различие структур микробных трофических сетей батипелагиали и поверхностных слоев воды океана. Сравнительно высокая биомасса динофлагеллят была обнаружена в батипелагиали Средиземного моря (0–1400 мкг С/м³) и северо-западной части Тихого океана (7–200 мкг С/м³) (Tanaka, Rasoulzadegan, 2002; Yamaguchi et al., 2004).

В. Страшкрабова (Straškrábová, 2000) анализируя результаты исследований планктонных сообществ 12 горных озер из 10 горных регионов Европы, проводимых группой ученых по программе «EU project MOLAR», показала, что значение микробной петли в планктонных пищевых сетях озер возрастает с олиготрофикацией (снижением концентрации фосфора). Значения биомассы микробной петли в горных озерах изменялись от 8.12 до 51.40 мкг С/л, составляя 5–90% В_{ПС} (табл. 5.2). В водоемах с более низкими величинами первичной продукции планктона наблюдались более высокие значения внеклеточной продукции РОВ, потребляемого гетеротрофными бактериями.

Таблица 5.2. Средние значения (для всех глубин и двух сезонов открытой воды в 1996–1997 гг.) биомассы (мкг С/л) в горных озерах. ВАС — бактерии, HNF — гетеротрофные нанофлагелляты, CIL — цилиаты, PHY — фитопланктон, ZOO — зоопланктон, THMi — общая биомасса гетеротрофных микроорганизмов, TBi — общая биомасса планктонного сообщества (из: Straškrábová, 2000)

Водоем	pH	PHY	BAC	HNF	CIL	ZOO	THMi	TBi	THMi/TBi, %
Długi Staw	5.6	1.96	18.17	0.29	0.06	0.0	18.52	20.5	90
Lochnagar	5.3	10.84	26.49	1.85	0.07	29.26	28.41	68.5	41
Øvre Neådalsvatn	6.2	10.92	10.56	0.76	0.33	7.25	11.65	29.8	39
Lago Paione Superiore	5.8	11.96	21.84	5.23	2.21	51.32	29.27	92.6	32
Jörisee	7.0	14.77	14.98	2.93	0	16.62	17.91	49.3	36
Nižne Terianské pleso	6.5	25.45	13.72	0.69	1.05	2.805	15.45	43.7	35
Estany Redo	6.4	34.05	3.67	4.15	4.04	6.52	11.86	52.4	23
La Caldera	8.1	42.13	3.945	0.11	2.82	21.41	6.875	70.4	10
Chuna	6.2	44.11	1.43	0.59	0.10	64.05	8.12	116.0	7
Stavsvatn	5.9	46.65	18.47	1.85	0.16	42.70	20.48	110.0	19
Gossenköllesee	6.8	84.88	9.93	5.99	0.21	27.22	16.13	128.0	13
Starolesnianské pleso	5.0	879.8	32.26	14.64	4.50	4.725	51.40	936.0	5

Значение микробной «петли» возрастает с уменьшением количества многоклеточного зоопланктона. Резкое снижение количества вплоть до полного исчезновения зоопланктона в горных озерах Татр (Starolesnianské pleso, Nižne Terianské pleso, Długi Staw) вследствие их ацидофикации не наблюдалось в других озерах. Вклад гетеротрофных микроорганизмов в В_{ПС}, зависит от сезона. В высокогорных озерах в конце зимы – начале весны, в период таяния льда регистрировались максимальные значения численности бактерий и простейших (Felip et al., 1995). В период весеннего перемешивания водной толщи озер гетеротрофные микроорганизмы вместе с миксотрофным фитопланктоном обычно достигали наибольшего уровня количественного развития, а затем вследствие уменьшения количества пищи и увеличения численности потребителей их количество снижалось (Macek et al., 2001). В. Страшкрабова (Straškrábová, 2009) обнаружила, что в горных озерах, также как в других водных экосистемах (Riemann, Søndergaard, 1986; Simon et al., 1992; Straškrábová, 2000) значение микробной «петли» возрастает с уменьшением количества многоклеточного зоопланктона.

rábová, Šimek, 1993; Straškrábová et al., 1999), доля бактерий в суммарной микробной пелагической биомассе (бактерии + фитопланктон) и отношение $V_B/V_{ФП}$ возрастают в направлении снижения трофического статуса водоемов.

В результате изучения сезонной динамики основных компонентов (фитопланктон, бактерии, гетеротрофные наноплагелляты, инфузории и метазоопланктон) в 55 озерах Северной Германии установлено, что средние значения $V_{ПС}$ в мезотрофных, слабо эвтрофных, сильно эвтрофных и гипертрофных озерах составили 207, 534, 1131 и 2390 мкг С/л, соответственно (Auer et al., 2004). Обнаружено, что с повышением трофического статуса озера увеличивались абсолютные величины $V_{МС}$, которые составляли в мезотрофных озерах 49, в слабо эвтрофных – 85, в сильно эвтрофных — 176, в гипертрофных — 263 мкг С/л, но при этом уменьшалась доля $V_{МС}$ в $V_{ПС}$ (табл. 5.3). В среднем вклад простейших (гетеротрофных флагеллят и инфузорий) в формирование суммарной биомассы зоопланктона изменялся от 24% в мезотрофных озерах до 42% в гипертрофных. Структура трофической сети озер формируется в результате взаимодействия механизмов контроля «сверху» и «снизу». При сравнении озер разного уровня трофии главную роль играют пищевые ресурсы, в то время как сезонные изменения в каждом из озер, по видимому, регулируются консументами (Auer et al., 2004).

Таблица 5.3. Средние величины содержания в воде хлорофилла (мкг/л) и биомасс основных групп планктона (мкг С/л) в озерах разного трофического статуса (по: Auer et al., 2004)

Группы	Мезотрофные	Эвтрофные		
		Слабо	Высоко	Гипер
Хлорофилл	2 (1-4)	10 (8-13)	30 (23-39)	76 (59-98)
Фитопланктон	92 (57-150)	298 (211-419)	734 (553-976)	1826 (1316-2533)
Бактерии	27 (17-43)	47 (39-57)	58 (51-67)	74 (63-88)
ГНФ	3 (1-5)	8 (5-12)	19 (13-28)	57 (35-92)
Инфузории	19 (13-28)	30 (22-40)	99 (70-140)	132 (88-198)
Метазоопланктон	66 (37-115)	151 (114-200)	221 (169-289)	301 (218-415)
n	4	15	25	11
$V_{МС}/V_{ПС}, \%$ *	23.7	15.9	15.6	11.0

* отношение биомассы микробной «петли» к биомассе планктонного сообщества, наши расчеты.

В мезотрофном Констанцком озере (Германия) вклад фитопланктона, микробного сообщества (бактерий и простейших) и многоклеточного зоопланктона составил соответственно 30, 30 и 40%. Вклад фитопланктона (69%) в общую продукцию планктона была существенно выше такового гетеротрофных микроорганизмов (19%) и метазоопланктона (11%) (Strale, 1998). Важная роль гетеротрофных микроорганизмов (бактерий, гетеротрофных наноплагеллят и инфузорий) в пищевой сети мезоэвтрофного оз. Киннерет (Израиль) была показана Д. Хартом с соавторами (Hart et al., 2000). Значение микробной «петли» как источника углерода для более высоких трофических уровней связано с высоким уровнем развития в этом озере несъедобного фитопланктона (преимущественно *Peridinium gutunense*). По данным этих авторов, доля бактериальной продукции, в конечном итоге потребляемой многоклеточным зоопланктоном (коэффициент ВТЕ) колебалась в течение года от 0.32 до 0.68. Эти результаты свидетельствуют, что даже в продуктивных водах бактерии и простейшие могут служить существенным источником углерода для метазоопланктона (Hart et al., 2000).

Значение микробной «петли» в структуре и функционировании планктонного сообщества в период «цветения» воды цианобактерией *Aphanizomenon flos-aquae* исследовали в мелководном высокоэвтрофном озере (Дания) (Christoffersen et al., 1990). В период массового развития цианобактерий $V_{ПС}$ составляла 4999 мкг С/л, а $V_{МС}$ — 284 мкг С/л или 5.7% $V_{ПС}$. После «цветения» воды цианобактериями $V_{ПС}$ снизилась до 3556 мкг С/л, а $V_{МС}$ и отношение $V_{МС}/V_{ПС}$ немного увеличились: 318 мкг С/л и 8.9%, соответственно. В тоже время доля многоклеточного зоопланктона в $V_{ПС}$ возросла с 15.9% до 35.6%. В этом озере основными потребителями бактерий были многоклеточный зоопланктон, выедавший 37.3–96.0% суточной P_B , и инфузории (19.3–39.7% суточной P_B), а роль гетеротрофных наноплагеллят в выедании бактериопланктона была незначительной (3.0–4.0% от суточной P_B).

Структура планктонного сообщества и потоки углерода, проходящие через гетеротрофный бактериопланктон, изучались в городском гипертрофном (до 335 мкг/л хлорофилла «a») оз. Родо (Уругвай) (Sommaruga, 1995). В озере постоянно домини-

нировала нитчатая цианобактерия *Planktotrix aqardhii*. В зоопланктоне, как по численности, так и по биомассе преобладала коловратка *Anuraeopsis fissa*. Летом общая биомасса планктона в озере составляла 14543 мкг С/л, а биомасса микробной «петли» 541 мкг С/л или 3.7% $V_{ПС}$. Биомасса простейших (301 мкг С/л) была почти такой же, как биомасса многоклеточного зоопланктона (302 мкг С/л). Зимой $V_{ПС}$ и $V_{МС}$ оказались существенно ниже: 5254 мкг С/л и 220 мкг С/л (или 4.2% $V_{ПС}$), соответственно. Биомасса простейших (60 мкг С/л) была примерно в два раза выше таковой многоклеточного зоопланктона (32 мкг С/л). В летний и зимний периоды гетеротрофные нанофлагеллаты потребляли значительную часть суточной бактериальной продукции: в среднем 91 и 76%, соответственно. Результаты этой работы показали, что передача энергии от первичных продуцентов на более высокие трофические уровни через «классическую пищевую сеть» в озере редуцирована. Напротив, микробная пищевая сеть являлась основным компонентом для трансформации энергии на высшие трофические уровни, хотя этот путь менее эффективен из-за большего числа промежуточных ступеней и, следовательно, больших энергетических затрат.

В шести озерах разного трофического статуса, расположенных в северо-восточном районе Польши, концентрация хлорофилла в водной толще которых колебалась от 3.6 до 60.3 мкг/л, исследовали взаимоотношения между пикопланктоном (гетеротрофным бактериопланктоном и автотрофным пикопланктоном) и простейшими (Chróst et al., 2009). В этих озерах $V_{МС}$ изменялась от 233 до 766 мкг С/л, а доля простейших в $V_{МС}$ — от 8 до 22%. Количество гетеротрофных нанофлагеллат и бактериальная продукция четко возрастали вдоль трофического градиента. Изменения численности и биомассы гетеротрофных бактерий не были связаны с концентрацией РОВ, но выедание бактерий консументами являлось решающим фактором, контролирующим их количество. Статистический анализ выявил значительную положительную корреляцию между численностью бактерий и численностью гетеротрофных нанофлагеллат ($r = 0.59$, $p < 0.05$). Общее количество инфузорий слабо коррелировало с численностью бактерий. Однако, когда в анализ были включены разные таксономические группы цилиат, были обна-

ружены высокие позитивные зависимости между численностями бактерий и бактериотрофных Peritrichida ($r = 0.60$, $p < 0.05$). В исследованных озерах большинство перитрихов было прикреплено к нитчатым цианобактериям *Anabaena* и поэтому недоступно для многоклеточного зоопланктона. Кроме того, существовала корреляционная связь численности гетеротрофных нанофлагеллат размером 5–10 мкм с численностью инфузорий из рода Oligotrichida ($r = 0.80$, $p < 0.05$) и численностью инфузорий из рода Prostomatida ($r = 0.71$, $p < 0.05$).

В эвтрофном водохранилище (Испания), принимающем значительное количество аллохтонного органического вещества, в течение года доля микробного сообщества (бактерий, гетеротрофных нанофлагеллат и инфузорий) изменялась в течение года от 22 до 43% общей биомассы планктона (рассчитано по рисунку 2, Comerma et al., 2003). Относительное значение гетеротрофных микроорганизмов в пелагической пищевой сети возросло осенью–зимой. В среднем для водохранилища гетеротрофные нанофлагеллаты использовали в пищу 33% бактериальной продукции, инфузории — 61% (Comerma et al., 2003). Авторы полагают, что продольная сеть РОВ — бактерии — гетеротрофные нанофлагеллаты — инфузории — зоопланктон может быть важным путем поступления аллохтонного органического углерода в трофическую сеть водохранилища (Comerma et al., 2001).

В четырех альпийских озерах общая биомасса гетеротрофных организмов (бактерий, флагеллат и инфузорий) в апреле 1996 г колебалась в пределах 14.9–105.1 мкг С/л, а в апреле 1997 г. — в пределах 21.7–59.5 мкг С/л (Callieri, Heinimaa, 1997). При этом доля простейших в $V_{МС}$ изменялась от 19 до 73%. По данным авторов, микробная «петля», в пересчете на углерод, составляла 35% содержания углерода в размерной фракции сестона от 0.2 до 135 мкм. В планктоне исследованных озер в значительном количестве присутствовал автотрофный пикопланктон, биомасса которого в ряде случаев была сопоставима и даже превышала биомассу гетеротрофного бактериопланктона. Автотрофный пикопланктон был существенным источником пищи для простейших. Авторы провели анализ зависимостей биомассы жертв (автотрофный пикопланктон и гетеротрофный бакте-

риопланктон) и биомассы консументов (гетеротрофные флагелляты и инфузории) от величины общей биомассы микробного сообщества (включая АПП). Оказалось, что при малых величинах V_{MC} , ее основным компонентом был пикопланктон, который не контролировался со стороны консументов и зависел от концентрации биогенных элементов (т.е. «контроль снизу»). При высоких значениях V_{MC} микробная «петля» была представлена, в основном, консументами (простейшими), которые в значительной степени контролировали количество пикокопланктона («контроль сверху»).

В.В. Бульон с соавторами (1999) оценили потоки вещества в планктонном сообществе слабоэвтрофного оз. Аннинского (Псковская обл.) и показали, что через микроорганизмы проходит от 50 до 90% продукции фитопланктона. В результате этого исследования была выявлена обратная зависимость количества микроорганизмов (бактерий и инфузорий) от отношения биомассы зоопланктона к биомассе фитопланктона. Реакция на изменение отношения биомасс консументов и автотрофных организмов была наиболее выраженной у простейших. Бактериопланктон всегда занимал лидирующее положение в потоке органического вещества и в рассеивании энергии, что в значительной мере определяло конфигурацию, степень выраженности и функциональную значимость микробной «петли». Авторы особо подчеркивают, что в зависимости от степени выраженности микробной «петли» отношение продукции метазойного планктона к продукции фитопланктона варьирует от 4–5 до 20% (Бульон и др., 1999).

Т.И. Казанцева (2003), исследуя потоки энергии через экосистему высокотрофного оз. Большой Окуенок (Ленинградская обл.) выявила большую роль бактерий и детрита в питании гидробионтов этого озера. Доля микробного сообщества (бактерии и инфузории) в общей биомассе планктона составила 12.6–17.3% (наши расчеты по табл. 5.1.4 и 5.1.5). По данным автора, в оз. Б. Окуенок нехищный зоопланктон за вегетационный сезон потреблял 31–62% продукции бактерий.

Заключение

Как мы уже отмечали, изучение микробной «петли» в последние три десятилетия является приоритетным направлением океанографических и лимнологических исследований, причем в настоящее время морские экосистемы изучены в этом направлении значительно лучше, чем пресноводные. Планктонная микробная трофическая сеть является постоянным и важным компонентом планктонных сообществ водных экосистем, расположенных в разных климатических зонах. Анализ собственных и литературных данных показывает, что доля микробного сообщества в общей биомассе планктона водных экосистем разного трофического статуса варьирует в широких пределах: от 2 до 90% и достигает максимальных значений в ультраолиготрофных и олиготрофных водах. Однако ряд исследователей, признавая доминирующую роль микробных пищевых сетей в олиготрофных экосистемах, показали, что биомасса гетеротрофных микроорганизмов достигает высоких величин также в эвтрофных и гипертрофных водах в периоды слабого развития ветвистоусых рачков из рода *Daphnia*, являющихся активными потребителями простейших и бактерий. Низкое количество дафний наблюдается при доминировании в фитопланктоне малосъедобных колоннальных и нитчатых цианобактерий, а также при сильном пищевом прессе на зоопланктон со стороны рыб.

Благодаря функционированию микробной «петли» осуществляется рециклинг биогенных элементов и предотвращается их уход из фотической зоны, что способствует поддержанию первичной продукции на относительно высоком уровне даже при дефиците минеральных форм фосфора. Однако при хорошо развитой микробной «петле» из-за удлинения и усложнения трофической сети увеличивается доля рассеиваемой энергии, что приводит к снижению продукции метазойного планктона относительно первичной продукции. При слабо выраженной микробной «петле» рециклинг биогенных элементов снижается, но возрастает эффективность переноса энергии от первичных продуцентов к метазойному планктону.

Структурно-функциональная организация морских и пресноводных микробных трофических сетей имеет много общих

черт, однако существуют и важные отличия. В первую очередь, для пресных водоемов характерно более тесное взаимодействие с окружающими их наземными экосистемами, и как следствие, большее значение аллохтонных веществ для функционирования их экосистем. Аллохтонные вещества усваиваются гетеротрофными бактериями, и через них становятся доступными другим гидробионтам, причем масштабы продукции бактериопланктона в некоторых водоемах сравнимы с масштабами первичной продукции фитопланктона.

Основным компонентом микробных трофических сетей являются гетеротрофные бактерии. В отличие от классической пищевой цепи органические вещества, усваиваемые в микробной «петле», должны находиться в растворенной форме. Поэтому роль микробной «петли» в функционировании планктонных сообществ должна быть выше в водных экосистемах с более высокой концентрацией РОВ и низкой первичной продукцией. Однако в природных водоемах, помимо прижизненных выделений РОВ фитопланктоном, для гетеротрофных бактерий, являющихся ключевым компонентом микробной трофической сети, существуют другие автохтонные источники РОВ (прижизненные выделения РОВ перифитоном, фитобентосом, макрофитами; остаток продукции фитопланктона после потребления ее зоопланктоном; неусвоенная зоопланктоном пища; органические вещества, поступающие в водную среду в результате вирусного лизиса гидробионтов и естественной смертности гидробионтов и т.д.), а также аллохтонные органические вещества. Эти источники, безусловно, необходимо учитывать при анализе и моделировании энергетических балансов в планктонных сообществах, поскольку их роль в функционировании гетеротрофных микроорганизмов в ряде случаев может быть очень важной.

Большое значение гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий в структуре и функционировании планктонных сообществ общепризнано, хотя, до сих пор, в некоторых исследованиях потоков энергии в водных экосистемах эти компоненты не учитываются. В тоже время, в литературе возрастает количество публикаций указывающих на значительную роль других групп простейших: голых амёб, солнечников, гетеротрофных динофлагеллят в процессах трансформации вещества и энергии в

планктонных сообществах в ряде морских и пресноводных экосистем.

Важным компонентом планктонного микробного сообщества являются также миксотрофные протисты. Хотя факт фаготрофии у водорослей известен достаточно давно, количественные исследования питания фитофлагеллят проводятся сравнительно недавно. Полученные результаты свидетельствуют, что в определенные сезоны их роль в трофической сети планктонного микробного сообщества может быть очень велика. Присутствие в планктоне миксотрофных инфузорий, биомасса которых может достигать очень высоких величин, безусловно, следует учитывать при анализе трофической структуры, потоках вещества и энергии в планктонных сообществах водных экосистем.

Исследование трофической роли свободноживущих простейших в водных экосистемах остается относительно новой областью полевых исследований. Несмотря на все большее осознание значения фаготрофных и миксотрофных простейших в пищевых сетях водоемов, до сих пор проводится мало исследований, направленных на изучение их питания и скорости роста в природных условиях. Многие расчеты основываются на результатах изучения функциональных характеристик простейших, полученных в лабораторных условиях и культивируемых при концентрациях пищи, значительно превышающих таковые в большинстве водных экосистем.

Накопившиеся к настоящему времени данные об экологии водных вирусов позволяют рассматривать их как важный компонент микробных пищевых сетей. Хотя масса вириопланктона, по нашим оценкам, составляет лишь около 1% суммарной биомассы планктонного сообщества, бактериофаги, цианофаги и альгофаги играют существенную роль в регулировании обилия и видового разнообразия бактерио- и фитопланктона и, в тоже время, являются пищевыми объектами для простейших.

В настоящее время большое внимание уделяется исследованию метаболических связей между микроорганизмами. Известно, что эктокринное регулирование сообществ особенно четко проявляется в динамике низших трофических уровней. Некоторые виды морских бактерий выделяют метаболиты, токсичные для водорослей. Продукты метаболизма одних видов

фитопланктона могут подавлять или, наоборот, стимулировать развитие других видов. Очень небольшие количества органических соединений, выделяемых фаготрофными простейшими, способствуют более интенсивной бактериальной минерализации субстратов. Ничтожные количества метаболитов могут в значительной степени влиять на функциональную активность как автотрофных, так и гетеротрофных микроорганизмов.

Перспективными являются исследования, направленные на изучение распространения в водных экосистемах специфических функциональных генов прокариотных и эукариотных микроорганизмов. Интересно выяснить, как функционируют микробные гены, и как продукты этих генов (специфические белки) влияют на внутриводоемные биогеохимические процессы. До сих пор не существует общепринятой концепции вида прокариот, и их видовая идентификация основана на измерении фенотипического и генотипического сходства (Cohan, 2002; Gevers et al., 2005).

Авторы надеются, что приведенные в монографии материалы и их обсуждение вызовут интерес у гидробиологов и микробиологов и будут способствовать более активному развитию отечественных исследований планктонных микробных трофических сетей водоемов. Хотелось бы верить, что микробная «петля» (и ее основные компоненты) будут обязательно учитываться при изучении структуры, потоков энергии в планктонных и бентосных сообществах, что, безусловно, приблизит нас к пониманию законов функционирования водных экосистем.

Список использованных сокращений

POB — растворенное органическое вещество
 BOB — взвешенное органическое вещество
 $B_{\text{ПС}}$ — суммарная биомасса планктона
 $B_{\text{МС}}$ — биомасса планктонного микробного сообщества (микробной «петли»)
 $B_{\text{Б}}$ — биомасса бактериопланктона
 $B_{\text{ФП}}$ — биомасса фитопланктона
 $B_{\text{АПП}}$ — биомасса автотрофного пикопланктона
 $B_{\text{АНП}}$ — биомасса автотрофного нанопланктона
 $B_{\text{ГНФ}}$ — биомасса гетеротрофных нанофлагеллят
 $B_{\text{ИН}}$ — биомасса инфузорий
 $B_{\text{РД}}$ — биомасса радиолярий
 $B_{\text{АМ}}$ — биомасса амёб
 $B_{\text{ГК}}$ — биомасса гетеротрофных криптонад
 $B_{\text{ГДФ}}$ — биомасса гетеротрофных динофлагеллят
 $B_{\text{ПР}}$ — биомасса простейших
 $B_{\text{МГ}}$ — биомасса микроскопических грибов
 $B_{\text{МЗ}}$ — биомасса многоклеточного мезозoopланктона
 $B_{\text{МКЗ}}$ — биомасса макрозоопланктона
 B_3 — общая биомасса зоопланктона (простейшие+многоклеточный зоопланктон)
 Д — деструкция органического вещества
 Н — биомасса гетеротрофных организмов
 А — биомасса автотрофных организмов
 $P_{\text{ФП}}$ — первичная продукция фитопланктона в единице объема воды
 $\sum P_{\text{ФП}}$ — первичная продукция фитопланктона под 1 м²
 $P_{\text{Б}}$ — продукция бактериопланктона в единице объема воды
 $\sum P_{\text{Б}}$ — продукция бактериопланктона под м²
 K_1 — коэффициент использования потребленной пищи на рост
 K_2 — коэффициент использования усвоенной пищи на рост
 С — суточный рацион (потребленное за сутки количество органических веществ)
 Р — суточный прирост биомассы
 R — траты на дыхание
 F — неусвоенная часть рациона
 U — коэффициент усвояемости пищи
 G — скорость выедания
 P/B-коэффициент — суточная удельная скорость продуцирования биомассы или скорость оборота биомассы
 r — коэффициент парной корреляции
 p — уровень значимости
 C_v — коэффициент вариации, %
 n — объем выборки, число наблюдений
 нл — нанолитр
 фг — фемтограмм

Список литературы

- Агамалиев Ф.Г. Инфузории Каспийского моря. Систематика, экология, зоогеография. Л.: Наука. 1983. 232 с.
- Александров Б.Г., Курилов А.В. Биотический баланс сообщества пелагиали прибрежной зоны Черного моря // Экология моря. 2002. Вып. 61. С. 5–10.
- Андрушайтис А.Г. Микрозоопланктон как компонент планктонных сообществ прибрежных районов Балтийского моря: Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва, 1987. 20 с.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Степанова И.Э. Химический состав вод // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / отв. ред. В.И. Лазарева; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. М.: Наука, 2008. С. 35–52.
- Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
- Бульон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б. и др. Микробиальная «петля» в трофической сети озерного планктона // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 4. С. 431–444.
- Бульон В.В. Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биол. внутр. вод. 2002. № 2. С. 5–14.
- Ведерников В.И. Зависимость ассимиляционного числа и концентрации хлорофилла «а» от продуктивности вод в различных температурных областях Мирового океана // Океанология. 1975. Т. 15, вып. 4. С. 703–707.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Кукина И.Н. Функциональные характеристики планктонного сообщества экваториального апвеллинга // Океанология. 1976. Т. 16, вып. 1. С. 122–138.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Сукцессия морских планктонных сообществ // Океанология. 1983. Т. 23. № 4. С. 633–639.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Арнаутов Г.Н., Мусаева Э.И. Сравнительная характеристика биомассы мезопланктона в водах разной трофности юго-восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (Биология, физика, химия). М.: Наука. 1984. С. 172–180.
- Виноградов М.Е., Флинт М.В. Основные направления исследований экосистемы открытых районов Черного моря в 7-м и 8-м рейсах нис «Рифт» // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука. 1989. С. 3–9.
- Виноградов М.Е. Особенности формирования нижнего максимума концентрации мезопланктона в Черном море // Докл. АН СССР. 1990. Т. 310. № 4. С. 977–980.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Флинт М.В., Туманцева Н.И. Планктон нижних слоев кислородной зоны Черного моря // Океанология. 1986. Т. 26. № 2. С. 300–309.
- Виноградов М.Е., Николаева Г.Н., Мусаева Э.И. Вертикальное распределение планктона в глубоководных районах Черного моря (март-апрель 1988 г.) // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. С. 211–224.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Мусаева Э.И. Мезопланктон бухты Курня и Бургасского залива // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря (эксперимент «Созополь 80-86»). 1993. С. 142–157.
- Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975. 254 с.
- Дечев Г., Виноградов М.Е., Арнаутов Г.Н., Кучерук Н.В. Изучение прибрежных экосистем Черного моря // Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря. М.: ИО АН СССР. Координационный центр СЭВ, 1985. С. 3–13.
- Жариков В.В. Свободноживущие инфузории Волги: состав, динамика и пространственно-временное распределение в условиях полного гидротехнического зарегулирования реки: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 45 с.
- Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Быкова С.В., Шерышева Н.Г. Экология сообществ бактерий и свободноживущих инфузорий малых водоемов Самарской Луки / Под ред. В.В. Жарикова. Тольятти: ИЭИБ РАН, 2007. 193 с.
- Жариков В.В. Состав, экология и распределение инфузорий // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 134–167.
- Жуков Б.Ф. Бесцветные жгутиконосцы в планктоне Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9. № 6. С. 88–92.
- Зернова В.В., Незлин Н.П. Сезонные изменения фитоцено северо-восточной части Черного моря в 1978 г. // Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 12–34.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных вод. Л., 1974. 194 с.
- Зубков М.В. Инфузории зоны сосуществования кислорода и сероводорода // Структура и продукционные характеристики планктонных

сообществ Черного моря (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука. 1989а. С. 172–180.

Зубков М.В. Инфузории нижних слоев кислородной зоны и зоны существования кислорода и сероводорода в Черном море // Зоол. журн. 1989б. Т. 68, вып. 6. С. 15–18.

Иванов М.В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме // Микробиология. 1955. Т. 24. № 1. С. 79–89.

Казанцева Т.И. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 2. С. 128–145.

Киселев И.А. Панцирные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 279 с.

Кобленц-Мишке О.И., Ведерников В.И. Первичная продукция // Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 183–209. (Океанология. Биология океана; Т. 2).

Копылов А.И. О питании водных инфузорий // Биол. внутр. вод: Информ. Бюл. Л., 1977. № 33. С. 19–23.

Копылов А.И., Мамаева Т.И., Бацанин С.Ф. Энергетический баланс бесцветного жгутиконосца *Parabodo attenuatus* (Zoomastigophorea, Protozoa) // Океанология. 1980. Т. 20. № 6. С. 1070–1078.

Копылов А.И., Моисеев Е.В. Влияние бесцветных жгутиконосцев на определение величины бактериальной продукции в морской воде // ДАН АН СССР. 1980. Т. 252. № 2. С. 503–505.

Копылов А.И., Пастернак А.Ф., Моисеев Е.В. О потреблении зоофлагеллят планктонными организмами // Океанология. 1981. Т. 21, № 2. С. 375–379.

Копылов А.И., Моисеев Е.В. Скорость размножения и продукция зоофлагеллят в северо-восточной части Черного моря // Океанология. 1983. Т. 23. № 4. С. 640–643.

Копылов А.И., Моисеев Е.В. Бактериальное питание планктонных зоофлагеллят // Структурно-функциональный анализ планктонных сообществ в юго-восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (Биология, физика, химия). М.: Наука. 1984. С. 168–171.

Копылов А.И., Моисеев Е.В. Влияние берегового стока дождевых и талых вод на жизнедеятельность организмов микрзоопланктона прибрежной зоны Черного моря // Экология. 1985. № 2. С. 75–76.

Копылов А.И., Мамаева Т.И., Чеботарев Ю.И. Биомасса и продукция бактериопланктона в западной части Черного моря (Бургасский залив) // Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря (район г. Созополя, НРБ). М.: ИО АН СССР. Координационный центр СЭВ, 1985. С. 111–117.

Копылов А.И. Количественное распределение и функциональные характеристики зоофлагеллят в западной части Черного моря // Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря (район г. Созополя, НРБ). М.: ИО АН СССР. Координационный центр СЭВ, 1985а. С. 118–131.

Копылов А.И. Инфузории прибрежных вод западной части Черного моря // Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря (район г. Созополя, НРБ). М.: ИО АН СССР. Координационный центр СЭВ, 1985б. С. 132–137.

Копылов А.И. Зоофлагелляты центральной части Индийского океана // Биол. моря. 1985в. № 3. С. 24–32.

Копылов А.И., Туманцева Н.И. Анализ пищеварительных вакуолей тинтинид и оценка их участия в потреблении продукции фитопланктона в прибрежном Перуанском районе // Океанология. 1987. Т. 27, вып. 3. С. 464–469.

Копылов А.И., Сорокин П.Ю. К оценке концентрации бактериопланктона в прибрежных водах Черного моря // Микробиология. 1988. Т. 57, вып. 5. С. 890–892.

Копылов А.И. Гетеротрофный нано- и микропланктон в прибрежных водах западной части Индийского океана // Океанология. 1988а. Т. 28. № 4. С. 651–656.

Копылов А.И. Количественная характеристика планктонных микроретротрофов трех тропических рек // Биол. внутр. вод: Информ. Бюл. Л. 1988б. № 80. С. 29–31.

Копылов А.И., Сажин А.Ф. Гетеротрофный нано- и микропланктон в районах крупных портовых городов // Океанология. 1988а. Т. 28, № 3. С. 472–477.

Копылов А.И., Сажин А.Ф. Гетеротрофный нанопланктон: его состав, распределение и трофические характеристики // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука. 1988б. С. 146–155.

Копылов А.И. Инфузории кислородной зоны Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука. 1989. С. 156–172.

Копылов А.И., Сажин А.Ф., Туманцева Н.И. Экспериментальное исследование питания природных популяций морских планктонных инфузорий // Океанология. 1989. Т. 29. № 5. С. 804–811.

Копылов А.И., Сажин А.Ф. Гетеротрофный нанопланктон аэробной зоны Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука. 1989а. С. 139–156.

Копылов А.И., Сажин А.Ф. Скорость размножения и продукция гетеротрофного нанопланктона в открытых районах Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука. 1989б. С. 180–187.

Копылов А.И., Туманцева Н.И., Сажин А.Ф. Гетеротрофный нано- и микропланктон // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря (эксперимент «Созополь 80-86»). 1993. С. 127–142.

Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993а. С. 141–173.

Копылов А.И., Крылова И.Н. Скорость размножения и продукция бактериопланктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат. 1993б. С. 174–182.

Копылов А.И., Крылова И.Н. Распределение и продукция гетеротрофных флагеллят в Рыбинском водохранилище в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат. 1993в. С. 174–182.

Копылов А.И., Крылова И.Н., Косолапов Д.Б., Масленникова Т.С. Микробиологическая характеристика воды Ивановского водохранилища // Водн. ресурсы. 2000. Т. 27. № 6. С. 728–74.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Флинт М.В. Микропланктонные сообщества прибрежных вод, порта и соленой лагуны острова Сент-Поль (острова Прибылова, Берингово море), структурно-функциональный анализ // Океанология. 2001. Т. 41. № 1. С. 99–108.

Копылов А.И., Флинт М.В., Дриц А.В. Первичная продукция фитопланктона в восточной части Берингова моря // Океанология. 2002. Т. 42. № 2. С. 228–239.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Планктонные микробные сообщества монгольских озер Угий-Нур, Баг-Нур, Орог-Нур // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат. II Междунар. Науч. конф. 22–26 сент. 2003 г., Минск-Нарочь / ред. Т.М. Михеева. Мн.: БГУ, 2003. С. 154–156.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Суточные изменения численности и биомассы пико- наннопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // Биол. внутр. вод. 2006. № 4. С. 86–88.

Копылов А.И., Мыльников А.П., Энхтуяа Амгаабазар Гетеротрофные флагелляты в реках и озерах Монголии: видовой состав, численность, биомасса и продукция // Биол. внутр. вод. 2006. № 1. С. 57–66.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др. Гетеротрофные микроорганизмы в планктонных трофических сетях речных экосистем // Успехи совр. биол. 2006. Т. 126. № 3. С. 273–284.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др. Микробная «петля» в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 5. С. 350–360.

Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б. Потоки вещества и энергии в трофической сети планктона озера // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / отв. ред. В.И. Лазарева; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. М.: Наука, 2008. С. 293–324.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.

Копылов А.И., Энхтуяа А., Косолапов Д.Б., Мыльников А.П. Микробиологическая характеристика рек и озер бассейна р. Селенги // Водные экосистемы бассейна Селенги / отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. М., 2009. С. 137–165.

Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л. и др. Микробная «петля» в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи совр. биол. 2010. Т. 130. № 6. С. 344–356.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Структура планктонного микробного сообщества нижней Оби (район г. Салехарда) // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 1. С. 3–11.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Влияние вирусов на гетеротрофный бактериопланктон водохранилищ // Микробиология. 2011. Т. 80. № 2. С. 241–250.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 50–113.

Корнева Л.Г. Фитопланктон озер бассейна р. Селенги // Водные экосистемы бассейна Селенги / отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. М., 2009. С. 118–136.

Косолапов Д.Б., Копылов А.И. Микроорганизмы планктона двух минеральных степных озер Хакасии // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междунар. Науч. конф. 22–26 сент. 2003 г., Минск-Нарочь / ред. Т.М. Михеева. Мн.: БГУ, 2003. С. 157–160.

Косолапов Д.Б., Копылов А.И., Масленникова Т.С. и др. Бактериопланктон // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / отв. ред. В.И. Лазарева; Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН. М.: Наука, 2008. С. 151–168.

Косолапова Н.Г. Гетеротрофные жгутиконосцы озера Севан // *Экология озера Севан в период повышения его уровня*. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 124–133.

Косолапова Н.Г. Гетеротрофные флагелляты // *Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века* / отв. ред. В.И. Лазарева; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. М.: Наука, 2008. С. 169–172.

Крисс А.Е., Лебедева М.Н. Микроорганизмы и биологическая продуктивность Черного моря // *Биологические исследования Черного моря и его промысловых ресурсов*. М.: Наука, 1968. С. 10–17.

Крылов А.В., Дулмаа А. Зоопланктон озер и рек бассейна р. Селенги // *Водные экосистемы бассейна Селенги* / отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. М., 2009. С. 166–206.

Кудрявцев В.М., Мамаев В.О., Стригунова Т.Ф. Бактериальная продукция и деструкция органического вещества. Общая численность, биомасса и активность бактериопланктона // *Исслед. Экосистем Берингова и Чукотского морей*. Вып. 3. Л.: Гидрометеиздат, 1992. С. 108–118.

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 439 с.

Курилов А.В. Особенности развития планктонных инфузорий в причерноморских лиманах различного типа // *Экол. моря*. 2003. Вып. 64. С. 7–12.

Лаврентьев П.Я. Сообщества инфузорий субарктических тундровых озер. Особенности структуры и развития, роль в экосистеме и реакция на антропогенное воздействие // *Автореф. учен. степени канд. биол. наук*. СПб, 1991. 21 с.

Лебедева М.Н. Бактериопланктон и его роль в биопродукционных процессах // *Основы биологической продуктивности Черного моря*. Киев: Наук. Думка, 1979. С. 183–199.

Лебедева Л.И. Планктонные организмы и регенерация фосфора в океане // *Океанология*. 1987. Т. 27. № 6. С. 980–984.

Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // *Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища*. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 3–19.

Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Многолетняя и сезонная изменчивость водного баланса и водообмена водохранилищ Верхней Волги // *Водн. ресурсы*. 2000. № 3. С. 424–434.

Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Глобальное потепление и изменение элементов экосистемы водохранилищ // *Тр. Международной науч-*

но-практической конференции: «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов». Пермь, 2007. Т. 1. С. 34–38.

Локоть Л.И. Видовое разнообразие и продуктивность лимнического протистопланктона // *Автореф. дис. соис. учен. ст. докт. биол. наук*. Иркутск, 1998. 41 с.

Мажейкайте С.И. Планктонные простейшие // *Зоопланктон Онежского озера*. Л., 1971. С. 40–125.

Мамаева Н.В. Инфузории бассейна р. Волга. Экологический очерк. Л.: «Наука», 1979. 150 с.

Мамаева Н.В. Планктонные инфузории центральной части Индийского океана // *Биология моря*. 1982. № 5. С. 28–34.

Мамаева Н.В. Инфузории планктона Берингова моря // *Биол. моря*. 1983. № 4. С. 9–14.

Мамаева Н.В. Планктонные инфузории Черного моря в районе г. Геленджика по данным сезонных наблюдений // *Сезонные изменения черноморского планктона*. М.: Наука, 1983. С. 112–123.

Мамаева Т.И., Чеботарев Ю.С., Сорокин Ю.И. Биомасса и функциональные характеристики бактериопланктона прибрежной зоны Черного моря в районе г. Геленджика // *Сезонные изменения черноморского планктона*. М.: Наука, 1983. С. 98–100.

Микаэлян А.С. Фитопланктон Бургасского залива // *Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря (район г. Созополя, НРБ)*. М.: ИО АН СССР. Координационный центр СЭВ, 1985. С. 99–110.

Минеева Н.М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // *Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища*. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 114–140.

Моиссеев Е.В. К изучению зоофлагеллят Черного моря // *Сезонные изменения черноморского планктона*. М.: Наука, 1983. С. 100–112.

Моисеев Е.В. Распределение бесцветных свободноживущих жгутиконосцев в юго-восточной части Тихого океана // *Структурно-функциональный анализ планктонных сообществ в юго-восточной части Тихого океана / Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (Биология, физика, химия)*. М.: Наука. 1984. С. 158–160.

Моисеев Е.В., Мамаева Н.В. Простейшие у верхней границы сероводородной зоны // *Докл. АН СССР*. 1979. Т. 248. С. 506–508.

Мыльникова З.М. Планктонные инфузории Рыбинского водохранилища // *Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения*. Колл. моногр. (отв. редактор Н.М. Ми-

- неева) Ярославль: Изд-во Ярослав. Гос. Техн. Ун-та, 2000. С. 195–201.
- Мыльникова З.М. Планктонные инфузории // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века / отв. ред. В.И. Лазарева; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. М.: Наука, 2008. С. 172–175.
- Мыльникова З.М. Состав и распределение планктонных инфузурий в оз. Плещеево // Биол. внутр. вод. 2009. № 1. С. 15–26.
- Павельева Е.Б. Эффективность потребления жгутиковых *Pleuromonas* некоторыми ракообразными // Информ. бюлл. Института биол. внутр. вод АН СССР. 1973. № 19. С. 27–29.
- Павельева Е.Б. Гетеротрофный микроланктон разнотипных озер // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат. II Междунар. Науч. конф. 22–26 сент. 2003 г., Минск-Нарочь / ред. Т.М. Михеева. Мн.: БГУ, 2003. С. 191–194.
- Павельева Е.Б. Продуцирование органического вещества и его трансформация микробным сообществом // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 25–35.
- Павлова Е.В., Сорокин Ю.И. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia* из Черного моря // Биол. моря. Киев: Наук. Думка, 1970. С. 166–182.
- Павловская Т.В. Питание и размножение массовых видов инфузурий Черного моря // Автореф. дисс... канд. биол. наук. Севастополь, 1971. 20 с.
- Пархоменко А.В. Экскреция фосфора зоопланктоном в Черном море // Мор. экол. журн. 2005. Т. 4. № 4. С. 17–32.
- Пастернак А.Ф. Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона у побережья Северного Кавказа // Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 139–177.
- Приймаченко А.Д., Михайленко Л.Е., Гусынская С.Л., Небрат А.А. Продуктивность планктонных сообществ на разных трофических уровнях в Кременчугском водохранилище // Гидробиол. журн. 1978. Т. 14. № 4. С. 3–13.
- Разумов А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. 1. 2. С. 131–146.
- Ратькова Т.Н., Копылов А.И., Сажин А.Ф., Флинт М.В. Скопление диатомовых водорослей *Nitzschia* spp. В холодном промежуточном слое Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука, 1989. С. 105–117.

- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона рыббинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 205–232.
- Романенко В.И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты как индикатор развития бактерий // Докл. АН СССР. 1966. Т. 168. № 1. С. 195–198.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985. 295 с.
- Роухияйнен М.И., Сеничкина Л.Г. Люминисцентный анализ фитопланктона Черного моря // Гидробиол. журн. 1985. Т. 20. № 1. С. 12–16.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин. Л., 1972. 364 с.
- Сажин А.Ф. Бактериопланктон открытых районов Черного моря весной 1984 г. // Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 118–126.
- Сажин А.Ф., Копылов А.И. Экологическая характеристика бактериопланктона // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988. С. 136–140.
- Сажин А.Ф., Копылов А.И. Бактериопланктон кислородной зоны Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука, 1989. С. 122–139.
- Сажин А.Ф., Копылов А.И. Бактериопланктон // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря (эксперимент «Созополь 80-86»). 1993. С. 113–126.
- Сажин А.Ф., Зубков М.В., Драбкова В.Г. Гетеротрофный микропланктон нижних слоев кислородной зоны весной 1988 г. // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. С. 204–210.
- Сергеева Н.Г., Заика В.Е., Михайлова Т.В. Питание гребневика *Mnemiopsis mccradyi* (Stenophora, Lobata) в условиях Черного моря // Экология моря. 1990. № 35. С. 18–22.
- Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.-Л., 1966. С. 75–119. (Тр. Ин-та биол. внутр. вод; Вып. 12 (15)).
- Сорокин Ю.И. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах // Гидробиол. журн. 1967. Т. 3. № 5. С. 32–42.
- Сорокин Ю.И. Биологическая продуктивность // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. С. 267–295.

Сорокин Ю.И. Продукция микрофлоры // Биология океана. Т. 2. М.: Наука, 1977. С. 209–233.

Сорокин Ю.И. Черное море: Природа, ресурсы. М.: Наука, 1982. 216 с.

Сорокин Ю.И. Роль микрогетеротрофов в функционировании морских экосистем // Успехи совр. биол. 1982б. Т. 93. № 2. С. 236–252.

Сорокин Ю.И. Бактериопланктон и первичная продукция в центральной части Индийского океана // Биол. моря. 1984. № 2. С. 3–19.

Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С. Микрогетеротрофы в прибрежных водах центрального Вьетнама // Биол. моря. 1984. № 4. С. 15–23.

Стародубцев Е.Г. Сезонные изменения первичной продукции в юго-восточной части Берингова моря // Тр. ВНИРО. 1970. Т. 70. С. 93–97.

Суханова И.Н., Житина Л.С., Микаэлян А.В., Сергеева О.М. Пространственно-временная изменчивость фитопланктона // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988. С. 100–112.

Суханова И.Н. Фитопланктон бухты Курня и Городского залива // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря (эксперимент «Созополь 80-86»). 1993. С. 91–100.

Суханова И.Н., Микаэлян А.С., Ратькова Т.Н. Фитопланктон Бургасского залива и прилегающего района побережья // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря (эксперимент «Созополь 80-86»). 1993. С. 100–112.

Тихоненков Д.В. Структура сообществ и количественное обилие планктонных гетеротрофных жгутиконосцев (Protista) реки Ильд (Ярославская область) // Экосистемы малых рек: Биоразнообразие, Экология, Охрана. Лекции и материалы докладов Всероссийской школы-конференции. ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН. 2008. Из-во «Принтхаус». С. 292–294.

Тихоненков Д.В. Видовое разнообразие и сезонные изменения сообществ гетеротрофных флагеллят (Protista) в прибрежной зоне о. Кинг-Джордж (Южные Шетлендские острова, Антарктика) // Проблемы Арктики и Антарктики. 2011 (в печати).

Трунова О.Н. Биологические факторы самоочищения водоемов и сточных вод Л.: Наука, 1979. 109 с.

Туманцева Н.И. Качественный состав и распределение биомассы инфузорий во фронтальных зонах юго-восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана: (Биология, физика, химия). М.: Наука, 1984. С. 161–168.

Туманцева Н.И. «Красный прилив» в Черном море // Океанология. 1985. Т. 25. вып. 1. С. 130–132.

Туманцева Н.И. Качественный состав и закономерности распределения планктонных инфузорий // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988а. С. 164–170.

Туманцева Н.И. Скорость размножения и продукция инфузорий // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988б. С. 170–175.

Туманцева Н.И., Бойкова Э.Е., Сорокин П.Ю. Эколого-фаунистические особенности формирования сообществ планктонных инфузорий и распределение их биомассы в Черном море в летний период // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. С. 196–203.

Флинт М.В., Копылов А.И., Поярков С.Г., Ратькова Т.Н., Сажин А.Ф. Вертикальное распределение планктона в нижних слоях кислородной зоны и его связь с процессами бактериального хемосинтеза // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря (Ред. М.Е. Виноградов, М.В. Флинт). М.: Наука, 1989. С. 233–246.

Флинт М.В., Копылов А.И., Суханова И.Н. Сравнительная роль бактерий и фитопланктона в цикле органического углерода в пелагической экосистеме восточной части Берингова моря (район островов Прибылова) // Океанология. 2003. Т. 43. № 1. С. 54–68.

Харламенко В.И. Численность и продукция бактериопланктона в бухте Кратерной // Биол. моря. 1989. № 3. С. 49–51.

Хлебович Т.В. Интенсивность дыхания у инфузорий разного размера // Цитология. 1974. Т. 16. № 1. С. 103–105.

Хлебович Т.В. Планктонные инфузории // Невская губа. Гидробиологические исследования. Тр. ЗИН. Т. 151. Л.: Наука, 1987. С. 77–82.

Хлебович Т.В. Структурно-функциональная роль планктонных инфузорий в разнотипных озерах Южной Карелии // Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий / Тр. ЗИН РАН. 1997. Т. 272. С. 62–70.

Хлебович Т.В. Вклад хлорофиллсодержащих миксотрофных инфузорий в общую автотрофную биомассу в пресноводных водоемах // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. Тр. ЗИН РАН. 1999. Т. 279. С. 93–99.

Хлебович Т.В. Участие планктонных инфузорий в трансформации взвешенного органического вещества в мезотрофном озере Костомоярви (Карелия) // Гидробиол. журнал. 2001. Т. 35. № 5. С. 38–45.

Хлебович Т.В. Структура популяции и трофические связи протозойного планктона // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 64–71.

Хлебович Т.В. Роль инфузорий и водорослей в питании коловратки *Asplanchna priodonta* Gosse // Биол. внутр. вод. 2006. № 3. С. 31–34.

Хлебович Т.В. Соотношение основных функциональных характеристик инфузорий и саркодовых // ДАН. 2008. Т. 423. № 1. С. 139–141.

Цыбань А.В. Бактерионейстон и бактериопланктон в прибрежной зоне Черного моря. Киев: Наук. Думка, 1970. С. 3–272.

Цыбань А.В., Панов Г.В., Кудрявцев В.М. и др. Микроорганизмы и микробиологические процессы // Исслед. Экосистемы Берингова моря. Л.: Гидрометеиздат, 1990. С. 81–88.

Чорик Ф.П. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев, 1968. 251 с.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Лебедева Л.П., Умнов А.А. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря (осенний период 1978 г.) // Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 223–243.

Шушкина Э.А., Сорокин Ю.И., Лебедева Л.П., Пастернак А.Ф., Кашевская Е.Э. Продукционно-деструкционные характеристики планктонного сообщества в северо-восточной части Черного моря в течение сезона 1978 г. // Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 178–202.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Ведерников В.И. и др. Структурно-функциональный анализ планктонных сообществ в юго-восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (Биология, физика, химия). М.: Наука, 1984. С. 257–276.

Шушкина Э.А., Ведерников В.И., Копылов А.И. и др. Изменение планктонного сообщества в экспериментальных склянках при определении продукции фитопланктона и бактерий // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1987. № 1. С. 42–54.

Шушкина Э.А., Лебедева Л.П., Виноградов Е.М., Николаева Г.Г. Структурно-функциональные параметры планктонных сообществ эпипелагиали // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988. С. 260–276.

Шушкина Э.А., Ведерников В.И., Виноградов М.Е. и др. Структурные и функциональные характеристики планктонных сообществ в Бургасском заливе и уг. Созополь летом 1981 г. // Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря (район г. Созополя, НРБ). М.: ИО АН СССР. Координационный центр СЭВ. 1985. С. 153–176.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е. Изменение планктонного сообщества открытых районов Черного моря и воздействие на него гребневика

мнемиопсиса (1978–1989гг.) // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. С. 248–261.

Шушкина Э.А., Виноградов М.Е., Мусаева Э.И. Количественная оценка основных элементов планктонных сообществ и связей (экологических потоков) между ними // Прибрежные экосистемы западной части Черного моря (эксперимент «Созополь 80-86»). 1993. С. 270–291.

Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука. 1988. 304 с.

Abboud-Abi Saab M. Annual cycle of the microzooplankton communities in the waters surrounding the Palm Island Nature Reserve (north Lebanon), with special attention to tintinnids // Med. Mar. Science. 2002. V. 3/2. P. 55-76.

Adolf J.E., Stoecker D.K., Harding Jr. L.W. The balance of autotrophy and heterotrophy during mixotrophic growth of *Karlodinium micrum* (Dinophyceae) // J. Plankton Res. 2006. V. 28. P. 737-751.

Alongi D.M. Flagellates of benthic communities: their characteristics and methods of study // In the Biology of Free-Living Heterotrophic Flagellates (eds. D.J. Patterson and J. Larsen) 1991. Oxford: Clarendon Press, P. 57-75.

Albright L.J., McCrae S.K. Annual bacterioplankton biomasses and productivities in a temperate west coast Canadian fjord // Appl. Environ. Microbiol. 1987. V. 53. N. 6. P. 1277-1285.

Allredge A.L., Gotschalk C. The relative contribution of marine snow of different origin to biological processes in coastal waters // Cont. Shelf Res. 1990. V. 10. P. 41–58.

Alonso-Saez L., Gasol J.M., Arstegue J. et al. Large-scale variability in surface bacterial carbon demand and growth efficiency in the subtropical northeast Atlantic Ocean // Limnol. Oceanogr. 2007. V. 52. P. 533–546.

Amann R.I., Ludwig W., Schleifer K.H. et al. Phylogenetic identification and in situ detection of individual microbial-cells without cultivation // Microb. Rev. 1995. V. 59. P. 143–169.

Andersson A., Lee C., Azam F., Hagstrom A. Release of amino acids and inorganic nutrients by heterotrophic marine microflagellates // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. V. 23. P. 99–106.

Andersson A., Larsson U., Hagstrom A. Size-selective grazing by microflagellates on pelagic bacteria // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V. 33. P. 51–57.

Andersson A., Sumuelsson K., Haecky P., Albertsson J. Changes in the pelagic microbial food web due to artificial eutrophication // Aquat. Ecol. 2006. V. 40. P. 299–313.

- Anderson O.R. Annual abundances, diversity and growth potencial of *Gymnamoebae* in a shallow freshwater pond // J. Euk. Microbiol. 1997. V. 44. P. 393–398.
- Anderson O.R. A seasonal study of the carbon content of planktonic naked amoebae in the Hudson Estuary and in a productive freshwater pond with comparative data for ciliates // J. Euk. Microbiol. 2007. V. 54. P. 386–391.
- Andersen P., Sørensen H.M. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V. 33. P. 99–109.
- Andrade L., Gonzalez A.M., Valentin J.L., Paranhos R. Bacterial abundance and production in the southwest Atlantic Ocean // Hydrobiol. 2004. V. 511. P. 103–111.
- Apple J.K., Del Giorgio P.A., Newell R.I.E. The effect of system-level nutrient enrichment on bacterioplankton production in a tidally-influenced estuary // J. Coast. Res. 2004. V. 45. P. 110–133.
- Archer S.D., Leakey R.J. G., Burkill P.H., Sleigh M.A. Microbial dynamics in coastal waters of east Antarctica: herbivory by heterotrophic dinoflagellates // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. V. 139. P. 239–255.
- Aristegui J., Gasol J.M., Duarte C. M., Herndl G.J. Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm // Limnol. Oceanogr. 2009. V. 54. N 5. P. 1501–1529.
- Arndt H. A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton // Mar. Microb. Food Webs. 1993a. V. 7. P. 3–29.
- Arndt H.A. Rotifers as predators on components of the microbial web (bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates) – a review // Hydrobiol. 1993b. V. 255/256. P. 231–246.
- Arndt H., Dietrich D., Auer B., Cleven E.-J., Crafenhan T., Weitere M., Mylnikov A.P. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems // The Systematics Association Special Volume Series 59. The Flagellates. Unity, diversity and evolution (Edited by B.S.C. Leadbeater and J.C. Green) London and New York, 2000. P. 240–268.
- Auer B., Arndt H. Taxonomic composition and biomass of heterotrophic flagellates in relation to lake trophy and season // Freshwater Biol. 2001. V. 46. P. 959–972.
- Auer B., Elzer U., Arndt H. Comparison of pelagic food webs in lakes along a trophic gradient and with seasonal aspects: influence of resource and predation // J. Plankton Res. 2004. V. 26. N. 6. P. 697–709.
- Azam F. Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens // Science. 1998. V. 280. P. 694–696.
- Baines S.B., Pace M.L. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater systems // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. P. 1078–1090.
- Balaban N.Q., Merrin J., Chait R. et al. Bacterial persistence as a phenotypic switch // Science. 2004. V. 305. P. 1622–1625.
- Barbosa A.B., Galvao H.M., Mendes P.A. et al. Short-term variability of heterotrophic bacterioplankton during upwelling off the NW Iberian margin // Prog. Oceanogr. 2001. V. 51. N. 2–4. P. 339–359.
- Barrera-Alba J.J., Gíanesella S.M.F., Moser G.A.O., Saldanha-Correa F.M.P. Influence of allochthonous organic matter on bacterioplankton biomass and activity in a eutrophic, subtropical estuary // Est. Coast. Shelf Sci. 2009. V. 82. P. 84–94.
- Beaver J.R., Crisman T.L. The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes // Limnol. Oceanogr. 1982. V. 27. P. 246–253.
- Benner R., Opsahl S., Chin-Leo G. et al. Bacterial carbon metabolism in the Amazon River system // Limnol. Oceanogr. 1995. V. 40. P. 1262–1270.
- Bennett S.J., Sanders R.W., Porter K.G. Heterotrophic, autotrophic and mixotrophic nanoflagellates: seasonal abundances and bacterivory in eutrophic lake // Limnol. Oceanogr. 1990. V. 35. P. 1821–1832.
- Bergh O., Borsheim K.Y., Bratbak G., Heldal M. High abundance of viruses found in aquatic environments // Nature. 1989. V. 340. P. 467–468.
- Berman T., Viner-Mozzini Y. Abundance and characteristics of polysaccharide and proteinaceous particles in Lake Kinneret // Aquat. Microb. Ecol. 2001. V. 24. P. 255–264.
- Bernard C., Rassoulzadegan F. Bacteria and microflagellates as a major food source for marine ciliates: possible implications for the microzooplankton // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1990. V. 64. N. 1–2. P. 147–155.
- Berninger U.-G., Finlay B.J., Kuupp-Leinkki P. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater // Limnol. Oceanogr., 1991a. V. 36. P. 139–147.
- Berninger U.-G., Caron D.A., Saunders R.W., Finlay B.J. Heterotrophic flagellates of planktonic communities, their characteristics and methods of study // Biology of Free-Living Heterotrophic Flagellates (eds. D.J. Patterson and J. Larsen). Systematics Association Special Volume 45. Oxford, U.K.: Clarendon Press, 1991b. P. 38–56.
- Berninger U.-G., Wickham S.A., Finlay B.J. Trophic coupling within the microbial food web: a study with fine temporal resolution in eutrophic freshwater ecosystem // Freshwater Biol. 1993. V. 30. P. 419–432.
- Bertilsson S., Tranvik L.J. Photochemical transformation of dissolved organic matter in lakes // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. N 4. P. 753–762.

- Bertoni R., Callieri C., Balseiro E., Modenutti B. Susceptibility of bacterioplankton in nutrient enrichment of oligotrophic and ultraoligotrophic lake waters // J. Limnol. 2008. V. 67. P. 120-127.
- Biddanda B., Opsahl S., Benner R. Plankton respiration and carbon flux through bacterioplankton on the Louisiana shelf // Limnol. Oceanogr. 1994. V. 39. N 6. P. 1259-1275.
- Biddanda B., Ogdahl M., Cotner J. Dominance of bacterial metabolism in oligotrophic relative to eutrophic waters // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. N 3. P. 730-739.
- Billen G., Servais P., Becquevort S. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: Bottom-up and top-down control? // Hydrobiol. 1990. V. 207. P. 37-42.
- Bird D.F., Kalff J. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1984. V. 41. P. 1015-1023.
- Bird D.F., Karl D.M. Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 19. P. 13-27.
- Bjørnsen P.K., Riemann B., Horsted S.I. et al. Trophic interactions between heterotrophic flagellates and bacterioplankton in manipulated sea water enclosures // Limnol. Oceanogr. 1988. V. 33. P. 409-420.
- Blackbourn N., Azam F., Hagstrom A. Spatially explicit simulations of a microbial food web // Limnol. Oceanogr. 1997. V. 42. P. 613-622.
- Bloem J., Albert C., Bar-Gilissen M.-J.B. et al. Nutrient cycling through phytoplankton, bacteria and protozoa in selectively filtered Lake Vechten water // J. Plankton Res. 1989. V. 11. N 1. P. 119-131.
- Bloem J., Bar-Gilissen M.-J. B. Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake // Limnol. Oceanogr. 1989. V. 34. P. 297-309.
- Bernard C., Rassoulzadegan F. Bacteria and microflagellates as a major food source for marine ciliates: possible implications for the microzooplankton // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1990. V. 64. N 1-2. P. 147-155.
- Bockstahler K.R., Coats D.W. Grazing of the mixotrophic dinoflagellates *Gymnodinium sanguineum* on ciliate populations in Chesapeake Bay // Mar. Biol. 1993. V. 116. P. 477-487.
- Boetius A., Ravensschlag K., Schubert C.J. et al. A marine microbial consortium apparently mediating anaerobic oxidation of methane // Nature. 2000. V. 407. P. 623-626.
- Bohannan B.J.M., Lenski R.E. Effect of prey heterogeneity on the response of a model food chain to resource enrichment // Am. Nat. 1999. V. 153. P. 73-82.
- Bonecker C.C., Bonecker S.L.C., Bozelli R.L. et al. Zooplankton composition under the influence of liquid wastes from a pulp mill in middle Doce River (Belo Oriente, MG, Brazil) // Arg. Biol. Tecnol. 1996. V. 39. P. 893-901.
- Booth B.C., Lewin J., Postel J.R. Temporal variation in the structure of autotrophic and heterotrophic communities in the subarctic Pacific // Prog. Oceanogr. 1993. V. 32. P. 57-99.
- Borsheim K.Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987. V. 36. P. 171-175.
- Boucher D., Jardillier L., Debroas D. Succession of bacterial community composition over two consecutive years in two aquatic systems: a natural lake and lake-reservoir // FEMS Microbiol. Ecol. 2006. V. 55. P. 79-97.
- Bouvier T., Del Giorgio P.A. Key role of selective viral-induced mortality in determining marine bacterial community composition // Environ. Microbiol. 2007. V. 9. P. 287-297.
- Bralewska J.M., Witek Z. Heterotrophic dinoflagellates in the ecosystem of the Gulf of Gdansk // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1995. V. 117. P. 241-248.
- Bratbak G. Bacterial biovolume and biomass estimations // Appl. Environ. Microbiol. 1985. V. 49. N 6. P. 1488-1493.
- Bratbak G., Thingstad T.F. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalisms // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. V. 25. P. 23-30.
- Burns C.W., Schallenburg M. Relative impacts of copepods, cladocerans and nutrients on the microbial food web of mesotrophic lake // J. Plankton Res. 1996. V. 15. P. 683-714.
- Bursa A.S. The annual cycle at Igloodik in the Canadian Arctic. II. The phytoplankton // J. Fish. Res. Bd. Can. 1961. V. 18. P. 563-615.
- Calbet A., Saiz E. The ciliate-copepod link in marine ecosystem // Aquat. Microb. Ecol. 2005. V. 38. P. 157-167.
- Callieri C., Heinimaa S. Microbial loop in the large subalpine lakes // Mem. Ins. ital. Idrobiol. 1997. V. 56. P. 143-156.
- Callieri C., Pugnetti A., Manca M. Carbon partitioning in the food web of a high mountain lake: from bacteria to zooplankton // J. Limnol. 1999. V. 58. N 3. P. 144-151.
- Callieri C., Bertoni R. Organic carbon and microbial food web assemblages in an oligotrophic alpine lake // J. Limnol. 1999. V. 58. N 2. P. 136-143.
- Callieri C., Stockner J.G. Freshwater autotrophic picoplankton: a review // J. Limnol. 2002. V. 61. N 1. P. 1-14.
- Capblancq J. Nutrient dynamics and pelagic food web interactions in oligotrophic and eutrophic environments: an overview // Hydrobiol. 1990. V. 207. P. 1-14.

- Carlough L.A., Meyer J.L. Protozoans on two south-eastern blackwater rivers and their importance to trophic transfer // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. P. 163-177.
- Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 46. N 2. P. 491-498.
- Caron D.A. Symbiosis and mixotrophy among pelagic microorganisms // *Microbial Ecology of the Oceans*. New York: Wiley-Liss, 2000. P. 495-523.
- Caron D.A., Davis P.G., Madin L.P., Sieburth J. McN. // Heterotrophic bacteria and bacterivorous Protozoa in oceanic microaggregates // *Science*. 1982. V. 218. N 4574. P. 795-797.
- Caron D.A., Goldman J.C. Protozoan nutrient regeneration // *The Ecology of Marine Protozoa*. New York: Oxford University Press. 1990. P. 283-306.
- Caron D.A., Swanberg N.R. The ecology of planktonic sarcodines // *Rev. Aquat. Sci.* 1990. V. 3. P. 147-180.
- Caron D.A., Porter K.G., Sanders R.W. Carbon, nitrogen and phosphorus budgets for mixotrophic phytoflagellate *Poterioochromonas malhamensis* (Chrysophyceae) during bacterial ingestion // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. P. 433-443.
- Caron D.A., Lim E.L., Miceli G. et al. Grazing and utilization of chroococoid cyanobacteria and heterotrophic bacteria by protozoa in laboratory cultures and a coastal plankton community // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1991. V. 76. N 3. P. 205-217.
- Caron D.A., Dam H.G., Kremer P. et al. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface water of the Sargasso Sea near Bermuda // *Deep-Sea Res.* 1995. V. 42. P. 943-972.
- Caron D.A., Peele E.R., Lim E.L., Dennett M.R. Picoplankton and nanoplankton and their trophic coupling in surface waters of the Sargasso Sea south of Bermuda // *Limnol. Oceanogr.* 1999. V. 44. P. 259-272.
- Carrias J.-F., Amblard C., Bourdier G. Protistan bacterivory in an oligomesotrophic lake: importance of attached ciliates and flagellates // *Microb. Ecol.* 1996. V. 31. P. 249-268.
- Carrias J.-F., Amblard C., Quiblier-Llberas C., Bourdier G. Seasonal dynamics of free and attached heterotrophic nanoflagellates in an oligomesotrophic lake // *Freshwater Biol.* 1998. V. 39. P. 91-102.
- Carrick H.J., Fahnenstiel G.L., Taylor W.D. Growth and productivity of planktonic protozoa in Lake Michigan: In situ versus in vitro comparisons and importance to food web dynamics // *Limnol. Oceanogr.* 1992. V. 37. N 6. P. 1221-1235.
- Cases I., de Lorenzo V. The grammar of (micro)-biological diversity // *Environ. Microbiol.* 2002. V. 4. P. 623-627.
- Castillo M.M., Kling G.W., Allan J.D. Bottom-up controls on bacterial production in tropical lowland rivers // *Limnol. Oceanogr.* 2003. V. 48. N 4. P. 1466-1475.
- Castillo M.M., Allan J.D., Sinsabaugh R.L., Kling G.W. Seasonal and interannual variation of bacterial production in lowland rivers of the Orinoco basin // *Freshwater Biol.* 2004. V. 49. P. 1400-1414.
- Chaban B., Ng S.Y.M., Ken F.J. Archaeal habitats – from the extreme to the ordinary // *Can. J. Microbiol.* 2006. V. 52. N. 2. P. 73-116.
- Chen C.-C., Shiah F.-K., Gong G.-G., Chiang K.-P. Planktonic community respiration in the East China Sea: importance of microbial consumption of organic carbon // *Deep-Sea Res. II*. 2003. V. 50. P. 1311-1325.
- Cho B.C., Azam F. Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior // *Nature*. 1988. V. 332. P. 441-443.
- Cho B.C., Azam F. Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's eutrophic zone // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. V. 63. P. 253-259.
- Cho B.S., Na S.C., Choi D.H. Active ingestion of fluorescently labeled bacteria by mesopelagic heterotrophic nanoflagellates in the East Sea, Korea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2000. V. 206. P. 23-32.
- Christoffersen K. Ecological implications of cyanobacterial toxins in aquatic food webs // *Phycologia*. 1996a. V. 35. P. 42-50.
- Christoffersen K. The effect of microcystin on growth of single species and on mixed natural populations of heterotrophic nanoflagellates // *Nat. Toxins*. 1996b. V. 4. P. 215-220.
- Chróst R.J., Siuda W. Microbial production, utilization, and enzymatic degradation of organic matter in the upper trophogenic layer in the pelagial zone of lakes along a eutrophication gradient // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51 (1, part 2). P. 749-762.
- Chróst R.J., Adamczewski T., Kalinowska K., Skowronska A. Abundance and Structure of microbial loop components (bacteria and protists) in lakes of different trophic status // *J. Microbial. Biotechnol.* 2009. V. 19. N 9. P. 858-868.
- Christoffersen K., Riemann B., Hansen L.R., Klysner A., Sørensen H.B. Qualitative importance of the microbial loop and plankton community structure in a eutrophic lake during a bloom of cyanobacteria // *Microb. Ecol.* 1990. V. 20. P. 253-272.
- Church M.J., Hutchins D.A., Ducklow H.W. Limitation of bacterial growth by dissolved organic matter and iron in the Southern Ocean // *Appl. Environ. Microb.* 2000. V. 66. N 2. P. 455-466.
- Cleven E.-J., Weisse T. Seasonal succession and taxon-specific bacterial grazing rates of heterotrophic nanoflagellates in Lake Constance // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 23. P. 147-161.

- Cleven E.-J. Pelagic ciliates in a large mesotrophic lake: seasonal succession and taxon-specific bacterivory in lake Constance // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 2004. V. 89. N 3. P. 289-304.
- Coats D.W., Bockstahler K.C., Berg G.M., Snieszek J.H. Dinoflagellate infections of *Favella paramensis* from two North American estuaries // *Mar. Biol.* 1994. V. 119. N 1. P. 105-113.
- Cohan F.M. What are bacterial species? // *Annu. Rev. Microbiol.* 2002. V. 56. P. 457-487.
- Cohen J., Shuvae H. Coliforms, fecal coliforms and fecal streptococci as indicators of water pollution // *Water, Air and Soil Pollut.* 1973. V. 2. P. 85-89.
- Cole J.J., Caraco N.F. Atmospheric exchange of carbon dioxide in a low-wind oligotrophic lake measured by the addition of SF₆ // *Limnol. Oceanogr.* 1998. V. 43. P. 647-656.
- Cole J.J., Pace M.L. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. N 6. P. 1019-1027.
- Cole J.J., Likens G.E., Strayer D.L. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. P. 1080-1090.
- Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. V. 43. P. 1-10.
- Collins M. Algal toxins // *Microbiol. Rev.* 1978. V. 42. P. 725-746.
- Colombet J., Charpin M., Robin A. et al. Seasonal depth-related gradients in virioplankton: Standing stock and relationships with microbial communities in Lake Pavin (France) // *Microb. Ecol.* 2009. V. 58. P. 728-736.
- Comerma M., Garsia J.C., Armengol J., Romero M., Simek K. Planktonic food web structure along the Sau Reservoir (Spain) in Summer 1997 // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2001. V. 86. P. 195-209.
- Comerma M., Garsia J.C., Romero M. et al. Carbon flow dynamics in the pelagic community of the Sau Reservoir (Catalonia, NE Spain) // *Hydrobiol.* 2003. N 504. P. 87-98.
- Conan P., Turley C., Stutt E. et al. Relationship between phytoplankton efficiency and the proportion of bacterial production to primary production in the Mediterranean Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. V. 17. P. 131-144.
- Cook W.L., Ahearn D.G. Natural control of *Anabaena* blooms by the amoeba *Asterocaelum anabaenophilum* sp. nov. // *The Distributional History of the Biota of the Southern Appalachians. Part IV. Algae and Fungi. Biogeography. Systematics and Ecology.* Parker B.C. and Roane M.K. (eds.). Charlottesville, VA, USA: University Press of Virginia. 1976. P. 71-80.
- Countway P.D., Gast R.J., Dennett M.R., Savai P., Rose J.M., Caron D.A. Distinct protistan assemblages characterize the euphotic and deep sea (2500 m) of the western North Atlantic (Sargasso Sea and Gulf Stream) // *Environ. Microbiol.* 2007. V. 9. P. 1219-1232.
- Coveney M.F., Wetzel R.G. Effects of nutrients on specific growth rate of bacterioplankton in oligotrophic lake water cultures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 52. P. 150-156.
- Coveney M.E., Wetzel R.G. Biomass, production, and specific growth rate of bacterioplankton and coupling to phytoplankton in an oligotrophic lake // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. P. 1187-1200.
- Crawford D.W. *Mesodinium rubrum*: the phytoplankton that wasn't // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989. V. 58. P. 161-174.
- Crawford D.W., Purdie D.A., Lockwood A.P.M., Weissmann P. Recurrent red-tides in the Southampton Water estuary caused by the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* // *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 1997. V. 45. P. 799-812.
- Crump B.C., Baross J.A., Simenstad C.A. Dominance of particle-attached bacteria in the Columbia River estuary, USA // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 14. P. 7-18.
- Crump B.C., Armbrust E.V., Baross J.A. Phylogenetic analysis of particle-attached and free-living bacterial communities in the Columbia River, its estuary, and the adjacent coastal ocean // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. P. 3192-3204.
- Crump B.C., Kling G.W., Bahr M., Hobbie J.E. Bacterioplankton community shifts in an arctic lake correlate with seasonal changes in organic matter source // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 2253-2268.
- Curtis T.P., Sloan W.T., Scannell J.W. Estimating prokaryotic diversity and its limits // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. P. 10494-10499.
- Cynar F.J., Estep K.W., Sieburth J. McN. The detection and characterization of bacteria-sized protists in "protist-free" filtrates and their potential impact on experimental marine ecology // *Microb. Ecol.* 1985. V. 11. N 4. P. 281-288.
- Davidson K., Flynn K.J., Cunningham A. A first attempt of model factors affecting the ingestion of prey by the dinoflagellate *Oxyrrhis marina* // *Cytology.* 1995. V. 37. P. 969-977.
- Davis P.G., Caron D.A., Sieburth J.M. Oceanic amoebae from the North Atlantic: culture, distribution, and taxonomy // *Trans. Am. Microsc. Soc.* 1978. V. 96. P. 73-88.
- Davis P.G., Sieburth J. McN. Differentiation of the photosynthetic and heterotrophic populations of nanoplankters by epifluorescence microscopy // *Ann. Inst. Oceanogr. (Paris).* 1982. V. 58, suppl., P. 249-259.

- Davis P.G., Caron D.A., Johnson P.W., Sieburth J. McN. Phototrophic and apochlorotic components of picoplankton and nanoplankton in the North Atlantic: geographic, vertical, seasonal and diel distributions // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1985. V. 21. P. 15-26.
- DeBiase A.E., Sanders R.W., Porter K.G. Relative nutritional value of ciliate protozoa and algae as food for *Daphnia* // *Microb. Ecol.* 1990. V. 19. P. 199-210.
- Degermendzhy A.G., Gulati R.D. Understanding the mechanisms of blooming of phytoplankton in Lake Shira, a saline lake in Siberia (the Republic of Khakasia) // *Aquat. Ecol.* 2002. V. 36. N 2. P. 331-340.
- Del Giorgio P.A., Peters R.H. Patterns in planktonic P : R ratios in lakes: Influence of lake trophic and dissolved organic carbon // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. P. 772-787.
- Del Giorgio P.A., Scarborough G. Increase in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implications for estimates of bacterial growth and production rates // *J. Plankton Res.* 1995. V. 17. P. 1905-1924.
- Del Giorgio P.A., Gasol J.M. Biomass distribution in freshwater plankton communities // *Amer. Natur.* 1995. V. 146. N. 1. P. 135-152.
- Del Giorgio P.A., Gasol J.M., Vaque D. et al. Bacterioplankton community structure: protists control net production and the proportion of active bacteria in a coastal marine community // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. N. 6. P. 1169-1179.
- Del Giorgio P.A., Cole J.J., Cimleris A. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems // *Nature.* 1997. V. 385. P. 148-151.
- Del Giorgio P.A., Cole J.J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1998. V. 29. P. 503-541.
- Del Giorgio P.A., Bouvier T.C. Linking the physiologic and phylogenetic successions in free-living bacterial communities along an estuarine salinity gradient // *Limnol. Oceanogr.* 2002. V. 47. N. 2. P. 471-486.
- Del Giorgio P.A., Duarte C.M. Respiration in the open ocean // *Nature.* 2002. V. 420. P. 379-384.
- DeLong E.F. Archaea in coastal marine environments // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1992. V. 89. P. 5685-5689.
- DeLong E.F. Microbial domains in the ocean: a lesson from the Archaea // *Oceanography.* 2007. V. 20. N. 2. P. 124-129.
- DeLong E.F., Franks D.G., Aldrege A.L. Phylogenetic diversity of aggregate-attached vs. free-living marine bacterial assemblages // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. P. 924-934.
- Diehl S., Feiße M. Effects of enrichment on threelevel food chains with omnivory // *Am. Nat.* 2000. V. 155. P. 200-218.
- Diehl S., Feiße M. Intraguild prey suffers from enrichment of their resources: a microcosm experiment with ciliates // *Ecology.* 2001. V. 82. P. 2977-2983.
- Dodge J.D., Lee J.J. Phylum Dinoflagellata // *The illustrated guide to the protozoa*, 2nd edition. Society of Protozoologists. Kansas. USA.: Lawrence, 2000. P. 656-689.
- Dolan J.R. Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods // *Mar. Biol.* 1991. V. 111. P. 303-309.
- Dolan J.R. Phosphorus and ammonia excretion by planktonic protists // *Mar. Geol.* 1997. V. 139. P. 109-122.
- Dolan J.R., Coats D.W. Seasonal abundance of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay Waters // *Est. Coastal Shelf Sci.* 1990. V. 31. P. 157-175.
- Dolan J.R., Gallegos C.L. Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River Estuary // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1991. V. 77. P. 147-156.
- Dolan J.R., Vidussi F., Claustre H. Planktonic ciliates in the Mediterranean Sea: Longitudinal trend // *Deep Sea Res., Part I.* 1999. V. 46. P. 2025-2039.
- Dolan J.R., Perez M.T. Coast, benefits and characteristics of mixotrophy in marine oligotrichs // *Freshwater Biol.* 2000. V. 45. P. 227-238.
- Domaizon L., Viboud S., Fontvieille D. Taxon-specific and seasonal variations in flagellates grazing on heterotrophic bacteria in the oligotrophic Lake Annecy – importance of mixotrophy // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. V. 46. P. 317-329.
- Dominik K., Hofle M.G. Changes in bacterioplankton community structure and activity with depth in a eutrophic lake as revealed by 5S rRNA analysis // *Appl. Environ. Microbiol.* 2002. V. 68. P. 3606-3613.
- Dorigo U., Volatier L., Humbert J.-F. Molecular approaches to the assessment of biodiversity in aquatic microbial communities // *Water Res.* 2005. V. 39. P. 2207-2218.
- Ducklow H.W. Production and fate of bacteria in the oceans // *BioScience.* 1983. V. 33. P. 494-499.
- Ducklow H.W. Factors regulating bottom-up control of bacteria biomass in open ocean plankton communities // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergern. Limnol.* 1992. B. 37. S. 207-217.
- Ducklow H.W., Bacterial production and biomass in the oceans // *Microbial Ecology of the Oceans.* New York: Wiley-Liss. 2000. P. 85-120.
- Ducklow H.W., Carlson C.A. Ocean bacterial production // *Adv. Microb. Ecol.* 1992. V. 12. P. 113-181.

- Ducklow H.W., Yagerb P.L. Pelagic bacterial processes in polynyas // *Polynyas: Windows into Polar Oceans*. Elsevier Oceanography Series. Elsevier. 2006. P. 1-33.
- Ducklow H.W., Purdie D.N., Williams P.J. Leb., Davies J.M. Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community // *Science*. 1986. V. 232. P. 865-867.
- Ducklow H.W., Quinby H.L., Carlson C.A. Bacterioplankton dynamics in the equatorial Pacific during the 1992 El Niño // *Deep-Sea Res. II*. 1995. V. 42. P. 621-638.
- Ducklow H.W., Steinberg D.K., Buesseler K.O. Upper ocean carbon export and the biological pump // *Spec. Issue – JGOFS. Oceanography*. 2004. V. 14. P. 50-58.
- Dufour P., Colon M. The tetrazolium reduction method for assessing the viability of individual bacterial cells in aquatic environments: improvements, performance and applications // *Hydrobiol.* 1992. V. 232. N. 3. P. 211-218.
- Dufour P., Torretón J.P. Bottom-up control of bacterioplankton from eutrophic to oligotrophic sites in the North Eastern tropical Atlantic ocean // *Deep Sea Res. I*. 1996. V. 43. N 8. P. 1305-1320.
- Dufour P., Torretón J.P., Colon M. Advantages of distinguishing the active fraction in bacterioplankton assemblages: some examples // *Hydrobiol.* 1990. V. 207. P. 295-301.
- Dutca B.J., Bell D.B. Isolation of salmonellas from moderately polluted waters // *J. Water Pollut. Contr. Fed.* 1973. V. 45. N 2. P. 316-324.
- Dykhuizen D. E. Santa Rosalia revisited: why are there so many species of bacteria? // *Anton. Leeuwenh.* 1998. V. 73. P. 25-33.
- Edwards R.T., Meyer J.L. Production and turnover of planktonic bacteria in two southeastern blackwater rivers // *Appl. Environ. Microbiol.* 1986. V. 52. N 6. P. 1317-1323.
- Eiler A., Langenheder S., Bertilsson S., Tranvik L.J. Heterotrophic bacterial growth efficiency and community structure at different natural organic carbon concentrations // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 3701-3709.
- Elbrächter M. Food uptake mechanisms in phagotrophic dinoflagellates and classification // *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*, D.J. Patterson and J. Larsen (eds.). 1991. Oxford, Clarendon Press. P. 303-312.
- Erikson R., Vammen K., Zelaya A., Bell R.T. Distribution and dynamics of bacterioplankton production in a polymictic tropical lake (Lago Xolotlan, Nicaragua) // *Hydrobiol.* 1999. V. 382. P. 27-39.
- Falcon L.I., Noguez A.M., Espinosa-Asuar L. et al. Evidence of biogeography in surface ocean bacterioplankton assemblages // *Mar. Genom.* 2008. V. 1. P. 55-61.
- Fahnenstiel G.L., Krause A.E., McCormick M.J. et al. The structure of planktonic food web in the St. Lawrence Great Lakes // *J. Gt. Lakes Res.* 1998. V. 24. P. 531-554.
- Farnell-Jackson E.A., Ward A.K. Seasonal patterns of viruses, bacteria and dissolved organic carbon in a riverine wetland // *Freshwater Biol.* 2003. V. 43. P. 841-851.
- Fasham M.J.R., Ducklow H.W., McKelvie D.S. A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer // *J. Mar. Res.* 1990. V. 48. P. 591-639.
- Felip M., Sttler B., Psenner R., Catalan J. Highly active microbial communities in the ice and snow cover of high mountain lakes // *Appl. Environ. Microb.* 1995. V. 61. P. 2394-2401.
- Felip M., Pace M.L., Cole J.J. Refutation of planktonic bacterial growth rates: the effects of temperature and resources // *Microb. Ecol.* 1996. V. 31. N 1. P. 15-28.
- Felip M., Bartumeus F., Halac S., Catalan J. Microbial plankton assemblages, composition and biomass, during two ice-free periods in a deep high mountain lake (Estany Redó, Pyrenees) // *J. Limnol.* 1999. V. 58. N. 2. P. 193-202.
- Fenchel T., Harrison P. The significance of bacterial grazing and mineral cycling for the decomposition of particulate detritus // *Angerson J.M., MacFayden A., eds., The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. London: Blackwell, 1976. P. 285-299.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. I. Some important form and their functional morphology // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982a. V. 8. N 3. P. 211-223.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982b. V. 8. N. 3. P. 225-231.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. III. Adaptations to heterogeneous environments // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982c. V. 9. N 3. P. 25-33.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982d. V. 9. N 3. P. 35-42.
- Fenchel T. The ecology of heterotrophic microflagellates // *Adv. Microb. Ecol.* 1986. V. 9. P. 57-97.
- Ferguson R.L., Rublee P. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton // *Limnol. Oceanogr.* 1976. V. 21. P. 141-145.

- Ferrier-Pages C., Rassoulzadegan F. N-remineralization in planktonic protozoa // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. P. 411-418.
- Fernandes V., Rodrigues V., Ramaiah N., Paul J.T. Relevance of bacterioplankton abundance and production in the oligotrophic equatorial Indian Ocean // *Aquat. Ecol.* 2008. V. 42. N 4. P. 511-519.
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T., Falkowski P.G. Primary production of the biosphere: integrating and oceanic components // *Science.* 1998. V. 281. P. 237-240.
- Findlay S., Pace M.L., Lints D. et al. Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem, the Hudson estuary // *Limnol. Oceanogr.* 1991. V. 36. P. 268-278.
- Fischer B. Bakterienwachstum bei 0°C sowie über des Photographien von Kulturen leuchtender Bakterien in ihren einige Lichte // *Centralbl. Bakteriologie.* 1888. Bd. 4. S. 89-92.
- Fischer H., Pusch M. Comparison of bacterial production in sediments, epiphyton and the pelagic zone of a lowland river // *Freshwater Biol.* 2001. V. 46. P. 1335-1348.
- Fischer M.G., Suttle C.A. A virophage at the origin of large DNA transposons // *Science.* 2011. V. 332. P. 231-234.
- Flint M.V., Driks A.V., Emelianov M.V. et al., Significance of Oceanographical and Biological Processes in the Outer and Middle Domains, at the Shelf Break and Middle Fronts for Biological Productivity of the Pribilof Ecosystem, the Eastern Bering Sea Shelf. Oceanographical Conditions and Planktonic Communities in the Coastal Zones and Coastal Fronts of the St. Paul and St. George Islands. Investigations of the Pribilof Marine Ecosystem. Final Report on the US Department of State Grant #S-OPRAQ-94-H-0123-93 and the city of Saint Paul Grant [Ed. Flint M.V. I and II. City of St. Paul, Alaska – P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Moscow, 1996. 665 p.
- Flint M.V., Sukhanova I.N., Kopylov A.I. et al. Plankton distribution associated with frontal zones in the vicinity of the Pribilof Islands // *Deep-Sea Research.* 2002. V. 49. P. 6069-6093.
- Foreman C.M., Franchini P., Sinsabaugh R.L. The trophic dynamics of riverine bacterioplankton: Relationships among substrate availability, ectoenzyme kinetics, and growth // *Limnol. Oceanogr.* 1998. V. 43. P. 1344-1352.
- Francis C.A., Beman J.M., Kuypers M.M.M. New processes and players in the nitrogen cycle: the microbial ecology of anaerobic and archaeal ammonia oxidation // *ISME J.* 2007. V. 1. P. 19-27.
- Fuhrman J.A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects // *Nature.* 1999. V. 399. P. 541-548.
- Fuhrman J.A., Azam F. Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California // *Appl. Environ. Microbiol.* 1980. V. 39. P. 1085-1095.
- Fuhrman J.A., Azam F. Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results // *Mar. Biol.* 1982. V. 66. P. 109-120.
- Fuhrman J.A., Suttle C.A. Viruses in marine planktonic systems // *Oceanography.* 1993. V. 6. P.51-63.
- Fuhrman J.A., McCallum K., Davis A.A. Novel major archaeobacterium group from marine plankton // *Nature.* 1992. V. 356. P. 148-149.
- Fuhrman J.A., Sleeter T.D., Carlson C.A., Proctor L.M. Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989. V. 57. P. 207-217.
- Fukuda R., Ogawa H., Nagata T., Koike I. Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. V. 64. P. 3352-3358.
- Fukuda H., Sohrin R., Nagata T., Koike I. Size distribution and biomass of nanoflagellates in meso- and bathypelagic layers of the subarctic Pacific // *Aquat. Microb. Ecol.* 2007. V. 46. P. 203-207.
- Furtado A.L.S., Casper P., Esteves F.A. Bacterioplankton abundance, biomass and production in a Brazilian coastal lagoon and in two German lakes // *An. Acad. Bras. Ci.* 2001. V. 73. N 1. P. 39-49.
- Gaevsky N.A., Zotina T.A., Gorbaneva T.B. Vertical structure and photosynthetic activity of lake Shira phytoplankton // *Aquatic Ecol.* 2002. V. 36. N 2. P. 165-178.
- Gaines N.A., Taylor F.J.R. Extracellular digestion in marine dinoflagellates // *J. Plankton. Res.* 1984. V. 6. P. 1057-1061.
- Gaines G., Elbrächter M. Heterotrophic nutrition // *The Biology of the Dinoflagellates* (ed. F.R.J. Taylor), Oxford: Blackwell Scientific, 1987. P. 224-268.
- Galvao H.M., Fritz A.T., Schmaljohann R. Ingestion of gametes by protists: fate of surplus reproductive energy in the sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1989. V. 51. N 3. P. 215-220.
- Garrison D.L., Gowing M.M., Hughes M.P. et al. Microbial foodweb structure in the Arabian Sea, a US-JGOFS study // *Deep Sea Res. II.* 2000. V. 47. P. 1387-1422.
- Gasol J.M. A framework for the assessment of top-down vs bottom-up control of heterotrophic nanoflagellates abundance // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 113. P. 291-300.
- Gasol J.M., Simons A.M., Kalff I. Patterns in the top-down versus bottom-up regulation of heterotrophic nanoflagellates in temperate lake // *J. Plankton Res.* 1995. V. 17. P. 1879-1903.

- Gasol J.M., Del Giorgio P.A., Duarte C.M. Biomass distribution in marine planktonic communities // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 1353-1363.
- Gasol J.M., Duarte C.M. Comparative analyses in aquatic microbial ecology: how far do they go // *FEMS Microbial. Ecol.* 2000. V. 31. P. 99-106.
- Geller A. Comparison of mechanisms enhancing biodegradability of refractory lake water constituents // *Limnol. Oceanogr.* 1986. V. 31. P. 755-764.
- Gessner M.O., Suberkopp K., Chauvet E. Decomposition of plant litter by fungi in marine and freshwater systems // *The mycota*. V. Springer. 1997. P. 303-322.
- Gevers D., Cohan F.M., Lawrence J.G. et al. Re-evaluating prokaryotic species // *Nat. Rev. Microbiol.* 2005. V. 3. P. 733-739.
- Gifford D.J., Dagg M.J. Feeding of the estuarine copepod *Acartia tonsa* Dana: carnivory vs. herbivory in natural microplankton assemblages // *Bull. Mar. Sci.* 1988. V. 49. P. 458-468.
- Giorgio P.A., Gasol J.M., Vaque D., Mura P., Agusti S., Duarte C.M. Protists control net production and the proportion of active bacteria in a coastal marine community // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. N 6. P. 1169-1179.
- Giovannoni S.J., Britschgi T.B., Moyer C.L., Field K.G. Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton // *Nature*. 1990. V. 345. P. 60-63.
- Glockner F.O., Fuchs B.M., Amann R. Bacterioplankton composition of lakes and oceans: a first comparison based on fluorescence in situ hybridization // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. P. 3721-3726.
- Glockner F.O., Zaichikov E., Belkova N. et al. Comparative 16S rRNA analysis of lake bacterioplankton reveals globally distributed phylogenetic clusters including an abundant group of *Actinobacteria* // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. V. 66. P. 5053-5065.
- Goldman J.C., Caron D.A., Andersen O.K., Dennett M.R. Nutrient cycling in a microflagellate food chain. I. Nitrogen dynamics // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1985. V. 24. P. 231-242.
- Goldman J.C., Caron D.A. Experimental studies on an omnivorous microflagellate: implications for grazing and nutrient regeneration in the marine microbial food chain // *Deep-Sea Res.* 1985. V. 32. P. 899-915.
- Goldman J.C., Dennett M.R., Gordin H. Dynamics of herbivorous grazing by heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* // *J. Plankton Res.* 1989. V. 11. P. 391-407.
- González J.M., Sherr E.B., Sherr B.F. Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates // *Appl. Environ. Microbiol.* 1990. V. 56. P. 583-589.
- González J.M., Suttle C.A. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-sized particles: ingestion and digestion // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1993. V. 94. P. 1-10.
- González N., Anadón R., Viesca L. Carbon flux through the microbial community in a temperate sea during summer: role of bacterial metabolism // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. Vol. 33. P. 117-126.
- Granéli E., Johansson N. Effects of the toxic haptophyte *Prymnesium parvum* on the survival and feeding of a ciliate: the influence of different nutrient conditions // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2003. V. 254. P. 49-56.
- Green J. The temperate tropical gradient of planktonic Protozoa and Rotifera // *Hydrobiol.* 1994. V. 272. P. 13-26.
- Grossart H.P., Simon M. Bacterioplankton dynamics in the Gulf of Aqaba and northern Red Sea in early spring // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2002. V. 239. P. 263-276.
- Grossman S., Dieckman G.S. Bacterial standing stock, activity, and carbon production during formation and growth of sea ice in the Weddell Sea, Antarctica // *Appl. Environ. Microbiol.* 1994. V. 60. N 8. P. 2746-2757.
- Gude H. Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance // *Hydrobiol.* 1988. V. 159. P. 63-73.
- Gude H. The role of grazing on bacteria in plankton succession // *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag, 1989. P. 337-364.
- Gurung T.B., Kagami M., Yoshida T., Urabe J. Relative importance among biotic and abiotic factors affecting bacterial abundance in Lake Biwa: an empirical analysis // *Limnology*. 2001. V. 2. P. 19-28.
- Gurung T.B., Urabe J., Nozaki K. et al. Bacterioplankton production in a water column of Lake Biwa // *Lakes Reserv. Res. Manag.* 2002. V. 7. P. 317-323.
- Gustafson D.E., Stoecker D.K., Johnson M.D. et al. Cryptophyte algal are robbed of their organelles by the marine ciliate *Mesodinium rubrum* // *Nature*. 2000. V. 405. P. 1049-1052.
- Haas L.W. Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic micro-organisms // *Ann. Inst. Oceanogr.* 1982. V. 58, suppl., P. 261-266.
- Hagstrom A.F., Azam F., Anderson J. et al. Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: Possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1988. V. 49. P. 171-178.
- Hahn M.W. Isolation of strains belonging to the cosmopolitan *Polynucleobacter necessarius* cluster from freshwater habitats located in three climatic zones // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 5248-5254.
- Hahn M.W. The microbial diversity of inland waters // *Curr. Opin. Biotechnol.* 2006. V. 17. P. 256-261.

- Hahn M.W., Pockl M. Ecotypes of planktonic *Actinobacteria* with identical 16S rRNA genes adapted to thermal niches in temperate, subtropical, and tropical freshwater habitats // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. P. 766-773.
- Hahn M.W., Moore E.R.B., Hofle M.G. Bacterial filament formation, a defense mechanism against flagellate grazing, is growth rate controlled in bacteria of different phyla // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. N. 1. P. 25-35.
- Hall E.K., Cotner J.B. Interactive effect of temperature and resources on carbon cycling by freshwater bacterioplankton communities // *Aquat. Microb. Ecol.* 2007. V. 49. P. 35-45.
- Hansell D.A., Carlson C.A. Deep-ocean gradients of dissolved organic carbon // *Nature*. 1998. V. 395. P. 263-266.
- Hansen P.J. *Dinophysis* – a planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1991. V. 69. P. 201-204.
- Hansen P.J., Calado A.J. Phagotrophic mechanisms and prey selection in free-living dinoflagellates // *J. Euk. Microbiol.* 1999. V. 46. P. 382-389.
- Harrison W.G. Regeneration of nutrients: in Primary productivity and biogeochemical cycles in the Sea / Edit. P.G. Falkowski, A.D. Woodhead. New York: Plenum press, 1992. P. 385-407.
- Harrison W., Azam F., Renger E., Eppley R. Some experiments on phosphate assimilation by coastal marine plankton // *Mar. Biol.* 1977. V. 40. P. 9-18.
- Hart D.R., Stone L. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. N. 2. P. 350-361.
- Haukka K., Heikkinen E., Kairesalo T. et al Effect of humic material on the bacterioplankton community composition in boreal lakes and mesocosms // *Environ. Microbiol.* 2005. V. 7. P. 620-630.
- Heath R.T., Munawar M. Bacterial productivity in Lake Superior, 2001: Implications for food web efficiencies in oligotrophic freshwater ecosystems // *Aquat. Ecosyst. Health Manag.* 2004. V. 7. N. 4. P. 465-473.
- Heinänen A.P. Bacterial numbers, biomass and productivity in the Baltic Sea: a cruise study // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1991. V. 70. P. 283-290.
- Hentschel E. *Allemeint Biologie des Südatlantischen Oceans. II. Das Pelagial der Unterwasserschicht* // 6-Wiss. Ergeb. Dtsch. Atlant. Exped. Meteor. 1936. Bd. 11. P. 1925-1927.
- Herndl G.J., Muller-Nicklas G., Frick J. Major role of ultraviolet-B in controlling bacterioplankton growth in the surface layer of the ocean // *Nature*. 1993. V. 361. P. 717-719.
- Herndl G.J., Reinthaler T., Teira E et al. Contribution of Archaea to total prokaryotic production in the deep Atlantic Ocean // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. N 2. P. 303-309.
- Hessen D.O. The relation between bacterial carbon and dissolved humic compounds in oligotrophic lakes // *FEMS Microbiol.* 1985. V. 31. P. 215-223.
- Hewson I., Fuhrman J.A. Viral impacts upon marine bacterioplankton assemblage structure // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2006. V. 86. P. 577-589.
- Hobbie J.E. A comparison of the ecology of planktonic bacteria in fresh and salt water // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. N 4. Pt 2. P. 750-764.
- Hobbie J.E. The state of the microbes: a summary of a symposium honoring Lawrence Pomeroy // *Microb. Ecol.* 1994. V. 28. P. 113-116.
- Hobbie J.E., Crawford C.C., Webb K.L. Amino acid flux in an estuary // *Science*. 1968. V. 159. P. 1963-1964.
- Hobbie J.E., Daley R.J., Jasper S. Use of Nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 33. N. 5. P. 1225-1228.
- Hoch M.E., Kirchman D.L. Seasonal and interannual variability in bacterial production and biomass in a temperate estuary // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1993. V. 98. P. 283-295.
- Hofle M.G., Haas H., Dominik K. Seasonal dynamics of bacterioplankton community structure in autotrophic lake as determined by 5S rRNA analysis // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. N. 7. P. 3164-3174.
- Hollibaugh J.T. Limitation of the [³H]thymidine method for estimating bacterial productivity due to thymidine metabolism // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. V. 43. P. 19-30.
- Hondeveld B.J.M., Mets A., Bak R.P.M. Effect of flagellae growth phase on bacterivory // *Eur. J. Protistol.* 1995. V. 31. N. 1. P. 112-113.
- Hood D.W., Calder J.A. (eds.). *The Eastern Bering Sea shelf: oceanography and resources*. V. 1, 2. Univ. of Washington Press, Seattle, 1981. 1327 p.
- Hood R.R., Laws E.A., Follows M.J., Siegel D.A. Modeling and prediction of marine microbial populations in the genomic era // *Oceanogr.* 2007. V. 20. N 2. P. 155-165.
- Horner-Devine M.C., Leibold M.A., Smith V.H., Bohannan B.J.M. Bacterial diversity patterns along a gradient of primary productivity // *Ecol. Lett.* 2003. V. 6. P. 613-622.
- Ingalls A.E., Shah S.R., Hansman R.L. et al. Quantifying archaeal community autotrophy in the mesopelagic ocean using natural radiocarbon // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 2006. V. 103. N 6. P. 6442-6447.
- Iriarte A., Madariaga I., Revilla M., Sarobe A. Short-term variability in microbial food web dynamics in a shallow tidal estuary // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 31. P. 145-161.

Ishigama M., Hiromi J., Tanimura S., Kadota S. Abundance and biomass distribution of microbial assemblages at the surface in the oceanic province of Antarctic ocean // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1993. N 6. P. 6-20.

Iturriaga R., Mitchell B.G. Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 28. P. 291-297.

Jacobson D.M. The ecology and feeding behavior of thecate heterotrophic dinoflagellates. Ph. D. thesis, Massachusetts Institute of Technology and Woods Hole Oceanographic Institution, 1987. 209 p.

Jacobson D.M., Anderson D.M. Thecate heterotrophic dinoflagellates: feeding behavior and mechanisms // J. Phycol. 1986. V. 22. P. 249-258.

Jacobson D.M. A brief history of dinoflagellate feeding research // J. Euk. Microbiol. 1999. V. 46. N 4. P. 376-381.

Jacquet S., Miki T., Noble R. et al. Viruses in aquatic ecosystems: important advancements of the last 20 years and prospects for the future in the field of microbial oceanography and limnology // Adv. Oceanogr. Limnol. 2010. V. 1. N 1. P. 71-101.

Jensen L.M. Phytoplankton release of extracellular organic carbon, molecular weight composition, and bacterial assimilation // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. V. 11. P. 39-48.

Jeong H.J., Song J.E., Kang N.S., Kim S., Yoo Y.D., Park J.Y. Feeding by heterotrophic dinoflagellates on the common marine heterotrophic nanoflagellate *Cafeteria* sp. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2007. V. 333. P. 151-160.

Jepras R.I., Carter J., Pearson S.C. et al. Development of a robust flow cytometric assay for determining numbers of viable bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1995. V. 61. P. 2696-2701.

Jochem F. On the distribution and importance of picocyanobacteria in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic) // J. Plankt. Res. 1988. V. 10. N 5. P. 1009-1022.

Johannes R.E. Influence of marine Protozoa on nutrient regeneration // Limnol. Oceanogr. 1985. V. 10. P. 434-442.

Johnson M.D., Stoecker D.K. Role of feeding in growth and photophysiology of *Myrionecta rubra* // Aquat. Microb. Ecol. 2005. V. 39. P. 303-312.

Jones H.L.J., Leadbeater B.S. C., Green J.C. Mixotrophy in marine species of Chrysochromulina (Prymnesiophyceae): ingestion and digestion of a small green flagellate // J. of the Marine Biological Association of the UK. 1993. V. 73. P. 283-296.

Jones R.I. Mixotrophy in planktonic protists: an overview // Freshwater Biol. 2000. V. 45. P. 219-226.

Jugnia L.-B., Sime-Ngando T., Devaux J. Relationship between bacterial and primary production in a newly filled reservoir: temporal variability over 2 consecutive years // Ecol. Res. 2007. V. 22. P. 321-330.

Jürgens K. Is there plenty of food for bacterivorous flagellates in eutrophic waters? // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1992. V. 37. P. 195-205.

Jurgens K. Impact of *Daphnia* on planktonic microbial food webs – A review // Mar. Microb. Food Webs. 1994. V. 8. P. 295-324.

Jurgens K. Predation on bacteria and bacterial resistance mechanisms: comparative aspects among different predator groups in aquatic system // Microbiol. Monogr. Berlin. Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. V. 4. P. 57-92.

Jürgens K., Güde H. Incorporation and release of phosphorus by planktonic bacteria and phagotrophic flagellates // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1990. V. 59. P. 271-284.

Jürgens K., Güde H. Seasonal changes in the grazing impact of phagotrophic flagellates on bacteria in Lake Constance // Mar. Microb. Food Webs. 1991. V. 5. P. 27-37.

Jurgens K., Güde H. The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1994. V. 112. P. 169-188.

Jürgens K., Gasol J.M., Massana R., Pedros-Alio C. Control of heterotrophic bacteria and protozoans by *Daphnia pulex* in the epilimnion of lake Císó // Arch. Hydrobiol. 1994. V. 131. P. 55-78.

Jurgens K., Stolpe G. Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow eutrophic lake // Freshwat. Biol. 1995. V. 33. P. 27-38.

Jürgens K., Skibbe O., Jappesen E. Impact of metazooplankton on the composition and population dynamics of planktonic ciliates in a shallow, hypertrophic lake // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 17. P. 61-75.

Jurgens K., Pernthaler J., Schalla S., Amann R. Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing // Appl. Environ. Microbiol. 1999. V. 65. N. 3. P. 1241-1250.

Jurgens K., Matz C. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria // Ant. Leeuwen. 2002. V. 81. P. 413-434.

Kankaala P., Arvola L., Talonen T., Ojala A. Carbon budget for the pelagic food web of the eutrophic zone in the boreal lake (Lake Pääjärvi) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1996. V. 53. P. 1663-1674.

Karayanni H., Christaki U., Van Wambeke F. et al. Influence of ciliated protozoa and heterotrophic nanoflagellates on the fate of primary production in the northeast Atlantic Ocean // J. Geophys. Res. // 2005. V. 110. P. 1-12.

- Karentz D., Bothwell M.L., Coffin R.B. et al. Impact of UV-B radiation on pelagic freshwater ecosystems: Report of working group on bacteria and phytoplankton // *Ergeb. Limnol.* 1994. V. 43. P. 31-69.
- Karl D.M. A sea of change: Biochemical variability in the north Pacific subtropical gyre // *Ecosystems.* 1999. V. 2. P. 181-214.
- Karl D.M. Ecology of free-living, hydrothermal vent microbial communities // *The Microbiology of Deep-Sea Hydrothermal Vents.* Boca Raton, FC: CRC Press. 1995. P. 35-124.
- Karl D.M., Winn C.D. Adenine metabolism and nucleic acid synthesis: Applications to microbiological oceanography // *Heterotrophic Activity in the Sea.* New York: Plenum Publishing Corp., 1984. P. 197-215.
- Karner M., Fuhrman J.A. Determination of active marine bacterioplankton: a comparison of universal 16S rRNA probes, autoradiography, and nucleoid staining // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. N 4. P. 1208-1213.
- Karner M.B., Delong E.F., Karl D.M. Archaeal dominance in the mesopelagic zone of the Pacific Ocean // *Nature.* 2001. V. 409. P. 507-510.
- Karrasch B., Ullrich S., Mehrens M., Zimmermann-Timm H. Free and particle-associated extracellular enzyme activity and bacterial production in the lower Elbe Estuary, Germany // *Acta hydrochim. Hydrobiol.* 2003. V. 31. V. 4-5. P. 297-306.
- Kato K. Bacteria – a link among ecosystem constituents // *Res. Popul. Ecol.* 1996. V. 38. P. 185-190.
- Kato K., Oh S.W., Yamamoto H. et al. Enclosure experiment on the control mechanism of planktonic bacterial standing stock // *Ecol. Res.* 1992. V. 7. P. 267-276.
- Kawacki M., Inouye I., Maeda O., Chihara M. The haptoneema as a food-capturing device: observations on *Chrysochromulina hirta* (Prymnesiophyceae) // *Phycologia.* 1991. V. 30. P. 563-573.
- Kemp P., Sherr B., Sherr E., Cole J. (Eds) Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Boca Raton: Lewis Publishers. 1993. 777 p.
- Kilham P., Hecky R.E. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 776-795.
- Kim H.-W., Hwang S.-J., Joo G.-J. Zooplankton grazing on bacteria and phytoplankton in a regulated large river (Nakdong River, Korea) // *J. Plankton Res.* 2000. V. 22. N. 8. P. 1559-1577.
- King K.R., Hollibaugh J.T., Azam F. Predator-prey interactions between the larvacean *Oicopleura dioica* in enclosed water columns // *Mar. Biol. (Berl.)* 1980. V. 56. P. 49-57.
- Kirchman D.L. Limitation of bacterial growth by dissolved organic matter in the subarctic Pacific // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990. V. 62. P. 47-54.
- Kirchman D.L. The uptake of inorganic nutrients by heterotrophic bacteria // *Microb. Ecol.* 1994. V. 28. P. 255-271.
- Kirchman D.L. Introduction and overview // *Microbial Ecology of the Oceans.* Second Edition. Wiley-Liss. 2008. P. 1-26.
- Kirchman D.L., Hoch M.P. Bacterial production in the Delaware Bay estuary estimated from thymidine and leucine incorporation rates // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. V. 45. P. 169-178.
- Kirchman D.L., Rich J.H. Regulation of bacterial growth rates by dissolved organic carbon and temperature in the equatorial Pacific Ocean // *Microb. Ecol.* 1997. V. 33. P. 11-20.
- Kirchman D.L., Kell R.G., Simon M., Welschmeyer N.A. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific // *Deep-Sea Res. I.* 1993. V. 40. P. 967-988.
- Kirchman D.L., K'Neas E., Hodson R. Leucine incorporation and its potential as a measure of protein synthesis by bacteria in natural aquatic systems // *Appl. Environ. Microbiol.* 1985. V. 49. P. 599-607.
- Kirchman D.L., Rich J.H., Barber R.T. Biomass and biomass production of heterotrophic bacteria along 140 W in the equatorial Pacific: Effect of temperature on the microbial loop // *Deep Sea Res. II.* 1995. V. 42. P. 621-639.
- Kirchman D.L., Elifantz H., Dittel A.I., Malmstrom R.R., Cottrell M.T. Standing stock and activity of Archaea and Bacteria in the western Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2007. V. 52. P. 495-507.
- Kirk T.K. Studies on the physiology of lignin metabolism by white-rot fungi // In T.K. Kirk, T. Higuchia, H. Chang (eds.). *Lignin Biodegradation: Microbiology, Chemistry, and Potencial Applications.* V. II. CRC Press, Boca Raton, Fla. 1980. P. 51-64.
- Kirschner A.K.T., Eiler A., Zechmeister T.C. et al. Extremely productive microbial communities in shallow saline pools respond immediately to changing meteorological conditions // *Environ. Microbiol.* 2002. V. 4. N. 9, P. 546-555.
- Kisand V., Zingel P. Dominance of ciliate grazing on bacteria during spring in a shallow eutrophic lake // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V. 22. P. 135-142.
- Kiss A.K., Acs E., Kiss K. T., Torok J. K. Structure and seasonal dynamics of the protozoan community (heterotrophic flagellates, ciliates, amoeboid protozoa) in the plankton of a large river (River Danube, Hungary) // *European Journal of Protistology.* 2009. V. 45. N. 2. P. 121-138.
- Klammer S., Posch T., Sonntag B., Griebler C., Mindl B., Psenner R. Dynamics of bacterial abundance, biomass, activity, and community composition in the oligonrophic Traunsee and the Traun River (Austria) // *Water, Air and Soil Pollution: Focus.* 2002. V. 2. P. 137-163.

- Knoll A.H., Javaux E.J., Hewitt D., Cohen P. Eukaryotic organisms in Proterozoic oceans // Phil. Trans. R. Soc. B. 2006. V. 361. P. 1023-1038.
- Konopka A., Bercot T., Nakatsu C. Bacterioplankton community diversity in a series of thermally stratified lakes // Microb. Ecol. 1999. V. 38. P. 126-135.
- Koppelman R., Weikert H. Full-depth zooplankton profiles over the deep bathyal of the NE Atlantic // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1992. V. 86. P. 263-272.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Romanenko A.V., Degermendzhy A.G. Structure of planktonic food web in a brackish stratified Siberian lake // Aquatic Ecology. 2002. V. 36. N. 2. P. 179-204.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Degermendzhy N.N., Zotina T.A., Romanenko A.V. Phytoplankton, bacterial production and protozoan bacterivory in stratified, brackish-water Lake Shira (Khakasia, Siberia) // Aquatic Ecology. 2002. V. 36. N. 2. P. 205-217.
- Kristiansen K., Nielsen H., Riemann B., Fuhrman J.A. Growth efficiencies of freshwater bacterioplankton // Microb. Ecol. 1992. V. 24. P. 145-160.
- Krstulovic N., Solic M., Marasovic I. Relationship between bacteria, phytoplankton and heterotrophic nanoflagellates along the trophic gradient // Helgoland. Meeresuntersuch. 1997. V. 51. N. 4. P. 433-443.
- Krumins J.A., Long Z.T., Steiner C.F., Morin P.J. Indirect effects of food web diversity and productivity on bacterial community function and composition // Funct. Ecol. 2006. V. 20. P. 514-521.
- Kuosa H. Picoplankton algae in the northern Baltic sea: seasonal dynamics and flagellate grazing // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1991. V. 73. P. 269-276.
- Kuosa H. Microbes in the pelagic carbon cycle: picoplanktonic algae and heterotrophic nanoflagellates in the northern Baltic ecosystem // Walter and de laet foundation scientific reports. No. 6. Helsinki. 1991b. 100 pp.
- Kuosa H., Kivi K. Bacteria and heterotrophic flagellates in the pelagic carbon cycle in the northern Baltic Sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1989. V. 53. P. 93-100.
- Kuoppo-Leinikki P. Protozoan grazing on planktonic bacteria and its impact on bacterial population // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1990. V. 63. N. 2. P. 227-238.
- Kyle D.E., Noblet G.P. Vertical distribution of potentially pathogenic free-living amoebae in freshwater lakes // J. Protozool. 1985. V. 32. P. 99-105.
- Kyle D.E., Noblet G.P. Seasonal distribution of thermotolerant free-living amoebae. II. Lake Issaquena. // J. Protozool. 1987. V. 34. P. 10-15.
- La Scola, Desnues C., Pagnier I., Robert C., Barrassi L. et al. The virophage as a unique parasite of the giant mimivirus // Nature. 2008. V. 455. P. 100-104.
- Lackey J.B. Oxygen deficiency and sewage Protozoa: with descriptions of some new species // Biol. Bull. 1932. V. 63. P. 287-295.
- Lair N., Jacquet V., Reyes-Marchant P. Factors related to autotrophic potamoplankton, heterotrophic protists and micrometazoan abundance, at two sites in a lowland temperate river // Hydrobiologia. 1999. V. 394. P. 13-28.
- Lampert W. Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton // Limnol. Oceanogr. 1978. V. 23. P. 831-834.
- Langenheder S., Jurgens K. Regulation of bacterial biomass and community structure by metazoan and protozoan predation // Limnol. Oceanogr. 2001. V. 46. P. 121-134.
- Landry M.R., Hassett R.P. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton // Mar. Biol. 1982. V. 67. P. 127-133.
- Larsen J. An ultrastructural study of *Amphidinium poecilochroum* (Dinophyceae), a phagotrophic dinoflagellate feeding on small species of cryptophytes // Phycologia. 1988. V. 27. P. 366-377.
- Lavandier P. Dynamics of bacterioplankton in mesotrophic French reservoir (Pareloup) // Hydrobiologia. 1990. V. 207. P. 79-86.
- Laybourn-Parry J. Protozoan plankton ecology. London: Chapman and Hall. Ltd., 1992. 231 p.
- Laybourn-Parry J., Olver J., Rogerson A., Duverge P.L. The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake // Hydrobiologia. 1990. V. 203. P. 99-110.
- Laybourn-Parry J., Rogerson A. Seasonal patterns of protozooplankton in Lake Windermere // England. Arch. Hydrobiol. 1993. V. 129. P. 25-43.
- Laybourn-Parry J., Marchant H.J. Microbial consortia in the plankton of freshwater Antarctic lake // Verh. Vol. 25. Pt. 1. Cong., Barcelona, 1992 / Int. Ver. Teor. Und angew. Limnol.-Stuttgart. 1993. P. 972.
- Laybourn-Parry J., Walton M., Young J., Jones R.I., Shine A. Protozooplankton and bacterioplankton in a large oligotrophic lake – Loch Ness, Scotland // Journal of Plankton Research // 1994. V.16. P. 1655-1670.
- Laybourn-Parry J., Ellis-Evans J.C., Bayliss P. The dynamics of the heterotrophic nanoflagellates and bacterioplankton in a large ultra-oligotrophic Antarctic lake // Journal of Plankton Research. 1995. V.17. P. 1835-1850.
- Laybourn-Parry J., Ellis-Evans J.C., Butler H. Microbial dynamics during the summer ice-loss phase in maritime Antarctic lakes // Journal of plankton Research. 1996. V.18. P. 495-511.
- Laybourn-Parry J., Walton M. Seasonal heterotrophic flagellate and bacterial plankton dynamics in a large oligotrophic lake – Loch Ness, Scotland // Freshwater Biology. 1998. V. 39. P. 1-8.

- Laybourn-Parry J., Parry J. Flagellates and the microbial loop // The Systematics Association Special Volume Series 59. The Flagellates, Unity, diversity and evolution. L.; N.Y.: Taylor & Francis, 2000. P. 216-239.
- Laybourn-Parry J., Henshaw T., Jones D.J., Quayle W. Bacterioplankton production in freshwater Antarctic lakes // Freshwater Biol. 1998. V. 39. P. 1-8.
- Leakey R.J.G., Archer S.D., Grey J. Microbial dynamics in coastal waters of East Antarctica: Bacterial production and nanoflagellate bacterivory // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1996. V. 142. P. 3-17.
- Leakey R., Burkill P., Sleigh M. Planktonic ciliates in the northwestern Indian Ocean: their abundance and biomass in waters of contrasting productivity // J. of Plankton Research. 1996b. V. 18. P. 1063-1071.
- Leander B.S., Triemer R.E., Farmer M.A. Character evolution in heterotrophic euglenids // Europ. J. Protistol. 2001. V. 37. P. 337-356.
- LeCorre P., Wafar M., Lhelguen S., Maguer J.F. Ammonium assimilation and regeneration by size-fractionated plankton in permanently well-mixed temperate waters // J. Plankton Res. 1996. V. 18. P. 355-370.
- Lee C.W., Bong C.W. Bacterial abundance and production, and their relation to primary production in tropical coastal waters of Peninsular Malaysia // Mar. Freshwater Res. 2008. V. 59. N. 1. P. 10-21.
- Lee S., Fuhrman J.A. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton // Appl. Environ. Microbiol. 1987. V. 53. P. 1298-1303.
- Legendre L., LeFevre J. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in the oceans // Aquat. Microb. Ecol. 1995. V. 9. P. 69-77.
- Legendre L., Rassoulzadegan F. Plankton and nutrient dynamics in marine waters // Ophelia. 1995. V. 41. P. 153-172.
- Lehman J.T. Ecological principles affecting community structure and secondary production by zooplankton in marine and freshwater environments // Limnol. Oceanogr. 1988. V. 33. P. 931-945.
- Leiss A., Diehl S. Effects of enrichment on protest abundances and bacterial composition in simple microbial communities // Oikos. 2006. V. 114. P. 15-26.
- Lessard E.J. The trophic role of heterotrophic dinoflagellates in diverse marine environments // Marine Microbial Food Webs. 1991. V. 5. P. 49-58.
- Levinsen H., Nielsen T.G. The trophic role of marine pelagic ciliates and heterotrophic dinoflagellates in arctic and temperate coastal ecosystems. A cross-latitude comparison // Limnol. Oceanogr. 2002. V. 47. P. 427-439.
- Lindell M.J., Graneli H.W., Tranvik L.J. Effects of sunlight on bacterial growth in lakes of different humic content // Aquat. Microb. Ecol. 1996. V. 11. P. 135-141.
- Lindholm N. *Mesodinium rubrum* – a unique photosynthetic ciliate // Adv. Aquat. Microbiol. 1985. V. 3. P. 1-48.
- Lindstrom E.S. Bacterioplankton community composition in five lakes different in trophic status and humic content // Microb. Ecol. 2000. V. 40. P. 104-113.
- Lindstrom E.S. Investigating influential factors on bacterioplankton community composition: results from a field study on five mesotrophic lakes // Microb. Ecol. 2001. V. 42. P. 598-605.
- Lindstrom E.S., Kamst-van Agterveld M.P., Zwart G. Distribution of typical freshwater bacterial group is associated with pH, temperature, and lake water retention time // Appl. Environ. Microbiol. 2005. V. 71. P. 8201-8206.
- Lindstrom E.S., Forslund M., Algesten G., Bergstrom A.K. External control of bacterial community structure in lakes // Limnol. Oceanogr. 2006. V. 51. P. 339-342.
- Linley E.A. S., Newell R.C., Lucas M.I. Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1983. V. 12. P. 77-89.
- Lopez-Garsia P., Pedros-Alio C., Moreira D. Unexpected diversity of small eukaryotes in deepsea Antarctic plankton // Nature. 2001. V. 409. P. 603-606.
- Lovell C.R., Konopka A. The effects of temperature on bacterial production in a dimictic eutrophic lake // FEMS Microbiol. Ecol. 1985c. V. 31. P. 135-140.
- Macek M., Šimek K., Bittl T. Conspicuous oligotrichs' peak following winter stratification in a bog lake // J. Plankton Res. 2001. V. 23. P. 353-363.
- Manage P.M., Kawabata Z., Nakano S., Nishibe Y. Effect of heterotrophic nanoflagellates on the loss of virus-like particles in pond water // Ecological Research. 2002. V. 17. P. 473-479.
- Marti E.J., Slavin R.J., Hirshfield H.I. Improved method for axenizing *Blepharisma* by means of antibiotics // J. Protozool. 1979. V. 26. N. 1. P. 133-134.
- Martin-Cereceda M., Novarino G., Young J.R. Grazing by *Primmesium parvum* on a small planktonic diatom // Aquat. Microb. Ecol. 2003. V. 33. P. 191-199.
- Masquelier S., Vaultot D. Distribution of micro-organisms along a transect in the South-East Pacific Ocean (BIOSPE cruise) using epifluorescence microscopy // Biogeosciences. 2008. V. 5. P. 311-321.
- McCallister S.L., Bauer J.E., Cherrier J.E., Ducklow H.W. Assessing sources and ages of organic matter supporting river and estuarine bacte-

- rial production: A multiple isotope (^{14}C , ^{13}C , and ^{15}N) approach // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. P. 1687-1702.
- McCauley E., Murdoch W.W., Watson S. Simple models and variation in plankton densities among lakes // *Am. Nat.* 1988. V. 132. P. 383-403.
- McCauley E., Kalff J. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1981. V. 38. P. 458-463.
- McCormick P.V., Cairns J. Effects micrometazoa on the protistan assemblage of a littoral food web // *Freshwater Biol.* 1991. V. 26. N. 1. P. 111-119.
- McManus G.B. Flow analysis of planktonic microbial food web model // *Marine Microbial Food Webs.* 1991. V. 5. n. 1. P. 145-160.
- McManus G.B., Fuhrman J.A. Bacterivory in seawater studied with the use of inert fluorescent particles // *Limnol. Oceanogr.* 1986. V. 31. N. 2. P. 420-426.
- Maranon E., Perez V., Fernandez E., Anadon R., Bode A., Gonzalez N. et al. Planktonic carbon budget in the eastern subtropical North Atlantic // *Aquat. Microb. Ecol.* 2007. V. 48. P. 261-275.
- Massana R., Garsia-Cantizano J., Pedros-Alio C. Components, structure and fluxes of the microbial food web in a small, stratified lake // *AQUATIC Microbial Ecology.* 1996. V.11. N 3. P. 279-288.
- Mathes J., Arndt H. Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 8. P. 357-375.
- Mathes J., Arndt H. Annual cycle of protozooplankton (ciliates, flagellates and sarcodines) in relation to phytoplankton and metazooplankton in Lake Neumuhler See (Mecklenburg, Germany) // *Archiv. Hydrobiol.* 1995. V. 134. P. 337-358.
- Medina-Sánchez J.M., Villar-Argaiz M.V., Sánchez-Castillo P., Cruz-Pizarro L., Carrillo P. Structure changes in a planktonic food web: biotic and abiotic controls // *J. Limnol.* 1999. V. 58. N. 2. P. 213-222.
- Methe B.A., Hiorns W.D., Zehr J.P. Contrasts between marine and freshwater bacterial community composition: analysis of communities in Lake George and six other Adirondack lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1998. V. 43. P. 368-374.
- Middelboe M. Bacterial growth rate and marine virus-host dynamics // *Microb. Ecol.* 2000. V. 40. P. 114-124.
- Miki T., Jacquet S. Complex interactions in the microbial world: underexplored key links between viruses, bacteria and protozoan grazers in aquatic environments // *Aquat. Microb. Ecol.* 2008. V. 51. P. 195-208.
- Miki T., Yamamura N. Theoretical model of interactions between particle-associated and free-living bacteria to predict functional composition and succession in bacterial communities // *Aquat. Microb. Ecol.* 2005. V. 39. P. 35-46.
- Mlejnkova H., Sovova K. Impact of pollution and seasonal changes on microbial community structure in surface water // *Water Sci. Technol.* 2010. V. 61. P. 11. P. 2787-95.
- Moller E.F., Nielsen T.G. Plankton community structure and carbon cycling off the western coastal of Greenland, with emphasis on sources of DOM for the bacterial community // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V. 22. P. 13-25.
- Montagnes D.J.S., Allen J., Brown L., Bulit C., Davidson R., Fielding S., Health M et al. Role of ciliates and other microzooplankton in the Irminger Sea (NW Atlantic Ocean) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2010. V. 411. P. 101-115.
- Mopper K., Zhou X., Kieber R.J., Kieber D.J. et al. Photochemical degradation of dissolved organic carbon and its impact on the oceanic cycle // *Nature.* 1991. V. 353. P. 60-62.
- Moran M.A., Zepp G. Role of photoreactions in the formation of biologically labile compounds from dissolved organic matter // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 1307-1316.
- Morel A., Ahn Y.-H. Optical efficiency factors of free living marine bacteria: influence of bacterioplankton upon the optical properties and particulate organic carbon in oceanic waters // *Mar. Res.* V. 48. P. 145-175.
- Moriarty D.J.W. Measurement of bacterial growth rates in aquatic systems using rates of nucleic acid synthesis // *Adv. Microb. Ecol.* 1985. V. 9. P. 245-292.
- Morita R.Y. Starvation-survival of heterotrophs in the marine environment // *Adv. Microb. Ecol.* 1982. V. 6. P. 171-198.
- Morita R.Y., Griffiths R.P., Hayasaka S.S. Heterotrophic activity of microorganisms in Antarctic waters // *Adaptations within Antarctic ecosystems.* Washington: Smithsonian. 1977. P. 99-113.
- Moritz C.M., Montagnes D., Carleton J.H., Wilson D., McKinnon A.D. The potential role of microzooplankton in a northwestern Australian pelagic food web // *Marine Biology Research.* 2006. V. 2. P. 1-13.
- Morris D.P., Lewis W.M. Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado // *Limnol. Oceanogr.* 1992. V. 37. P. 1179-1192.
- Mullin M.M. Production of zooplankton in the ocean: the present status and problems // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1969. V. 7. P. 293-310.
- Myung G., Yih W., Kim H.S., Park J.S., Cho B.C. Ingestion of bacterial cells by a marine photosynthetic ciliate *Myrionecta rubra* // *Aquat. Microb. Ecol.* 2006. V. 44. P. 175-180.
- Nagata T. Carbon and nitrogen content of natural planktonic bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 1986. V. 52. P. 28-32.

- Nagata T. The microflagellate-picoplankton food linkage in the water column of Lake Biwa // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 504-517.
- Nagata T., Tamburini C., Aristegui J. Emerging concepts on microbial processes in the bathypelagic ocean – ecology, biogeochemistry, and genomics // *Deep-Sea Research II*. 2010. V. 57. P. 1519-1536.
- Nakano S., Manage P.M., Nishibe Y., Kawabata Z. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 25. P. 259-270.
- Nakamura Y., Yamazaki Y., Hiromi J. Growth and grazing of a heterotrophic dinoflagellate, *Gyrodinium dominans*, feeding on a red tide flagellate, *Chattonella antiqua* // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 82. P. 275-279/
- Nakamura Y., Fukami K., Sesaki S., Hiromi J. Population dynamics of bacteria and heterotrophic nanoflagellates following the summer diatom bloom in the Seto Inland Sea // *Bull. Plankton Soc. Jap.* 1994. V. 41. N.1. P. 1-8.
- Nakano S., Manage P.M., Nishibe Y., Kawabata Z. Trophic linkage among heterotrophic nanoflagellates, ciliates and metazoan zooplankton in a hypereutrophic pond // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 25. P. 259-270.
- Nakano S., Mitamura O., Sugiyama M. et al. Vertical planktonic structure in the central basin of Lake Baikal in summer 1999, with special reference to the microbial food web // *Limnol.* 2003. V. 4. P. 155-160.
- Newell S.Y., Christian R.R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity // *Appl. Environ. Microbiol.* 1981. V. 42. P. 23-31.
- Newell S.Y. Ecomethodology for organoosmotrophs: prokaryotic unicellular versus eukaryotic mycelial // *Microb. Ecol.* 1994. V. 28. P. 151-157.
- Newell S.Y. Fungal content and activities in standing-decaying leaf blades of plants of the Georgia Coastal Ecosystems research area // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 32. P. 95-103.
- Newton R.J., Kent A.D., Triplett E.W. et al. Microbial community dynamics in a humic lake: differential persistence of common freshwater phylotypes // *Environ. Microbiol.* 2006. V. 8. P. 956-970.
- Neuer S., Cowles T. J. Protist herbivory in the Oregon upwelling system // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994. V. 113. P. 147-162.
- Nielsen T.G., Richardson K. Food chain structure of the North Sea plankton communities; seasonal variations of the role of the microbial loop // *Marine Ecology Progress Series*. 1989. V. 56. P. 75-87.
- Nogales B., Lanfranconi M.P., Pina-Villalonga J.M., Bosch R. Anthropogenic perturbations in marine microbial communities // *FEMS Microbiol. Rev.* 2010. V. 35. N. 2. P. 275-298.
- Nold S.C., Zwart G. Patterns and governing forces in aquatic microbial communities // *Aquat. Ecol.* 1998. V. 32. P. 17-35.
- Norris D.R. Possible phagotrophic feeding in *Ceratium lunula* Schimper. // *Limnol. Oceanogr.* 1969. V. 14. P. 448-449.
- Nygaard K., Tobiesen A. Bacterivory in algae // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. N. 2. P. 273-279.
- Obernosterer I., Herndle G.J. Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the inorganic N:P ratio // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1995. V. 116. P. 247-257.
- Obolkina L.A. Planktonic ciliates of Lake Baikal // *Hydrobiologia*. V. 568 (S). P. 193-199.
- Oksanen L., Fretwell S.D., Arruda J., Niemela P. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity // *Am. Nat.* 1981. V. 118. P. 240-261.
- Olric K. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to chrysophyceae in Danish lakes // *Hydrobiology*. 1998. V. 369/370. P. 329-338.
- Olson G.J., Lane D.L., Giovanonni S.J. et al. Microbial ecology and evolution: A ribosomal RNA approach // *Annu. Res. Microbiol.* 1986. V. 40. P. 337-366.
- Olson M.B., Strom S.L. Phytoplankton growth, microzooplankton herbivory and community structure in the southeast Bering Sea: Insight into the formation and temporal persistence of an *Emiliania huxleyi* bloom // *Deep-Sea Res. II*. 2002. V. 49. P. 5969-59990.
- Ooms-Wilms A.L. Are bacteria an important food source for rotifers in eutrophic lakes? // *J. Plankton Res.* 1997. V. 19. N. 8. P. 1125-1141.
- Owen R.W., Ganesella-Galvao S.F., Kutner M.B.B. Discrete , subsurface layers of the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* off Brazil // *J. Plankton Res.* 1992. V. 14 . P. 97-105.
- Overmann J., Hall K. Y., Northcote T. G., Eberhon W., Chapman M.A., Beatty T. Structure of the aerobic food chain in a meromictic lake dominated by purple sulphur bacteria // *Arch. Hydrobiol.* 1999. V. 144. P. 127-156.
- Pace M.L., Cole J.J. Comparative and experimental approaches to top-down and bottom-up regulation of bacteria // *Microb. Ecol.* 1994. V. 18. P. 181-193.
- Pace M.L., Cole J.J. Regulation of bacteria by resources and predation tested in whole-lake experiments // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. P. 1448-1460.
- Pace M.L., Glasser J.E., Pomeroy L.R. A simulation analysis of continental shelf food webs // *Mar. Biol.* 1984. V. 82. P. 47-63.
- Pace M.L. Heterotrophic microbial processes // *The trophic cascade in lakes*. Cambridge: Univ. Press, 1993. P. 252-277.
- Pace M.L., Orcutt J.D. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community // *Limnol. Oceanogr.* 1981. V. 26. P. 822-830.

- Pace M.L., McManus G.B., Findlay S.E.G. Plankton community structure determines the fate of bacterial production in a temperate lake // *Limnol. Oceanogr.* 1981. V. 26. P. 822-830.
- Pace N.R. A molecular view of microbial diversity and the biosphere // *Science.* 1997. V. 276. P. 734-740.
- Pace N.R., Stahl D.A., Lane D.I., Olsen G.L. The analysis of natural microbial populations by rRNA sequences // *Adv. Microbiol.* 1986. V. 490. P. 337-365.
- Pace M.L., Vaque D. The importance of *Daphnia* in determining mortality rates of protozoans and rotifers in lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. N 5. P. 985-996.
- Paerl H.W., Pinckney J.L. A mini-review of microbial consortia: Their roles in aquatic production and biogeochemical cycling // *Microb. Ecol.* 1996. V. 31. P. 225-247.
- Paerl H.W., Dyble J., Moisander P.H. et al. Microbial indicators of aquatic ecosystem change: current applications to eutrophication studies // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. V. 46. P. 233-246.
- Palmer F.E., Methot Jr., Staley T. Patchiness in the distribution of planktonic heterotrophic bacteria in lakes // *Appl. Environ. Microbiol.* 1976. V. 31. P. 1003-1005.
- Patterson D.J., Nyaard K., Steinberg G., Turley C.M. Heterotrophic flagellates and other protists associated with oceanic detritus throughout the water column in the mid North Atlantic // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1993. V. 73. N. 1. P. 67-95.
- Paul J.H. The advances and limitations of methodology // *Aquatic Microbiology. An ecological approach.* Boston: Blackwell Scientific Publications. 1993. P. 15-46.
- Pedros-Alio C. Marine microbial diversity: can it be determined? // *Trends Microbiol.* 2006. V. 14. N. 6. P. 257-263.
- Pedros-Alio C., Brock T.D. Assessing biomass and production of bacteria in eutrophic Lake Mendota, Wisconsin // *Appl. Environ. Microbiol.* 1982. V. 44. N. 1. P. 203-218.
- Peduzzi P., Herndl G.J. Zooplankton activity fueling the microbial loop: differential growth response of bacteria from oligotrophic and eutrophic waters // *Limnol. Oceanogr.* 1992. V. 37. N. 4. P. 1087-1092.
- Peduzzi P., Luef B. Viruses // *Encyclopedia of Inland Waters.* Oxford: Elsevier Inc., 2009. V. 3. P. 279-294.
- Pergerud B., Skjoldal E.F., Thingstad T.F. The reciprocal interaction between degradation of glucose and ecosystem structure. Studies in mixed chemostat cultures of marine bacteria, algal, and bacterivorous nanoflagellates // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1987. V. 35. N 1-2. P. 111-117.
- Persson L., Andersson S., Hamrin F., Johansson L. Predator regulation and primary production along a eutrophication gradient of temperate lake ecosystems // Ed. Carpenter S.R. *Complex interactions in lake communities.* N.Y.: Springer-Verlag. 1988. P. 45-65.
- Petz W. Ciliophora // *Atlantic Zooplankton, Volume 1.* Leiden: Blackhys Publishers, 1999. P. 265-319.
- Pfister G., Auer B., Arndt H. Pelagic ciliates (Protozoa, Ciliophora) of different brackish and freshwater lakes – a community analysis at the species level // *Limnologica.* 2002. V. 32. P. 147-168.
- Pinhassi J., Hagstrom A. Seasonal succession in marine bacterioplankton // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V. 21. P. 245-256.
- Pinhassi J., Gomez-Consarnau L., Alonso-Saez L. et al. Seasonal changes in bacterioplankton nutrient limitation and their effects on bacterial community composition in the NW Mediterranean Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2006. V. 44. P. 241-252.
- Pomeroy L.R., The ocean's food web, a changing paradigm // *Bioscience.* 1974. V. 24. P. 499-504.
- Pomeroy L.R. Significance of microorganisms and carbon and energy flow in marine ecosystems // *Current Perspectives in Microbial Ecology.* Washington, D.C.: American Society for Microbiology. 1984. P. 405-411.
- Pomeroy L.R. Food web connections: Link and sink // *Microbial Biosystems: New Frontiers. Proceeding of the 8th International Symposium on Microbial Ecology.* Atlantic Canada Society for Microbial Ecology. Halifax, Canada. 1999.
- Pomeroy L.R., Deibel D. Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters // *Science.* 1986. V. 233. P. 359-361.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.J. Energetics of microbial food webs // *Hydrobiologia.* 1988. V. 159. P. 7-18.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.J. Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 23. P. 187-204.
- Pomeroy L.R., Macko S.A., Ostrom P.H., Dunphy J. The microbial food web in Arctic seawater: Concentration of dissolved free amino acids and bacterial abundance and activity in the Arctic Ocean and Resolute Passage // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. V. 61. P. 31-40.
- Pomeroy L.R., Williams P.J.I., Azam F., Hobbie J.E. Microbial loop // *Oceanography.* 2007. V. 20. N 2. P. 28-33.
- Poorvin L., Rinta-Kanto J.M., Hutchins D.A., Wilhelm S.M. Viral release of iron and its bioavailability to marine plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. P. 1734-1741.

- Porter K.G. Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs // Hydrobiology. 1988. V. 159. P. 89-97.
- Porter K.G. Integrating the microbial loop and the classic food chain into a realistic planktonic food web // Food webs: Integration of patterns and dynamics. New York: Chpman and Hall. 1996. P. 51-59.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. P. 943-948.
- Porter K.G., Feig Y.S., Vetter E.F. Morphology, flow regimes, and filtering rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia* and *Bosmina* fed natural bacteria // Oecologia. 1983. V. 58. P. 156-163.
- Posch T. Fine particulate detritus as a potential food source for bacterivorous ciliates // Eur. J. Protistol. 1995. V. 31. N. 4. P. 455.
- Preen K., Kirchman D.L. Microbial respiration and production in the Delaware Estuary // Aquat. Microb. Ecol. 2004. V. 37. P. 109-119.
- Proctor L.M., Fuhrman J.A. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria // Nature. 1990. V. 343. P. 60-62.
- Putt M., Stoecker D.K. An experimentally determined carbon: volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal water // Limnol. Oceanogr. 1989. V. 34. P. 1097-1103.
- Putt M., Borsheim K.Y. Seasonal changes in cell size and abundance of bacterioplankton during the *Phaeocystis* sp. Bloom in Mcmurdo Sound // Antarct. J.U.S. 1990. V. 25. N. 5. P. 199-201.
- Reche I., Pulido-Villena E., Morales-Baquero R., Casamayor E.O. Does ecosystem size determine aquatic bacterial richness? // Ecology. 2005. V. 86. P. 1715-1722.
- Reckermann M., Veldhuis M.J. W. Trophic interactions between picophytoplankton and micro- and nanozooplankton in the western Arabian Sea during the NE monsoon 1993 // Aquat. Microb. Ecol. 1997. V. 12. P. 263-273.
- Reinthal T., Herndl G.J. Seasonal dynamics of bacterial growth efficiencies in relation to phytoplankton in the southern North Sea // Aquat. Microb. Ecol. 2005. V. 39. P. 7-16.
- Reinthal T., van Aken H., Cornelis V. et al. Prokaryotic respiration and production in the meso- and bathypelagic realm of the eastern and western North Atlantic basin // Limnol. Oceanogr. 2006. V. 51. N. 3. P. 1262-1273.
- Rich J., Gosselin M., Sherr E., Sherr B., Kirchman D.L. High bacterial production, uptake and concentrations of dissolved organic matter in the Central Arctic Ocean // Deep-Sea Res. II. V. 44. 1998. P. 1645-1663.
- Richardson K., Fogg G.E. The role of dissolved organic material in the nutrition and survival of marine dinoflagellates // Phycologia. 1982. V. 21. N. 1. P. 17-26.
- Riemann B. Biomass and production of phyto- and bacterioplankton in eutrophic Lake Tystrup, Denmark // Freshwater Biol. 1983. V. 13. P. 389-398.
- Riemann B. Potencial importance of fish predation and zooplankton grazing on natural populations of freshwater bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1985. V.50. P. 187-193.
- Riemann B., Christoffersen K. Microbial trophodynamics in temperate lakes // Mar. Microb. Food Webs. 1993. V. 7. P. 69-100.
- Riemann B., Sondergaard M. Regulation of bacterial secondary production in two eutrophic lakes and in experimental enclosures // J. Plankton Res. 1986. V. 8. P. 519-536.
- Rivkin R.B., Anderson M.R. Inorganic nutrient limitation of oceanic bacterioplankton // Limnol. Oceanogr. 1997. V. 42. P. 730-740.
- Rivkin R.B., Anderson M.R., Lajzerovicz C. Microbial processes in cold oceans. 1. Relationship between temperature and bacterial growth rate // Aquat. Microb. Ecol. 1996. V. 10. P. 243-254.
- Roberts R.D., Zohary T. Fact or fiction – bacterial growth rates and production as determined by [³H-methyl]thymidine? // Adv. Microb. Ecol. 1993. V. 13. P. 371-425.
- Roberts E., Laybourn-Parry J. Mixotrophic chrysophytes and their predators in the Dry Valley lakes of Antarctica // Freshwater Biology. 1999. V. 41. P. 737-746.
- Rogerson A. On the abundance of marine naked amoebae on the surfaces of five species of macroalgae // FEMS Microbiol. Ecol. 1991. V. 85. P. 301-312.
- Rogerson A., Laybourn-Parry J. The abundance of marine naked amoebae in the water column of the Clyde estuary // Estuar. Coast Shelf Sci. 1992. V. 34. P. 187-196.
- Rogerson A., Gwaltney C. High numbers of naked amoebae in the planktonic waters of a mangrove stand in Southern Florida, USA // J. Eukaryot. Microbiol. 2000. V. 47. P. 235-241.
- Rogerson A., Anderson O.R., Vogel C. Are planktonic naked amoebae predominantly floc associated or free in the water column? // J. Plankton Res. 2003. V. 25. P. 1359-1365.
- Rosenzweig M.L. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. 1995. 460 p.
- Rousseau V., Becquevort S., Parent J.-Y., Gasparini S., Daro M.-H., Tekx M., Lancelot C. Trophic efficiency of the planktonic food web in a coastal ecosystem dominated by *Phaeocystis* colonies // J. Sea Research. 2000. V. 43. P. 357-372.
- Safi K.A., Hall J.A. Mixotrophic and heterotrophic nanoflagellate grazing in the convergence zone east on New Zealand // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 20. P. 83-93.

- Sanders R. W., Porter K. G. Use of metabolic inhibitors to estimate protozooplankton grazing and bacterial production in a monomictic eutrophic lake with an anaerobic hypolimnion // *Appl. Environ. Microbiol.* 1986. V. 52. P. 101-107.
- Sanders R. W., Porter K. G. Phagotrophic phytoflagellates // *Adv. Microb. Ecol.* 1988. V. 10. P. 167-192.
- Sanders R.W., Porter K.G., Bennett S.J., DeBiase A.E. Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community // *Limnol. Oceanogr.* 1989. V. 34. P. 673-687.
- Sanders R.W., Porter K.G. Bacterivorous flagellates as food resources for the freshwater crustacean zooplankter *Daphnia ambigua* // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. N. 2. P. 188-191.
- Sanders R.W., Porter K.G., Caron D.A. Relationship between phototrophy and phagotrophy in a mixotrophic chrysophyte *Poterioochromonas malhamensis* // *Microbial Ecology*, 1990. V. 19. P. 97-109.
- Sanders R.W. Mixotrophic protists in marine and freshwater ecosystems // *J. Protozool.* 1991. V. 38. P. 76-81.
- Sanders R.W., Caron D.A., Berninger U.G. Relationship between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and freshwaters: an interecosystem comparison // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 86. P. 1-14.
- Sanders R.W. Trophic strategies among heterotrophic flagellates // In *The Biology of Free-Living Heterotrophic Flagellates* (eds. D.J. Patterson and J. Larsen). Oxford: Clarendon Press. 1991. P. 21-38.
- Sanders R.W., Wickham S.F. Planktonic protozoa and metazoan: predation, food quality and population control // *Marine Microbial Food Webs*. 1993. V. 7. N. 2. P. 197-223.
- Sambrotto R.N., Niebauer H.J., Goering J.J. et al. Relationships among vertical mixing, nitrate uptake and phytoplankton growth during spring bloom in the southeast Bering Sea middle shelf // *Continental Shelf Res.* 1986. V. 5. P. 161-198.
- Samuelsson K., Andersson A. Predation limitation in the pelagic microbial food web in an oligotrophic aquatic system // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 30. P. 239-250.
- Schwaerter S., Soendergaard M., Riemann B., Moeller Jensen L. Respiration in eutrophic lakes: the contribution of bacterioplankton and bacterial growth yield // *J. Plankton Res.* 1988. V. 10. N. 3. P. 515-531.
- Schweitzer B., Simon M. Growth limitation of planktonic bacteria in a large mesotrophic lake // *Microb. Ecol.* 1995. V. 30. P. 89-104.
- Sieburth J. McN. et al. Dissolved organic matter and heterotrophic microneuston in the surface microlayers of the North Atlantic // *Science*. 1976. V. 194. P. 1415-1418.
- Sieburth J.McN., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. // *Limnol. Oceanogr.*, 1978, v. 23, N 6, p. 1256-1263.
- Servais P., Gosselain V., Joaquim-Justo C., Becquevort S., Thome J.P., Descy J.P. Trophic relationships between planktonic microorganisms in the river Meuse (Belgium): a carbon budget // *Arch. Hydrobiol.* 2000. V. 149. N. 4. P. 625 -653.
- Sheldon R.W., Nival P., Rassoulzadegan F. An experimental investigation of flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis // *Limnol. Oceanogr.* 1986. V. 31. N 1. P. 184-188.
- Sherr B.F., Sherr E.B. Enumeration of heterotrophic microprotozoa by epifluorescence microscopy // *Estuarine Coastal Shelf Science*. 1983a. V. 16. P. 1-7.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacterivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983b. V. 46. P. 1388-1393.
- Sherr B.F., Sherr E.B. Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 1225-1226.
- Sherr E.B., Sherr B.F. High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates // *Nature. Lond.* 1987. V. 325. P. 710-711.
- Sherr B.F., Sherr E.B. Trophic impact of phagotrophic protozoa in pelagic food web // 5-th Int. Symp. Microb. Ecol. (ISME), Kyoto, Aug. 27-sept., 1989: Abst. S. 1, 1990. P. 44.
- Sherr B.F., Sherr E.B. Marine microbes: an overview // *Microbial Ecology of the Oceans*. New York: Wiley-Liss. 2000. P. 13-46.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2002. V. 81. P. 293-308.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2007. V. 352. P. 187-197.
- Sherr E.B., Sherr B.F. Capacity of herbivorous protists to control initiation and development of mass phytoplankton bloom // *Aquat. Microb. Ecol.* 2009. V. 57. P. 253-262.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Berman T. Decomposition of organic detritus: a selective role for microflagellate protozoa // *Limnol. and Oceanogr.* 1982. V. 27. P. 765-769.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Newell S.Y. Abundance and productivity of heterotrophic nanoplankton in Georgia coastal waters // *Journal of Plankton Research*. 1984. V.6. P. 195-202.

- Sherr E.B., Sherr B.F., Paffenhofer G.-A. Phagotrophic protozoa as food for food for metazoan: A "missing" trophic link in marine pelagic food webs? // *Mar. Microb. Ecol.* 1986. V. 1. P. 61-80.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Fallon R.D. Use of monodispersed, fluorescently labeled bacteria to estimate *in situ* protozoan bacterivory // *Appl. Environ. Microbiol.* 1987. V. 53. N. 5. P. 958-965.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Pedros-Alio C. Simultaneous measurement of bacterioplankton production and protozoan bacterivory in estuarine water // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989. V. 54. P. 209-219.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Caron D.A. et al. Oceanic protists // *Oceanography*. 2007. V. 20. P. 130-134.
- Sherr E.B., Sherr B.F., Fallon R.D., Newell S.Y. Small, aloricate ciliates as major component of the marine heterotrophic nanoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1986. V. 31. N 1. P. 177-183.
- Shian F.K., Ducklow H.W. Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. P. 1243-1258.
- Sieburth Y.McN., Smetacek V., Lenz Y. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartment of the plankton and their relationship to plankton size fractions // *Limnol. Oceanogr.* 1978. V. 23. N. 6. P. 1256-1263.
- Sigee D.C. Freshwater microbiology. Biodiversity and dynamic interactions of microorganisms in the aquatic environment. 2005. J. Wiley & Sons Ltd. The Atrium, Southern Gate, Chichester, West Sussex, PO19 8SQ, England.
- Shinada A., Ban S., Ikeda T. Seasonal changes in nano/micro-zooplankton herbivory and heterotrophic nano-flagellates bacterivory off Cape Esan, Southwestern Hokkaido, Japan // *J. of Oceanography*. 2003. V. 59. P. 609-618.
- Silver M.W., Shanks A.L., Trent J.D. Marine snow: microplankton habitat and source of small-scale patchiness in pelagic populations // *Science*. 1978. V. 201. N. 4353. P. 371-373.
- Silver M.W., Coale S.L., Pilskaln C.H., Steinberg D.R. Giant aggregates: importance as microbial centers and agents of material flux in the mesopelagic zone // *Limnol. Oceanogr.* 1998. V. 43. P. 498-507.
- Šimek K., Chrzanowski T.H. Direct and indirect evidence of size-selective grazing on pelagic bacteria by freshwater nanoflagellates // *Appl. And Environ. Microbiol.* 1992. V. 58. N. 11. P. 3715-3720.
- Šimek K., Straškrabová V. Bacterioplankton production and protozoan bacterivory in a mesotrophic reservoir // *Journal of Plankton Research*. 1992. V. 14. P. 773-787.
- Šimek K., Bobková J., Macek M., Nedoma J. Ciliate grazing on picoplankton in eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. N. 6. P. 1077-1090.
- Šimek K., Hartman P., Nedoma J., Pernthaler J., Springmann D., Vrba J., Psenner R. Community structure, picoplankton grazing and zooplankton control of heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum // *Aquat. Microb. Ecol.* 1997. V. 12. P. 49-63.
- Šimek K., Kojecka P., Nedoma J. et al. Shifts in bacterial community composition associated with different microzooplankton size fractions in a eutrophic reservoir // *Limnol. Oceanogr.* 1999. V. 44. N. 7. P. 1634-1644.
- Šimek K., Pernthaler J., Weinbauer M.G. et al. Changes in bacterial community composition and dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in a mesotrophic reservoir // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. V. 67. N. 6. P. 2723-2733.
- Šimek K., Hornak K., Jezbera J. et al. Influence of top-down and bottom-up manipulations on a the R-BT065 subcluster of β -*Proteobacteria*, an abundant group in bacterioplankton of a freshwater reservoir // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. N. 5. P. 2381-2390.
- Šimek K., Weinbauer M.G., Hornak K. et al. Grazer and virus induced mortality of bacterioplankton accelerates development of populations in freshwater community // *Environ. Microbiol.* 2007. V. 9. P. 789-800.
- Sime-Ngando T., Bourdier G., Amblard C., Pinel-Alloul Short-term variations in specific biovolume of different bacteria forms in aquatic ecosystems // *Microb. Ecol.* 1991. V. 21. P. 211-226.
- Simon M., Tilzer M.M., Bacterial response to seasonal changes in primary production and phytoplankton biomass in Lake Constance // *J. Plankton Res.* 1987. V. 9. P. 535-552.
- Simon M., Wunsch C. Temperature control of bacterioplankton growth in a temperate large lake // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 16. P. 119-130.
- Simon M., Cho B.C., Azam F. Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992a. V. 86. P. 103-110.
- Simon M., Welschmeyer N.A., Kirchman D.L. Bacterial production and the sinking flux of particulate organic matter in the subarctic Pacific // *Deep-Sea Res.* 1992b. V. 39. P. 1997-2008.
- Simon M., Tilzer M.M., Muller H. Bacterioplankton dynamics in a large mesotrophic lake: i. Abundance, production and growth control // *Arch. Hydrobiol.* 1998. V. 143. P. 385-407.
- Simon M., Grossart H.-P., Schweitzer B., Ploug H. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems // *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. V. 28. P. 175-211.

- Sinclair J.Z., Alexander M. Effect of protozoan predation on relative abundance of fast- and slow-growing bacteria // *Can. J. Microbiol.* 1989. V. 35. N. 5. P. 578-582.
- Skovgaard A., Legrand C., Hansen P.J., Graneli E. Effects of nutrient limitation on food uptake in the toxic haptophyte *Prymnesium parvum* // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 31. P. 259-265.
- Smetacek V. The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight // *Mar. Biol.* 1981. V. 63. P. 1-11.
- Smith W.O., Barber R.T. Carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* // *J. Phycol.* 1979. V. 15. P. 27-33.
- Smith D.C., Simon M., Alldredge A.L., Azam F. Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution // *Nature*. 1992. V. 359. P. 139-142.
- Sobczak W.V., Cloen J.E., Jassby A.D. et al. Detritus fuel ecosystem metabolism but not metazoan food webs in San Francisco estuary's freshwater delta // *Estuaries*. 2005. V. 28. P. 124-137.
- Sohrin R., Imazawa M., Fukuda H., Suzuki Y., Fulldepth profiles of prokaryotes, heterotrophic nanoflagellates, and ciliates along a transect from the equatorial to the subarctic central Pacific Ocean // *Deep Sea Research II*. V. 57. N. 16. P. 1537-1550.
- Šolić M., Krstulović N. Role of predation in controlling bacteria and heterotrophic nanoflagellate standing stocks in the coastal Adriatic Sea: seasonal patterns // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994. V. 114. P. 219-235.
- Sommaruga R. Microbial and classical food webs: A visit to a hypertrophic lake // *FEMS Ecol.* 1995. V. 17. P. 257-270.
- Sommaruga R., Psenner R. Permanent presence of grazing-resistant bacteria in a hypertrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. V. 61. P. 3457-3459.
- Sommer U., Berninger U.G., Bottger-Schnack R., Cornils A., Yagen W., Hansen T. et al. Grazing during early spring in the Gulf of Aqaba and the northern Red Sea // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2002. V. 239. P. 251-261.
- Sorokin Yu.I. Biological productivity of the Rybinsk Reservoir // In: *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa; Krakow, 1972. P. 493-504.
- Sorokin Yu. I. The heterotrophic phase of plankton succession in the Japan Sea // *Mar. Biol.* 1977. V. 41. P. 107-117.
- Sorokin Yu.I. Microheterotrophic organisms in marine ecosystem // *Analysis of Marine Ecosystems*. London: Academic Press. 1981. P. 293-332.
- Sorokin Yu.I., Paveljeva E.B. On the characteristics of the pelagic ecosystem of Dal'nee lake (Kamchatka) // *Hydrobiologia*. 1972. V. 40. P. 519-552.
- Sorokin Yu.I., Kopylov A.I., Mamaeva N.V. Abundance and dynamics of microplankton in the central tropical Indian Ocean // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1985. V. 24. P. 27-41.
- Sorokin Yu., Sorokin P. Yu., Avdeev V.A. et al. Biomass, production and activity of bacteria in the Black Sea, with special reference to chemosynthesis and sulfur cycle // *Hydrobiologia*. 1995. V. 308. P. 61-76.
- Sorokin Yu., Sorokin P. Yu., Mamaeva T.I. Density and distribution of bacterioplankton and planktonic ciliates in the Bering Sea and North Pacific // *J. of Plankton Research*. 1996. V. 18. N. 1. P. 1-16.
- Spero H.J., Moree M.D. Phagotrophic feeding and its importance to the life cycle of the holozoic dinoflagellate, *Gymnodinium fungiforme* // *J. Phycol.* 1981. V. 17. P. 43-51.
- Ståbell T. Ciliate bacterivory in epilimnetic waters // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. P. 265-272.
- Starkweather P.L., Gilbert J.J., Frost T.M. Bacterial feeding by the rotifer *Brachionus calyciflorus*: clearance and ingestion rates, behaviour and population dynamics // *Oecologia*. 1979. V. 44. P. 26-30.
- Steeman-Nielsen E. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring primary production in the sea // *J. Con. Inter. Explor. Mer.* 1952. V. 18. P. 117-140.
- Stelfox-Widdicombe C.E., Edwards E. S., Burkill P.H., Sleigh M.A. Microzooplankton grazing activity in the temperate and sub-tropical NE Atlantic: Summer 1996 // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 2000. V. 208. P. 1-12.
- Stern R.W. The role of grazers in phytoplankton succession // Ed. Sommer U. *Plankton Ecology*. N.Y.: Springer Verlag. P. 107-170.
- Stewart L.J., George D.G. Environmental factors influencing the vertical migration of planktonic rotifers in a hypertrophic tarn // 1987. V. 147. P. 203-208.
- Stickney H.L., Hood R.R., Stoecker D.K. The impact of mixotrophy on planktonic marine ecosystems // *Ecolog. Modeling*. 2000. V. 125. P. 203-230.
- Stoecker D.K. Conceptual models of mixotrophy in plankton protists and some ecological and evolutionary implications // *Europ. J. Protistol.* 1998. V. 34. P. 281-290.
- Stockner J.G. Phototrophic picoplankton: an overview from marine and freshwater ecosystem // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. N. 4. P. 765-775.
- Stockner J.G., Antia N.J. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1986. V. 43. P. 2472-2503.
- Stockner J.G., Porter K.G. Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems // *Complex interactions in lake ecosystems*. N.Y.: Springer-Verlag, 1988. P. 69-83.

- Stoecker D.K., Johnson M.D., de Vargas C., Not F. Acquired phototrophy in aquatic protists // *Aquat. Microb. Ecol.* 2009. V. 57. P. 279-310.
- Stone L., Weisburd R.S.J. Positive feedback in aquatic ecosystems // *Trends in ecology and evolution.* 1992. V. 7. № 8. P. 263-267.
- Stone L., Berman T., Bonner R., Barry S., Weeks S.W. Lake Kinneret: a seasonal model for carbon flux through the planktonic biota // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. N. 8. p. 1680-1695.
- Straile D. Biomass allocation and carbon flow in the pelagic food web of Lake Constance // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1998. V. 53. p. 545-563.
- Stramski D., Kiefer D.A. Light scattering by microorganisms in the open ocean // *Progr. Oceanogr.* 1991. V. 28. P. 343-383.
- Straškrabová V., Šimek K. Microbial loop in lakes and reservoirs related to trophic and metazooplankton development // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1993. V. 25. P. 1183-1186.
- Straškrabová V., Callieri P., Carrillo P., Cruz-Pizarro L., Fott J., Hartman P., Vacek M., Medina-Sanchez J.M., Nedoma J., Šimek K. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods // *J. Limnol.* 1999. V. 58. P. 77-87.
- Straškrabová V. Microbial biomass and activity in remote mountain lakes // 40-th Annual Report. Hydrobiological Institute. České Budějovice. Academy of Sciences of the Czech Republic. 2000. P. 20-23.
- Straškrabová V., Bertoni R., Blažo M., Callieri C., Forsström L., Foot J., Kernan M., Macek M., Stuchlik E., Tolotti M. Structure of pelagic microbial assemblages in European mountain lakes during ice-free season // *Patterns and factors of biota distribution in remote European mountain lakes* / ed. By J. Catalan, C.J. Curtis, M. Kernan. – Stuttgart. 2009. (Advans in limnology; 62). P.19-53.
- Strathmann R.R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume of plasma volume // *Limnol. Oceanogr.* 1967. V. 12. P. 411-418.
- Strom S.L. Growth and grazing rates of herbivorous dinoflagellate *Gymnodinium* sp. from the open subarctic Pacific ocean // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1991. V. 78. P. 103-113.
- Strom S.L., Postel J.R., Booth B.C. Abundance, variability, and potential grazing impact of planktonic ciliates in the open subarctic Pacific Ocean // *Prog. Oceanogr.* 1993. V.32. P. 185-203.
- Strom S.L., Buskey E.J. Feeding, growth and behaviour of the thecate heterotrophic dinoflagellate *Oblea rotunda* // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. P. 956-977.
- Strom S.L., Brainard M.A., Holmes J., Olson M.B. Phytoplankton bloom are strongly impacted by microzooplankton grazing in coastal North Pacific waters // *Mar. Biol.* 2001. V. 138. P.355-368.
- Strom S.L., Macri E.L., Olson M.B. Microzooplankton grazing in the coastal Gulf of Alaska: variations in top-down control of phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 2007. V. 52. N. 4. P. 1480-1494.
- Sukhanova I.N., Semina G.I., Venttsel M.V. Spatial distribution and temporal variability of phytoplankton in the Bering Sea// *Dynamics of the Bering Sea.* Univ. Alaska Sea Grant. AK-SG-99-03, Fairbanks, 1999. P. 453-484.
- Suttle C.A. The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities // *Microb. Ecol.* 1994. V. 28. P. 237-243.
- Suttle C.A. Viruses in the sea // *Nature.* 2005. V. 437 (7057). P. 356-361.
- Suttle C.A. Marine viruses – major players in the global ecosystem // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. V. 5. P. 801-812.
- Suzuki T., Yamada N., Taniguchi A. Standing crops of planktonic ciliates and nanoplankton in oceanic waters of the western Pacific // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 14. P. 49-58.
- Swanberg N.R. The trophic role of colonial Radiolaria in oligotrophic oceanic environments// *Limnol. Oceanogr.* 1983. V. 28. P. 665-666.
- Tadonlélé R.D., Pinel-Alloul B., Bourbonnais N., Pick F.R. Factors affecting the bacteria – heterotrophic nanoflagellate relationship in oligo-mesotrophic lakes // *J. Plankton Research.* 2004. V. 26. N. 6. P. 681-695.
- Takahashi K., Yi Ling H.Y. Distribution of *Sticholonche* (Radiolaria) in the upper 800 m of the waters in the equatorial Pacific // *Mar. Micropaleontol.* 1980. V. 5. P. 311-319.
- Tamigneaux E., Mingelbier M., Klein B., Legendre L. Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1997. V. 146. P. 231-247.
- Tanaka T., Taniguchi A. Short-term variation in abundance of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in summer observed in Onagawa Bay, Japan // *Bull. Plankton Soc. Jap.* 1996. Vol. 43. n. 1. P. 21-29.
- Tanaka T. Structure and function of the mesopelagic microbial loop in the NW Mediterranean Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2009. V. 23. P. 1-12.
- Tanaka T., Rassoulzadegan F. Full-depth profile (0-2000m) of bacteria, heterotrophic nanoflagellates and ciliates in the NW Mediterranean Sea: Vertical partitioning of microbial trophic structures // *Deep-Sea Res. II.* 2002. V. 49. P. 2093-2107.
- Tanaka T., Rassoulzadegan F., Thingstad T.F. Analyzing the trophic link between the mesopelagic microbial loop and zooplankton from observed

- depth profiles of bacteria and protozoa // Biogeosciences. 2005. V. 2. P. 9-13.
- Tang K.W., Turk V., Glossart H.P. Linkage between crustacean zooplankton and aquatic bacteria // Aquat. Microb. Ecol. 2010. V. 61. N. 3. P.261-277.
- Taylor F.J.R., Blackburn D.J., Blackburn J. Red-water ciliate *Mesodinium rubrum* and its 'incomplete symbionts': a review including new ultrastructural observations // J. Fish Res. Board Can. 1971. V. 28. P. 391-407.
- Taylor G.C., Iturriaga R., Sullivan C.W. Interactions of bacterivorous grazers and heterotrophic bacteria with dissolved organic matter // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. V. 22. P. 129-141.
- Thingstad T.F. A theoretical approach to structuring mechanisms in the pelagic food web // Hydrobiologia. 1998. V. 363. P. 59-72.
- Thingstad T.F. Element of a theory for the mechanisms controlling abundance, diversity, and biogeochemical role of litic bacterial viruses in aquatic system // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. P. 1320-1328.
- Thingstad T.F., Lignell R. Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand // Aquat. Microb. Ecol. 1997. V. 13. P. 19-27.
- Thingstad T.F., Rassoulzadegan F. Nutrient limitations, microbial food-webs, and 'biological pumps': Suggested interactions in a P-limited Mediterranean // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 117. P. 299-306.
- Thingstad T.F., Zweifel U.L., Rassoulzadegan F. P limitation of heterotrophic bacteria and phytoplankton in the northwestern Mediterranean // Limnol. Oceanogr. 1998. V. 43. P. 88-94.
- Thingstad T.F., Sakshaug E. Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1990. V. 63. P. 261-272.
- Tikhonenkov D.V. Species diversity of heterotrophic flagellates in Rdeisky reserve wetlands // Protistology. 2007/8. V. 5 (2/3). P. 213-230.
- Toolan T., Wehr J.D., Findlay S. Inorganic phosphorus stimulation of bacterioplankton production in a mesoeutrophic lake // Appl. Environ. Microbiol. 1991. V. 57. P. 2074-2078.
- Torsvik V., Daas F.I., Sandaa R.A., Ovreas L. Novel techniques for analysing microbial diversity in natural and perturbed environments // J. Biotechnol. 1998. V. 64. P. 53-62.
- Torsvik V., Ovreas L., Thingstad T.F. Prokaryotic diversity: magnitude, dynamics, and controlling factors // Science. 2002. V. 296. P. 1064-1066.
- Toth L.G., Kato K. Development of *Eudiaptomus japonicus* Burckhardt (Copepoda, Calanoida) reared on different sized fractions of natural plankton // J. Plankton Res. 1996. V. 18. P. 819-834.
- Travnic L.J. Availability of dissolved organic carbon for planktonic bacteria in oligotrophic lakes of different humic content // Microb. Ecol. 1988. V. 16. P. 311-322.
- Tremaine S., Mills A. Inadequacy of the eukaryote inhibitor cycloheximide in studies of protozoan grazing on bacteria at the freshwater – sediment interface // Appl. Environ. Microbiol. 1987. V. 53. P. 1969-1972.
- Tsai An-Yi., Chiang K.-P., Chang J., Gong G.C. Seasonal variations in trophic dynamics of nanoflagellates and picoplankton in coastal waters of the western subtropical Pacific Ocean// Aquat. Microb. Ecol. 2008. V. 51. P. 263-274. iol. 2000. V. 147. N. 3. P. 311-325.
- Tulonen T., Kankaala P., Ojala A. Growth and production of bacterioplankton in a deep mesohumic boreal lake // Arch. Hydrobiol. 2000. V. 147. N. 3. P. 311-325.
- Tsuda A., Sugisaki H., Takahashi K., Fugura K. Succession of pelagic organisms in the size range 0.5-200 µm during a diatom bloom in Otsuchi Bay, Japan // Estuar. Coast Shelf Sci. 1994. V. 39. N. 2. P. 173-184.
- Turk V., Rehnstam A.-S., Lundberg E., Hagstrom A. Release of bacterial DNA by marine nanoflagellates, an intermediate step in phosphorus regeneration // Appl. And Environ. Microbiol. 1992. V. 58. N 1. P. 3744-3750.
- Turley C.M., Carstens M. Pressure tolerance of oceanic flagellates: implications for remineralization of organic matter // Deep-Sea Research. 1991. Vol. 38, P. 403-413.
- Turley C.M., Stutt E.D. Depth-related cell-specific bacterial leucine incorporation rates on particles and its biogeochemical significance in the Northwest Mediterranean // Limnol. Oceanogr. 2000. V. 45. P. 419-425.
- Turner J.T., Tester P.A., Fergusson R.L. The marine cladoceran *Penilia avirostris* and the "microbial loop" Of pelagic food webs // Limnol. Oceanogr. 1988. V. 33. P. 245-255.
- Turner J.T., Roff J.C. Trophic levels and trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food web // Marine Microbial Food Webs. 1993. V. 7. N. 2. P. 225-248.
- Twiss M.R., Campbell P.G., Auclair J.-J. Regeneration, recycling, and trophic transfer of trace metals by microbial food-web organisms in the pelagic surface waters of Lake Erie // Limnol. Oceanogr. 1996. V. 41. N.7. P.1425-1437.
- Uitto A., Heiskanen A.S., Lignell R., Autio R., Pajuniemi R. Summer dynamics of the coastal planktonic food web in the northern Baltic sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 151. P. 27-41.
- Unrein F., Massana R., Alonso-Saez L., Gasol J.M. Significant year-round effect of small mixotrophic flagellates on bacterioplankton in an oligotrophic coastal system // Limnol Oceanogr. 2007. V. 52. P. 456-469.

- Vadstein O., Jensen A., Olsen Y., Reinertsen H. Growth and phosphorus status of limnetic phytoplankton and bacteria // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 489-503.
- Vadstein O., Olsen Y., Reinertsen H. The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes – Sink and link // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. N. 7. P. 1539-1544.
- Van Dover C.L., Aharon P., Bernhard J.M. et al. Blake Ridge methane seeps: characterization of a soft-sediment, chemosynthetically based ecosystem // *Deep Sea Res. I.* 2003. V. 50. P. 281-300.
- van Hannen E.L., Zwart G., van Arterveld et al. Changes in bacterial and eukaryotic community structure after mass lysis of filamentous cyanobacteria associated with viruses // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. P. 795-801.
- Vaque D., Pace M.L. Importance of *Daphnia* in determining loss rates of protozoans and rotifers in lakes with contrasting zooplankton community structure // *Verh. Vol. 25. Pt. 1. Congr., Barcelona, 1992/ Int. Ver. Theor. Und angew. Limnol-Stuttgart.* 1993. P. 413.
- Urban J.L., McKenzie C.H., Deibel D. Nanoplankton found in fecal pellets of microzooplankton in coastal Newfoundland waters // *Bot. Mar.* 1993. V. 36. N 4. P. 267-281.
- Van Wainbeke F., Bianchi M.A. Bacterial biomass production and ammonium regeneration in Mediterranean sea water supplemented with amino acids. 2. Nitrogen flux through heterotrophic microplankton food chain // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1985. V. 23. N. 2. P. 117-128.
- Vaqué D., Pace M.L., Findlay S., Lints D. Fate of bacterial production in a heterotrophic ecosystem: Grazing by protists and metazoans in the Hudson Estuary // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 89. P. 155-163.
- Vaqué D., Calderon-Paz J.I., Guixa-Boixeren N., Pedro-AliobC. Spatial distribution of microbial biomass and activity (bacterivory and bacterioplankton production) in the northern Weddell Sea during the austral summer (January 1994)// *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. V. 29. P.107-121.
- Van Wichelen J., van Gremberghe I., Vanormelingen P., Debeer A.-E., Leporeq B., Menzel D., Codd G.A., Descy J.-P., Vyverman W. Strong effects of amoebae on the biomass and genetic structure of a *Microcystis* bloom (Cyanobacteria) // *Environmental Microbiology.* 2010. V. 12. N. 10. P. 2797-2813.
- Vargas C.A., Gonzalez H.E. Plankton community structure and carbon cycling in a coastal upwelling system. II. Microheterotrophic pathway // *Aquat. Microb. Ecol.* 2004. V. 34. P. 165-180.
- Vargas C.A., Cuevas L.A., Gonzalez H.E., Daneri G. Bacterial growth response to copepod grazing in aquatic ecosystems // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2007. V. 87. P. 667-674.
- Velho L.F.M., Lansac-toha F.A., Bini L.M. Spatial and temporal variation in densities of testate amoebae in the plankton of the Upper Parana River floodplain, Brazil / *Hydrobiology.* 1999. V. 411. P. 103-113.
- Velho L.F.M., Alves G. A., Lansac-Toha F. A., Bonecker C.C., Pereira D.G. Testate amoebae abundance in plankton samples from Parana State reservoirs // *Acta Scientiarum. Biological Sciences.* 2004. V. 26. N. 4. P. 415-419.
- Velimirov B., Milosevic N., Kavka G.G. et al. Development of the bacterial compartment along the Danube River: a continuum despite local influences // *Microb. Ecol.* 2011. V. 61.
- Verity P.G., Stoecker D.K., Sieracki M.E., Nelson J.R. Graing, growth and mortality of microoplankton during the 1989 North Atlantic spring bloom at 47°N, 18°W. // *Deep Sea Res.* 1993. Part I. V. 40. P. 1793-1814.
- Vörös L., V.-Balogh K., Herodek S., Kiss K.T. Underwater light conditions, phytoplankton photosynthesis and bacterioplankton production in the Hungarian section o the River Danube // *Arch. Hydrobiol. Suppl. Large Rivers.* 2000. V. 11. P. 511-532.
- Vrede K. Nutrient and temperature limitation of bacterioplankton growth in temperate lakes // *Microb. Ecol.* 2005. V. 49. P. 245-256.
- Ward B.B. How many species of prokaryotes are there? // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2002. V. 99. N 16. P. 10234-10236.
- Ward D., Weller R., Bateson M.M., 16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in natural community // *Nature.* 1990. V. 345. P. 63-65.
- Warkentin M., Freese H.M., Karsten U., Schumann R. New and fast method to quantify respiration rates of bacterial and plankton communities in freshwater ecosystems by using optical oxygen sensor spots // *Appl. Environ. Microbiol.* 2007. V. 73. N 21. P. 6722-6729.
- Warkentin M., Freese H., Schumann R., Bacterial activity and bacterioplankton diversity in the eutrophic river Warnow – direct measurement of bacterial growth efficiency and its effect on carbon utilization // *Microb. Ecol.* 2001. V. 61. N. 1. P. 190-200.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L., Webster J.R. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem // *Ecol. Monogr.* 1999. V. 69. P. 409-442.
- Weinbauer M.G. Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbial. Rev.* 2004. V. 28. P. 127-181.
- Weinbauer M.G., Peduzzi P. Significance of viruses versus heterotrophic nanoflagellates for controlling bacterial abundance in the northern Adriatic Sea // *J. Plankton Res.* 1995. V. 17. P. 1851-1856.

- Weinbauer M.G., Höfle M.G. Significance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton production in a eutrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. V. 64. N 10. P. 431-438.
- Weisse T. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control // *J. Plankton Res.* 1991. V. 13. P. 167-185.
- Weisse T. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems // *Adv. Microb. Ecol.* 1993. V. 13. P. 327-370.
- Weisse T., Stockner J.G. Eutrophication: the role of microbial food webs // *Strategies for lake ecosystems beyond 2000. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 1993. V. 52. P. 133-150.
- Weitere M., Arndt H. Structure of the heterotrophic flagellate community in the water column of the River Rhine (Germany) // *Eur. J. Protistol.* 2003. V. 39. P. 287-300.
- Weisse T. The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1989. V. 55. P. 241-250.
- Weisse T. Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in Lake Constance // *Hydrobiol.* 1990. V. 191. P. 111-122.
- Weisse T. The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control // *J. Plankton Res.* 1991. V. 13. P. 167-185.
- Weisse T., Stockner J. Eutrophication: the role of microbial food webs // *Proc. V Internat. Conf. Conservation and Management of Lakes. Stresa. Italy.* 1994. P. 191-194.
- Weisse T., Müller H., Pinto-Coelho R.M. et al. Response of the microbial loop to the phytoplankton in a large prealpine lake // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. P. 781-793.
- Weisse T., Scheffel-Moser U. Uncoupling the microbial loop: growth and grazing loss rates of bacteria and heterotrophic nanoflagellates in the North Atlantic // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1991. V. 71. P. 195-205.
- Weisse T., Müller H. Planktonic protozoa and the microbial food web in Lake Constance // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1998. V. 53. P. 223-254.
- Wetzel R.G. Detrital dissolved and particulate organic carbon fractions in aquatic ecosystems // *Bull. Mar. Sci.* 1984. V. 35. P. 503-509.
- Wetzel R.G., Hatcher P.G., Bianchi T.S. Natural photolysis by ultraviolet irradiance of recalcitrant dissolved organicmatter to simple substrates for rapid bacterial metabolism // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. P. 1369-1380.
- Wheeler P.A., Kirchman D.L. Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine system // *Limnol. Oceanogr.* 1986. V. 31. P. 998-1009.
- White P.A., Kalff J., Rasmussen J.B., Casol J.M. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats // *Microb. Ecol.* 1991. V. 21. P. 99-118.
- White J.R., Roman M.R. Seasonal study of grazing of metazoan zooplankton in the meaohaline Chesapeake Bay // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1992. V. 86. P. 251-261.
- Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J. Prokaryotes: the unseen majority // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* // 1998. V. 95. P. 6578-6583.
- Wielschnig C., Kirschner A.K. T., Steinz A., Velimirov B. Weak coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a eutrophic freshwater environment // *Microb. Ecol.* 2001. V. 42. P. 159-167.
- Wikner J., Hagstrom A. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1988. V. 50. P. 137-145.
- Wilhelm S.W., Suttle C.A. Viruses and nutrient cycles in the sea // *BioScience.* 1999. V. 49. P. 781-788.
- Wilhelm S.W., Suttle C.A. Viruses as regulators of nutrient cycles in aquatic environments // *Microbial Biosystems: New Frontiers. Proceeding of the 8 International Symposium of Microbial Ecology.* Bell C.R., Brylinsky M., Johnson-Green P. (eds). Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, Holifax, Canada. 2000. P. 551-556.
- Wieble W.J., Pomeroy L.P. Microorganisms and their association with aggregates and detritus in the sea. A microscopic study // *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.* 1972 Suppl. V. 29. P. 325-352.
- Wille A., Sonntag B., Sattler B., Psenner R. Abundance, biomass and size structure of the microbial assemblage in the high mountain lake Gosseköllesee (Tyrol, Austria) during the ice-free period // *J. Limnol.* 1999. V. 58. N 2. P. 117-126.
- Williams P.J.leB. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web // *Kieler Meersforsch.* 1981. Suppl. V. 5. P. 1-28.
- Williams P.J.leB. Bacterial production in the marine food chain: the Emperor's new suit of clothe? // *Flows of Energy and Material in Marine Ecosystems.* N.Y.: Plenum Press, 1984. P. 271-344.
- Williams P.J.leB. The balance of plankton respiration and photosynthesis in the open oceans // *Nature.* 1998. V. 394. P. 55-57.
- Winter C., Moeseneder M.M., Herndl G.J. Impact of UV radiation on bacterioplankton community composition // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. V. 67. P. 665-672.

- Winter C., Moeseneder M.M., Herndl G.J., Weinbauer M. G. Relationship of geographic distance, depth, temperature, and viruses with prokaryotic communities in the eastern tropical Atlantic Ocean // *Microb. Ecol.* 2008. V. 56. P. 383-389.
- Witek M. Annual changes of abundance and biomass of planktonic ciliates in the Gdańsk basin, southern Baltic // *Internat. Rev. Hydrobiol.* 1998. V. 83. V. 2. P. 163-182.
- Woese C.R., Fox G.E. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1977. V. 74. P. 5088-5090.
- Woese C.R., Kandler O., Wheelis M.L. Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1990. V. 87. P. 4576-4579.
- Wright R.T., Hobbie J.E. The uptake of organic solutes in lake water ? // *Ecology.* 1965. V. 47. P. 447-464.
- Wright S. J. L., Redhead K., Maudsley H. *Acanthamoeba castellanii*, a predator of cyanobacteria // *J. Gen. Microbiol.* 1981. V. 125. P. 293-300.
- Wuchter C., Abbas B., Coolen M.J. et al. Archaeal nitrification in the ocean // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2006. V. 103. N. 12. P. 317-322.
- Wylie J.L., Currie D.J. The relative importance of bacteria and alga as food sources for crustacean zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1991. V. 36. P. 4. P. 708-728.
- Yamaguchi A., Ishizaka J., Watanabe Y. Vertical distribution of plankton community in the western North Pacific Ocean (West-Cosmic) // *Bull. Plankton Soc. Jpn.* 2000. V. 47. P. 144-156.
- Yamaguchi A., Watanabe Y., Ishida H. et al. Latitudinal differences in the planktonic biomass and community structure down to the greater depths in the western north Pacific // *J. Oceanogr.* 2004. V. 60. P. 773-787.
- Yannarell A.C., Triplett E.W. Within- and between-lake variability in the composition of bacterioplankton communities: investigations using multiple spatial scales // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. V. 70. P. 214-223.
- Yannarell A.C., Kent A.D., Lauster G.H. et al. Temporal patterns in bacterial communities in three temperate lakes of different trophic status // *Microb. Ecol.* 2003. V. 46. P. 391-405.
- Yau S., Lauro F.M., Demare M.Z., Brown M.V., Thomas T., Raftery M.J. et al., Virophage control of Antarctic algal host-virus dynamics // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America.* 2011. V. 108. N 15. P. 6163-6168.
- Zhrzanowski T.H., Šimek K. Bacterial growth and losses due to bacterivory in a mesotrophic lake // *J. Plankton Res.* 1993. V. 15. P. 771-785.
- Zimmerman R., Meyer-Reil L.-A. A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters // *Kieler Meeresforsch.* 1974. B. 30. S. 24-27.
- Zimmermann U., Müller H., Weisse T. Seasonal and spatial variability of planktonic heliozoa in Lake Constance // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 11. P. 21-29.
- Zimmermann-Timm H., Holst H., Müller S. Seasonal dynamics of aggregates and their typical biocoenosis in the Elbe Estuary // *Estuaries.* 1998. V. 21. P. 613-621.
- ZoBell C. Microbiological activities at low temperatures with particular reference to marine bacteria // *Q Rev. Biol.* 1934. V. 9. P. 460-466.
- Zohary T., Robarts R.D. Bacterial numbers, bacterial production, and heterotrophic nanoplankton abundance in a warm core eddy in the Eastern Mediterranean // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 84. P. 133-137.
- Zubkov M.V., Tarran G.A. High bacterivory by the smallest phytoplankton in the North Atlantic Ocean // *Nature.* V. 455. P. 234-226.
- Zwart G., Hiorns W.D., Methe B.A. et al. Nearly identical 16S rRNA sequences recovered from lakes in North America and Europe indicate the existence of clades of globally distributed freshwater bacteria // *Syst. Appl. Microbiol.* 1998. V. 21. P. 546-556.
- Zwart G., Crump B.C., Kamst-van Agterveld M.P. et al. Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of freshwater lakes and rivers // *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. V. 28. P. 141-155.
- Zweifel U.I., Norrman B., Hagstrom A. Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1993. V. 101. P. 23-32.
- Zwietering M.H., Jongenburger I., Rombouts F.M. et al. Modeling of the bacterial growth curve // *Appl. Environ. Microbiol.* 1990. V. 56. P. 1875-1881.
- Zwisler W., Selje N., Simon M. Seasonal patterns of the bacterioplankton community composition in a large mesotrophic lake // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 31. P. 211-225.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ГЛАВА 1. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ КОНЦЕПЦИИ МИКРОБНОЙ «ПЕТЛИ»	9
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ОСНОВНЫХ КОМПОНЕНТОВ ПЛАНКТОННЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ	33
2.1. Гетеротрофный бактериопланктон	33
2.2. Гетеротрофные флагелляты	64
2.3. Миксотрофные флагелляты	77
2.4. Саркодовые	79
2.5. Гетеротрофные инфузории	81
2.6. Миксотрофные инфузории	87
ГЛАВА 3. ЗНАЧЕНИЕ МИКРОБНОЙ «ПЕТЛИ» В ФОРМИРОВАНИИ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ ПЛАНКТОНА И ПОТОКАХ УГЛЕРОДА В ПЛАНКТОННОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМ	90
3.1. Черное море	90
3.2. Индийский океан	111
3.3. Экваториальная часть Тихого океана	119
3.4. Юго-восточная часть Тихого океана	120
3.5. Юго-западная часть Тихого океана	123
3.6. Западная часть Тихого океана	131
3.7. Берингово море	146
ГЛАВА 4. ЗНАЧЕНИЕ МИКРОБНОЙ «ПЕТЛИ» В ФОРМИРОВАНИИ ОБЩЕЙ БИОМАССЫ ПЛАНКТОНА И ПОТОКАХ УГЛЕРОДА В ПЛАНКТОННОЙ ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПРЕСНОВОДНЫХ И СОЛОНОВАТОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ	171
4.1. Реки	171
4.2. Озера	189
4.3. Водохранилища	223
ГЛАВА 5. ПЛАНКТОННЫЕ МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА В ДРУ- ГИХ МОРСКИХ И ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ (ЛИТЕРАТУРНЫЕ СВЕДЕНИЯ)	248
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	261
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ СОКРАЩЕНИЙ	265
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	266

А. И. Копылов
Д. Б. Косолапов

**Микробная «петля» в планктонных
сообществах морских и пресноводных
экосистем**

Технический редактор: *В. Н. Трофимова*
Корректор: *О. С. Говорухина*
Оператор: *Л. А. Иванова*

Подписано в печать 11.2011.
Формат 60х84/16. Бумага офсетная. Гарнитура NewtonC.
Усл.-печ. л. 19,53. Уч.-изд. л. 18,05. Заказ № 1092. Тираж 300.

КнигоГрад — издательство, типография.
426034, г. Ижевск, ул. Коммунаров, 287.
www.knigograd.net