

А.И. Копылов, Д.Б. Косолапов

# **Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги**

.

Издание осуществлено при финансовой поддержке программы  
Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные  
основы управления биологическими ресурсами»

Москва 2008

**Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ. 377 с.**

В монографии обобщены многолетние данные о структуре и функциях сообществ планктонных гетеротрофных бактерий в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Установлены закономерности пространственного распределения и характер временной динамики бактериопланктона. Обсуждены основные биотические и абиотические факторы, регулирующие количественное развитие, активность и скорость роста гетеротрофных бактерий, изучены их взаимоотношения с другими гидробионтами. Оценена роль бактериопланктона в трофодинамике, круговороте углерода и формировании качества воды водохранилищ.

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

Библиогр. 582 назв. Ил. 68. Табл. 138.

Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs.

The monograph generalizes long-term data on structure and functioning of communities of planktonic heterotrophic bacteria in the Upper and Middle Volga reservoirs. Patterns of spatial distribution and temporal dynamics of bacterioplankton have been determined. The consideration is given to the main biotic and abiotic factors governing quantitative development, activity and the growth rate of heterotrophic bacteria and to their relationship with other aquatic organisms. The role of bacterioplankton in trophodynamics, carbon cycle and formation of water quality in reservoirs has been evaluated.

The monograph is intended for a wide readership among researchers engaged in aquatic biology, microbiology, ecology and in the field of protection and use of aquatic resources as well as undergraduate and postgraduate students in biology.

**Рецензенты:**

доктор биологических наук М.Б. Вайнштейн

доктор биологических наук А.В. Крылов

**Ответственный редактор**

доктор биологических наук В.Т. Комов

Издание осуществлено при финансовой поддержке программы Отделения Биологических Наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

## ОГЛАВЛЕНИЕ

### **Введение**

### **Список сокращений**

#### **Глава 1. Экологическая и биогеохимическая роль гетеротрофного бактериопланктона**

#### **Глава 2. Объекты и методы исследования**

##### 2.1. Материалы и методы

##### 2.2. Общая характеристика исследованных водоемов

#### **Глава 3. Пространственное распределение и временная динамика бактерий в водной толще водохранилищ**

##### 3.1. Закономерности горизонтального распределения бактериопланктона

##### 3.2. Особенности вертикального распределения бактериопланктона

##### 3.3. Кратковременные колебания численности и биомассы микроорганизмов

##### 3.4. Сезонная динамика бактериопланктона

##### 3.5. Многолетние изменения бактериопланктона

#### **Глава 4. Гетеротрофные бактерии как компонент пикопланктона водохранилищ**

#### **Глава 5. Структура сообщества планктонных гетеротрофных бактерий**

##### 5.1. Размерно-морфологическая структура бактериопланктона

##### 5.2. Активная фракция бактериопланктона

#### **Глава 6. Распространение различных физиологических групп бактерий и оценка качества воды водохранилищ**

#### **Глава 7. Скорость размножения и продукция бактериопланктона**

##### 7.1. Сезонная динамика продукции бактериопланктона Рыбинского водохранилища

##### 7.2. Многолетние изменения продукции бактериопланктона Рыбинского водохранилища

##### 7.3. Скорость размножения активнофункционирующих бактерий

##### 7.4. Скорость размножения и продукция одиночных и агрегированных бактерий

##### 7.5. Скорость роста и продукция бактериопланктона волжских водохранилищ

#### **Глава 8. Простейшие и вирусы как факторы элиминации бактериопланктона**

##### 8.1. Выедание бактерий протозоопланктоном

##### 8.2. Вирусы-бактериофаги и их роль в регулировании численности и продукции бактериопланктона

#### **Глава 9. Бактерии как компонент планктонного сообщества**

##### 9.1. Вклад гетеротрофного бактериопланктона в формирование суммарной биомассы планктона водохранилищ

9.2. Участие бактерий в потоках углерода в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища

**Заключение**

**Conclusion**

**Литература**

## Введение

Наличие достаточного количества чистой пресной воды является необходимым условием существования человечества. На долю пресных вод, имеющих концентрацию солей ниже 1 г/л, приходится менее 1% водных запасов нашей планеты (Hahn, 2006). Причем только 20% запасов пресной воды содержится в озерах, реках, водохранилищах и подземных источниках, а остальные 80% находятся в виде ледников в горах и полярных регионах. Однако потребности человечества в водных ресурсах почти полностью удовлетворяются за счет этих континентальных водоемов. Одним из распространенных типов водных объектов являются водохранилища – искусственные зарегулированные системы с замедленным водообменом (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). По сравнению с морями и озерами деятельность такой важной группы водных организмов как гетеротрофные бактерии в водохранилищах, являющихся важными источниками питьевой воды и имеющих большое народно-хозяйственное значение, изучены гораздо хуже.

Вместе с тем, бактерии – одна из самых многочисленных и разнообразных групп гидробионтов. Они обладают высокими темпами размножения, пластичным метаболизмом и осуществляют важнейшие биогеохимические процессы, такие как минерализация органических веществ и круговороты углерода, кислорода, водорода, азота, фосфора, металлов и других элементов. Полученные в последние три десятилетия данные убедительно доказывают, что гетеротрофные бактерии являются важнейшим компонентом пищевых сетей, существенным пищевым объектом для протозойного и метазойного планктона и играют важную роль в структурной организации и функциях морских и пресноводных экосистем. Биомасса бактерий составляет значительную часть суммарной биомассы планктона, а в олиготрофных водоемах может даже превышать биомассу фитопланктона (Fuhrman et al., 1989; Geller et al., 1991; Simon et al., 1992; Buck et al., 1996). Бактерии и другие микроорганизмы осуществляют процессы, отвечающие за формирование качества поверхностных и подземных вод, разложение и детоксикацию органических и неорганических загрязняющих веществ, в огромных количествах поступающих в окружающую среду. Благодаря важной роли бактерий в самоочищении и поддержании качества вод, необходимы знания об их экологии, функциях и разнообразии.

Изучение бактериальных сообществ водной толщи и донных отложений водохранилищ Волги имеет многолетнюю историю. Благодаря работам сотрудников лаборатории микробиологии Института биологии внутренних вод РАН (ИБВВ РАН), выполненным под руководством известных ученых С.И. Кузнецова, Ю.И. Сорокина, В.И. Романенко, полу-

чен большой объем данных о распространении, уровне количественного развития, динамике и активности бактерий.

Монография, предлагаемая вниманию читателей, представляет собой попытку обобщения имеющихся на сегодняшний день материалов о гетеротрофном бактериопланктоне водохранилищ Верхней и Средней Волги, как опубликованных в литературе, так и оригинальных. На наш взгляд, представляло значительный интерес сравнить данные, полученные нами в недавний период, в т.ч. с помощью новых методов, с данными других исследователей, полученных ранее.

Целью этой работы является анализ и обсуждение данных о структурно-функциональной организации бактериопланктона, установление характера его сезонной динамики и долговременных тенденций развития, выявление главных факторов, регулирующих его количество, активность и структуру, изучение взаимоотношений с другими гидробионтами и количественная оценка роли бактериальных сообществ в трофодинамике водохранилищ.

В выполнении микробиологических исследований и обработке материалов большую помощь оказали сотрудники лаборатории микробиологии ИБВВ им И.Д. Папанина РАН И.Н. Крылова, Т.С. Масленникова, А.В. Романенко, Л.П. Зайцева, В.А. Козлова и Т.Г. Ширкова. В расчетах биомассы планктона и потоках углерода в водной толще водохранилищ использованы опубликованные результаты, а также рабочие материалы, любезно предоставленные сотрудниками других лабораторий нашего института: данные по концентрации хлорофилла – И.Л. Пыриной и Н.М. Минеевой, по биомассе фитопланктона – Л.Г. Корневой, по обилию и видовому составу инфузорий – З.М. Мыльниковой, зоопланктона – И.К. Ривьер, В.И. Лазаревой и В.Н. Столбуновой. Авторы выражают глубокую признательность и искреннюю благодарность всем упомянутым участникам работы.

Книга опубликована при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения Биологических Наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами». Некоторые этапы исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 05-04-49243, 06-04-49024, 08-04-00441 и 07-04-10139-к).

## СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

АО – акридиновый оранжевый  
 БГКП – бактерии группы кишечной палочки  
 БП – бактериопланктон  
 БЭ – биогенные элементы  
 ВП – вириопланктон  
 в/б – верхний бьеф  
 н/б – нижний бьеф  
 ВОВ – взвешенное органическое вещество  
 ВВР – высшие водные растения  
 ГНФ – гетеротрофные нанофлагелляты  
 ГОС – городские очистные сооружения  
 ДАФИ – 4',6-диамидино-2-фенилиндол  
 ЗП – метазойный зоопланктон  
 ИНТ – йодфенил-нитрофенил-фенил тетразолия хлорид  
 ИНФ – инфузории, реснитчатые простейшие или цилиаты  
 Кл – клетка  
 КОЕ – колоний-образующие единицы  
 МО – микроорганизмы  
 МПС – микробные пищевые сети или микробная «петля»  
 НОБ – нефтеокисляющие бактерии  
 ОВ – органическое вещество  
 ОКБ – общее количество бактерий  
 ПД – пикодетрит  
 ПЗП – протозойный зоопланктон или простейшие  
 ППС – планктонные пищевые сети  
 ПП ФП – первичная продукция фитопланктона  
 Пр – прозрачность, см или м  
 РОВ – растворенное органическое вещество  
 РПА – рыбо-пептонный агар  
 СОВ – скорость осветления воды ( $\text{нл} \times \text{жгутиконосец}^{-1} \times \text{ч}^{-1}$ )  
 Т – температура  
 УФ – ультрафиолет  
 ФМБ – флуоресцентно-меченные бактерии (FLB)  
 ФНФ – фототрофные нанофлагелляты  
 ФОБ – фенолоокисляющие бактерии  
 ФП – фитопланктон  
 ФПП – фототрофный пикопланктон  
 Хл а – хлорофилл а  
 ЦБ – цианобактерии  
 Цв – цветность  
 ЦТХ – хлорид цианодитолил тетразолия  
 ЧДК – частота (доля) делящихся клеток (FDC)  
 ЭБР – эффективность бактериального роста  
 Экз – экземпляр  
 Эл – электропроводность  
 СОВ – скорость осветления воды  
 $K_1$  – коэффициент использования потребленной пищи на рост  
 $K_2$  – коэффициент использования усвоенной пищи на рост  
 С – суточный рацион  
 В – биомасса

$P$  – продукция  
 $R$  – траты на дыхание (обменные процессы)  
 $F$  – неусвоенная часть рациона  
 $U$  – коэффициент усвояемости пищи  
 $G$  - выедание  
 $P/V$ -коэффициент – суточная удельная скорость продуцирования массы  
 $h(T)$  – поправка на температуру  
 $Q_{10}$  – коэффициент Вант-Гоффа  
 $SET$  – коэффициент трансформации энергии  
 $N$  – численность  
 $N_B$  – численность БП  
 $N_S$  – численность сапрофитных бактерий  
 $N_V$  – численность ВП  
 $N_F$  – численность ГНФ  
 $N_{Ph}$  – численность ФП  
 $N_{PPH}$  – численность пикофитопланктона  
 $N_Z$  – численность ЗП  
 $V$  - объем клетки  
 $B_P$  – суммарная биомасса планктона  
 $B_B$  – биомасса БП  
 $B_V$  – биомасса ВП  
 $B_{Ph}$  – биомасса ФП  
 $B_{PZ}$  – биомасса ПЗП  
 $B_Z$  – биомасса ЗП  
 $P_B$  – продукция бактерий в единице объема воды  
 $\Sigma P_B$  – продукция бактерий в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>  
 $P_{Ph}$  – первичная продукция ФП в единице объема воды  
 $\Sigma P_{Ph}$  – первичная продукция ФП в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>  
 $D$  – деструкция  
 $\Sigma D$  – деструкция в столбе воды под 1 м<sup>2</sup>  
 $A$  – ассимиляция  
 $P_V$  – продукция ВП  
 $\mu$  – удельная скорость роста  
 $D$  – время удвоения численности  
 $BS$  (burst size) – среднее количество зрелых фагов в инфицированных бактериях  
 $FVIC$  (frequency of visibly infected cells) – частота (доля) отчетливо видимых инфицированных бактерий  
 $FIC$  (frequency of infected cells) – частота (доля) инфицированных бактерий  
 $L$  (rate of viral lysis) – скорость вирусного лизиса бактерий  
 $FMVL$  (frequency of mortality due to viral lysis) – доля суточной бактериальной продукции (%), лизируемой вирусами  
 $FG$  (flagellate grazing) – доля суточной бактериальной продукции (%), выедаемой гетеротрофными флагеллятами  
 $EF$  (enrichment factor) – коэффициент «обогащения»  
 $TEP$  (transparent exopolymer particles) – прозрачные экзополимерные частицы  
 $r$  – коэффициент парной корреляции  
 $R^2$  – коэффициент детерминации  
 $p$  – уровень значимости  
 $C_V$  – коэффициент вариации, %  
 $n$  – объем выборки



## **Глава 1. Экологическая и биогеохимическая роль гетеротрофного бактериопланктона**

Бактериопланктон – это сообщество бактерий, населяющих водную толщу морей, озер, рек и других водоемов. Бактериальные клетки находятся в водной среде в свободно-подвешенном состоянии или прикреплены к частицам взвеси. Бактериопланктон является многочисленным (большей численности достигает только вириопланктон), активным, метаболически и таксономически разнообразным компонентом планктонного сообщества, служит связующим звеном между растворимыми органическими соединениями и консументами в пищевых сетях, играет ключевые роли в минерализации органических веществ и круговоротах углерода, кислорода, азота, фосфора, серы, железа и других элементов. Бактерии, усваивая и трансформируя соединения биогенных элементов, микроэлементов, выделяя продукты своего метаболизма, существенным образом изменяют физические и химические свойства окружающей среды и, тем самым, влияют на другие водные организмы. Эти микроорганизмы образуют и потребляют большинство парниковых газов:  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2\text{O}$ ,  $\text{CH}_4$ , и, тем самым, оказывают существенное влияние на формирование атмосферы и климата Земли.

В водных экосистемах, в отличие от наземных, среди живых организмов по биомассе доминируют микроорганизмы, принадлежащие трем царствам или доменам биологического мира: Bacteria, Archaea и Eucarya. Термин «бактерии» часто используют некорректно для обозначения представителей двух из этих трех доменов жизни: Bacteria и Archaea. Обе группы включают очень маленьких (в природных водах обычно менее 1 мкм длиной) одноклеточных прокариотных организмов, которые схожи по внешнему виду, но биохимические особенности и молекулярная структура, и в первую очередь рибосомальные РНК, которых принципиально отличаются (Woese, Fox, 1977). До сих пор большинство архей (также как и бактерий) не выделены в лабораторные культуры, поэтому наши знания об их функциях, за исключением нескольких физиологических групп, таких как метаногены, ограничены (Karner et al., 2001). Первоначально предполагалось, что распространение архей ограничено экстремальными местообитаниями, такими как горячие источники, гиперсолёные и содовые озера, рубец жвачных животных. В последние два десятилетия с использованием молекулярных методов показано, что археи являются обычными обитателями морских, пресноводных и почвенных экосистем (Chaban et al., 2006). Морские бактерии и археи были первыми и долгое время единственными живыми существами на Земле, от которых согласно современным представлениям произошло все живое на нашей планете.

Бактерии распространены повсеместно. Они населяют как экосистемы с благоприятными для жизни условиями, такие как почвы, моря, озера, так и экстремальные экосистемы, такие как горячие источники (Brock, 1978), гиперсолёные водоемы (Anton et al., 2000), шахтные воды с низкими значениями pH и высоким содержанием металлов (Baker, Banfield, 2003), полярные моря и льды (Price, 2000). Тем самым, бактерии и археи определяют границы распространения жизни. Жизнь без любой другой группы живых организмов возможна, без бактерий же – нет. Многие бактерии обладают способностью формировать жизненные стадии, которые позволяют им переживать неблагоприятные условия окружающей среды, такие как высыхание, дефицит субстратов, высокая температура, низкие значения pH и т.п.

Водные бактерии – это огромный и постоянно изменяющийся резервуар генов, являющейся потенциальной основой для эволюционных изменений в процессе естественного отбора. Из-за относительно простого строения клеток бактерии представляют собой идеальные экспериментальные объекты для изучения ключевых вопросов фундаментальной биологии, таких как видообразование, адаптации, функции клеток и многие другие.

Бактериопланктон – наименее вариабельный компонент планктона – сезонные колебания их численности и биомассы меньше, чем у других гидробионтов (Del Giorgio, Gasol, 1995), хотя они обладают очень высокими темпами размножения.

Количество бактериопланктона, несмотря на значительные вариации физических и химических характеристик водоемов, является довольно консервативным показателем и колеблется в пределах  $10^5$ - $10^7$  кл/мл. Диаметр клеток большей части планктонных бактерий составляет 0.2-0.6 мкм, поэтому они входят в размерную фракцию пикопланктона. Однако есть водные бактерии, которые относятся к фемтопланктону, т.е. их размеры  $< 0.2$  мкм, и нанопланктону ( $> 2$  мкм). Большинство водных бактерий являются грамположительными, хотя встречаются и грам-отрицательные клетки (например, *Bacillus puitans*).

Роль бактерий особенно важна в анаэробных зонах водоемов, где они являются основными, а часто единственными, живыми существами. Представители других групп гидробионтов, таких как простейшие и цианобактерии, также встречаются в анаэробных слоях водной толщи, но их численность и активность несоизмеримо меньше, чем у бактерий. Даже в аэрируемых зонах бактерии вносят основной вклад в продуктивность и дыхание планктона, в анаэробных же условиях они почти полностью отвечают за эти процессы.

К особенностям 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, короткий жизнен-

ный цикл, высокие скорости роста, способность использовать органические субстраты и соединения биогенных элементов в очень низких концентрациях, разнообразие метаболических путей. Домен *Bacteria* объединяет гетеротрофных, автотрофных, а также миксотрофных организмов. Большинство бактерий, населяющих водную толщу морей и озер относится к хемоорганогетеротрофам.

Наши представления о бактериях и других микроорганизмах и их функциях в окружающей среде в значительной степени зависят от методов, которые имеются в нашем распоряжении для их изучения. В водной микробиологии, и, в целом, в экологии микроорганизмов, возможно, как ни в какой другой области науки, существовавшие догмы опрокидывались столь стремительно новой информацией, полученной в результате совершенствования методологии (Paul, 1993). Особенно бурное развитие этой научной дисциплины началось около 30 лет назад в связи с появлением новых методов исследования, среди которых, прежде всего, следует назвать электронную и эпифлуоресцентную микроскопию, использование радиоактивных изотопов, автоматический подсчет и измерение клеток с помощью системы анализа изображений, проточную цитометрию, а также молекулярно-генетические методы для определения видового разнообразия и функций микроорганизмов. До появления этих методов изучение бактерий происходило в основном в условиях, искусственно создаваемых в лабораториях.

Можно уверенно утверждать, что история развития экологии микроорганизмов – это история появления новых методов исследования. И здесь важная роль принадлежит отечественным ученым. Прежде всего, необходимо отметить А.С. Разумова, который уже в 1930-х годах разработал микроскопический метод учета бактерий, нашедший широкое применение в водной микробиологии (Разумов, 1932). Нельзя не упомянуть прямой метод определения продукции бактериопланктона, предложенный М.В. Ивановым, который до сих пор применяется в микробиологических исследованиях водоемов (Иванов, 1955). С 1950-х годов с помощью радиоактивного изотопа углерода ( $^{14}\text{C}$ ) началось измерение первичной продукции фитопланктона в разнообразных водных экосистемах (Steeman-Nielsen, 1952). Этот метод до сих пор является стандартным методом определения первичной продукции. Позже радиоактивные субстраты были использоваться для оценки гетеротрофной активности бактерий, что позволило впервые измерить процесс утилизации водными бактериями органических веществ (Wright, Hobbie, 1965). В 1970-80-ые годы с использованием этого метода были определены скорости бактериального потребления растворимых органических субстратов в морских и пресноводных экосистемах (например, Azam, Hodson, 1981). С 1970-х годов началось применение метода прямого учета водных бактерий с помощью эпифлуоресцентной микроскопии и флуорохромов: АО, ДАФИ и др., которые

специфично связываются с нуклеиновыми кислотами бактериальных клеток (Hobbie et al., 1977; Porter, Feig, 1980). Позже для определения численности и размеров бактериопланктона стала использоваться проточная цитометрия (Li, Wood, 1988; Robertson, Button, 1989). С конца 1980-х годов началась адаптация методов молекулярной биологии для изучения разнообразия и идентификации видов водных бактерий. Результаты, полученные с помощью этих методов, произвели настоящую революцию в наших представлениях об эволюции и организации живого мира.

Природные водоемы как среда обитания бактерий – это не однородные, гомогенно перемешанные системы. В них непрерывно происходят разнообразные физические, химические и биотические процессы, постоянно взаимодействующие друг с другом и определяющие пространственную гетерогенность водной толщи. Эта гетерогенность, обусловленная, в первую очередь, такими процессами, как нагрев и турбулентное перемешивание, влияет на распределение и активность бактерий и других организмов, и, в конечном итоге, определяет продуктивность водных экосистем. В толще воды одновременно имеется множество разнообразных микрообитаний, различающихся по световому, температурному и кислородному режимам, концентрации субстратов и соединений биогенных элементов. Поэтому при исследовании экологической роли бактериопланктона необходимо учитывать микроструктуру водных систем и изучать микробные консорции в их природных микрообитаниях, т.е. в масштабе от нм до мкм. Молекулы органических и неорганических соединений, бактерии, простейшие, фитопланктон не распределены в водной толще случайным образом. В фотической зоне большинства водоемов концентрация микроорганизмов такова, что они находятся на расстоянии 10-1000 мкм друг от друга (Azam et al., 1990). В морских и озерных экосистемах существует мозаичность в распределении бактериопланктона как в микромасштабе (в объеме менее 1 см<sup>3</sup>), так и в мезомасштабе (более 1 м по горизонтали) (Palmer et al., 1976).

Бактерии обитают в толще воды в виде одиночных свободноплавающих клеток или в агрегированном состоянии. Агрегированные бактерии прикреплены к органическим и минеральным взвешенным частицам или образуют микроколонии. Детрит, живые и отмершие клетки фитопланктона, организмы зоопланктона 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, скорость их роста обычно выше таковой одиночных бактерий. Одиночные бактериальные клетки адаптированы к жизни в условиях дефицита биогенных элементов и, как правило, имеют меньшие темпы развития. Водная толща как среда обитания одиночных бактерий более стабильна по сравнению с непре-

рывно изменяющимися местообитаниями агрегированных бактерий. Все это позволяет отнести одиночных планктонных бактерий к К-стратегам, а агрегированных, населяющих богатые местообитания и имеющих высокие скорости роста, – к г-стратегам. Одиночные бактерии являются основными пищевыми объектами для простейших, а агрегированные могут использоваться также многоклеточным зоопланктоном. Это свидетельствует о различных экологических функциях, выполняемых одиночными и агрегированными планктонными бактериями (Kato, 1996). С помощью молекулярных методов было показано, что видовой состав одиночных и ассоциированных с частицами бактерий существенно различается (DeLong et al., 1993). Подавляющее большинство одиночных бактерий, адаптированных к низким концентрациям органических субстратов и соединений биогенных элементов в окружающей водной среде, не способно выявляться традиционными культуральными методами.

Как уже отмечалось выше, бактерии составляют одно из трех царств жизни на Земле. Это одна из наиболее разнообразных групп организмов (Whitman et al., 1998). По приблизительным оценкам на нашей планете обитает около 10 миллионов видов бактерий (Dykhuizen, 1998), из которых в настоящее время описано менее 1% (Ward et al., 1990; Amann et al., 1995). Столь малое число известных видов бактерий связано с тем, что подавляющее большинство из них невозможно подобно другим организмам идентифицировать по морфологическим признакам, а также не может быть выделено в лабораторную культуру, и, следовательно, определено традиционными физиолого-биохимическими способами.

Подходы и методы для анализа громадного видового богатства водных бактерий были разработаны совсем недавно. Применение молекулярных методов для идентификации и классификации бактерий в различных водных экосистемах (Hiorns et al., 1997; Torsvik et al., 1998; Konopka et al., 1999; Glöckner et al., 2000; Yannarell, Triplett, 2004; Zwart et al., 2002) дало возможность получить представление об их таксономическом разнообразии (Rase, 1997). Однако, не смотря на значительные успехи в определении видового богатства морских и пресноводных бактерий, достигнутые в последние десятилетия, к настоящему времени получено очень мало данных о том, какие физические, химические и биотические факторы влияют на формирование структуры бактериального сообщества, а также о том, как эта структура связана с экологическими функциями (Lindström, 2000; Methe, Zehr 1999; Simek et al. 2001; Hahn, 2006).

Вплоть до 1980-х гг. считалось, что видовой состав бактерий пресных водоемов и окружающих их наземных экосистем различается незначительно. Применение молекулярно-биологических методов для анализа бактериального разнообразия в озерах коренным

образом изменило эту точку зрения (Zwart et al., 1998; Hahn, 2006). Растет количество доказательств того, что бактериальные сообщества водной толщи не столь разнообразны по сравнению с таковыми донных отложений и почв. По-видимому, это связано с большей гетерогенностью почв и грунтов и существованием в них резких градиентов концентраций кислорода, субстратов, соединений биогенных элементов, температуры, pH и других факторов (Nold, Zwart 1998; Curtis et al., 2002; Torsvik et al., 2002).

Установлено также, что таксономический состав бактериопланктона морских и пресноводных экосистем существенно различается (Methe et al., 1998; Glockner, 1999; del Giorgio, Bouvier, 2002; Humayoun et al., 2003). Большинство бактерий, идентифицированных в пресных водоемах, генетически близки друг другу, и только немногие из них родственны морским и почвенным бактериям. Было выделено более 30 филогенетических кластеров «типично пресноводных бактерий», большая часть которых не содержит виды, способные развиваться в культуре. Вследствие этого до сих пор мало что известно о физиологии и экологии представителей этих групп (Zwart et al., 2002).

Исследования пресноводных экосистем, расположенных в различных климатических зонах земного шара и резко отличающихся экологическими условиями показали, что многие пресноводные бактерии являются космополитами (Zwart et al., 1998; 2002; Hahn, 2003). Например, сравнение последовательностей клонов в разнотипных пресных водах в тропическом, субтропическом и умеренном поясах выявили удивительно схожие кластеры среди Betaproteobacteria или Actinobacteria (Glöckner et al., 2000, Warnecke et al., 2004; Hahn, Rockl, 2005). Представители этих групп доминируют в бактериопланктоне большинства пресных водоемов (Boucher, 2006). Например, в пресноводном водохранилище речного типа (Чехия) от 10 до 50% планктонных бактерий принадлежало к Betaproteobacteria, которые обладают высокими темпами размножения и активно выедаются гетеротрофными флагеллятами (Simek et al., 2005).

Некоторым таксономическим группам пресноводных бактерий свойственна высокая экологическая пластичность, которая в значительной степени объясняется разнообразием бактерий, входящих в эти группы. Так, бактерии из группы Polynucleobacter идентифицированы в водоемах с широким диапазоном значений pH, расположенных в различных климатических зонах (Hahn, 2003), а бактерии из группы АСК-М1 обнаружены во всех пресных водоемах, где проводились исследования (Lindstrom et al., 2005).

Определяющую роль в выборе доминирующих в водоеме бактериальных видов играют локальные факторы среды, такие как температура или концентрация субстратов. Изучение бактериопланктона разнотипных водоемов в сезонном аспекте выявило значительные пространственные и временные вариации его состава (Hofle et al., 1999;

Lindstrom, 2000, 2001; Pinhassi, Hagstrom, 2000; Dominik, Hofle, 2002; Zwisler et al., 2003; Yannarell et al., 2003; Yannarell, Triplett, 2004). В результате этих исследований установлены экологические факторы, которые определяют таксономическую структуру сообщества. Среди них химический состав воды (Methe, Zehr, 1999; Lindstrom et al., 2005), концентрация органических субстратов (Crump et al., 2003), продуктивность и состав фитопланктона (Hofle et al., 1999; Horner-Devine et al., 2003), температура (Lindstrom et al., 2005), пищевой пресс со стороны метазойного и протозойного планктона (Langenheder, Jurgens, 2001; Simek et al., 2001, 2005; Jurgens, Matz, 2002; Jezbera et al., 2005), активность вирусобактериофагов (Hewson, Fuhrman, 2006), интенсивность УФ-радиации (Warnecke et al., 2005), морфометрические и гидрологические характеристики водоема (Reche et al., 2005; Lindstrom et al., 2006), а также антропогенное загрязнение (Muller et al., 2001). Эти факторы влияют на структуру всего бактериального сообщества, но пока гораздо меньше известно о том, что управляет динамикой отдельных бактериальных популяций.

Фактором, в значительной степени определяющим разнообразие водных растений и животных, является интенсивность первичной продукции, причем, как правило, наибольшие видовое богатство многоклеточных организмов характерно для экосистем с промежуточным уровнем продуктивности (Rosenzweig, 1995). Что касается бактерий, то увеличение продуктивности водоемов по-разному влияет на их различные таксономические группы (Horner-Devine et al., 2003). Как было показано в экспериментах с озерной водой, наибольшего разнообразия доминирующая группа Cytophaga-Flavobacteria-Bacteroides, так же как и высшие растения и животные, достигала при среднем уровне первичной продукции. При этом же уровне группа  $\alpha$ -proteobacteria, напротив, имела минимальное видовое богатство. Не было установлено связи между изменениями продуктивности и разнообразием бактерий, принадлежащих группе  $\beta$ -proteobacteria. Анализ этих результатов позволяет утверждать, что трофический статус водоемов влияет на разнообразие бактерий и, в некоторых случаях, таким же образом, как на растения и животных.

Согласно современной парадигме водной микробиологии гетеротрофные бактерии являются важным компонентом планктонных пищевых сетей. Эта парадигма, коренным образом изменившая представления о функционировании планктонных сообществ, была предложена более 30 лет назад Л.Р. Помероем (Pomeroy, 1974), и получила дальнейшее развитие в работах других исследователей (Williams, 1981; Azam et al., 1983). Отечественные ученые, и прежде всего Ю.И. Сорокин также внесли существенный вклад в изучение роли бактерий и простейших в трофодинамике водных экосистем (Сорокин, 1967; Сорокин, Павельева, 1976). До появления концепции микробной «петли» роль микроорганизмов игнорировались, и низшим уровнем в планктонных пищевых сетях считался фито-

планктон, создающий свою биомассу за счет ассимиляции  $\text{CO}_2$  и используемый в пищу зоопланктоном, который, в свою очередь, выедается молодью рыб. В процессе питания одних групп гидробионтов другими происходит высвобождение и рециклинг биогенных элементов. С появлением новых методов исследования, и, прежде всего, таких как учет бактерий с использованием эпифлуоресцентной микроскопии и определение бактериальной продукции по включению радиоактивного тимидина в ДНК, эти представления претерпели существенные изменения. Были получены доказательства того, что гетеротрофные бактерии и простейшие играют ключевые роли в трофических взаимоотношениях планктонных организмов и циклах биогенных элементов в морских и пресноводных экосистемах (Pomeroy, 1974; Williams, 1981; Azam et al., 1983; Cole et al., 1988). Согласно модели функционирования микробных планктонных пищевых сетей, предложенной Эзмом с соавт. (Azam et al., 1983) и названной ими микробной «петлей», бактерии усваивают растворимые органические вещества, выделяемые фитопланктоном, и, тем самым, переводят их во взвешенную форму. Главными потребителями бактерий являются гетеротрофные жгутиконосцы и инфузории, которые, в свою очередь, выедаются метазойным планктоном. Тем самым, простейшие осуществляют взаимодействие микробной и пастбищной пищевых сетей. В процессе питания протозойного и метазойного зоопланктона выделяются соединения биогенных элементов, повторно ассимилируемые фитопланктоном. Существенный вклад в эти процессы вносят также вирусы, лизирующие гидробионтов и переводящие органические вещества в растворимую форму, в которой они легко усваиваются бактериями (Fuhrman, 1999). Микробная «петля» является основным путем, по которому циркулируют вещество и энергия в планктонных пищевых сетях водных экосистем (Azam et al., 1990). В принципе, перенос углерода от первичных продуцентов к консументам осуществляется через бактерий и простейших.

Микробная пищевая сеть и классическая пастбищная цепь тесно взаимодействуют друг с другом в процессах питания метазойного планктона простейшими (Carrick et al., 1991; Sanders, Wickham, 1993), а также через непосредственное потребление бактерий консументами разных трофических уровней (Vaquer et al., 1992; Porter, 1996). Как показали многочисленные исследования, большинство планктонных бактерий находится в толще воды в свободноподвешенном состоянии (Ferguson, Rublee, 1976). Эти мелкие одиночные бактерии не могут непосредственно использоваться в пищу большей частью многоклеточного зоопланктона, но некоторые зоопланктеры, такие как коловратки и ветвистоусые рачки, а также моллюски могут питаться одиночными планктонными бактериями (Gude, 1988; Jürgens, 1994). В этом случае углерод бактериальных клеток поступает на высшие трофические уровни без участия простейших. Вместе с тем, ряд проведенных исследова-



ний показал, что только одни бактерии не могут поддерживать продуктивность метазойного планктона (Toth, Kato, 1996).

Как уже отмечалось выше, биомасса гетеротрофных бактерий составляет значительную часть суммарной биомассы планктона. Хотя биомасса бактерий в озерах, особенно эвтрофных, обычно ниже таковой фитопланктона, но скорость их роста, и, соответственно, время удвоения их биомассы примерно на порядок выше. Поэтому даже в продуктивных экосистемах значение этих двух групп гидробионтов в круговороте углерода вполне сопоставимо.

Как показали многочисленные исследования, структура планктонных трофических сетей в высоко- и низкопродуктивных водоемах отличается. С понижением трофического статуса водоемов отношение биомасс бактерио- и фитопланктона резко возрастает. В эвтрофных водах, где это отношение низкое, важную роль играют пастбищные пищевые сети, в олиготрофных водах возрастает значение микробной «петли» (Simon et al., 1992). Увеличение количества уровней в пищевых сетях приводит к уменьшению эффективности переноса углерода (и энергии) до конечных консументов, поскольку в этом случае большая часть углерода расходуется на дыхание организмов.

Микробные сообщества ведут свое существование с ранней истории Земли. В отличие от любой другой группы организмов, бактерии могут самостоятельно, без участия других организмов создавать и поддерживать устойчивую экосистему. Миллионы лет назад в архейский геологический период существовали сообщества, состоящие только из бактерий и архей, в основе которых находилась фототрофная или хемотрофная ассимиляция диоксида углерода. Появившиеся позже эукариотные микроорганизмы встраивались в эти прокариотные сообщества, при этом происходило увеличение количества уровней в трофических сетях и усложнение системы.

Важно подчеркнуть и то, что хотя морские и пресноводные экосистемы существенно различаются по физическим, химическим и биологическим свойствам, микробные пищевые сети рек, озер, водохранилищ, морей и океанов имеют много общих черт, хотя, естественно, наблюдаются и отличия (Hobbie, 1988). Континентальные водоемы – это, как правило, более закрытые системы, в которых движение воды менее выражено, а поступление аллохтонных веществ имеет большее значение по сравнению с открытыми морями и океанами. Например, видовой состав фитопланктона пресноводных и морских экосистем имеет заметные отличия, однако его функции в обоих типах экосистем одинаковы (Kilham, Necky, 1988; Baines, Pace, 1991). Рост морского фитопланктона обычно лимитирован по азоту, в то время как пресноводного – по фосфору, хотя бывают и исключения. Видовое разнообразие морского зоопланктона значительно выше, чем пресноводного.

Среди морских ракообразных доминируют веслоногие, среди пресноводных – ветвистоусые (Lehman, 1988). Кладоцеры, хотя и могут выедать бактерий, все же предпочитают питаться более крупными организмами, такими как водоросли и простейшие (Pace et al., 1990). В отличие от морских экосистем в пресноводных в значительных количествах присутствуют крупные зоопланктеры-фильтраторы, в основном, из р. *Daphnia*, которые часто подавляют развитие микробных пищевых сетей, выедая гетеротрофный и фототрофный нанопланктон и пикопланктон (Gude, 1988; Jurgens, 1994). Там, где дафнии достигают высокого обилия, как, например, в мезо- и эвтрофных озерах, они становятся главными потребителями бактерий, и бактериальный углерод прямо переносится на трофический уровень метазойного планктона (Pace et al., 1990; Jurgens, 1994). Экологическая роль планктонных бактерий в морских и пресноводных экосистемах также схожа, несмотря на структурные и физиологические отличия (Hobbie, 1988). В частности, отношение биомасс бактерио- и фитопланктона в пресных водах, как правило, выше по сравнению с морскими (Simon et al., 1992).

В эвтрофных пресных и морских водоемах биомасса гетеротрофных бактерий составляет обычно от 3 до 20% суммарной микробной биомассы (Pedros-Alio, Brock 1982; Riemann et al., 1982; Simon et al., 1992). В мезо- и олиготрофных экосистемах бактерии составляют большую часть взвешенного органического вещества (Simon, Tilzer, 1987; Cho, Azam, 1988), и их биомасса может превышать биомассу фитопланктона (Simon, Tilzer, 1987; Fuhrman et al., 1989; Cho, Azam, 1990). Необходимо также подчеркнуть, что вследствие этого бактериальная биомасса играет важную роль в рассеивании света, особенно в олиго- и мезотрофных водах океанов и крупных озер, что тесно связано с процессами продуцирования органического вещества фитопланктоном.

Традиционно основной функцией гетеротрофного бактериопланктона считалась минерализация органических веществ до  $\text{CO}_2$ , в процессе которой происходит также выделение неорганических соединений азота и фосфора, необходимых для первичного продуцирования органических веществ фитопланктоном. Обычно более 90% органических веществ, образуемых во внутриводоемных процессах или поступающих извне, метаболизируются гетеротрофными бактериями, но не доходит до многоклеточных консументов, находящихся на высших уровнях планктонных трофических сетей (Wetzel, 2001).

Органические субстраты, потребляемые бактериями, расходуются на их рост и дыхание. Эффективность роста бактерий, т.е. выраженная в процентах доля ассимилированного ими углерода, которая идет на прирост биомассы (коэффициент  $K_2$ ) – это ключевой параметр для оценки функционирования экосистем. Эффективность роста бактериопланктона в большинстве водных экосистем варьирует в пределах 10-40% ассимилированного

углерода. Это означает, что оставшаяся часть углерода, т.е. 60-90%, расходуется на дыхание бактерий (Reinthal, Herndl, 2005; Alonso-Saez et al., 2007). В ряде водоемов эффективность роста бактериопланктона выше: например, в Мексиканском заливе она составляла 26-55% (Biddanda et al., 1994).

Бактерио- и фитопланктон связаны друг с другом множеством сложных взаимодействий, которые могут носить характер комменсализма или конкуренции (Bratbak, Thingstad, 1985). Сопоставление бактериальной продукции с первичной продукцией фитопланктона позволяет оценить силу связи этих параметров, которая значительно варьирует между разными водными экосистемами. Продукция морского бактериопланктона обычно изменяется в пределах 1-500 мг С/(л × сут) и составляет 10-25% первичной продукции планктона (Ducklow, 1983). Анализируя данные более 70 исследований, проведенных на реках, озерах, эстуариях, прибрежных морях и океанах, Коул с соавторами (Cole et al., 1988) показали, что продукция бактериопланктона положительно коррелирует с первичной продукцией фитопланктона ( $r^2 = 0.55$ ,  $n = 59$ ) и составляет в среднем 30% годовой продукции фитопланктона. Эти авторы установили также существование положительной связи между численностью бактериопланктона и концентрацией хлорофилла «а» ( $r^2 = 0.75$ ). По другим оценкам бактериопланктон потребляет 40-60% первичной продукции планктона (White et al., 1991; Ducklow, Carlson, 1992). Доля первичной продукции, используемая бактериями для своего роста, заметно изменяется в течение года, резко возрастая в периоды отмирания фитопланктона (Pomeroy, Deibel, 1986; Cole et al., 1988). В таких водных экосистемах, как реки и эстуарии, в метаболизме которых важную роль играет поступление аллохтонного материала, продукция гетеротрофного бактериопланктона сравнима или даже превышает первичную продукцию фитопланктона (Findlay et al., 1991). В целом, анализ имеющихся литературных данных показывает, что большая часть продукции бактериопланктона поддерживается потоком органических веществ, образуемых фитопланктоном, а аллохтонные органические вещества являются дополнительным источником субстратов (Coveney, Wetzel, 1995). Учитывая, что более половины органических веществ на нашей планете образуется фитопланктоном, можно ориентировочно оценить также масштабы бактериальной продукции (Field et al., 1998).

Многочисленные исследования водоемов разного трофического статуса показали, что доля первичной продукции планктона, которая идет на поддержания бактериальной продукции не зависит от продуктивности вод. Отношение же биомассы бактериопланктона к биомассе фитопланктона выше в олиготрофных водоемах по сравнению с эвтрофными, поскольку с увеличением трофического статуса биомасса бактерий возрастает более

медленными темпами, чем биомасса фитопланктона (Cole et al., 1988; Sanders et al., 1992; Simon et al., 1992; Bird, Karl, 1999).

До 25% углерода, фиксированными фитопланктоном в процессе фотосинтеза, выделяется прижизненно в толщу воды в виде растворимых органических соединений, которые активно используются бактериями (Jensen, 1983; Obernosterer, Herndle, 1995). Кроме прижизненных выделений фитопланктона, РОВ включает также продукты разложения умерших гидробионтов; вещества, поступающие в водоем из воздуха и с водосборной площади; соединения, образующиеся в процессе питания протозойного и метазойного зоопланктона и вирусного лизиса (Lampert, 1978).

Гетеротрофные бактерии, обладая высоким сродством к субстрату, имеют конкурентное преимущество перед другими осмотротфными организмами планктона, такими как простейшие и водоросли, и поддерживают концентрацию РОВ в водной среде на низком уровне. Можно сказать, что бактерии, главным образом, одиночные, монополизируют метаболизм РОВ. С использованием радиоактивных меток было показано, что время оборота таких легкоокисляемых компонентов РОВ как сахара и аминокислоты в водоемах составляет 10-100 ч. Часть органических веществ, растворенных в природных водах, напротив, устойчива к действию бактерий, и может существовать тысячи лет.

В настоящее время доказано, что продукция водных бактерий поддерживается за счет не только растворимых, но и взвешенных органических веществ. Бактерии могут эффективно конкурировать с детритофагами в потреблении ВОВ. Было установлено, что в толще океанических вод бактерии утилизируют более 80% оседающих детритных частиц, быстро переводя их с помощью внеклеточных гидролаз в растворимую форму (Cho, Azam, 1987; 1988; Smith et al., 1992). Тем самым, большая часть седиментирующего ВОВ переходит в растворимую форму и усваивается бактериями. Этот процесс особенно важен в глубинных слоях воды крупных озер и морей. Детрит, поступающий с водосборной площади, является существенным источником органических веществ для микробных пищевых сетей в реках и эстуариях (Wallace et al., 1999; McCallister et al., 2004).

Органические соединения либо прямо поглощаются бактериями (например, сахара и аминокислоты), либо вначале подвергаются внеклеточному гидролизу (например, белки и органические соединения фосфора), а уже затем бактерии используют продукты их гидролиза. В последнем случае бактерии вынуждены тратить энергию не только на рост, но и на образование гидролитических ферментов. Важную роль во взаимодействии бактерий и РОВ играет хемотаксис.

В последнее время появилось много работ, доказывающих важную роль солнечной радиации, и, прежде всего, ультрафиолетовых лучей (УФ) в разложении устойчивого РОВ

до соединений, доступных бактериям (Geller, 1986; Cole, 1999). Возрастание УФ радиации вследствие разрушения озонового слоя в стратосфере усиливает интерес к этой проблеме. Процесс фотолиза объясняет, почему растворимые органические вещества, устойчивые к биodeградации в местообитаниях, лишенных доступа света, таких как почвы, становятся лабильными при попадании в моря, озера и реки. Фотохимически индуцированное разложение органических макромолекул до простых соединений (ацетата, пирувата, цитрата и др.) часто является стадией, лимитирующей скорость всего процесса распада РОВ в водоемах (Morper et al., 1991; Moran, Zepp, 1997). В экспериментах было показано, что растворимые органические соединения, выщелачиваемые из остатков высших водных растений, а также гуминовые и фульвокислоты, после воздействия солнечного света значительно ускоряют рост бактериопланктона (Wetzel et al., 1995).

УФ радиация не только стимулирует бактерий, снабжая их органическими субстратами, но одновременно ингибирует многие таксономические группы бактерий (Karentz et al., 1994). Как показывают расчеты, негативное влияние УФ на бактериопланктон прослеживается в верхнем 5-метровом слое прибрежных морских вод и верхнем 10-метровом слое в центральных районах океана. В результате этого пик бактериальной активности в этих водах регистрируются не на поверхности, а на глубинах от 5.5 до 10.5 м. В озерах ингибирующий эффект УФ радиации также наблюдается, но обычно ограничивается тонким поверхностным слоем (Lindell et al., 1996).

Итак, устойчивые органические вещества, поступающие с водосборной площади в водоемы, разлагаются в процессе фотолиза до лабильных соединений, быстро метаболизируемых бактериями. Последние потребляются простейшими, а те, в свою очередь, выедаются зоопланктоном и рыбами. Тем самым, водные бактерии служат связующим звеном между наземной первичной продукцией и вторичной продукцией гидробионтов.

Исторически фитопланктон и детрит рассматривались как главные резервуары взвешенного углерода, азота и фосфора в водоемах. Эти биогенные элементы в процессе питания зоопланктона выделяются в окружающую водную среду. Однако позже было доказано, что биомасса гетеротрофных бактерий составляет значительную долю суммарной биомассы планктона и содержит огромные запасы азота и фосфора (Vadstein et al., 1988). Поэтому бактерии представляют важный источник пищи для консументов и играют важную роль в круговоротах биогенных элементов в водных экосистемах. При выедании бактерий простейшими происходит выделение растворимых неорганических соединений азота и фосфора, которые ассимилируются фитопланктоном.

В олиготрофных водах бактериальная биомасса обычно эквивалентна или превышает биомассу фитопланктона, в эвтрофных, наоборот. Это свидетельствует о том, что

структура пищевых сетей в водоемах разного трофического статуса отличается, и круговороты биогенных элементов в них происходят по-разному (Azam et al., 1990).

Из этого также следует, что в олиготрофных водах скорость роста фитопланктона должна быть достаточно высокой, поскольку фитопланктон является главным источником углерода и энергии для бактерий. Среди пищевых объектов зоопланктона в олиготрофных водах важную роль играют одиночные бактерии, а в эвтрофных – фитопланктон, что предполагает доминирование среди консументов простейших в олиготрофных водах и метазойного планктона в эвтрофных водах. Поэтому в олиготрофных водоемах, где важную роль играют микробные пищевые сети, регенерация биогенных элементов должна происходить более эффективно по сравнению с эвтрофными.

Гетеротрофный бактериопланктон не только активно участвует в минерализации органических веществ, что приводит к обогащению окружающей среды соединениями биогенных элементов, но и эффективно конкурирует за эти соединения с фитопланктоном, особенно в олиготрофных экосистемах. Поскольку бактерии обладают большим сродством к минеральным соединениям азота и фосфора, таким как нитраты и фосфаты, чем водоросли, и из-за более высокого отношения площади поверхности к объему клеток, они, в условиях дефицита биогенных элементов, имеют конкурентное преимущество. Бактерии не только конкурируют с фитопланктоном за азот и фосфор, но одновременно зависят от него как главного поставщика органических субстратов (Bratbak, Thingstad, 1985).

С использованием радиоактивных изотопов, было показано, что фитопланктон доминирует в потреблении аммония при его высокой концентрации в водной среде, а бактерии – в тех ситуациях, когда аммоний находится в субмолярных концентрациях (Wheeler, Kirchman, 1986; Suttle et al., 1987). Сходные результаты были получены также при исследовании цикла фосфора. В экспериментах с разделением групп планктона на размерные фракции оказалось, что в прибрежных океанических водах бактерии отвечают за потребление 50-90% растворимых неорганических соединений фосфора (Harrison et al., 1977).

Учитывая то, какие важные функции выполняют гетеротрофные бактерии, можно утверждать, что факторы, которые регулируют их обилие, структуру сообщества и скорость роста, – это в значительной мере факторы, влияющие на функционирование водной экосистемы в целом. В водоемах на рост бактерий одновременно влияют множество факторов, непрерывно взаимодействующих друг с другом. Выделяют два основных регулирующих механизма. Биомасса, продукция и структура гетеротрофного бактериопланктона контролируется либо бактериотрофными организмами (контроль «сверху»), либо ресурсами, т.е. доступностью органических субстратов и соединений биогенных элементов (контроль «снизу»). Высказано предположение, что продукция бактериопланктона регу-

лируется, главным образом, запасами ресурсов, а его биомасса – консументами. Кроме того, важными факторами, влияющими на развитие водных бактерий, являются вирусы-бактериофаги и температура (Ducklow, 1992; del Giorgio et al., 1996; Pace, Cole, 1996; Thingstad, Lignell, 1997; Gasol, Duarte, 2000).

Главными потребителями планктонных бактерий являются простейшие, в первую очередь, гетеротрофные нанофлагелляты (Fenchel, 1982b; Wikner, Hagstrom, 1988; Sherr et al., 1989). Однако роль этих организмов в регулировании обилия бактериопланктона значительно варьирует между водными экосистемами (Billen et al., 1990; Pace, Cole 1994; Dufour, Torretón, 1996; Langenheder, Jurgens, 2001). В некоторых водоемах основными потребителями бактериопланктона являются инфузории (Sherr, Sherr, 1987; Simek, Straskrbova, 1992). Кроме того, бактерии могут составлять существенную часть рациона многоклеточного зоопланктона: коловраток (Starkweather et al., 1979; Gude, 1988) и ракообразных (Pace et al., 1983; Porter et al., 1983). Даже крупные ветвистоусые рачки способны питаться одиночными бактериями, диаметр клеток которых превышает 0.6 мкм (Kato, 1996). Во многих водоемах протозойный и метазойный зоопланктон является главным фактором, регулирующим бактериопланктон, причем в большей степени его структуру, чем численность и биомассу (Langenheder, Jurgens, 2001).

В бореальных гумифицированных пресных озерах и водохранилище (провинция Квебек, Канада) биомасса ГНФ и ИНФ составляла 5 и 13% биомассы БП. ИНФ отрицательно коррелировали с БП, в то время как ГНФ, находящиеся под пищевым прессом ИНФ и ЗП, – нет. Среди цилиат наиболее важную роль играл *Cyclidium glaucoma*, который избирательно выедал активных бактерий (с высоким содержанием НК). Полученные данные позволяют предположить существование в пределах МПС ключевых видов, регулирующих активность и структуру БП (Tadonleke et al., 2005).

Бактериопланктон имеет защитные механизмы, препятствующие его потреблению протозойным и метазойным планктоном (Jurgens, Gude, 1994; Jurgens et al., 1999; Jurgens, 2007). Эти механизмы выражаются в появлении в сообществе устойчивых к выеданию форм и позволяют стабилизировать бактериальную биомассу. Бактерии обладают высокой фенотипической пластичностью и адаптируются к пищевому прессу со стороны простейших путем формирования резистентных морфотипов, таких как крупные агрегаты и нити (Gude, 1979, 1989; Jurgens, Gude, 1994; Jurgens, Stolpe, 1995; Sommaruga, Psenner, 1995; Hahn, Hofle, 1999). Вызванные консументами морфологические изменения бактериопланктона связаны с изменением его таксономического состава и смене доминирующих в сообществе групп (Jurgens et al., 1999; Simek et al., 1999).

Развитие бактериопланктона во многих водоемах регулируется также вирусным лизисом (Fuhrman, 1999; Tuomi, Kuuppo, 1999; Bettarel et al., 2003). Взаимодействие фага и хозяина высокоспецифично, поэтому вирусы должны в большей степени влиять на разнообразие бактериопланктона, чем на его количество (Thingstad, Lignell, 1997). Сравнение процессов выедания консументами и лизиса вирусами показывает, что воздействие этих процессов на бактериопланктон варьирует между водоемами и по сезонам, однако проявляется тенденция усиления регулирующей роли бактериофагов с возрастанием продуктивности водоемов (Guixa-Boixarey, 1996; Fischer, Velimirov, 2002; Bettarel et al., 2003).

Рост гетеротрофных бактерий в водных экосистемах часто лимитирует тот 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 лимитировать органические субстраты, органические или неорганические соединения азота, фосфат, а также микроэлементы, такие как железо (Kirchman, 1990; Coveney, Wetzel, 1992; Morris, Lewis, 1992; Zweifel et al., 1993; Schweitzer, Simon, 1995; Church et al., 2000; Castillo et al., 2003; Hall, Cotner, 2007).

Анализ литературы показывает, что лимитирование бактериальной продукции по углероду наблюдается в океанах (Kirchman 1990; Kirchman, Rich 1997; Rivkin, Anderson, 1997), озерах (Kristiansen et al., 1992; Schweitzer, Simon, 1995) и реках умеренной и тропической зон (Benner et al., 1995; Foreman et al., 1998). Как уже отмечалось, бактерии имеют более высокое сродство к соединениям биогенных элементов, прежде всего, фосфора и азота, по сравнению с водорослями, и имеют конкурентное преимущество при потреблении этих соединений из окружающей среды. Но бактерии не могут потреблять биогенные элементы полностью, ничего не оставляя фитопланктону, поскольку последний является для них главным источником углерода и энергии, и развитие бактерий лимитируется запасами растворимых органических веществ, выделяемых фитопланктоном прижизненно или посмертно (Cole et al., 1982, 1988; Currie, Kalff, 1984; Kirchman, 1994). Хотя бактериопланктон в значительной степени зависит от РОВ, образуемого фитопланктоном, получены данные о том, что во многих морских и пресных водоемах аммоний, нитрат, фосфат могут лимитировать рост не только фитопланктона, но и бактерий, когда эти соединения находятся в низких концентрациях (Morris, Lewis, 1992; Thingstad, Rassoulzadegan, 1995; Rivkin, Anderson, 1997). По-видимому, именно этим объясняется факт накопления лабильных органических соединений в поверхностных водах океанов (Rivkin, Anderson, 1997) и озер (Morris, Lewis, 1992).

Концентрация фосфора и, в меньшей степени, углерода являлись факторами, лимитирующими бактериальную продукцию в тропических равнинных реках (Castillo et al.,



2003). Однако сила связи этих параметров с продукцией бактериопланктона испытывала заметные сезонные и межгодовые колебания в зависимости от изменений концентрации растворимых соединений фосфора и органических субстратов.

Существенное влияние на структуру бактериопланктона оказывает качественный состав (van Hannen et al., 1999; Crump et al., 2003; Kent et al., 2006) и количество органических веществ (Eiler et al., 2003). В водоемах с преобладанием автохтонных или аллохтонных органических веществ формируются различные сообщества бактерий (Crump et al., 2003; Naukka et al., 2005; Kent et al., 2006; Newton et al., 2006). Важно подчеркнуть, что отдельные бактериальные популяции в сообществе по-разному реагируют на изменения концентрации ресурсов или структуры пищевой сети.

Кроме консументов, вирусов и ресурсов, развитие бактериопланктона лимитирует температура. Положительная корреляция между температурой воды и скоростью роста бактерий была установлена в водоемах разного типа (White et al., 1991; Morris, Lewis, 1992; Hoch, Kirchman, 1993; Shiah, Ducklow, 1994; Tibbles, 1997; Simon, Wunsch, 1998). Хотя значимую корреляционную связь между этими параметрами удастся выявить не всегда, получены данные, позволяющие сделать вывод о том, что температура прямо или опосредованно контролирует рост бактериопланктона (Rivkin et al., 1996). Причем, как показывают эксперименты, бактерии часто не очень хорошо адаптированы к температурам, при которых они существуют в природе. Это особенно заметно в водоемах, расположенных в зонах с холодным климатом, где бактерии обитают при температурах, далеких от оптимальной (Love11, Konopka, 1985b; Li, Dickie, 1987; Autio, 1992; Felip et al., 1996; Pomeroy, Wiebe, 2001). Каждый бактериальный штамм имеет минимальную, максимальную и оптимальную для роста температуру. Величина  $Q_{10}$  обычно находится в пределах 2-3 за исключением тех диапазонов температур, при которых рост микроорганизмов лимитирован по температуре. Уже давно обнаружено, что бактерии способны к метаболизму в морских водах при температурах меньше 0°C (Fischer, 1888; ZoBell, 1934). Было также показано, что скорости бактериального роста, обитающих в полярных морях (среднегодовая температура воды которых не превышает 4°C) вполне сравнимы с таковыми, регистрируемыми в водоемах умеренных широт (Morita et al., 1977; Rivkin et al., 1996). Однако в условиях низких температур гетеротрофным бактериям требуется большее количество субстратов для обеспечения своих энергетических потребностей. Было установлено, что при температурах воды, близких к 0°C, бактерии способны утилизировать органические вещества только при условии, что эти вещества находятся в высоких концентрациях (Pomeroy, Deibel, 1986; Pomeroy et al., 1990). Это означает, что эффективность роста бактерий при низких температурах меньше, чем при оптимальной температуре (Simon, Wun-

sch, 1998). Поэтому то, какое количество растворимых органических веществ будет усваиваться в микробных пищевых сетях, а какое тратиться на дыхание, во многом зависит от того, насколько хорошо бактерии адаптированы к температуре окружающей среды.

При исследовании арктических и антарктических районов океанов, биотические процессы в которых характеризуются резко выраженной сезонностью, периодами короткой, но высокой продуктивности, было установлено, что главным фактором, лимитирующим развитие бактерий, является, безусловно, постоянно низкая температура, часто близкая к точке замерзания морской воды ( $-1.8^{\circ}\text{C}$ ). Однако бактериальный рост в этих районах регулируется не только температурой. В периоды весеннего и летнего развития фитопланктона, даже не смотря на высокие скорости выедания бактериопланктона простейшими и его лизиса вирусами, интенсивные темпы развития бактерий позволяют им достигать биомасс, характерных для океанических вод умеренных широт. Бактерии в полярных водах осуществляют минерализацию значительной части продукции фитопланктона, рециклинг биогенных элементов и эффективно действуют как промежуточное звено между РОВ и высшими трофическими уровнями планктонных пищевых сетей. Важную роль в метаболизме бактериопланктона этих районов океана играет также BOB (Legendre, LeFèvre, 1995; Ducklow, Yagerb, 2006).

Ресурсы и температура действуют не отдельно друг от друга, а оказывают комбинированное действие на бактериопланктон. Степень воздействия каждого фактора зависит от конкретного водоема и сезона года (Hall, Cotner, 2007). В водоемах умеренных широт бактериальная активность обычно регулируется температурой в холодное время года, и запасами субстратов, содержанием биогенных элементов, консументами или вирусами в теплый период (Hoch, Kirchman, 1993; Shiah, Ducklow, 1994). Так, экспериментальные исследования бактериопланктона эвтрофного озера показали, что его рост лимитирован по температуре зимой и запасами органических субстратов и соединений биогенных элементов летом (Felip et al., 1996). Предполагается, что бактериальный рост зависит от температуры только до определенного предела. Характер его изменений в градиенте температуры в значительной мере зависит от трофического статуса вод: температура в меньшей степени влияет на рост бактериопланктона в эвтрофных экосистемах по сравнению с олиготрофными.

Как уже отмечалось выше, бактериопланктон потребляет как растворенные, так и взвешенные органические вещества. Запасы этих веществ в водоемах существенно колеблются в течение года, но количество бактериопланктона при этом изменяется, как правило, не более, чем на порядок (Wright, Coffin, 1984). Время удвоения численности бактериопланктона в водных экосистемах умеренной зоны в теплое время года составляет от

нескольких часов до нескольких суток (Kato, 1996). Столь короткое время обусловлено одновременным присутствием в сообществе как активнорастущих, так и покоящихся популяций бактерий. Последние могут переходить в активное состояние при наступлении благоприятных условий. Стабильный баланс между продукцией и гибелью бактериопланктона поддерживается протозойным и метазойным зоопланктоном, а также вирусами. Гибель планктонных бактерий могут вызывать также паразитические бактерии из родов *Bdellovibrio*, *Micavibrio*, *Vampirococcus* и др. (Афиногенова, 1992).

В экспериментах, проведенных в озере, было показано, что при уменьшении интенсивности света всего на 1%, первичная продукция планктона быстро прекращалась, однако обилие зоопланктона существенно не уменьшалось. Более того, количество колонок даже увеличилось. Биомасса бактерий также не изменилась, хотя их рост в значительной степени зависит от поступления в водную среду растворимых органических соединений, прижизненно выделяемых фитопланктоном. Результаты этих экспериментов показывают, что произошло переключение гетеротрофного бактериопланктона с потребления свежесинтезированного РОВ, выделяемого фитопланктоном, на усвоение находящихся в воде трудноразлагаемых субстратов. Вероятно, при этом изменились доминирующие в составе бактериопланктона виды. Таким образом, бактерии благодаря их высокой активности, метаболическому и видовому разнообразию выполняют функцию стабилизатора экосистемы, чутко реагируя на малейшее изменение условий окружающей среды (Kato et al., 1992).

Деятельность человека приводит к ухудшению качества природных вод. Бактерии, обладая громадным метаболическим разнообразием и активно участвуя в круговоротах элементов, играют ведущую роль в деградации и детоксикации загрязняющих веществ, поступающих в водные экосистемы. Бактерии способны метаболизировать большую часть искусственных химических соединений, используемых человеком. Пластичность метаболизма бактерий хорошо иллюстрируется, например, их способностью разлагать такие ксенобиотики как инсектицид малатион, гербицид 2,4,5-трихлорфенолуксусную кислоту, которые токсичны для многих организмов (Brock, 1987). В водной толще морей и озер бактериальные клетки имеют наибольшую площадь поверхности для адсорбции металлов и радионуклидов, и играют главную роль в детоксикации этих элементов (Cho, Azam, 1988; Azam et al., 1992).

В водоемах ежегодно выявляется множество патогенных бактерий, а также вирусов, простейших и грибов. Наиболее часто встречаются патогенные бактерии из родов *Salmonella*, *Shigella*, *Vibrio*, *Escherichia*, *Campylobacter* и *Yersinia* (Feachem et al., 1983). Чтобы оценить опасность вспышек вызываемых ими инфекционных болезней и предот-

вратить возникновение новых заболеваний, необходимо идентифицировать разнообразные бактериальные популяции, изучать их функции, выявлять факторы, влияющие на их рост, а также исследовать их взаимоотношения с другими водными организмами. Эти исследования особенно актуальны в связи с ухудшением очистки поступающих в водоемы бытовых и промышленных сточных вод.

Таким образом, роль гетеротрофного бактериопланктона сводится не только к минерализации ОВ, как считалось раньше, она гораздо сложнее и многообразнее и еще далеко не изучена.

### 2.1. Материал и методы

В этом разделе описаны основные методы, использованные при изучении бактериопланктона и его взаимоотношений с другими группами планктонных организмов. Часть методов приводится в других разделах монографии. Например, то, как сырая биомасса различных групп планктона приводилась к единицам углерода и расчеты элементов суточного баланса описаны в главе 9.

Материалы для написания монографии получены нами во время комплексных экспедиций института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по водохранилищам Волги за период с 1988 по 2005 гг. Отбор проб воды производили 1-литровым плексигласовым батометром Рутнера. Интегральные пробы воды получали, смешивая воду, отобранную по вертикали с 1-метровым интервалом.

Концентрацию растворенного в воде кислорода определяли методом Винклера. В ряде случаев измерение этого параметра, а также температуры воды проводили с использованием переносного кислородомера “YSI Model 55” (“YSI, Inc.”, США). Значения pH воды определяли при помощи портативного pH-метра “100 ISFET” (“Beckman Instruments, Inc.”, США). Содержание в воде взвешенного органического вещества определяли стандартным весовым методом (Алекин и др., 1973).

Скорость первичной продукции фитопланктона измеряли с помощью  $^{14}\text{C}$ -метода (Steeman-Nielsen, 1952; Романенко, Кузнецов, 1974). Концентрацию растворимых форм карбонатов определяли титрованием (Романенко, Кузнецов, 1974). Допускали, что потери на дыхание фитопланктона составляли 25% его валовой первичной продукции, а прижизненные выделения растворенных органических веществ – 22% чистой первичной продукции (Романенко, 1985; Масленникова, Копылов, неопубликованные данные).

При проведении исследований использовали общепринятую размерную классификацию планктонных организмов (Sieburth et al., 1978). В водной толще водохранилищ стандартными методами проводили одновременное определение численности и биомассы основных компонентов микробного сообщества: пикофитопланктона, бактерий, вирусов, гетеротрофных жгутиконосцев и инфузорий

Количество пикофитопланктона определяли методом люминесцентной микроскопии по автофлуоресценции его клеток (MacIsaac, Stockner, 1993). Общее количество и размеры бактериопланктона оценивали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома 4',6-диамино-2-фенилиндола (ДАФИ) (Porter, Feig, 1980).

Учитывали различные размерно-морфологические группы бактерий: одиночные мелкие и крупные (длиной более 2 мкм) палочки, нити, бактерии, прикрепленные к частицам детрита и образующие микроколонии.

Количество планктонных вирусных частиц (вириопланктона) подсчитывали с использованием эпифлуоресцентной микроскопии и флуорохромов Yo-Pro-1 или SYBR Green I на мембранных фильтрах “Anodisc” из оксида алюминия с диаметром пор 0.02 мкм (Xenopoulos, Bird, 1997; Noble, Fuhrman, 1998).

Для определения частоты (доли) отчетливо видимых инфицированных вирусами бактерий (frequency of visibly infected cells (FVIC)) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (burst size (BS)) использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Для определения частоты (доли) инфицированных бактериальных клеток (frequency of infected cells (FIC)) использовали уравнение:  $FIC = 7.1 \times FVIC - 22.5 \times FVIC^2$  (Binder, 1999). Гибель бактериопланктона, вызванную вирусами (frequency of mortality due to viral lysis (FMVL)), определяли по формуле:  $FMVL = (FIC + 0.6 \times FIC^2)/(1 - 1.2 \times FIC)$ . При этом допускали, что латентный период в развитии вирусов приблизительно равен времени генерации бактерий, и что инфицированные и неинфицированные бактерии выедаются с одинаковой скоростью (Proctor et al., 1993). В свою очередь, количество бактерий, лизированных вирусами в миллилитре воды за час (rate of viral lysis (L), кл/(мл × ч) или мг С/(м<sup>3</sup> × ч)), вычисляли по уравнению:  $L = FMVL \times P_B$ , где  $P_B$  – продукция бактерий, кл/(мл × ч) или мг С/(м<sup>3</sup> × ч). Продукцию вириопланктона ( $P_V$ , частиц/(мл × ч)) рассчитывали как произведение среднего количества фагов, содержащихся внутри бактериальных клеток (BS, частиц/мл), на скорость лизиса бактерий вирусами (L, кл/(мл × ч)):  $P_V = BS \times L$  (Noble, Steward, 2001; Simek et al., 2001).

Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии на черных ядерных фильтрах “Nuclepore” с диаметром пор 0.5 мкм и использованием флуорохрома примулин (Caron, 1983). Инфузорий подсчитывали в свежееотобранных пробах воды в камере Богорова под световым микроскопом. В ряде случаев учет инфузорий производили после предварительного сгущения пробы воды через мембранные фильтры (Мамаева, 1979). При расчете биомассы использовали индивидуальные массы цилиат, приводимые в литературе (Чорик, 1968; Мамаева, 1979).

Количество бактерий различных физиологических групп: сапрофитных, углеводородокисляющих, фенолоокисляющих, группы кишечной палочки, определяли методом предельных разведений на соответствующих селективных питательных средах (Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989).

Численность активнордышащих бактерий оценивали по восстановлению солей тетразолия: йодфенил-нитрофенил-фенил тетразолия хлорида (ИНТ) и цианодитолил тетразолия хлорида (ЦТХ) с помощью световой и эпифлуоресцентной микроскопии, соответственно (Zimmerman et al., 1978; Rodriguez et al., 1992). Метаболически активные бактерии учитывали с использованием ингибитора клеточного деления – налидиксовой кислоты (Kogure et al., 1979). Для определения количества бактерий с неповрежденными нуклеоидами использовали промывку изопропанолом (Zweifel, Hagstrom, 1995).

Скорость размножения и продукцию бактериопланктона определяли несколькими методами: методом разбавления, по частоте делящихся клеток, по ассимиляции смеси  $^{14}\text{C}$  аминокислот, а также по темновой фиксации  $\text{CO}_2$  (Кузнецов, Романенко, 1974; Newell et al., 1981; Landry, Hassett, 1982; Tremaine, Mills, 1987; Simon, 1988; Simon, Azam, 1989; Korylov et al., 2002). В расчетах количества органического вещества, усваиваемого бактериями, коэффициент использования углерода на рост ( $K_2$ ) для бактерий принимали равным 0.3 (Романенко, 1985).

Скорость потребления бактериопланктона жгутиконосцами и инфузориями определяли с помощью флуоресцентно-меченных бактерий (Sherr et al., 1987).

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

## 2.2. Общая характеристика исследованных водоемов

Гидростроительство, начатое в 30-ые годы XX века, превратило крупнейшую реку Европы Волгу в каскад равнинных водохранилищ. Подробное описание волжских водохранилищ приведено в литературе (Буторин, 1969; Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и..., 1978; Ивановское водохранилище..., 1978, 2000; Литвинов, 2000; Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; Минеева, 2004).

Протяженность Волги составляет около 3530 км, площадь ее бассейна – 1360 тыс. км<sup>2</sup>. Большая часть бассейна расположена в середине Русской равнины. С севера на юг бассейн реки простирается от 61°55' до 45°35' с.ш., с запада на восток от 32°05' до 60°22' в.д. Значительная часть водосбора Волги находится в зоне достаточной, а на севере избыточной увлажненности, что вместе со слабой проницаемостью почвенных комплексов способствует заболоченности бассейна. На территории водосбора насчитывается около 151 тыс. рек длиной более 10 км, 2600 из которых являются непосредственными притоками Волги. Главная роль в водном питании рек волжского бассейна принадлежит снегово-

му покрову (53%), грунтовыми водами (30%) и дождевыми осадками (17%). Годовая сумма атмосферных осадков колеблется от 550 до 770 мм. Основное наполнение водохранилищ осуществляется водами весеннего половодья. Поэтому максимальный уровень наблюдается в этот период, а минимальный – в период предполоводной сработки (март-апрель). Однако годовой ход уровня в каждом водохранилище различается по амплитуде, срокам наступления экстремумов и характеру расходования накопленных запасов.

Волгу принято делить на три части. Верхняя Волга протянулась от устья до места впадения р. Шексны. Этот участок включает Верхневолжское водохранилище и незарегулированную часть реки протяженностью около 450 км, а также Ивановское, Угличское и Рыбинское водохранилища. Средняя Волга, к которой относятся Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища, ограничена плотиной Волжской ГЭС. Нижняя Волга включает Саратовское и Волгоградское водохранилища, а также Волго-Ахтубинскую пойму и разветвленную дельту реки. Основные характеристики исследованных водохранилищ Верхней и Средней Волги приведены в таблице 2.1.



**Табл. 2.1.** Основные морфометрические, гидрологические и гидрохимические характеристики водохранилищ Верхней и Средней Волги  
(из: Экологические проблемы..., 2001; Минеева, 2004)

Водохранилище	Год за- полне- ния	Объем, км <sup>3</sup>	Пло- щадь, км <sup>2</sup>	Дли- на, км	Ши- рина, км	Глубина, м		Пло- щадь водо- сбора, км <sup>2</sup>	Период водо- обмена, мес	Общий азот, мг/л	Общий фосфор, мкг/л	Хлоро- филл, мкг/л
						Сред- няя	Макси- мальная					
Верхневолжское	1843 (1943- 1947)	0.79	179	92	4.4	4.4	16.1	3500	-			
Иваньковское	1937	1.12	327	120	8.0	3.4	19.0	41000	1.13	1.00±0.05	102±8	25.5±2.4
Угличское	1940	1.24	249	143	5.0	5.0	23.2	60020	1.19	1.02±0.08	127±6	7.9±0.8
Рыбинское	1941- 1947	25.42	4550	250	56.0	5.6	30.4	150500	6.30	1.07±0.06	71±5	18.5±1.3
Шекснинское	1964	6.50	1669	167	45	3.9	17.0	19445	15.00	0.57±0.02	67±6	5.4±0.3
Горьковское	1955- 1957	8.70	1591	430	15.0	5.5	21.0	229000	1.97	1.02±0.02	71±3	17.9±1.0
Чебоксарское*	1981	12.60	1270	341	10.0	4.7	21.0		0.57	1.32±0.10	139±12	14.6±1.4

Примечание. \* - проектные данные

**Верхневолжское водохранилище.** Исток Волги – это ключ у деревни Волговерховье в Тверской области. В своем верхнем течении, в пределах Валдайской возвышенности Волга проходит через небольшие озёра, в истоке одного из которых – оз. Волго ещё в 1843 была сооружена плотина (Верхневолжский бейшлот) для регулирования стока воды и поддержания судоходных глубин в межень. Эта плотина была реконструирована в 1943 г. Образовавшееся Верхневолжское водохранилище расположено в подзоне южной тайги лесной зоны, где произрастают темнохвойные леса.

**Иваньковское водохранилище,** заполненное в 1937 г., находится в подзоне смешанных хвойно-широколиственных лесов. Его берега низкие, в некоторых местах умеренно-возвышенные. Водохранилище имеет расчлененную лопастную форму. В водоеме выделяют три плеса: Волжский, расположенный от зоны выклинивания подпора до устья р. Созь, приплотинный Иваньковский и Шошинский в пойме рек Шоши и Ламы. Канал имени Москвы связывает водохранилище с Москвой и построен в целях судоходства, водоснабжения столицы и обводнения р. Москвы.

**Угличское водохранилище,** созданное в 1939-1943 гг., имеет долинную удлинённую форму со слабо развитой береговой линией. Берега низкие или умеренно-возвышенные. Большая часть водоема расположена в подзоне смешанных лесов, а северный участок – в подзоне южной тайги. По морфологическим характеристикам и особенностям гидрологического режима в водохранилище выделяют три района: верхний – от Иваньковского гидроузла до устья р. Медведицы, наиболее узкий, принимающий воды Иваньковского водохранилища и р. Дубны; средний – от р. Медведица до с. Прилуки, принимающий воды рек Медведица и Нерль, и нижний, наиболее глубокий – до Угличского гидроузла.

**Рыбинское водохранилище,** заполнение которого проводилось с 1940 по 1949 гг., находится в подзоне южной тайги в обширной Молого-Шекснинской низине. При создании этого водохранилища были затоплены не только русла рек, но и их поймы, надпойменные террасы, а также обширное междуречье Мологи и Шексны. Этот крупное мелководное водохранилище имеет сложную конфигурацию и состоит из 4-х плесов: озеровидного Центрального или Главного и 3-х обособленных речных плесов (Волжского, Моложского и Шекснинского). В плесах, кроме расширений, имеются заливы, протоки, русловые участки притоков вплоть до границ выклинивания их подпора. В водоем впадает 64 реки, наиболее крупные из которых Молога, Шексна, Суда, Ухра, Согожа и Сить, дающие более половины общего притока.

К северу от Рыбинского находится **Шекснинское водохранилище,** образованное в 1963 г. Оно не относится непосредственно к волжскому каскаду и составляет ветвь этой

системы. Водохранилище входит в состав Волго-Балтийского водного пути. Его водосбор расположен в пределах средней тайги. В пределах водохранилища выделяют три морфометрически и гидрологически разнородных участка: речная часть от плотины до бывшего истока р. Шексны (с. Крохино), Белое озеро, а также расположенный к северу еще один речной участок – Ковжинский, включающий водораздельный канал до Пахомовского гидроузла. В водохранилище впадает более 40 рек, самые крупные из которых Шола и Кема дают около половины всего притока.

**Горьковское водохранилище** было заполнено в 1955-1957 гг. Оно располагается в подзоне южной тайги и имеет сложную конфигурацию. В его речной части между гг. Рыбинск и Ярославль затоплена только пойма и первая надпойменная терраса. Волга протекает здесь в узкой долине среди высоких берегов, пересекая Угличско-Даниловскую возвышенность. В средней части водохранилища находится обширное мелководное Костромское расширение. Ниже г. Юрьевец начинается озеровидная часть. Низовья больших рек Унжа и Немда подтоплены и превращены в заливы-эстуарии.

**Чебоксарское водохранилище** – самое молодое в каскаде, затопление которого начато в 1981 г. Его уровень так и не доведен до проектной отметки. Водохранилище расположено на границе двух подзон лесной зоны: левый берег – в подзоне южной тайги, правый – в подзоне смешанных лесов. Водоем делится на верхнюю часть – до впадения р. Оки, среднюю – до впадения р. Суры и нижнюю, приплотинную – до плотины Чебоксарской ГЭС. Верхний участок, вода которого близка по составу к воде Горьковского водохранилища, находится в пределах Балахнинской низменности, оба берега здесь низкие. Для средней и нижней частей этого водоема характерна асимметрия берегов: правый высокий, левый пологий и низкий. Правобережье в значительной мере распаханно, левобережье сохранило луговые и лесные ландшафты. В водохранилище впадают 28 рек, наиболее крупные из которых – Ока, Сура, Ветлуга и Керженец.

Согласно существующим классификациям (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998) по общему объему воды водохранилища Рыбинское, Горьковское и Чебоксарское относятся к категории «очень крупных», а Ивановское, Угличское и Шекснинское – «крупных». Все исследованные водохранилища являются неглубокими и полимиктическими. Шекснинское водохранилище характеризуется небольшой интенсивностью внешнего водообмена, Рыбинское – средней, Ивановское, Угличское и Горьковское – большой, Чебоксарское – очень большой.

Вскрываются ото льда водохранилища Верхней и Средней Волги обычно в середине-конце апреля, а замерзают – в конце ноября. Средняя продолжительность безледного периода составляет от 192 сут в Шекснинском до 214 сут в Ивановском водохранилище.

Для всех водохранилищ характерна неустойчивая температурная стратификация в период открытой воды и незначительное расслоение при ледоставе. На озеровидных участках могут наблюдаться горизонтальные температурные неоднородности.

Главным фактором, определяющим химический состав воды в водохранилищах, является поверхностный сток, за счет которого происходит наполнение и питание водохранилищ. Поверхностный сток талых снеговых вод составляет 60-70% годового притока. Гидрохимические особенности волжских вод зависят от условий водосборного бассейна, характера антропогенного воздействия, а также от гидрологического режима, водности и метеорологических условий года. Формирование преобладающей части стока Волги в лесной зоне при избыточной увлажненности обуславливает относительно низкое содержание солей в исследованных водохранилищах. Воды Верхней Волги гидрокарбонатно-кальциевые с невысоким содержанием щелочных металлов, хлоридов и сульфатов. В значительной степени солевой водохранилищ состав меняют воды р. Оки, которым свойственна высокая минерализация и высокое содержание ионов сильных кислот (в первую очередь – сульфатов) при относительном снижении концентрации гидрокарбонатов.

Волжские воды характеризуются высоким содержанием растворенного кислорода, благоприятным для существования водных организмов. Обычно в период открытой воды концентрация кислорода находится в пределах 8-9 мг/л, что соответствует 75-90% насыщения. Во время массового развития фитопланктона в конце июля – начале августа в верхних горизонтах водной толщи может наблюдаться пересыщение воды кислородом и снижение его количества в придонных слоях до 3-4 мг/л. На мелководных участках при продолжительной жаркой погоде также регистрируется дефицит кислорода. Однако из-за активных гидродинамических процессов вертикальное расслоение воды по концентрации кислорода в период открытой воды – явление редкое и кратковременное. Зимой на отдельных участках водохранилищ, особенно в маловодные годы, дефицит кислорода бывает существенным.

Для водохранилищ Верхней Волги характерна высокая концентрация аллохтонных веществ гумусовой природы и, как следствие, большая цветность воды (до 180 град), что определяется природными свойствами водосбора. В средней и, особенно, нижней Волге содержание гуминовых веществ и цветность вод постепенно снижаются.

Количество и качественный состав БОВ в водохранилищах определяется стоком взвешенных наносов рек, переформированием берегов и ложа, глубиной, ветровым режимом, развитием планктона. Сезонная динамика взвешенных веществ характеризуется максимальным содержанием взвеси в период весеннего половодья (до 40 мг/л и более), отдельными пиками летом и осенью и минимумом зимой. Эта динамика резко различается

на глубоководных и мелководных участках. Для литоральной зоны характерны более резкие колебания концентрации взвеси.

Мелководность, интенсивный водообмен, большая площадь водного зеркала озерных участков водохранилищ способствуют размыву берегов и частому взмучиванию донных отложений при ветровом волнении. Это, а также массовое развитие планктона в определенные сезоны, определяет низкую прозрачность воды водохранилищ, обычно не превышающую 2 м.

Волжские воды характеризуются сравнительно высоким содержанием азота и фосфора, что связано, главным образом, с антропогенным влиянием. Среди минеральных форм азота преобладают нитраты, значительную долю общего фосфора составляет фосфаты. Наиболее низким содержанием азота (в среднем 0.57 мг/л) при сравнительно высоком содержании фосфора (в среднем 67 мкг/л) характеризуется самое северное Шекснинское водохранилище. В Белом озере как части этого водохранилища мощным источником фосфора служат донные отложения, создающие высокую внутреннюю фосфорную нагрузку. При частых ветровых перемешиваниях происходит взмучивание донных отложений, тонкодисперсная фракция которых особенно богата фосфором. Значительное количество взвешенного фосфора также попадает в озеро с мутными водами р. Ковжи Белозерской.

Весной в водохранилища поступают талые воды с их водосборов, в значительной степени освоенных в сельскохозяйственном отношении. Весенние воды второй фазы половодья с относительно небольшим содержанием биогенных элементов задерживаются в водохранилищах примерно до середины лета. В это время высокие концентрации азота и фосфора поддерживаются за счет сброса бытовых и промышленных сточных вод городов, а также выделения из донных отложений. В периоды интенсивного развития фитопланктона концентрации аммония, нитрата, фосфата и кремния минимальны. После отмирания фитопланктона содержание биогенных элементов увеличивается.

Используя существующие классификации трофности озер, по средним значениям концентраций биогенных элементов водохранилища Верхней и Средней Волги относятся к эвтрофным (общий азот > 0.50-0.75 мг/л, общий фосфор > 30 мкг/л) (Sakamoto, 1966; Likens, 1975; Vollenweider, 1979; OECD, 1982; Минеева, 2004). По концентрации хлорофилла «а» Угличское и Шекснинское водохранилища характеризуются как мезотрофные, Ивановское, Горьковское и Чебоксарское – как эвтрофные, а Рыбинское – как умеренно эвтрофное. Однако необходимо иметь в виду, что в каждом водохранилище присутствуют воды всех трофических типов при очень низкой доле олиготрофных. Это связано с особенностями сезонной динамики фитопланктона, его пространственного распределения в

условиях высокой гидродинамической активности и наличии разнородных водных масс (Минеева, 2004).

### **Глава 3. Пространственное распределение и временная динамика бактерий в водной толще водохранилищ**

#### **3.1. Закономерности горизонтального распределения бактериопланктона**

Сравнительная оценка уровня развития бактериопланктона в водохранилищах Волжского каскада ограничивается единичными работами, выполненными в начале 70-х годов прошлого века (Волга и ее жизнь, 1978; Кудрявцев, 1978). Исследования, проведенные в 1970 г., показали, что наиболее высокие величины численности бактерий, были зарегистрированы в Иваньковском водохранилище (в среднем за период с мая по октябрь  $3.1 \times 10^6$  кл/мл) и на участке Волгоград – Астрахань ( $3.6 \times 10^6$  кл/мл), а наименьшие величины – в Саратовском ( $2.0 \times 10^6$  кл/мл) и Рыбинском ( $2.1 \times 10^6$  кл/мл) водохранилищах. Максимальные и минимальные значения этого параметра отличались в 1.6-1.8 раз. В мае-сентябре 1972 г. максимальная численность бактериопланктона была обнаружена в Иваньковском ( $2.6 \times 10^6$  кл/мл) и Чебоксарском ( $2.7 \times 10^6$  кл/мл) водохранилищах, минимальная – выше г. Тверь ( $1.3 \times 10^6$  кл/мл). Диапазон колебаний этого параметра невелик: максимальное и минимальное значения отличались всего в 2 раза (Кудрявцев, 1973).

Данные о численности и биомассе бактериопланктона, относящиеся ко всему каскаду водохранилищ, были получены нами в августе 1991 г. (табл. 3.1). Станции отбора проб были расположены в русловой части водохранилищ. Анализировались интегральные пробы воды, отобранные батометром от поверхности до дна. Максимальная численность бактериопланктона была зарегистрирована в Иваньковском водохранилище, минимальная – на речном участке выше г. Тверь. Средние величины численности планктонных бактерий в Волжских водохранилищах отличались незначительно. Вместе с тем, наблюдалась тенденция уменьшения среднего объема клеток бактерий с севера на юг. В результате этого биомасса бактериопланктона в водохранилищах Верхней Волги оказалась выше таковой в водохранилищах Нижней Волги. Одной из причин наблюдаемого распределения биомассы планктонных гетеротрофных бактерий в каскаде водохранилищ является более низкий уровень развития фитопланктона, являющегося одним из основных источников органических субстратов для бактерий, в водохранилищах Нижней Волги. Между содержанием хлорофилла «а» и биомассой бактериопланктона в водохранилищах Волги в августе 1991г. была установлена положительная связь ( $r^2 = 0.52$ ). Отношение биомассы бактериопланктона к концентрации хлорофилла было значительно выше в водохранилищах Нижней Волги, имевших в период проведения исследований более низкий трофический

**Таблица 3.1.** Средние для столба воды величины общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ), биомассы ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона и концентрации хлорофилла «а» ( $\text{мг/м}^3$ ) в водохранилищах Волги 3-20 августа 1991 г.

Район исследований	$n$	$N$	$V$	$B$	Хл «а»	$B/\text{Хл «а»}$
Выше г. Тверь	1	3.37	0.114	384.2	4.5	85.4
Иваньковское:	8	$5.04 \pm 0.45^*$	0.098	$493.0 \pm 34.3$	$24.6 \pm 7.3$	20.0
Волжский плес	3	$4.64 \pm 0.53$	$0.104 \pm 0.005$	$475.0 \pm 44.0$	31.6	15.0
Шошинский плес	1	7.06	0.089	628.3	27.7	22.7
Иваньковский плес	2	4.64	0.097	452.5	16.1	28.1
Угличское	6	$4.40 \pm 0.11$	0.114	$501.5 \pm 28.2$	$14.5 \pm 4.6$	34.5
Рыбинское	17	$4.30 \pm 0.08$	0.105	$451.8 \pm 36.2$	$15.0 \pm 2.4$	30.1
Горьковское	9	$4.59 \pm 0.14$	0.107	$490.4 \pm 36.4$	$31.9 \pm 9.2$	15.4
Чебоксарское	8	$4.22 \pm 0.25$	0.095	$399.7 \pm 13.1$	$24.8 \pm 9.3$	16.1
Куйбышевское	15	$4.04 \pm 0.11$	0.083	$336.4 \pm 16.5$	$9.0 \pm 1.5$	37.4
Саратовское	9	$4.36 \pm 0.23$	0.078	$341.6 \pm 24.9$	$10.4 \pm 1.6$	32.8
Волгоградское	7	$4.32 \pm 0.22$	0.076	$329.9 \pm 29.1$	$6.9 \pm 1.6$	47.8
Волгоград-Астрахань	8	$4.35 \pm 0.27$	0.078	$338.6 \pm 33.4$	$9.9 \pm 4.1$	34.2

*Примечание.*  $n$  – количество станций; Хл «а» – концентрация хлорофилла в слое 0-2 м (данные Н.М. Минеевой (Минеева, 1995)); \* – ошибка средней величины.

статус. Полученные нами данные хорошо согласуются с работами ряда исследователей, которые отмечали более высокие величины отношения биомасс бактериопланктона и фитопланктона в олиготрофных озерах и снижение этого показателя в эвтрофных озерах (Cole et al., 1988; Simon et al., 1992; Del Giorgio et al., 1997; Biddanda et al., 2001). Другими словами вклад бактериопланктона в формирование суммарной биомассы планктона снижается с увеличением трофического статуса водоемов. Отношение биомассы бактериопланктона к таковой фитопланктона выше в олиготрофных водах по сравнению с эвтрофными водами, потому что с увеличением трофического уровня водоемов биомасса бактерий увеличивается более медленными темпами, чем биомасса планктонных водорослей (Cole et al., 1988; Sanders et al., 1992; Simon et al., 1992). Причины этого явления не вполне ясны, однако более низкие относительные величины биомассы бактерий в эвтрофных экосистемах могут быть связаны с более интенсивным выеданием их простейшими (Sanders et al., 1992; Fuhrman, Noble, 1995) или возрастанием гибели бактерий в результате лизиса вирусами (Weinbauer et al., 1993; Weinbauer, Peduzzi, 1995). Предполагается, что более высокие относительные значения биомассы гетеротрофных бактерий в олиготрофных водах



являются следствием того, что в эвтрофных системах органический углерод менее доступен для бактериопланктона, что связано с уменьшением прижизненных выделений органических веществ фитопланктоном (Cotner, Diddanda 2000) и/или с большей скоростью седиментации (Gasol, Duarte, 2000). Кроме того, выживанию бактерий в олиготрофных системах помогает их способность ассимилировать биогенные элементы в низких концентрациях в окружающей среде (Sanders et al., 1992).

В августе 1997 г. по сравнению с августом 1991 г. численность и биомасса бактериопланктона в водохранилищах Волги, за исключением Иваньковского, изменились незначительно (табл. 3.2). И в 1991 г., и в 1997 г. максимальное количество планктонных бактерий регистрировалось в Иваньковском водохранилище. Между биомассой бактерий и концентрацией хлорофилла «а» была установлена высокая положительная корреляция ( $r^2 = 0.66$ ). Однако вследствие сравнительно более низкого содержания хлорофилла «а» в воде Угличского и Рыбинского водохранилищ отношения биомасс бактериопланктона и хлорофилла в 1997 г. по сравнению с 1991 г. существенно возросли.

**Таблица 3.2.** Средние для столба воды величины численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона в водохранилищах Волги 1-9 августа 1997 г.

Водохранилище	n	N	V	B	Хл «а»	B/Хл «а»
Иваньковское	6	$6.61 \pm 0.94^*$	$0.120 \pm 0.012$	$777.6 \pm 101.9$	$37.5 \pm 13.2$	20.7
Угличское	6	$4.24 \pm 0.22$	$0.109 \pm 0.006$	$468.2 \pm 46.7$	$4.1 \pm 0.8$	114.2
Рыбинское	21	$5.29 \pm 0.64$	$0.107 \pm 0.006$	$537.3 \pm 55.5$	$7.6 \pm 1.3$	70.6
Горьковское	9	$3.80 \pm 0.47$	$0.098 \pm 0.005$	$379.1 \pm 61.2$	-**	-

*Примечание.* n – количество станций, Хл «а» – содержание хлорофилла в слое 0-2 м, данные Н.М. Минеевой (Минеева, 1995), \* – ошибка средней величины, \*\* – нет данных.

В августе 2005 г. во всех исследованных водохранилищах были зарегистрированы высокие величины численности и биомассы бактериопланктона (табл. 3.3). В Иваньковском, Угличском и Горьковском водохранилищах, несмотря на снижение содержания в воде хлорофилла «а», биомасса гетеротрофных бактерий в 2005 г. по сравнению с 1991 г. увеличилась в 1.7-2.5 раза. Соответственно, увеличилась величина отношения биомассы бактерий к содержанию хлорофилла «а». В Рыбинском водохранилище это отношение была на уровне 1991 г. Во всех водохранилищах в 2005 г. были зарегистрированы меньшие, по сравнению с предыдущими годами, средние объемы клеток бактерий. По этой причине в Рыбинском водохранилище в 2005 г. биомасса бактериопланктона превышала

**Таблица 3.3.** Средние для столба воды величины численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона в водохранилищах Волги в августе-сентябре 2005 г.

Район исследований	n	N	V	B	Хл «а»	B/Хл «а»
Выше г. Тверь	1	3.57	0.099	353.1	7.6	46.5
Иваньковское	12	11.85±1.94	0.102±0.004	1255.2±259.4	14.4±1.6	87.2
Угличское	10	10.2±1.10	0.091±0.008	940.4±143.7	7.6±1.5	123.7
Рыбинское	15	9.11±2.41	0.064±0.005	588.5±38.0	18.8±2.6	31.3
Горьковское	16	9.87±2.51	0.087±0.012	855.0±57.4	17.3±2.0	49.4
Чебоксарское	4	8.78±0.89	0.088±0.020	763.2±84.6	-	-
Шекснинское	12	6.08±	0.085±0.007	527.1±67.5	13.8±3.8	38.2

*Примечание.* n – количество станций, Хл «а» – содержание хлорофилла в слое 0-2 м, данные Н.М. Минеевой (Минеева, 1995), \* – ошибка средней величины, \*\* – нет данных.

таковую в 1991 и 1997 гг. только в 1.1-1.3 раза. В 2005 г. между количественным развитием гетеротрофных бактерий и содержанием хлорофилла «а» корреляционной связи обнаружено не было.

#### **Макромасштабное распределение бактериопланктона по акватории водохранилищ**

Количественное распределение бактерий в водной толще водохранилищ зависит от комплекса природных (морфометрия, гидрология, гидрохимия, распределение фитопланктона и бактериотрофных организмов) и антропогенных факторов (загрязнение сточными водами, колебания уровня). Д.З. Гак (Гак, 1975), анализируя обширный материал по этому вопросу, пришла к выводу, что «нет единого типа распределения бактериопланктона в водохранилищах, так как оно зависит от конкретных особенностей водоема».

В пределах каждого водохранилища Верхней и Средней Волги в распределении бактериопланктона наблюдается существенная пространственная неоднородность (табл. 3.4). В большинстве случаев более ярко выражена неоднородность горизонтального распределения бактериальной биомассы, что определяется, в первую очередь, общей горизонтальной циркуляцией вод в водохранилищах, а также антропогенным влиянием.

**Таблица 3.4.** Пространственное распределение численности ( $N_B$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы ( $B_B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактериопланктона, биомассы фитопланктона ( $B_{Ph}$ , г/м<sup>3</sup>), концентрации хлорофилла «а» (Хл «а», мкг/л) и основных абиотических характеристик водохранилищ

Параметр	Пределы колебаний параметра (min-max)	Среднее значение $\pm$ ошибка	$C_V$ , %	max/min
Иваньковское водохранилище, август 1995 г., n = 24, h = 1.5-15.0 м				
$N_B$	3.18-13.18	6.16 $\pm$ 0.44	34.7	4.1
$B_B$	238.5-685.4	391.3 $\pm$ 21.6	27.1	2.9
Хл «а»*	11.0-74.5	27.4 $\pm$ 3.0	56.2	6.8
T, °C	19.3-23.8	21.2 $\pm$ 0.2	4.4	1.2
Пр, см	40-195	103 $\pm$ 6	29.0	4.9
Цв, град	50-110	67.2 $\pm$ 2	18.7	2.2
Эл, мкСим/см	164-404	211 $\pm$ 8	20.2	2.5
Угличское водохранилище, август 1995 г., n = 12, h = 2.0-20.0 м				
$N_B$	3.01-6.41	4.40 $\pm$ 0.34	26.4	2.1
$B_B$	306.2-1230.7	567.7 $\pm$ 76.8	46.1	4.0
$B_{Ph}^{**}$	1.20-8.19	3.39 $\pm$ 0.82	72.3	6.8
T, °C	17.4-18.9	17.9 $\pm$ 0.1	2.1	1.1
Рыбинское водохранилище, август 1989 г., n = 73, h = 0.20-16.5 м				
$N_B$	3.87-14.93	7.00 $\pm$ 0.29	35.0	3.8
$B_B$	174.8-2321.3	723.1 $\pm$ 46.5	54.9	13.3
Хл «а»*	5.1-122.0	28.9 $\pm$ 2.9	84.6	23.9
$B_{Ph}^{***}$	0.90-25.93	5.36 $\pm$ 0.54	86.5	28.9
T, °C	18.8-25.0	21.6 $\pm$ 0.2	6.2	1.3
Пр, см	20-130	82 $\pm$ 6	34.8	6.5
Эл, мкСим/см	174-248	203 $\pm$ 6	10.1	1.4
Горьковское водохранилище, август 1992 г., n = 27, h = 4.5-16.0 м				
$N_B$	2.70-6.20	4.28 $\pm$ 0.2	23.1	2.3
$B_B$	200.0-600.0	381.8 $\pm$ 19.8	25.9	3.0
$B_{Ph}^*$	7.3-51.9	25.8 $\pm$ 2.3	46.7	7.1
T, °C	19.4-23.1	20.9 $\pm$ 0.2	4.9	1.2
Пр, см	45-145	92 $\pm$ 4	21.1	3.2
Цв, град	40-45	42 $\pm$ 0.5	5.9	1.1

*Примечание.* \* – данные Н.М. Минеевой (Минеева, 1993, 2004), \*\* – данные О.А. Ляшенко (Ляшенко, 2000), \*\*\* – данные Л.Г. Корневой (Корнева, 1993). Пр – прозрачность воды, Цв – цветность, Эл – электропроводность, Т – температура, h – глубина отбора проб.

Как показано Н.М. Минеевой (Минеева, 2004), крупномасштабная пространственная неоднородность фитопланктона Волжских водохранилищ связана с размером, наличием морфометрически разнородных участков, поступлением вод притоков и присутствием в каждом водоеме водных масс различного генезиса. Летом при устойчивом температурном режиме, умеренной и слабой изменчивости характеристик водных масс (прозрачности, цветности, электропроводности) численность и биомасса бактериопланктона в водохранилищах колебались в менее широких пределах, чем содержание хлорофилла «а» или биомасса фитопланктона (табл. 3.4). Вариации количества бактериопланктона, в значительной степени, определяются доступностью растворимых органических субстратов («контроль снизу»), а также пищевым прессом со стороны простейших, «тонких» фильтраторов зоопланктона и активностью вирусов-бактериофагов («контроль сверху»).

Многочисленные исследования показали, что распределение бактерий в значительной степени зависит от уровня количественного развития и физиологического состояния фитопланктона (Гусева, 1952; Кузнецов, 1970; Aizaki et al., 1981; Bird, Kalff, 1984; Curre, 1990; Conan et al., 1999). В большинстве наших наблюдений также обнаружена тесная положительная зависимость между концентрацией бактериопланктона и содержанием в воде хлорофилла «а». Связь между численностью, биомассой планктонных бактерий и концентрацией хлорофилла «а» выражали уравнением типа:  $y = a + b$ . Наиболее прочные корреляции зарегистрированы для набора данных, полученных в глубоководных открытых частях водохранилищ (табл. 3.5. и 3.6.). На этих участках концентрация хлорофилла «а» отвечала за 62-65% вариабильности численности и биомассы бактериопланктона. Это свидетельствует о том, что в этих районах фитопланктон как продуцент растворенного органического вещества имеет главное значение для развития бактерий. Регрессионный анализ массивов данных, полученных для Иваньковского и Рыбинского водохранилищ, включающих также результаты определений численности, биомассы бактериопланктона и содержания хлорофилла в прибрежных мелководьях, заливах и устьях рек показал, что только в 21-33% случаев концентрация хлорофилла «а» определяла численность бактерий и в 23-34% случаев – их биомассу. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в водохранилищах гетеротрофные бактерии помимо первичной продукции фитопланктона используют другие источники углерода и энергии – органические вещества, образуемые высшей водной растительностью и перифитоном, а также поступающие с водосбора и с бытовыми сточными водами.

Материалы, полученные в съемках, выполненных на большой акватории в разные сезоны и в разные годы, позволили выявить участки водохранилищ с различной концентрацией бактериопланктона.

**Таблица 3.5.** Параметры степенных уравнений ( $a$ ,  $b$ ), отражающих зависимость численности бактериопланктона ( $10^6$  кл/мл) от концентрации хлорофилла «а» (мкг/л)

Водохранилище (дата)	$a$	$b$	$R^2$	$n$	$F$	$p$
Иваньковское (август 1995 г.)						
Открытые участки	1.746	0.16	0.63	16	23.75	0.05
Открытые и прибрежные участки	3.799	0.08	0.33	26	12.02	0.05
Рыбинское (август 1989 г.)						
Открытые участки	4.477	68.12	0.62	37	56.80	0.05
Открытые и прибрежные участки	5.658	46.70	0.21	72	18.95	0.05

*Примечание.* Здесь и табл. 3.5  $R^2$  – коэффициент детерминации,  $n$  – число измерений,  $F$  – критерий достоверности,  $p$  – уровень значимости.

**Таблица 3.6.** Параметры степенных уравнений ( $a$ ,  $b$ ), отражающих зависимость биомассы бактериопланктона ( $\text{мг/м}^3$ ) от концентрации хлорофилла «а» (мкг/л)

Водохранилище (дата)	$a$	$b$	$R^2$	$n$	$F$	$p$
Иваньковское (август 1995 г.)						
Открытые участки	171.8	7.79	0.65	16	26.17	0.05
Открытые и прибрежные участки	269.1	4.13	0.34	26	12.28	0.05
Рыбинское (август 1989 г.)						
Открытые воды	323.8	12.18	0.65	37	65.54	0.05
Открытые и прибрежные воды	502.3	7.83	0.23	72	21.05	0.05

**Верхневолжское водохранилище.** В своем верховье Волга протекает через обширную систему озер (Стерж, Вселуг, Пенно и Волго), образующих Верхневолжское водохранилище. Микробиологические исследования этого водохранилища и р. Волга от ее истоков до г. Ржев выявили в них высокую общую численность планктонных бактерий (табл. 3.7) (Рыбакова, 2003). В 12 из 14 отобранных образцов воды численность бактериопланктона превышала  $10^7$  кл/мл. Максимальная величина этого показателя ( $17.5 \times 10^6$  кл/мл) отмечалась в воде Волго-Верховья, минимальная – в оз. Вселуг ( $3.1 \times 10^6$  кл/мл). Биомасса бактериопланктона по акватории водохранилища варьировала в пределах 310–1725  $\text{мг/м}^3$ . Наибольшие ее значения наблюдались в Волго-Верховье, оз. Пенно, ниже впа-

дения р. Селижаровка и в устье р. Итомя, в районе г. Ржева (табл. 3.7). Средние для водохранилища величины численности и биомассы бактериопланктона превышали таковые, зарегистрированные в этот же сезон в других водохранилищах Верхней Волги.

**Таблица 3.7.** Общая численность ( $N_B$ ,  $10^6$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомасса ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона Верхневолжского водохранилища 17-23 июня 1998 г. (из Рыбакова, 2003)

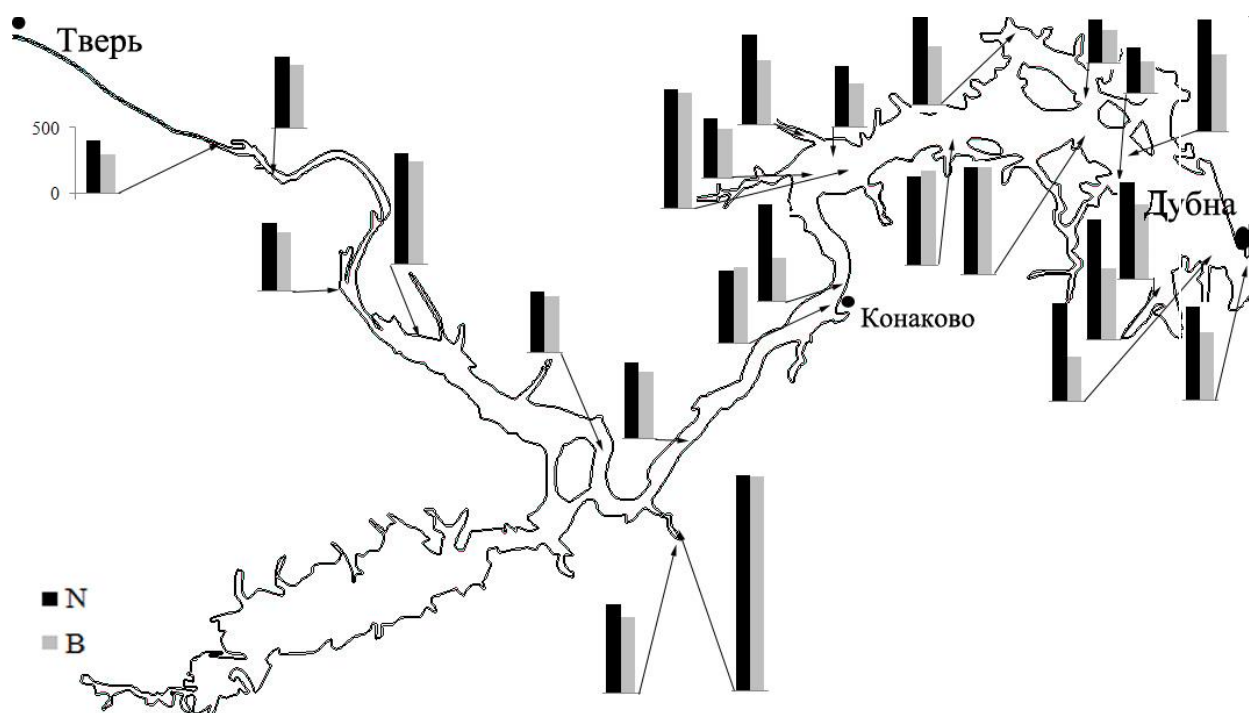
Место отбора проб	N	V	B
Волго-Верховье	17.5	0.098	1725
оз. Стерж	11.4	0.069	787
оз. Вселуг	3.1	0.100	310
оз. Пено	14.2	0.067	955
оз. Волго	10.0	0.064	636
р. Волга, В. Бейшлот	10.0	0.078	776
р. Волга, Н. Бейшлот	9.1	0.047	426
р. Селижаровка	11.2	0.094	1057
р. Волга, ниже р. Селижаровка	14.9	0.069	1027
р. Б. Коша	12.6	0.087	1099
р. Волга, ниже р. Б. Коша	11.1	0.130	1444
р. Итомя	14.0	0.096	1344
р. Волга, выше г. Ржева	13.8	0.057	786
р. Волга, ниже г. Ржева	15.1	0.055	826
Среднее $\pm$ стандартное отклонение	12.0 $\pm$ 3.4	0.079 $\pm$ 0.023	943 $\pm$ 384

**Иваньковское водохранилище.** В Иваньковском водохранилище выделяют три плеса (Волжский, Иваньковский и Шошинский), которые существенно различаются по гидрологическим характеристикам. Наиболее глубоководный Иваньковский плес представляет собой озеровидное расширение в зоне постоянного подпора. Волжский плес – это участок речного типа, находящийся в зоне переменного подпора. Шошинский плес представляет собой озеровидный, мелководный и интенсивно зарастающий участок, образованный затоплением низкой поймы р. Шоши и имеющий незначительный водообмен с основной акваторией водохранилища (Иваньковское водохранилище..., 1978). Изучение бактериопланктона Иваньковского водохранилища началось в 1970-ые годы (Волга и ее жизнь, 1978; Иваньковское водохранилище..., 1978). В этот период среднесезонные величины общего количества бактерий, полученные по методу Разумова, в различных частях

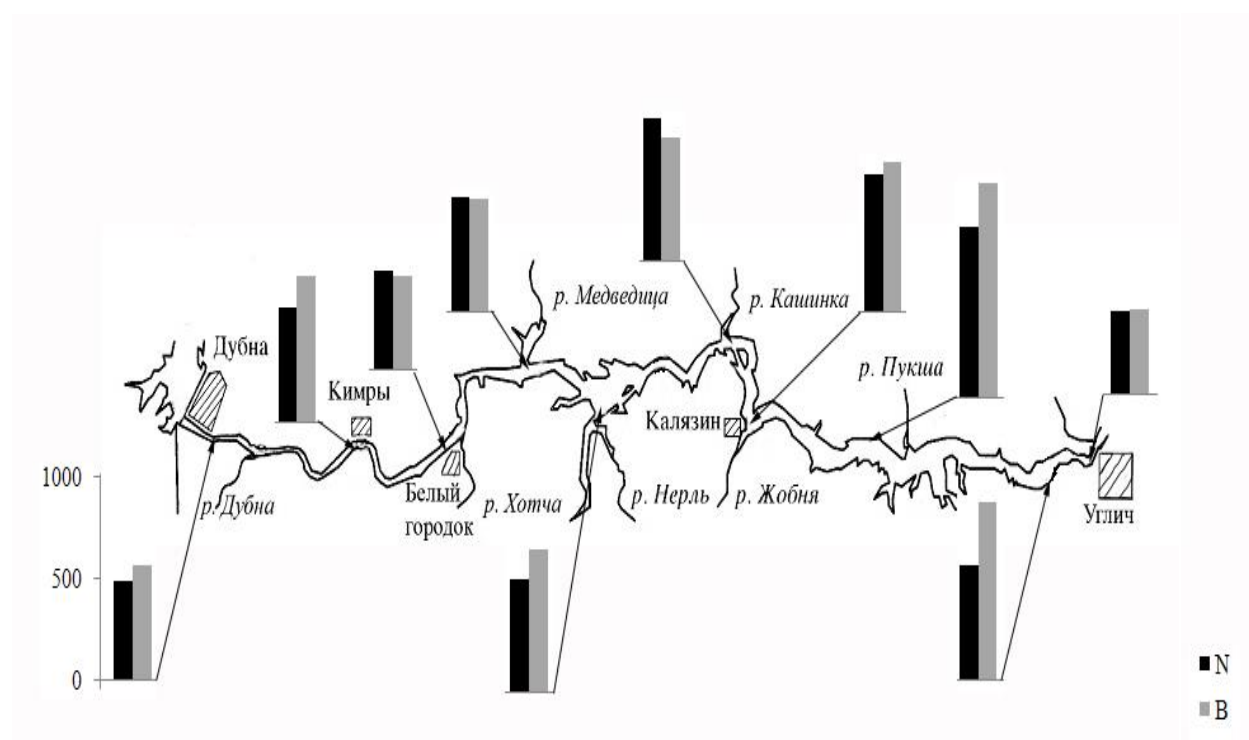
водохранилища изменялись в пределах  $(1.9-5.3) \times 10^6$  кл/мл, достигая максимальных значений в Шошинском плесе (Столбунов, 1981).

Анализ результатов определения общей численности бактерий методом эпифлуоресцентной микроскопии, полученных за 5 лет исследований в период наибольшего прогрева воды и развития фитопланктона в августе, позволил выяснить особенности пространственного распределения бактериопланктона по акватории водохранилища в современный период (рис. 3.1). Общая численность и биомасса планктонных бактерий изменялась в широких пределах: от 3.4 до  $16.4 \times 10^6$  кл/мл и от 245 до  $1630 \text{ мг/м}^3$ , соответственно. Наибольшие значения этих параметров зарегистрированы в Шошинском плесе (ст. Безбородово), наименьшее – в Ивановском (Омутинское мелководье, русло Волги между станциями Уходово и Липня). Вариабельность численности и биомассы бактериопланктона более ярко выражена в Ивановском плесе (коэффициенты вариации 51% и 71%, соответственно), чем в Волжском плесе (коэффициенты вариации 33% и 42%, соответственно). Средние для плесов (по результатам 5 летних исследований) величины численности и биомассы бактериопланктона составляли в августе, соответственно: в Волжском плесе  $(5.6 \pm 1.8) \times 10^6$  кл/мл и  $477 \pm 199 \text{ мг/м}^3$ , в Шошинском  $(11.6 \pm 7.7) \times 10^6$  кл/мл и  $1105 \pm 1034 \text{ мг/м}^3$ , в Волжском  $(6.7 \pm 3.4) \times 10^6$  кл/мл и  $551 \pm 391 \text{ мг/м}^3$ . В среднем для всего водохранилища эти параметры составили  $(7.0 \pm 4.4) \times 10^6$  кл/мл и  $606 \pm 539 \text{ мг/м}^3$ , соответственно.

**Угличское водохранилище.** По морфометрическим характеристикам и гидрологическому режиму в Угличском водохранилище выделяют три участка: верхний – от Ивановского гидроузла до устья р. Медведица, это наиболее узкий участок, принимающий воды Ивановского водохранилища и р. Дубна; средний участок, принимающий воды крупных притоков – рек Медведица и Нерль – от устья Медведицы до с. Прилуки и нижний, самый глубоководный – от с. Прилуки до Угличского гидроузла (Ефимова, 1975). На верхнем участке в августе (в среднем за 5 лет наблюдений) численность и биомасса бактериопланктона составили  $5.26 \pm 0.38$  кл/мл и  $576 \pm 94 \text{ мг/м}^3$ , соответственно, что близко к величинам, регистрируемым в Волжском плесе Ивановского водохранилища (рис. 3.2). Количественные показатели развития бактериопланктона на верхнем участке, по-видимому, во многом зависят от периодического поступления водных масс из Ивановского водохранилища. Наибольшие величины численности и биомассы бактериопланктона ( $6.96 \pm 1.01$  кл/мл и  $775 \pm 169 \text{ мг/м}^3$ , соответственно) в Угличском водохранилище зарегистрированы на его среднем участке. Изучение пространственного распределения фитопланктона по акватории Угличского водохранилища показало, что наиболее продуктивными являются его средний участок и прилегающая к нему нижняя часть водоема



**Рис. 3.1.** Распределение численности (N,  $10^4$  кл/мл) и биомассы (B,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона по акватории Иваньковского водохранилища в августе (средние величины за 1991, 1995, 1997, 2000, 2005 гг.).



**Рис. 3.2.** Распределение общей численности (N,  $10^4$  кл/мл) и биомассы (B,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона по акватории Угличского водохранилища в августе (средние величины за 1991, 1995, 1997, 2000, 2005 гг.).

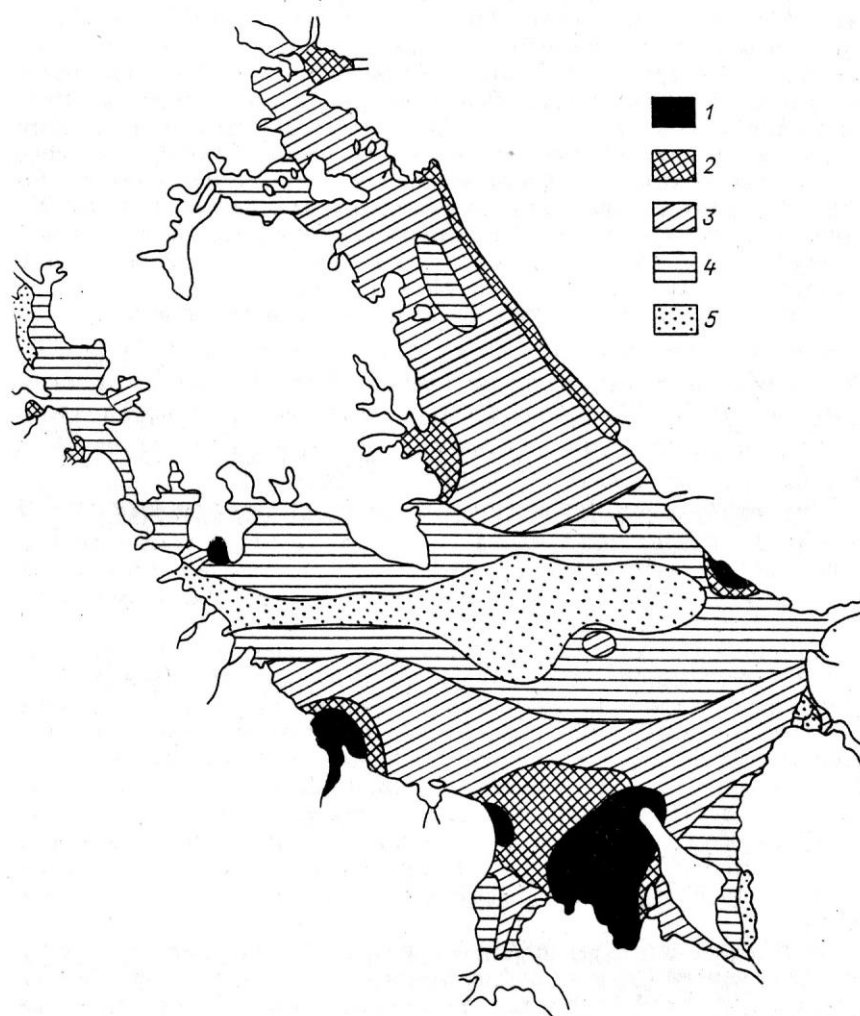


(Ляшенко, 2000). В нижней части водохранилища численность и биомасса бактериопланктона были ниже, чем на среднем участке и составляли  $4.92 \pm 3.91$  кл/мл и  $621 \pm 550$  мг/м<sup>3</sup>, соответственно. Для этого района характерны значительные межгодовые колебания количества бактериопланктона. Для всего Угличского водохранилища средние за все годы наблюдений величины численности и биомассы планктонных бактерий в августе оказались равными  $(5.56 \pm 3.12) \times 10^6$  кл/мл и  $585 \pm 346$  мг/м<sup>3</sup>, соответственно, что ниже, чем в Иваньковском водохранилище.

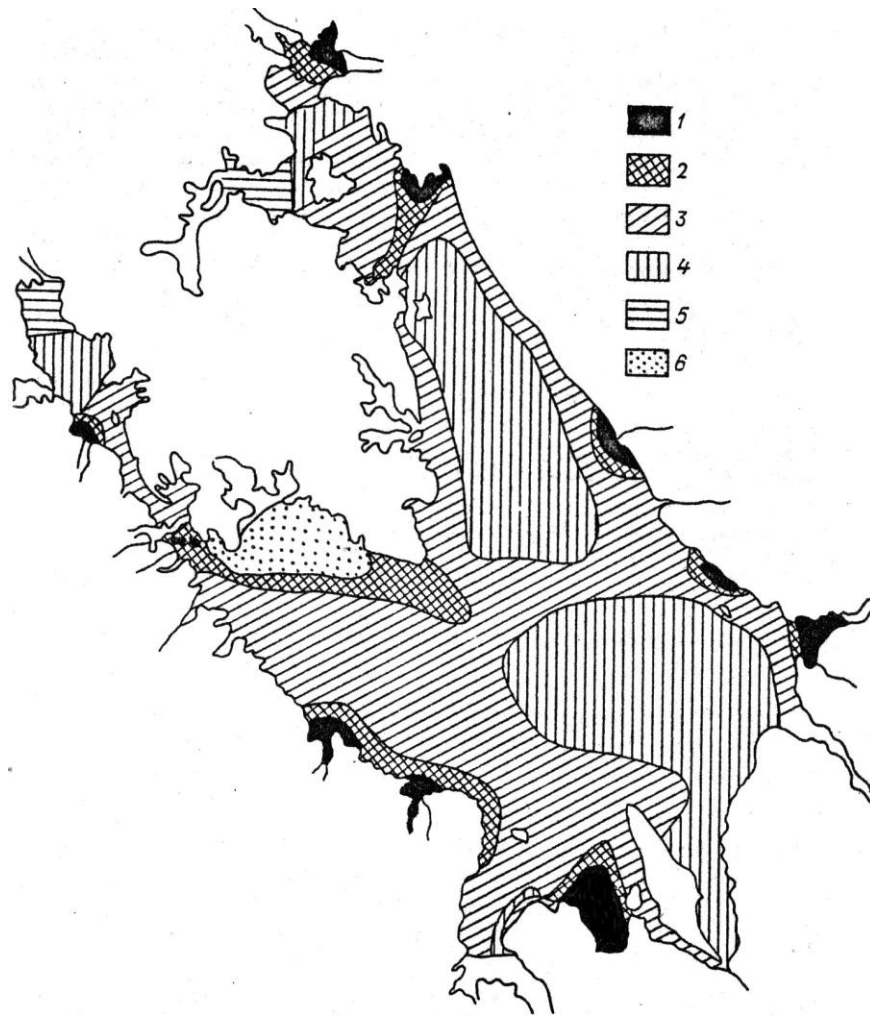
**Рыбинское водохранилище** относится к типу мелководных, хорошо перемешиваемых водоемов, однако в распределении бактериопланктона по его акватории наблюдается значительная неоднородность. Для этого водохранилища, чаще всего, используется схема районирования, предложенная М.А. Фортунатовым (Фортунатов, 1959). Согласно этой схеме в водохранилище выделяются четыре основных плеса: Волжский, Моложский, Шекснинский и Главный. Первые три располагаются по долинам соответствующих рек и представляют собой вытянутые, сравнительно узкие участки. Озеровидный Главный плес водохранилища занимает 68% его площади. В июле-августе 1989 г. определяли численность и биомассу бактериопланктона на 33 мелководных и 42 глубоководных станциях, расположенных по всей акватории водохранилища. 1989 г. отличался высоким прогревом воды и маловодностью (Литвинов, Рощупко, 1992). В период проведения наших исследований в этот период в составе фитопланктона численно преобладали цианобактерии, представленные в основном тремя видами: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Microcystis holsalica* (Корнева, 1993).

Максимальные значения численности и биомассы бактериопланктона, зарегистрированные в Рыбинском водохранилище в этот период, составили  $67.0 \times 10^6$  кл/мл и  $13.7$  г/м<sup>3</sup>, соответственно, минимальные –  $1.6 \times 10^6$  кл/мл и  $0.1$  г/м<sup>3</sup>, соответственно. Максимум обнаружен в зонах скопления цианобактерий, минимум – в толще воды центральной части водохранилища. Средние для столба воды величины численности планктонных бактерий изменялись по акватории от  $3.0 \times 10^6$  до  $14.9 \times 10^6$  кл/мл (рис. 3.3). Высокие значения этого параметра, превышающие  $8 \times 10^6$  кл/мл, были зарегистрированы в устье р. Сить, Югском и Мшичинском заливах, на участках, прилегающих к населенным пунктам, и в прибрежных мелководьях, зарастающих высшей водной растительностью. Относительно низким содержанием планктонных бактерий отличались южный и центральный районы Главного плеса, северной части Моложского отрога, устья рек Себлы и Мологи. Средний объем клеток бактерий изменялся в пределах  $0.053$ - $0.306$  мкм<sup>3</sup>. Средняя для столба воды биомасса бактериопланктона колебалась от 175 до 2321 мг/м<sup>3</sup>. Поскольку в исследуемый

период наблюдались существенные различия в размерной структуре бактериопланктона по акватории водохранилища, картина горизонтального распределения биомассы бактериопланктона отличалась от распределения его общей численности (рис. 3.4). Высокие значения биомассы регистрировались в водах с относительно низкой численностью бактерий (в местах впадения рек Согожи и Чеснавы, в западной части Главного плеса, прилегающей к Молого-Шекснинскому полуострову и др.). С другой стороны, на участках водохранилища с высоким количеством бактериопланктона (более  $10^7$  кл/мл), как, например, у Рожновского мыса или у с. Захарино, его биомасса была относительно невысокой из-за мелких размеров бактериальных клеток.



**Рис. 3.3.** Распределение общей численности бактериопланктона (средние для столба воды значения,  $10^6$  кл/мл) по акватории Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.  
1 –  $> 10$ , 2 – 8-10, 3 – 6-8, 4 – 5-6, 5 –  $< 5$ ,  $10^6$  кл/мл.



**Рис. 3.4.** Распределение биомассы бактериопланктона (средние для столба воды значения,  $\text{г/м}^3$ ) по акватории Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.

1 –  $> 1.0$ , 2 –  $0.8-1.0$ , 3 –  $0.6-0.8$ , 4 –  $0.5-0.6$ , 5 –  $< 0.5$ ,  $\text{г/м}^3$ .

Численность и биомасса бактериопланктона на мелководных участках была, как правило, выше, чем в глубоководных районах (табл. 3.8). В Моложском плесе наблюдалась обратная ситуация: биомасса бактериопланктона в глубоководной зоне была выше таковой в литорали. В июле-августе 1989 г. наибольшая биомасса планктонных бактерий была обнаружена в Шекснинском плесе, наименьшая – в Главном. В целом для водохранилища общая численность и биомасса бактерий составили  $(6.91 \pm 2.31) \times 10^6$  кл/мл и  $697 \text{ мг/м}^3$ , соответственно. В глубоководных районах биомасса бактерий коррелировала с биомассой фитопланктона ( $r = 0.79$ ,  $n = 37$ ). На мелководных участках достоверной связи между биомассами бактерио- и фитопланктона обнаружено не было. Для всего водохранилища наблюдалась слабая положительная связь между биомассой бактериопланктона и содержанием в воде общего фосфора ( $r = 0.30$ ,  $n = 39$ ).

**Таблица 3.8.** Общая численность ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомасса ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.

Плес	Параметр	Мелководная зона	Глубоководная зона
Волжский	N	<u>5.11-14.28</u>	<u>5.00-10.61</u>
		9.08 $\pm$ 3.52	7.00 $\pm$ 1.84
	V	<u>0.059-0.174</u>	<u>0.068-0.111</u>
		0.093 $\pm$ 0.040	0.080 $\pm$ 0.014
	B	<u>333-1430</u>	<u>370-638</u>
		872 $\pm$ 531	553 $\pm$ 132
Главный	N	<u>4.79-11.78</u>	<u>3.01-8.89</u>
		7.79 $\pm$ 2.41	5.84 $\pm$ 1.50
	V	<u>0.058-0.219</u>	<u>0.051-0.155</u>
		0.108 $\pm$ 0.049	0.087 $\pm$ 0.029
	B	<u>399-2321</u>	<u>175-937</u>
		812 $\pm$ 477	501 $\pm$ 177
Моложский	N	<u>3.87-9.84</u>	<u>4.69-9.48</u>
		6.41 $\pm$ 2.45	5.95 $\pm$ 1.40
	V	<u>0.050-0.186</u>	<u>0.050-0.189</u>
		0.107 $\pm$ 0.053	0.126 $\pm$ 0.047
	B	<u>424-974</u>	<u>283-1159</u>
		584 $\pm$ 188	735 $\pm$ 271
Шекснинский	N	<u>5.89-9.97</u>	<u>4.88-8.38</u>
		8.25 $\pm$ 1.85	6.72 $\pm$ 1.17
	V	<u>0.075-0.161</u>	<u>0.064-0.199</u>
		0.115 $\pm$ 0.029	0.127 $\pm$ 0.038
	B	<u>440-1191</u>	<u>437-1088</u>
		945 $\pm$ 270	848 $\pm$ 253
Все водохранилище	N	<u>3.87-14.28</u>	<u>3.01-10.61</u>
		7.89 $\pm$ 2.79	6.21 $\pm$ 1.56
	V	<u>0.050-0.219</u>	<u>0.050-0.199</u>
		0.106 $\pm$ 0.045	0.103 $\pm$ 0.040
	B	<u>333-2321</u>	<u>175-1159</u>
		803 $\pm$ 436	629 $\pm$ 253

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение  $\pm$  ошибка.

Анализ результатов многолетних исследований о пространственном распределении бактериопланктона в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища (данные 7-летних наблюдений в 1990-х годах, полученные с июня по сентябрь) также выявил неоднородность в его горизонтальном распределении (табл. 3.9). В Волжском плесе высоким содержанием бактерий характеризовался участок, расположенный в зоне смешения двух разнородных водных масс – моложской и волжской (стандартная станция Молога). Высокие величины численности и биомассы бактериопланктона регистрировались также в районах, испытывающих антропогенное воздействие г. Углич и пос. Переборы. На различных участках центральной части Главного плеса общее количество бактерий выражалось близкими величинами. На приплотинном участке Главного плеса в конце лета – начале осени зарегистрированы высокие величины среднего объема бактериальных клеток и, вследствие этого, наибольшие величины биомассы. Количество бактерий в воде южной части Моложского плеса существенно превышало таковое в его северной части (Весегонское расширение). Северная часть Шекснинского плеса, примыкающая к г. Череповец, характеризовалась высоким количественным развитием бактериопланктона. В августе-сентябре высокая численность бактерий регистрировалась в водах, граничащих с Главным плесом (ст. Мякса). В среднем для всего водохранилища, наиболее высокие величины численности бактериопланктона были приурочены к Волжскому и Шекснинскому плесам, а биомассы – к Шекснинскому плесу. Средние для водохранилища численность и биомасса планктонных бактерий, в мае-июне, составили  $(3.6 \pm 0.4) \times 10^6$  кл/мл и  $370 \pm 28$  мг/м<sup>3</sup>, соответственно. В конце лета – начале осени, наиболее высокое количество бактерий было зарегистрировано в водах Шекснинского плеса и приплотинного участка Главного плеса, по-видимому, вследствие более высокой антропогенной нагрузки в этих районах. В этот период средние для водохранилища численность и биомасса бактериопланктона составили  $(4.8 \pm 0.7) \times 10^6$  кл/мл и  $565 \pm 128$  мг/м<sup>3</sup>, соответственно.

Средняя продолжительность ледостава на Рыбинском водохранилище составляет 155 суток (Литвинов, Законнова, 2000). В подледный период при температуре воды около 0.5°C бактериопланктон распределялся по акватории Рыбинского водохранилища неравномерно. В январе 1988 г. в разнородных водных массах: Волжской (ст. Молога), Шекснинской (ст. Средний Двор), Моложской (ст. Брейтово), а также в центральной части Главного плеса (ст. Наволок), максимальные и минимальные значения численности и биомассы бактериопланктона в среднем для столба воды отличались в 2.8 раз (табл. 3.10). Минимальные значения численности и биомассы бактериопланктона регистрировались на ст. Брейтово, минимальные – на ст. Молога. Выявлены отличия в структурных характеристиках бактериального сообщества. На станциях Наволок и Средний Двор обнаружено

**Таблица 3.9.** Численность ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомасса ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона Рыбинского водохранилища (средние величины за 1992, 1994-1997 и 2000 гг.)

Место отбора проб	Май-июнь			Август-сентябрь		
	N	V	B	N	V	B
Волжский плес						
ниже бьефа Угличской ГЭС	2.4	0.095	226	4.6	0.116	527
г. Углич	5.5±3.8	0.086±0.035	375±132	3.9±2.8	0.137±0.077	435±198
5-10 км ниже г. Углич	3.6±0.5	0.082±0.032	293±112	3.0±0.5	0.120±0.035	372±125
г. Мышкин	4.0±1.3	0.085±0.012	340±106	4.6±2.6	0.096±0.023	408±211
5-10 км ниже г. Мышкин	4.1±1.0	0.086±0.026	343±105	2.5±0.5	0.099±0.006	278±42
пос. Глебово	3.3±0.5	0.099±0.033	330±149	3.4±0.4	0.119±0.047	449±174
Коприно	3.6±0.9	0.100±0.009	343±102	4.1±1.4	0.112±0.010	459±173
Молога	5.6±2.3	0.099±0.017	546±236	5.2±1.6	0.105±0.013	538±162
Югский пролив	3.5±0.5	0.108±0.036	379±195	3.1±1.6	0.150±0.103	622±657
пос. Переборы	4.5±1.7	0.105±0.041	442±228	4.2±2.6	0.136±0.080	581±472
Среднее	4.0±0.9	0.094±0.009	362±81	3.9±0.8	0.119±0.017	467±98
Главный плес (приплотинный участок)						
Выше бьефа Рыбинской ГЭС	2.9±0.7	0.139±0.034	430±181	4.4±0.3	0.143±0.110	667±555
Волково	2.7±0.7	0.108±0.031	308±162	4.3±1.3	0.193±0.107	963±745
Среднее	2.8	0.124	369	4.4	0.168	815
Главный плес (центральная часть)						
Всехсвятское	3.2±0.4	0.145±0.033	475±133	3.5±0.9	0.152±0.086	566±404
Средний Двор	3.2±0.8	0.109±0.016	351±103	4.2±0.8	0.102±0.009	428±89
Наволоки	3.0±0.8	0.105±0.011	314±85	4.8±1.3	0.094±0.012	440±102
Измайлово	3.4±0.6	0.102±0.009	348±62	4.8±0.7	0.099±0.008	470±69
Брейтово	3.2±0.6	0.112±0.023	366±117	4.9±1.1	0.097±0.008	468±104
Среднее	3.2±0.1	0.115±0.016	371±55	4.4±0.5	0.109±0.022	474±48

Продолжение таблицы 3.9.						
Место отбора проб	Май-июнь			Август-сентябрь		
	N	V	B	N	V	B
Моложский плес						
Первомайка	3.4±0.9	0.125±0.049	458±273	5.6	0.112	628
Противье	2.7	0.127	292	7.9	0.082	661
Весьегонское расширение	3.6	0.068	241	2.6	0.104	276
Среднее для плеса	3.2±0.4	0.107±0.027	330±93	5.4±2.2	0.099±0.013	522±174
Шекснинский плес						
г. Череповец	3.8	0.107	414	5.9	0.126	747
Торово	4.7	0.106	504	5.4	0.090	517
Любец	4.1±0.8	0.110±0.034	471±235	4.8	0.088	430
Мякса	3.0±0.2	0.097±0.008	287±9	6.8±4.0	0.073±0.014	488±308
Среднее для плеса	3.9±0.6	0.105±0.005	419±83	5.7±0.7	0.094±0.019	545±120

**Таблица 3.10.** Численность (N, 10<sup>3</sup> кл/мл) и биомасса (B, мг/м<sup>3</sup>) различных размерно-морфологических групп бактериопланктона Рыбинского водохранилища 21-27 января 1988 г.

Станция	Параметр	Группы бактерий					Сумма
		Одиночные		В микро- колониях	На детрите	Нити	
		< 2 мкм	> 2 мкм				
Наволоки	N	2155.4	7.5	20.1	12.4	0.3	2195.7
	B	243.5	56.2	16.8	1.0	3.2	320.7
Средний Двор	N	1691.3	17.4	19.7	21.2	0.1	1749.7
	B	130.1	61.5	9.8	4.4	0.7	206.5
Молога	N	1473.2	0.2	8.7	187.2	1.3	1680.6
	B	97.4	0.5	9.1	14.8	3.5	125.5
Брейтово	N	4438.8	1.4	2.9	293.0	0.1	4736.2
	B	297.8	38.1	1.7	5.3	2	345.2

значительное количество крупных (более 2 мкм) бактериальных клеток, которые составляли 18-30% суммарной биомассы бактериопланктона. Значительным содержанием бактерий, прикрепленных к частицам детрита, характеризовались воды северной части Волжского плеса (ст. Молога). Их биомасса составляла 12% суммарной биомассы бактериопланктона. В январе средние для всего водохранилища численность и биомасса бактериопланктона составили  $(2.6 \pm 1.2) \times 10^6$  кл/мл и  $249 \pm 87$  мг/м<sup>3</sup>, соответственно.

**Горьковское водохранилище.** В Горьковском водохранилище выделяются различные по морфологическим и гидрологическим характеристикам районы: зона выклинивания подпора от Костромского разлива до плотины Рыбинской ГЭС, Костромской разлив, представляющий собой обособленный мелководный плес, переходный участок протяженностью 170 км от устья р. Елнать до Костромского разлива и озеровидный приплотинный участок от устья р. Елнать до плотины Горьковской ГЭС (Буторин, 1969; Литвинов, 2000). Микробиологические исследования этого водоема были начаты Г.А. Соколовой и Е.П. Розановой в год его заполнения в 1956 г. По их данным общее количество бактерий в воде водохранилища составляло в среднем около  $4 \times 10^6$  кл/мл (Крашенинникова, 1960). Высокие значения численности бактериопланктона регистрировались вблизи гг. Пучеж, Юрьевец и Чкаловск, которые составляли  $(6.3-11.4) \times 10^6$  кл/мл в мае и  $(3.6-6.7) \times 10^6$  кл/мл в августе (Кузнецов, 1959). Большой объем работы по изучению микрофлоры Горьковского водохранилища был выполнен и на второй год существования водохранилища в 1957 г. С.А. Крашенинниковой, которая обнаружила снижение численности бактериопланктона в среднем в два раза. Однако в августе численность бактериопланктона на русловых станциях вблизи населенных пунктов Чкаловск и Кинешма достигала  $4 \times 10^6$  кл/мл. В два первые года существования водохранилища общее число бактерий в верхней русловой части водохранилища было выше, чем в его расширенной части. На основании микробиологических исследований Горьковского водохранилища в 1961-1966 гг. Л.Г. Марголина установила, что наиболее высокие величины общей численности бактерий (до  $3.34 \times 10^6$  кл/мл) были приурочены к городам Ярославль и Кострома (Марголина, 1971, 1989). Количество бактерий оказалось выше на участке Рыбинск-Ярославль (в среднем  $(1.93 \pm 0.26) \times 10^6$  кл/мл) и переходном участке (в среднем  $(2.03 \pm 0.23) \times 10^6$  кл/мл), чем в озеровидной части (в среднем  $1.33 \times 10^6$  кл/мл). В среднем за вегетационный период для всего водохранилища общая численность бактериопланктона составила  $(1.93 \pm 0.32) \times 10^6$  кл/мл. Определение общего количества бактерий в воде водохранилища (по методу Разумова) было продолжено в 1967-1980 гг. Т.Н. Тарасовой, которая показала, что средняя за вегетационный сезон численность бактерий колебалась между годами на речном участке

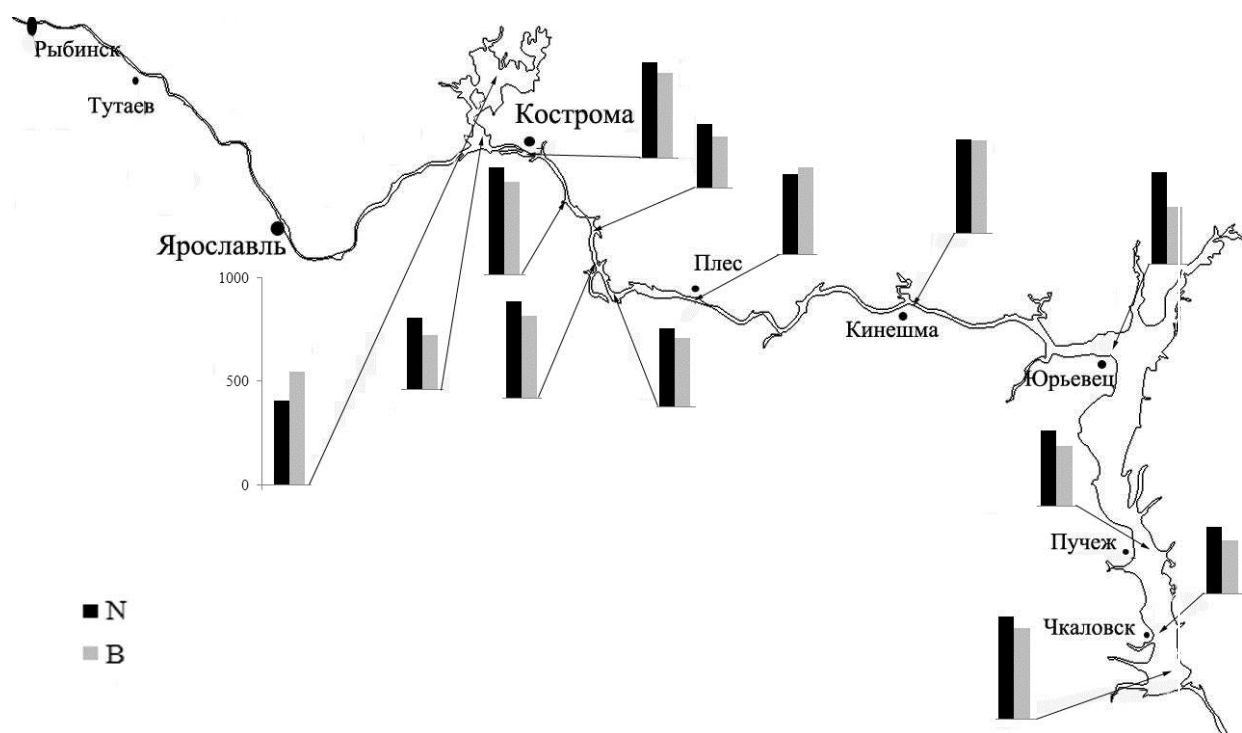


**Таблица 3.11.** Численность (N,  $10^6$  кл/мл), средний объем клетки (V,  $\text{мкм}^3$ ) и биомасса (B,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона Горьковского водохранилища от плотины Рыбинской ГЭС до пос. Красный Профинтерн в мае – июне (средние величины за 1991-1992, 1995-1997 и 2000 гг.) и августе – сентябре (средние величины за 1997 и 2000 гг.)

Место отбора проб	Май - Июнь			Август - Сентябрь		
	N	V	B	N	V	B
г. Рыбинск	4.1±1.1	0.121±0.047	527±310	5.6±3.7	0.121±0.109	561±413
5-10 км ниже г. Рыбинск	4.8±0.5	0.079±0.019	374±60	4.1±0.4	0.085±0.008	342±12
пос. Песочное	2.4	0.098	237	5.4±3.1	0.083±0.018	413±217
г. Тутаев	4.1±1.0	0.092±0.020	384±143	6.7±2.7	0.074±0.023	462±159
5-10 км ниже г. Тутаев	5.8±1.1	0.091±0.006	525±106	6.4±2.3	0.092±0.020	558±120
р. Ить	-	-	-	4.7±1.0	0.062±0.013	279±33
пос. Норское	4.4	0.091	397	4.0±1.0	0.095±0.031	370±115
г. Ярославль	3.3±1.2	0.081±0.016	282±140	4.2±1.2	0.092±0.027	369±127
5-10 км ниже г. Ярославль	3.9±0.5	0.106±0.027	427±152	4.3±0.3	0.088±0.002	375±34
пос. Некрасовское	2.3	0.102	232	3.0	0.103	314
р. Солоница	3.5	0.108	375	4.3±1.1	0.098±0.030	414±137
пос. Кр. Профинтерн	3.3±0.4	0.086±0.017	282±67	3.8±0.8	0.104±0.022	387±97
5 км ниже пос. Кр. Профинтерн	3.2	0.099	320	4.7	0.112	571
Среднее	3.8±0.9	0.094±0.011	354±94	4.7±1.0	0.093±0.015	417±91

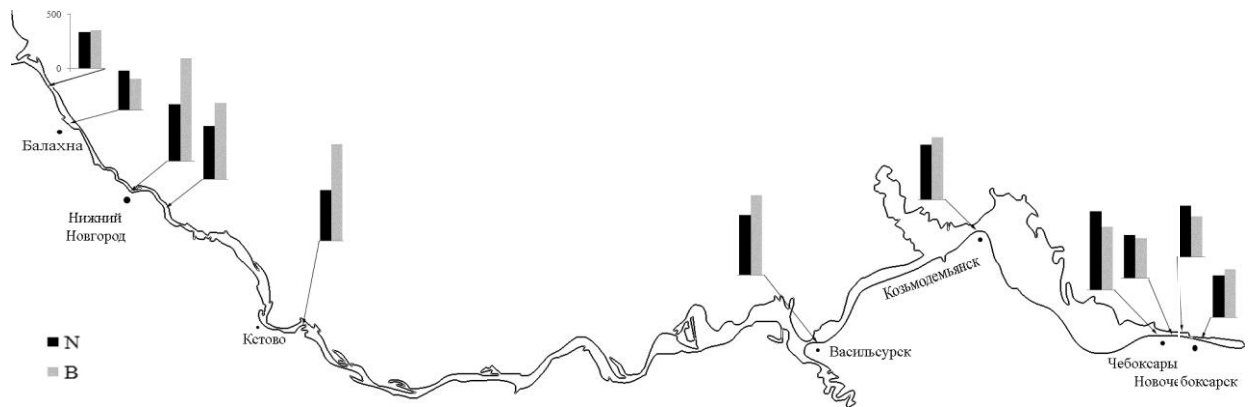
от  $1.56$  до  $2.70 \times 10^6$  кл/мл, а в озеровидной части водохранилища от  $1.28 \times 10^6$  до  $2.49 \times 10^6$  кл/мл (Тарасова, 1984).

Анализ многолетних исследований, выполненных нами в 1991-2001 гг., выявил неоднородность распределения бактериопланктона по акватории Горьковского водохранилища (табл. 3.11). Это связано со значительной протяженностью водоема, наличием морфометрически разнородных участков и поступлением речных вод различного генезиса. Кроме того, формирование зон с повышенным количеством гетеротрофных бактерий, по видимому, связано с антропогенным воздействием на водоем. Так, на речном участке в зоне выклинивания подпора от плотины Рыбинской ГЭС до пос. Красный Профинтерн увеличение численности и биомассы бактериопланктона наблюдались ниже городов Рыбинск, Тутаев, Ярославль и пос. Кр. Профинтерн. В Костромском расширении при относительно невысокой численности бактерий, их биомасса, благодаря крупным размерам бактерий, средний объем клеток которых составлял  $0.134 \text{ мкм}^3$ , достигала максимальных для водохранилища величин (рис. 3.5). На участке водохранилища от Костромского расширения до впадения р. Елпать высокие величины численности и биомассы бактерий регистрировались на участках расположенных вблизи крупных промышленных центров гг. Кострома и Кинешма, пос. Густомесово и в устье р. Кубань. В озерной части водохранилища наибольшее количество бактерий наблюдалось в участке, прилегающем к плотине Горьковской ГЭС. Средние для разных участков водохранилища величины общей численности, объема клеток и биомассы бактериопланктона в августе-сентябре составили на участке Рыбинск – Кр. Профинтерн  $(4.7 \pm 1.0) \times 10^6$  кл/мл,  $0.093 \pm 0.015 \text{ мкм}^3$  и  $417 \pm 91 \text{ мг/м}^3$ , на участке русла Волги от Костромского расширения до устья р. Елпать  $(4.2 \pm 0.6) \times 10^6$  кл/мл,  $0.088 \pm 0.009 \text{ мкм}^3$  и  $372 \pm 90 \text{ мг/м}^3$ , в озеровидной части  $(4.1 \pm 0.7) \times 10^6$  кл/мл,  $0.081 \pm 0.007 \text{ мкм}^3$  и  $316 \pm 74 \text{ мг/м}^3$ , соответственно. Таким образом, наши исследования, также как работы других авторов в предыдущие годы, указывают на более низкое содержание бактерий в воде озерной части водохранилища по сравнению с его речными участками. Следует отметить, что численность бактериопланктона в Горьковском водохранилище наблюдаемая в современный период близка к таковой, зарегистрированной в первые годы существования водохранилища.



**Рис. 3.5.** Численность (N,  $10^4$  кл/мл) и биомасса (B,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона на различных участках Горьковского водохранилища в августе-сентябре (средние величины за 1991, 1992, 2000, 2001 гг.).

**Чебоксарское водохранилище.** Чебоксарское водохранилище делится на верхнюю часть (от бьефа до впадения р. Оки), среднюю (от устья р. Оки до устья р. Сура) и нижнюю (до плотины Чебоксарской ГЭС). В августе высоким количественным развитием бактериопланктона характеризовались участки водохранилища, расположенные вблизи городов (рис. 3.6). Максимальное количество бактерий ( $7.29 \times 10^6$  кл/мл) было зарегистрировано у г. Чебоксары, максимальная биомасса ( $957 \text{ мг/м}^3$ ) – у г. Н. Новгород. Средние для участков водохранилища величины численности и биомассы бактериопланктона (по результатам 2-летних исследований) составили в августе в верхней части  $3.5 \times 10^6$  кл/мл и  $323 \text{ мг/м}^3$ , в средней части  $(5.5 \pm 0.8) \times 10^6$  кл/мл и  $744 \pm 144 \text{ мг/м}^3$ , на нижнем участке  $(4.2 \pm 0.4) \times 10^6$  кл/мл и  $398 \pm 36 \text{ мг/м}^3$ , соответственно. На среднем участке водохранилища высокая биомасса бактериопланктона отмечались между городами Н. Новгородом и Васильсурском ниже впадения крупных рек Оки, Ветлуги, Керженца и Суры. Здесь же регистрировались высокие концентрации хлорофилла (Минеева, 2004). Средние для водохранилища значения численности и биомассы бактериопланктона составили в августе  $(4.8 \pm 1.0) \times 10^6$  кл/мл и  $573 \pm 218 \text{ мг/м}^3$ , соответственно.



**Рис. 3.6.** Численность (N,  $10^4$  кл/мл) и биомасса (B,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона Чебоксарского водохранилища в августе (средние значения за 1991 и 2001 гг.).

**Шекснинское водохранилище.** По морфологическим особенностям водохранилище может быть разделено на три характерных участка: речную часть (от плотины до с. Крохино), Белое озеро, Ковжинский участок и водоразделительный участок (от Белого озера до Пахомовского гидроузла). Первые микробиологические исследования Шекснинского водохранилища, выполненные в первые два года его заполнения в 1963-1964 гг., выявили существенное преобладание деструкционных процессов над продукционными, что объясняется с одной стороны слабым развитием фитопланктона вследствие угнетающего действия гуминовых соединений, поступающих из затопленной растительности и почв, с другой с возросшей, по сравнению с рекой, численностью бактериального планктона (Марголина, 1989). В этот период количество бактериопланктона в поверхностных слоях воды, определенное методом Разумова, составило в мае в озерной части  $2.14 \times 10^6$  кл/мл, в речной  $(2.32 \pm 0.76) \times 10^6$  кл/мл, в июне в озерной части  $(2.19 \pm 0.83) \times 10^6$  кл/мл и в речной  $(1.92 \pm 0.22) \times 10^6$  кл/мл и в августе в озерной части  $(2.02 \pm 0.94) \times 10^6$  кл/мл, в речной  $(2.23 \pm 1.10) \times 10^6$  кл/мл. Можно сказать, что в первые годы существования водохранилища не было отмечено существенной разницы в уровне развития бактерий в разных его районах. Максимальная численность бактериопланктона, достигающая в августе  $5.20 \times 10^6$  кл/мл, была зарегистрирована в центре Сизьменского разлива. В 1973-1976 гг. общее количество бактерий в озерной части водохранилища снизилось до  $(0.4-2.0) \times 10^6$  кл/мл (Александрова, 1981). В 1995 г. численность бактериопланктона оказалась более высокой, чем в предыдущие годы исследований и составила в мае  $(2.75 \pm 0.83) \times 10^6$  кл/мл (речная

часть),  $(3.14 \pm 0.58) \times 10^6$  кл/мл (озерная часть) и  $5.22 \times 10^6$  кл/мл (р. Ковжа Белозерская); в июле  $(2.03 \pm 0.56) \times 10^6$  кл/мл (речная часть),  $(2.65 \pm 0.54) \times 10^6$  кл/мл (озерная часть) и  $(10.50 \pm 7.06) \times 10^6$  кл/мл (р. Ковжа Белозерская) (Дзюбан, 2002). Количественные показатели развития бактериопланктона увеличивались от приплотинного участка водохранилища к р. Ковжа Белозерская. В среднем для водохранилища общая численность бактерий составила в мае  $(3.18 \pm 1.04) \times 10^6$  кл/мл, в июле  $(3.56 \pm 4.15) \times 10^6$  кл/мл. В этом году были также зарегистрированы высокие величины биомассы бактериопланктона, которые в мае колебались в пределах 146-563 мг/м<sup>3</sup> (в среднем для водохранилища 363 мг/м<sup>3</sup>), в июле – в пределах 213-1206 мг/м<sup>3</sup> (в среднем 437 мг/м<sup>3</sup>). В мае максимальная биомасса планктонных бактерий зарегистрирована в Белом озере у д. Н. Мандома, в июле – в р. Ковжа Белозерская.

По нашим данным средние для водохранилища величины общей численности и биомассы бактериопланктона составили в июне 2001 г.  $(2.69 \pm 1.01) \times 10^6$  кл/мл и  $215 \pm 67$  мг/м<sup>3</sup>, а августе 2005 г.  $(6.17 \pm 0.44) \times 10^6$  кл/мл и  $516 \pm 79$  мг/м<sup>3</sup>, соответственно (табл. 3.10). Эти значения биомассы близки к таковым в 1995 г. (Дзюбан, 2002). В этот период уровень количественного развития бактериопланктона был выше на речном участке по сравнению с Ковжинским участком. В августе 2005 г. бактериальная биомасса в водах речного участка и в районе р. Ковжа Белозерская была примерно в 1.5 раза больше, чем в Белом озере. Максимальные величины численности и биомассы бактерий обнаружены в речной части у входа в обводной Белозерский канал (пос. Чайка).

**Таблица 3.10.** Общая численность ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомасса ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона в Шекснинском водохранилище

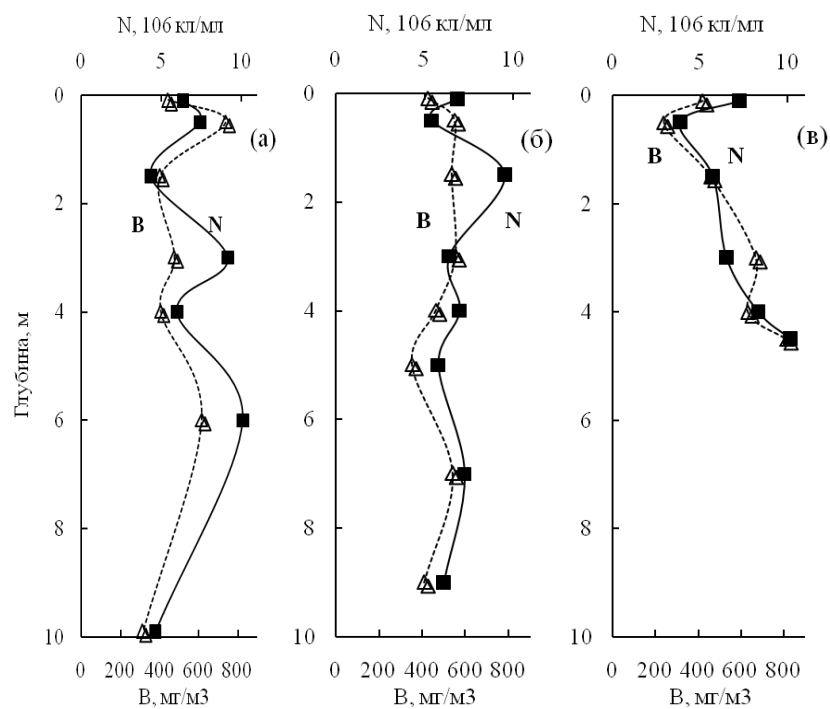
Место отбора проб	22-24 июня 2001 г.			3-9 августа 2005 г.		
	N	V	B	N	V	B
Речная часть						
приплотинный участок	5.51	0.044	243	4.35	0.095	413
устье р. Чуровки	3.08	0.105	324	-	-	-
д. Аристово	3.17	0.083	263	4.01	0.083	333
Сизьменское расширение	2.06	0.132	272	7.00	0.098	686
д. Топорня	3.25	0.081	263	7.37	0.065	479
с. Горицы	4.12	0.062	256	7.35	0.099	728
с. Крохино	2.73	0.094	257	3.50	0.066	231
пос. Чайка*	-	-	-	8.05	0.143	1151
среднее	3.42	0.086	268	5.95	0.093	574
Белое озеро						
около устья р. Ухтома	2.48	0.112	278	-	-	-
с. Липин Бор	1.74	0.080	139	-	-	-
около устья р. Киуй	1.86	0.060	112	-	-	-
центр озера	1.72	0.074	127	6.39	0.036	230
г. Белозерск	2.03	0.112	228	5.13	0.045	231
около устья р. Ковжа	-	-	-	6.36	0.108	687
среднее	2.00	0.088	177	5.96	0.063	382
Ковжинский участок						
устье р. Ковжа	1.81	0.081	147	7.07	0.091	644
устье р. Кема	2.03	0.071	144	7.46	0.069	515
устье р. Вогоба	2.70	0.066	178	-	-	-
среднее	2.18	0.073	156	7.26	0.080	579

### 3.2. Особенности вертикального распределения бактериопланктона

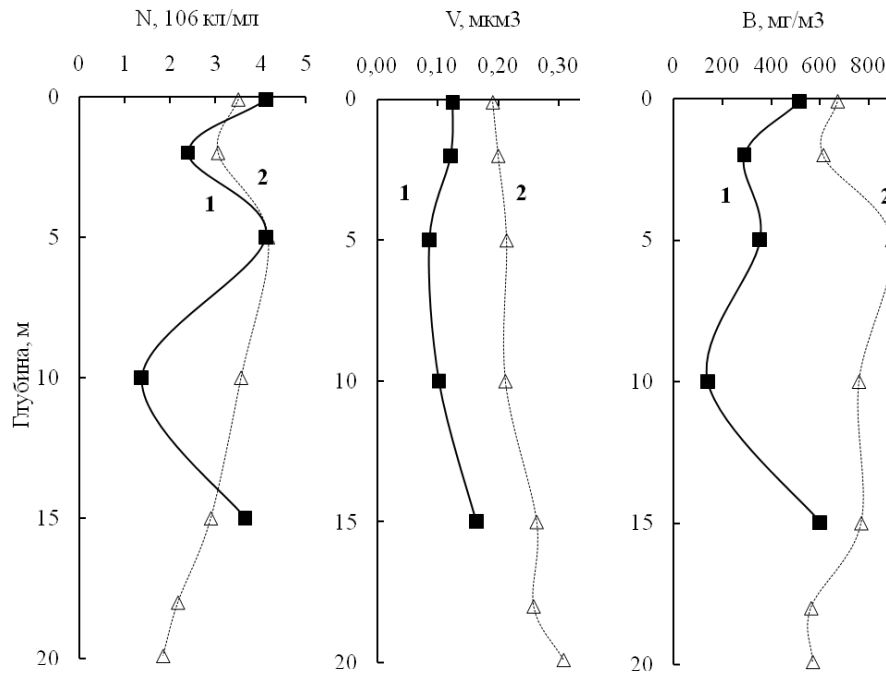
Вертикальный профиль численности и биомассы бактерий определяется, в первую очередь, режимом перемешивания, температурной и плотностной неоднородностью водной толщи водоемов. В процессе исследования волжских водохранилищ сложилось мнение о равномерном распределении бактерий в их водной толще (Новожилова, 1955, Куй-

бышевское водохранилище..., 1983; Романенко, 1985). Однако отличительной чертой этих полимиктических водоемов является редкое и непродолжительное формирование плотностной стратификации воды в период открытой воды, что влияет на характер вертикального распределения гидробионтов. Распределение бактериопланктона в значительной степени зависит от динамического состояния водных масс. В штормовую погоду, сопровождающуюся интенсивным ветровым перемешиванием воды, планктонные бактерии распределяются по вертикали равномерно. Однако в безветренные солнечные дни количество бактерий в различных слоях воды может значительно отличаться.

В конце лета в глубоководной зоне Иваньковского водохранилища кривая распределения бактерий по вертикальному профилю водной толщи, как правило, характеризовалась двумя пиками численности: первый находился в поверхностных горизонтах, второй – у дна (рис. 3.7). Причем концентрации бактерий в этих слоях воды были соизмеримыми. В этот период температура поверхностного слоя воды находилась в пределах 20.0-21.8°C, а разница температур между поверхностным и придонным горизонтами составляла 4-7°C.



**Рис. 3.7.** Вертикальное распределение общей численности (N) и биомассы (B) бактериопланктона Иваньковского водохранилища в августе 1995 г.: (а) у с. Корчева, (б) у с. Свердлово и (в) русло р. Шоша, выше моста.

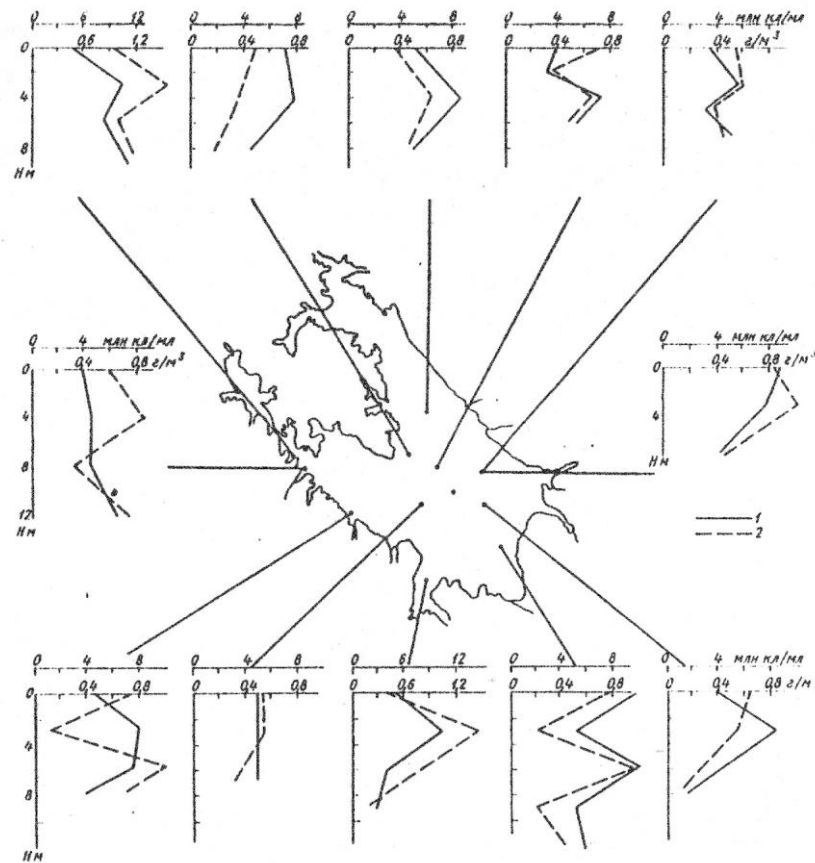


**Рис. 3.8.** Вертикальное распределение общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона Угличского водохранилища (ст. Грехов ручей) в июле 1999 г. (1) и в августе 1997 г. (2).

В вертикальном распределении бактериопланктона Угличского водохранилища не наблюдалось увеличения численности бактерий в придонных горизонтах, как в Ивановском, но отмечалось существенное возрастание среднего объема бактериальных клеток с глубиной (рис. 3.8). В результате, биомасса бактерий у дна либо превышала таковую в поверхностных горизонтах, либо была немногим меньше такой в вышележащих слоях воды.

В спокойные безветренные дни в июле 1989 г. в Главном плесе Рыбинского водохранилища количество бактерий на различных горизонтах водной толщи различалось в 1.4-5.0 раз (рис. 3.9). Максимальная численность бактериопланктона отмечалась на глубине 2-3 м (зарегистрировано в 55% случаев), в поверхностном (в 25% случаев) или придонных слоях (в 15% случаев). В летний период при отсутствии ветрового перемешивания воды более высокие концентрации бактериопланктона приурочены к подповерхностным горизонтам, т.е. в слое фотосинтеза, который в Рыбинском водохранилище не превышает 3-4 м (Рыбинское водохранилище..., 1972). Поскольку средний объем бактериальной клетки на разных горизонтах существенно отличался, то изменение численности и биомассы бактериопланктона иногда не совпадали (рис 3.10).





**Рис. 3.9.** Вертикальное распределение общей численности ( $10^6$  кл/мл) (1) и биомассы ( $B$ ,  $г/м^3$ ) (2) бактериопланктона в Главном плесе Рыбинского водохранилища в июле 1989 г.

При штилевой погоде водоросли концентрировались на поверхности, часто образуя длинные и довольно широкие тяжи. В таких скоплениях, в верхнем слое 20-см слое воды, обогащенном прижизненными выделениями фитопланктона и органическими веществами отмерших водорослей, зарегистрированы максимальные величины численности и биомассы бактериопланктона (табл. 3.11), значительно превышающие таковые в нижележащих слоях воды. На исследованном участке водохранилища биомасса бактериопланктона в толще воды под  $1 м^2$  составила  $6.3 г/м^2$ , и 43% этой величины было сосредоточено в зоне скопления цианобактерий. В Рыбинском водохранилище после сильного ветрового перемешивания воды на поверхности воды часто образуются большие скопления пены площадью сотни квадратных метров, в которых активно размножаются гетеротрофные бактерии (табл. 3.11). Плотность бактериального населения в слое воды 0-10 см в зоне скопления пены существенно превышала таковую на других горизонтах водной толщи. В этом слое обнаружена также очень высокая численность основных потребителей бактерий – гетеротрофных флагеллят размером 0.5-4.0 мкм. Биомасса бактериопланктона в толще воды под  $1 м^2$  составила  $5.1 г/м^2$ , и 15% этой величины было сосредоточено в зоне скопления пены.

**Таблица 3.11.** Вертикальное распределение общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клеток ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактерий в Рыбинском водохранилище в местах скопления цианобактерий (1, июль 1988 г.) и пены (2, август 1989 г.)

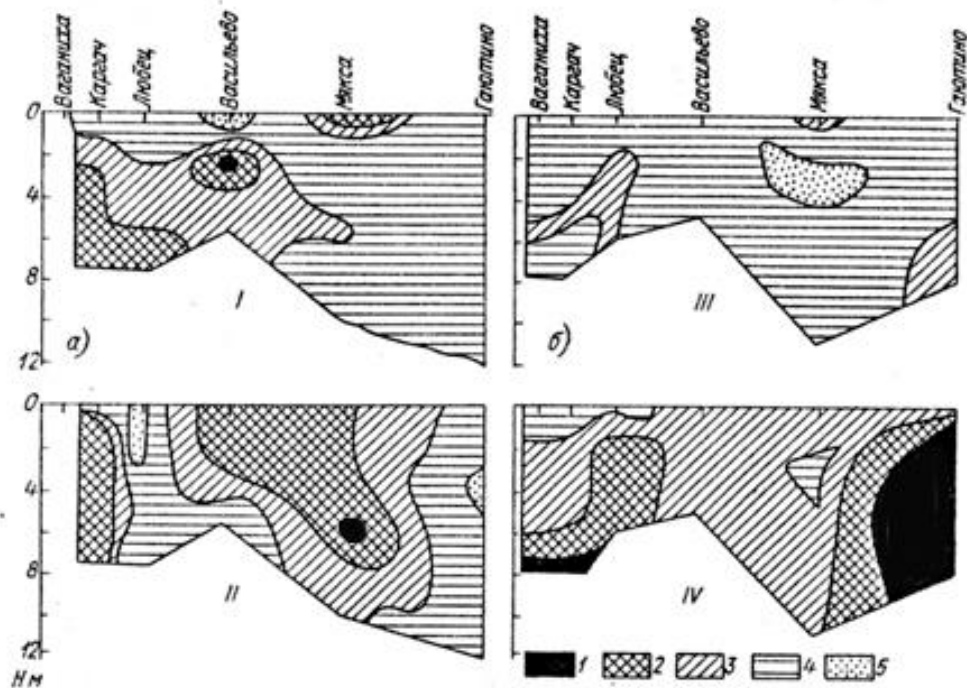
1				2			
Горизонт, м	N	V	B	Горизонт, м	N	V	B
0.2	67.02	0.205	13741	0.1	54.81	0.137	7528
1.5	7.66	0.100	766	1.0	5.55	0.110	611
2.5	8.14	0.104	847	2.0	6.59	0.103	679
5.0	4.58	0.078	357	4.0	4.51	0.098	442
8.0	5.62	0.106	596	8.0	7.32	0.117	857

**Таблица 3.12.** Вертикальное распределение численности ( $10^3$  кл/мл, числитель) и биомассы ( $\text{мг}/\text{м}^3$ , знаменатель) бактериопланктона Рыбинского водохранилища (ст. Молога)

Гори- зонт, м	Группа бактерий					Сумма
	Одиночные	На детрите	В микро- колониях	Нити	Крупные палочки	
13 июля 1989 г.						
0	<u>11862</u>	<u>171</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>12033</u>
	747.3	22.9	0	0	0	770.2
3	<u>10339</u>	<u>309</u>	<u>128</u>	<u>1</u>	<u>4</u>	<u>10859</u>
	475.6	42.3	14.6	3.1	8.7	544.3
6	<u>6577</u>	<u>393</u>	<u>206</u>	<u>1</u>	<u>18</u>	<u>7194</u>
	453.8	45.2	23.0	6.8	28.8	557.6
9	<u>5227</u>	<u>231</u>	<u>129</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>5587</u>
	512.3	43.7	38.7	0	0	594.7
14	<u>4766</u>	<u>158</u>	<u>15</u>	<u>2</u>	<u>0</u>	<u>4941</u>
	324.1	16.7	13.7	7.8		362.3
3 августа 1989 г.						
0	<u>7631</u>	<u>140</u>	<u>434</u>	<u>3</u>	<u>0</u>	<u>8208</u>
	641.0	35.4	90.7	13.8	0	780.9
5	<u>11239</u>	<u>1263</u>	<u>327</u>	<u>3</u>	<u>0</u>	<u>12832</u>
	1157.7	199.6	176.7	13.1	0	1547.1
11	<u>6954</u>	<u>6045</u>	<u>269</u>	<u>2</u>	<u>0</u>	<u>13270</u>
	827.6	1771.2	254.3	17.3	0	2870.4

В августе характерной особенностью вертикального распределения бактерий было увеличение их концентрации в придонных слоях (табл. 3.12), что, по-видимому, в значительной степени происходило за счет осаждения микроорганизмов с водорослями и детритом из поверхностных слоев.

Неравномерность пространственного распределения бактериопланктона в безветренный период была особенно ярко выражена на русловых участках Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (рис. 3.10). Исследования, проведенные в сентябре 1988 г. и в июле 1989 г., позволили очертить две зоны высокого содержания бактериальной биомассы. В июле они находились в районах ст. Ваганиха и на отрезке Любец – Васильево, а в сентябре эта область была сдвинута в направлении Главного плеса водохранилища и приходилась на станции Каргач и Мяска.



**Рис. 3.10.** Вертикальное распределение численности (I, III) и биомассы (II, IV) бактериопланктона в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в сентябре 1988 г. (а) и июле 1989 г. (б).

Численность,  $10^6$  кл/мл: 1 –  $> 10$ , 2 – 8-10, 3 – 6-8, 4 – 5-6, 5 –  $< 5$ .

Биомасса,  $г/м^3$ : 1 –  $> 1.0$ , 2 – 0.8-1.0, 3 – 0.6-0.8, 4 – 0.4-0.6, 5 –  $< 0.4$ .

В подледный период неравномерность вертикального распределения бактериопланктона выражена особенно ярко. Как правило, пики численности и биомассы бактерий приурочены к тонкому 2-см слою воды, непосредственно прилегающему к нижней кромке

льда, и также к придонному горизонту. Особенно высокая концентрация бактерий на границе лед – вода наблюдалась в феврале (табл. 3.13), когда их общая численность и биомасса превышали таковые на нижних горизонтах в 4-14 и 14-40 раз, соответственно.

**Таблица 3.13.** Вертикальное распределение общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона Рыбинского водохранилища в феврале 1988 г.

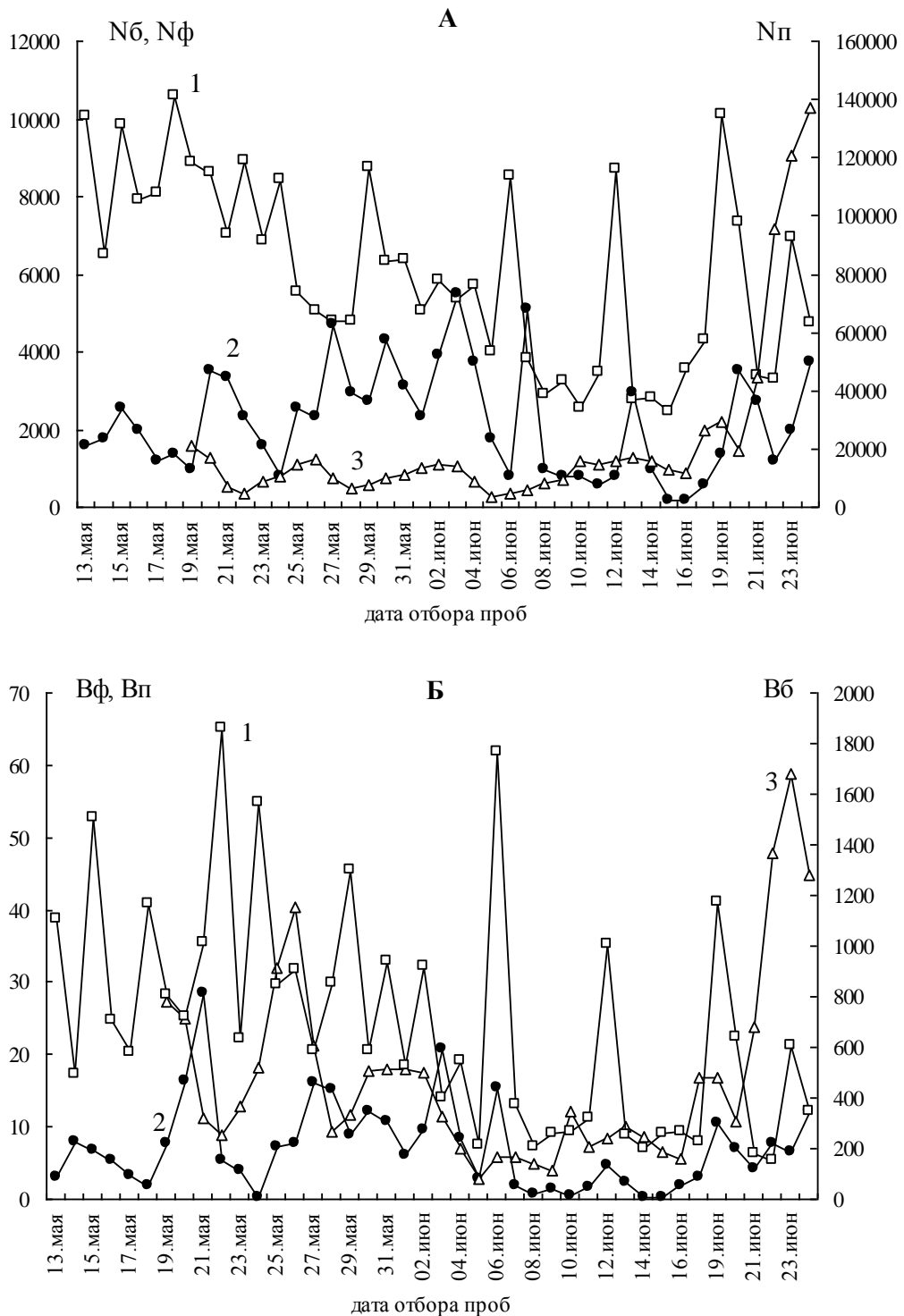
Глубина, м	Ст. Брейтово				Ст. Молога			
	Т, °С	N	V	B	Т, °С	N	V	B
0.02	0.15	18.38	0.297	5460	0.20	14.71	0.260	3825
0.5	0.10	1.56	0.085	132	0.20	1.92	0.088	169
3.0	0.10	1.44	0.132	191	0.20	2.01	0.052	105
6.0	2.0	1.26	0.114	143	1.0	1.67	0.048	80
8.0	2.0	6.07	0.128	779	3.0	6.35	0.105	667

### 3.3. Кратковременные колебания численности и биомассы микроорганизмов

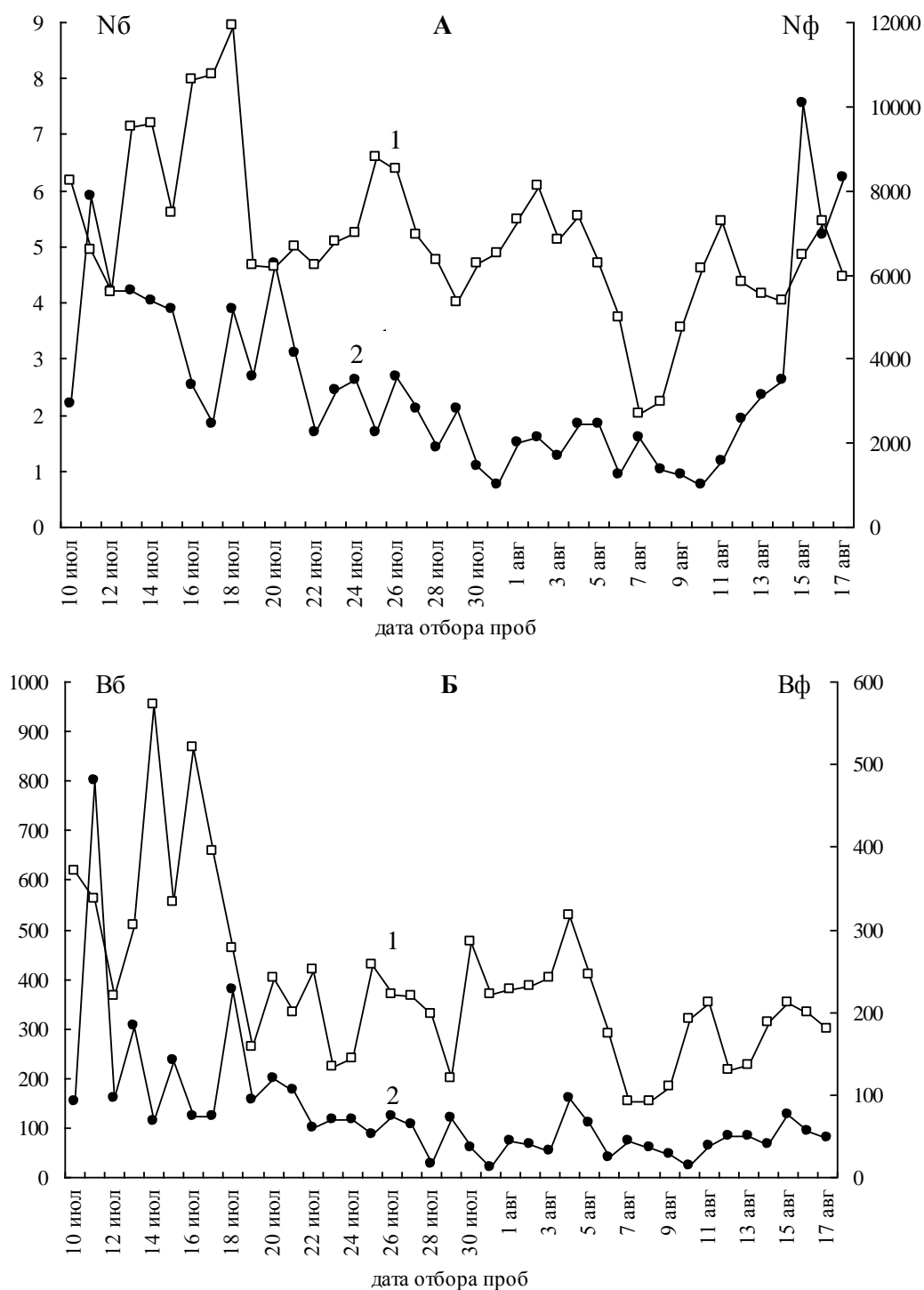
Гетеротрофные бактерии и жгутиконосцы, обладая высокой скоростью роста, способны при наступлении благоприятных условий окружающей среды многократно увеличивать свою численность в короткие интервалы времени. Взаимоотношения между этими компонентами планктона обсуждаются в литературе, как правило, в сезонном аспекте (Laybourn-Parry, Parry, 2000), тогда как исследования динамики пикопланктона и гетеротрофного нанопланктона в течение нескольких недель с ежедневным отбором проб единичны (Nakamura et al., 1994; Tanaka, Taniguchi, 1996). В связи с этим было проведено изучение кратковременных изменений концентрации гетеротрофных бактерий и нанофлагеллят в прибрежных водах Рыбинского водохранилища.

Численность гетеротрофных бактерий, фототрофного пикопланктона и гетеротрофных флагеллят варьировали в мае-июне 1997 г. в пределах  $(2.4-10.6) \times 10^6$  кл/мл (коэффициент вариации,  $C_V = 40\%$ ),  $(3.2-136.9) \times 10^3$  кл/мл ( $C_V = 136\%$ ) и 196-5485 кл/мл ( $C_V = 62\%$ ), соответственно (рис. 3.11). Величины биомасс этих компонентов микробного сообщества колебались в пределах 152-1860  $\text{мг/м}^3$  ( $C_V = 64\%$ ), 2.7-58.7  $\text{мг/м}^3$  ( $C_V = 78\%$ ) и 1.6-285.7  $\text{мг/м}^3$  ( $C_V = 85\%$ ), соответственно. В июле-августе 2001 г. на этой же станции значения численности и биомассы бактериопланктона изменялись в меньшем диапазоне, чем в мае-июне 1997 г.: от  $2.0 \times 10^6$  до  $8.9 \times 10^6$  кл/мл ( $C_V = 27\%$ ) и от 152 до 952  $\text{мг/м}^3$  ( $C_V = 44\%$ ), соответственно (рис. 3.12). В это же период колебания численности и биомассы

гетеротрофных флагеллят были более значительными: от 1009 до 10093 кл/мл ( $C_V = 61\%$ ) и от 11.6 до 479.5 мг/м<sup>3</sup> ( $C_V = 100\%$ ).



**Рис. 3.11.** Кратковременные изменения численности (А) и биомассы (Б) бактерий (Nб, 10<sup>3</sup> кл/мл; Вб, мг/м<sup>3</sup>; 1), гетеротрофных флагеллят (Nф, кл/мл; Вф, мг/м<sup>3</sup>; 2) и фототрофного пикопланктона (Nп, кл/мл; Вп, мг/м<sup>3</sup>; 3) в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в мае – июне 1997 г.



**Рис. 3.12.** Кратковременные колебания численности (А) и биомассы (Б) гетеротрофных бактерий (Nб, 10<sup>6</sup> кл/мл; Вб, мг/м<sup>3</sup>; 1) и флaгеллят (Nф, кл/мл; Вф, мг/м<sup>3</sup>; 2) в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в июле – августе 2001 г.

Анализ кривых динамики концентрации исследуемых групп микроорганизмов в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в течение 39-42 суток указывает на при-

сутствие ритмических колебаний их численности и биомассы с близкими периодами. Применение периодограмм-анализа позволило выявить детальную структуру колебаний рассматриваемых показателей. В Рыбинском водохранилище в 1997 г. выявлено присутствие статистически значимой ( $p < 0.1$ ) ритмичности колебаний численности и биомассы бактериопланктона с периодами соответственно 6-7 и 7 сут.; численности фототрофного пикопланктона с периодами 7 и 9 сут.; численности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят с периодом 7 сут. Сдвиг максимальных значений численности гетеротрофных флагеллят относительно таковых у бактериопланктона составлял 1-3 суток. В 2001 г. зарегистрированы также кратковременные флуктуации концентрации исследуемых групп микроорганизмов с статистически значимой ( $p < 0.1$ ) циклическостью. Периоды колебаний для численности и биомассы гетеротрофных бактерий составили 8, 9 сут. и 5, 9 сут.; для гетеротрофных флагеллят – 3, 8 сут. и 3, 8 сут., соответственно. При восьмисуточных циклах изменения концентрации микроорганизмов, запаздывание между наибольшими значениями численности бактерий и гетеротрофных флагеллят составляло 1-4 сут.

Таким образом, в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в периоды массового развития и отмирания фитопланктона наблюдаются циклические изменения концентраций гетеротрофных бактерий и жгутиконосцев. Колебания этих групп микроорганизмов с близкой периодичностью и запаздыванием в несколько суток между пиками численности бактерий и гетеротрофных флагеллят обнаружены ранее в фьордах Дании: отставание между компонентами составляло 4 сут. с продолжительностью колебаний 16 сут. или с отставанием в 3-8 сут. с 7-23-суточными периодами (Fenchel, 1982b; Andersen, Sorensen, 1986).

Изменение численности и биомассы микроорганизмов во времени определяется соотношением скоростей деления, выедания и отмирания, т.е. регулируется, с одной стороны, обеспеченностью трофическими ресурсами (контроль «снизу»), а с другой – пресом консументов (контроль «сверху»). По-видимому, обнаруженные в природных условиях циклические изменения концентрации бактериопланктона и гетеротрофных флагеллят – главным образом, результат взаимодействия жертвы и хищника (Fenchel, 1982a; Davis et al., 1985). В прибрежных водах водохранилища, где запаздывание между пиками развития гетеротрофных бактерий и флагеллят достигало 4 сут., зарегистрирована слабая положительная зависимость между этими параметрами. Математическое моделирование системы хищник-жертва показало, что значительное увеличение плотности популяции жертвы индуцирует устойчивый ряд циклов (Gilpin, 1982). Однако следует учитывать, что когда бактерии потребляются в основном гетеротрофными флагеллятами, на их взаимосвязь может влиять ряд других факторов: потребление бактерий инфузориями и тонкими фильтрато-

рами зоопланктона, заражение бактерий или жгутиконосцев вирусами; использование гетеротрофными флагеллятами в пищу фототрофного пико- и нанопланктона, мельчайших детритных частиц; потребление гетеротрофных флагеллят микро- и мезозоопланктоном.

В прибрежных водах водохранилища не обнаружено достоверной связи между численностью пикофитопланктона и численностью гетеротрофных флагеллят. По-видимому, в потреблении фототрофного пикопланктона помимо бесцветных жгутиконосцев принимали активное участие другие консументы. Известно, что пикоцианобактерии и пиководоросли, средние размеры клеток которых больше, чем у гетеротрофных бактерий, активно используются в пищу инфузориями и зоопланктоном (Wehr, 1991). В прибрежной зоне Рыбинского водохранилища фактически вся продукция фототрофного пикопланктона выедается потребителями, что, вероятно, объясняет низкий уровень развития этой размерной группы фитопланктона.

### **3.4. Сезонная динамика бактериопланктона**

Сезонные изменения поступления солнечной радиации и динамики водных масс обусловили в годовом термическом цикле водохранилищ Верхней и Средней Волги следующие характерные периоды: зимний, весеннее-летний прогрева и осеннего охлаждения (Волга и ее жизнь, 1978; Литвинов, Рощупко, 2001). Максимум температуры воды наблюдается обычно в июле, а в периоды ледостава температура снижается до 0°C на поверхности, сохраняя положительные значения в придонных слоях (Волга и ее жизнь, 1978). Резкие сезонные изменения физических параметров в водохранилищах влияют как на численность, так и на состав бактериопланктона (Романенко, 1979; 1985). Однако температура не всегда непосредственно влияет на развитие бактериопланктона, часто это воздействие косвенное – через обогащение воды автохтонными и аллохтонными органическими веществами (Драбкова, 1981). Сезонный цикл развития бактериопланктона исследовался в Рыбинском водохранилище.

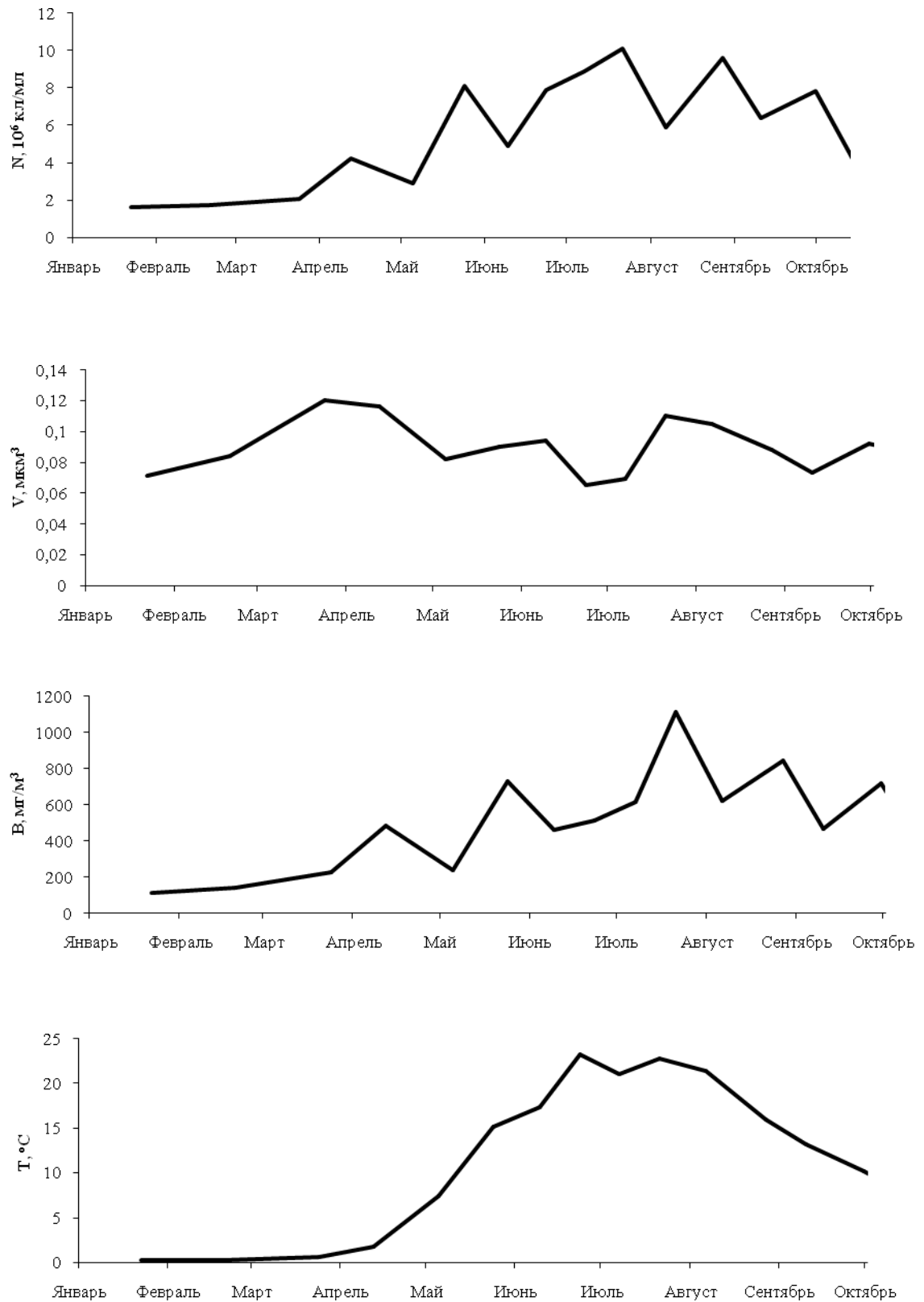
#### **Сезонная динамика бактериопланктона в литорали Рыбинского водохранилища**

В сезонной динамике бактериопланктона в защищенном мелководье Рыбинского водохранилища выделяются пять пиков численности: в середине апреля, в мае, во второй половине июля, конце августа и октябре (рис. 3.13). При этом наиболее высокий уровень развития бактериопланктона отмечался в летний период. В апреле, в период таяния льда, в



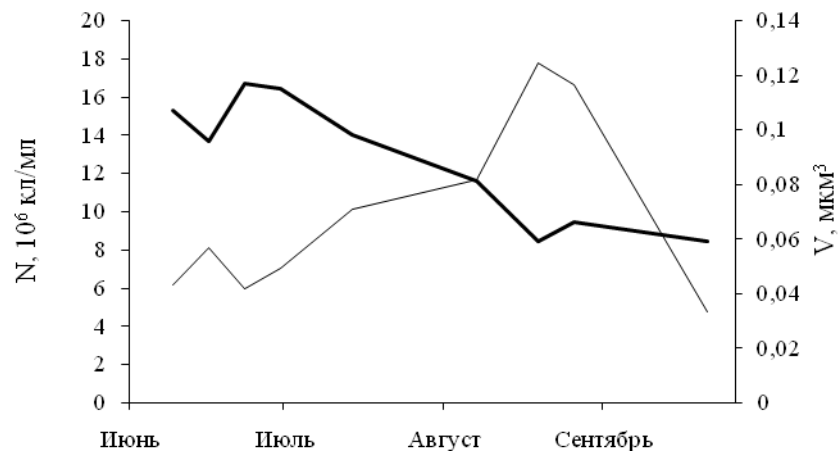
прибрежном мелководье наблюдалось интенсивное цветение воды фототрофными нано-флагеллятами. В этот период в среднем для столба воды их численность и биомасса составляли  $22 \times 10^3$  кл/мл и 19 мг/л, соответственно. У берега эти параметры достигали рекордных величин  $120 \times 10^3$  кл/мл и 98 мг/л, соответственно, что придавало воде зеленый оттенок. Активно протекающие процессы первичного продуцирования в воде закрытых прибрежных районов водохранилища позитивно влияли на развитие бактериопланктона. В мае весенний пик численности и биомассы бактериопланктона может быть связан как с весенним максимумом развития диатомового планктона (Сорокин, 1969), так и с поступлением с паводковыми водами аллохтонных органических веществ и микроорганизмов (Рыбинское водохранилище..., 1972). Летний максимум развития фитопланктона и его последующее отмирание, а также высокая температура воды вызывают резкое увеличение концентрации бактериопланктона во второй половине лета. Летние периоды невысокого обилия бактерий в воде водохранилища связаны с их интенсивным выеданием протозойным и метазойным зоопланктоном и гибелью в результате лизиса вирусами. Возрастание численности и биомассы бактериопланктона в октябре, вероятно, обусловлено отмиранием бактериотрофных организмов, более частым ветровым перемешиванием и поступлением субстратов с осенними паводками (Романенко, 1985).

Динамика численности и биомассы бактериопланктона на разных участках Волжского плеса в июне – октябре 1997 г. также характеризовалась чередованием подъемов и спадов. Динамика бактериопланктона в защищенном и полузащищенном прибрежном мелководье имела сходный характер. Наибольшая численность микроорганизмов здесь наблюдалась в конце июня и в конце июля, а также в конце августа – начале сентября (рис. 3.14). В открытой прибрежной зоне возрастание концентрации бактерий происходило позже – первый пик численности был зарегистрирован в первой половине июля, второй – в начале августа. В глубоководных районах водохранилища летнее возрастание обилия бактериопланктона наблюдалось только в конце июля – начале августа, на русловом участке отмечался еще один пик численности в начале сентября (рис. 3.14). Минимальные и максимальные за сезон величины среднего объема бактериальных клеток отличались в 2.0-3.3 раза. В прибрежных водах более высокие величины среднего размера клеток бактерий регистрировались в защищенном мелководье в июне – июле, на остальных участках – в июне. В остальной период средний объем бактериальной клетки редко превышал  $0.1 \text{ мкм}^3$ . На глубоководных участках наибольшие размеры клеток наблюдались в июне и октябре (рис. 3.14). Одна из возможных причин уменьшения размеров бактерий в июле – августе заключалась в интенсивном выедании зоопланктоном крупных бактерий. В экспериментах установлено, что как гетеротрофные флагелляты (Andersson et al., 1986;

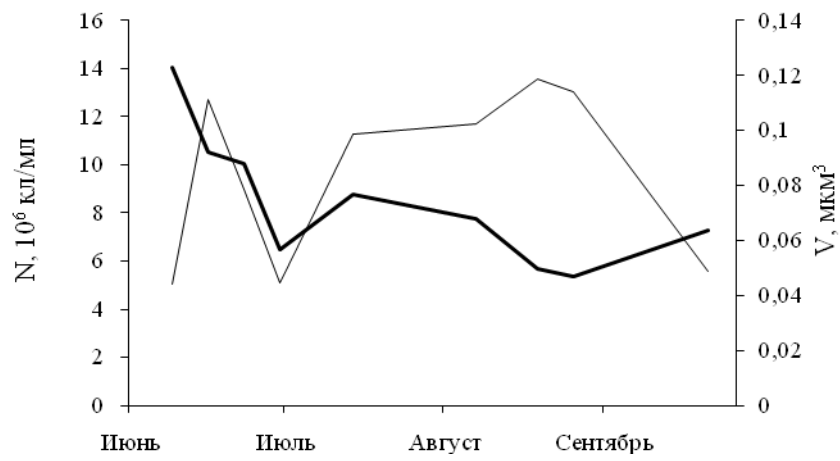


**Рис. 3.13.** Сезонные изменения температуры ( $T, ^\circ\text{C}$ ), общей численности ( $N, 10^6 \text{ кл/мл}$ ), среднего объема клетки ( $V, \text{мкм}^3$ ) и биомассы ( $B, \text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища.

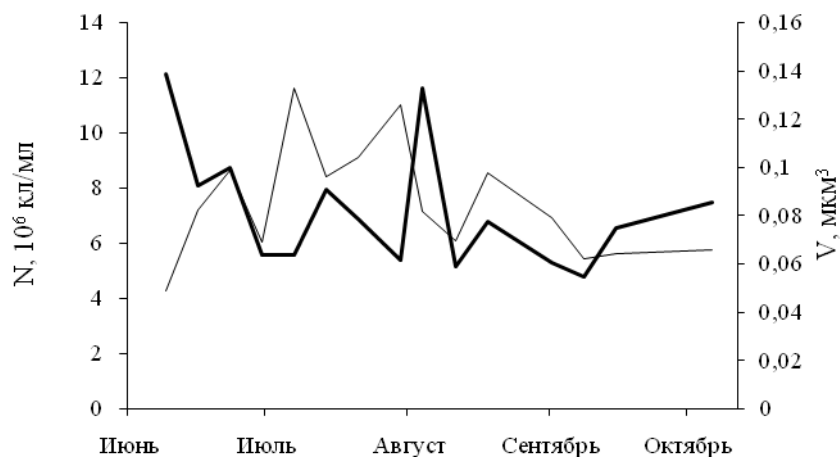
а



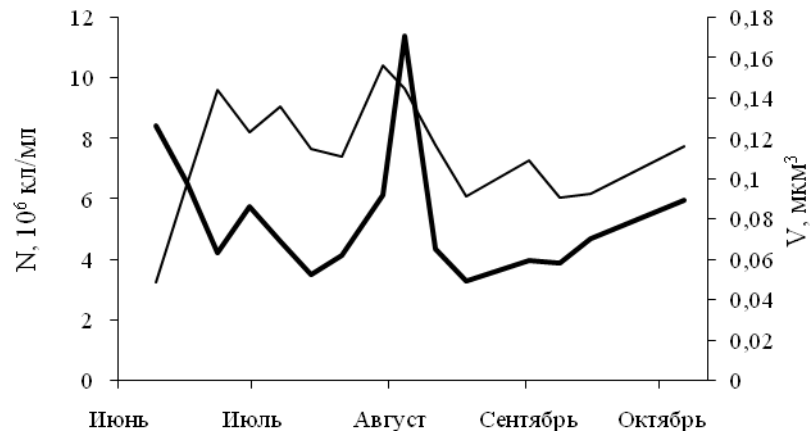
б



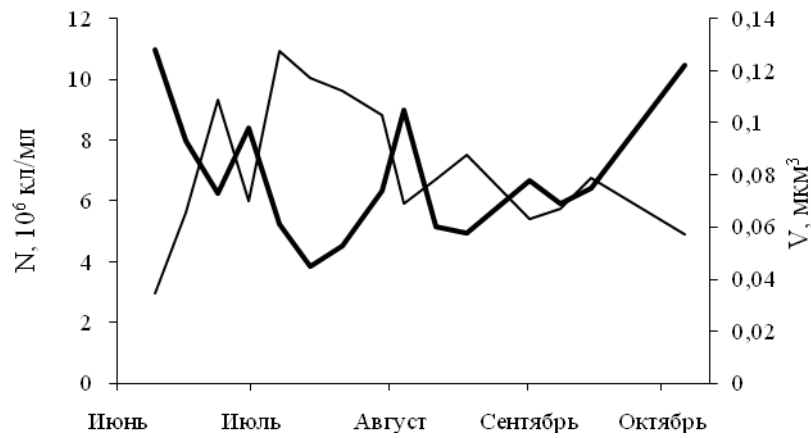
в



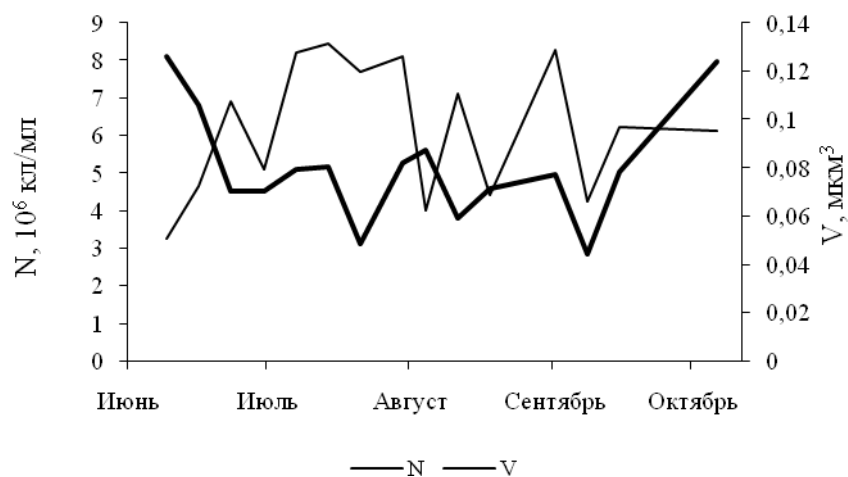
Г



Д



е



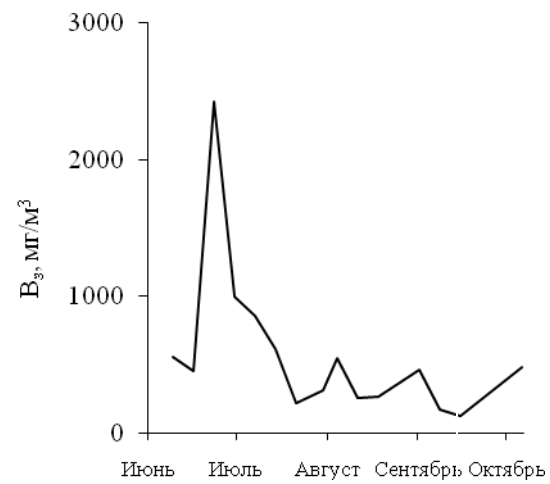
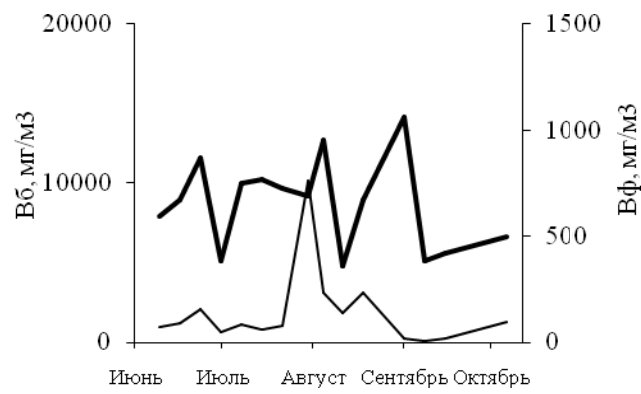
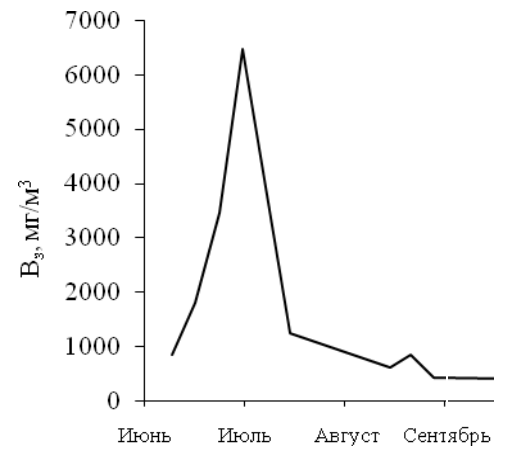
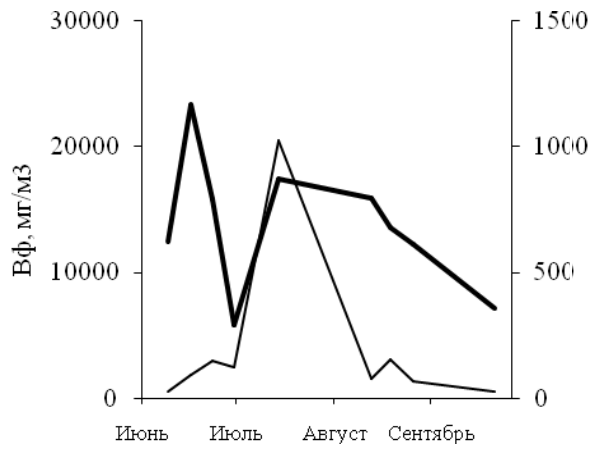
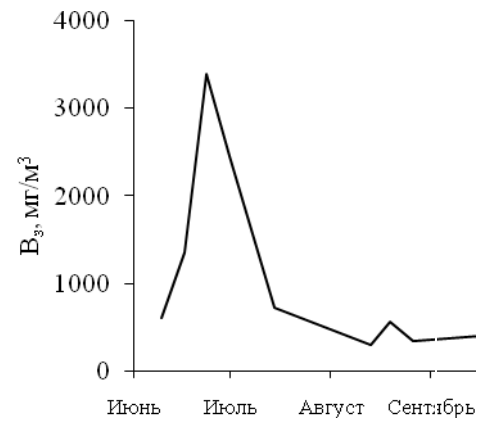
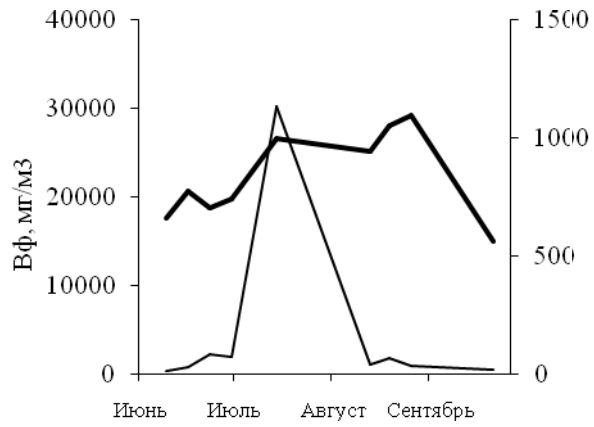
**Рис. 3.14.** Динамика численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) бактериопланктона в защищенном мелководье (а), полузащищенном мелководье (б), в открытом мелководье в пойме водохранилища (в), в открытом мелководье руслового участка (г), на глубоководном участке в пойме (д), на глубоководном русловом участке (е).

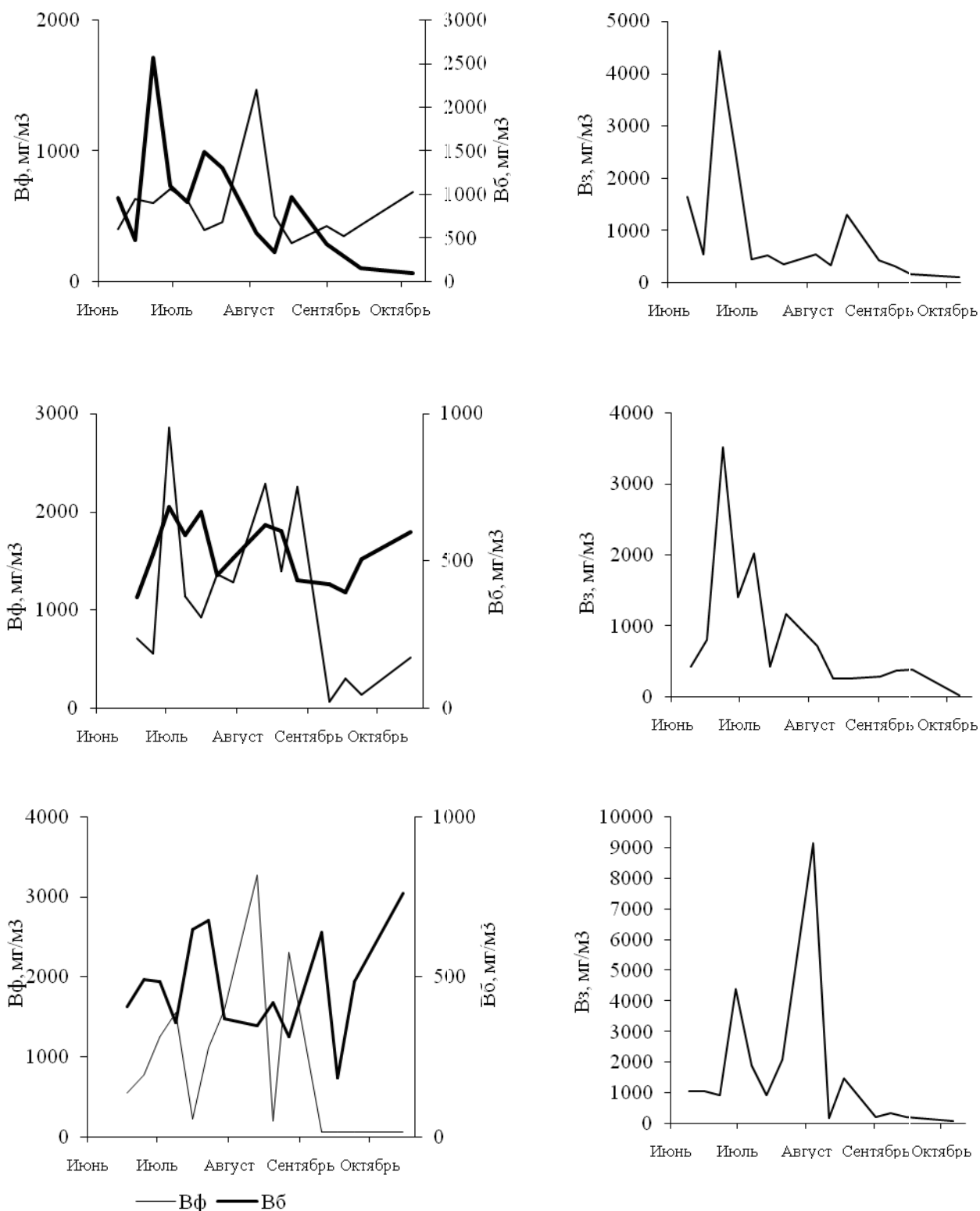
Chrzanowski, Simek, 1990; Gonzales et al., 1990), так и инфузории (Turley et al., 1986; Simek et al., 1994), а также клadoцеры (Монаков, 1998) предпочитают питаться крупными бактериями. Полевые исследования показали, что динамика средних размеров клеток природных популяций бактерий во многом определяется размерно-избирательным выеданием их простейшими (Epstein, Shiaris, 1992; Sherr et al., 1992; Pernthaler et al., 1996; Simek, Chrzanowski, 1992; Simek et al., 1995, 1997).

В итоге наиболее высокие величины биомассы бактериопланктона были обнаружены в защищенном мелководье в конце августа – начале сентября, в полужащищенном мелководье – в конце июня и в конце июля – августе (рис. 3.15). Отношение минимальной за сезон биомассы к максимальной ( $B_{\max}/B_{\min}$ ) составило на первой станции 2.0, на второй 3.2.

В воде открытой литорали наибольшие значения биомассы бактерий были отмечены в начале июля и в первой половине августа. Причем на станции в пойме водохранилища отношение  $B_{\max}/B_{\min}$  было 2.6, а на станции, расположенной на русле р. Волга – 4.9. В глубоководной части водохранилища в течение периода исследований наблюдалась периодическая смена подъемов и спадов биомассы бактерий. На глубоководной станции, расположенной в пойме водохранилища, при отношении  $B_{\max}/B_{\min} = 1.8$ , в сезонной динамике бактериопланктона можно выделить три пика биомассы – в первой половине июля, начале августа и октябре. На глубоководной русловом участке при  $B_{\max}/B_{\min} = 4.1$  наибольшие значения биомассы регистрировались во второй половине июля, начале сентября и октябре. Таким образом, наиболее резкие сезонные колебания биомассы бактериопланктона наблюдались в русловой части Волжского плеса водохранилища.

В защищенной и полужащищенной литорали между биомассой бактериопланктона и биомассой фитопланктона существовала слабая положительная связь ( $r = 0.25-0.35$ ,  $p < 0.05$ ) и отрицательная корреляция ( $r = 0.35-0.40$ ,  $p < 0.05$ ) между биомассой бактериопланктона и суммарной биомассой гетеротрофных флагоеллат, инфузорий, мирных коловраток и клadoцер. Последнее свидетельствует о прямом трофическом взаимодействии между этими группами гидробионтов по типу «хищник-жертва» и указывает на важность выедания как фактора, регулирующего бактерий в этих участках водохранилища. На мелководной и глубоководной станциях в пойме водохранилища наблюдалась более тесная связь между биомассами фито- и бактериопланктона ( $r = 0.33-0.41$ ,  $p < 0.05$ ) и положительная связь между биомассой бактерий и таковой у их потребителей ( $r = 0.41-0.42$ ,  $p < 0.05$ ). По-видимому, в этом районе водохранилища между этими компонентами планктона





**Рис. 3.15.** Сезонные изменения биомассы бактериопланктона ( $Bб$ ,  $mg/m^3$ ), фитопланктона ( $Bф$ ,  $mg/m^3$ ) и зоопланктона ( $Bз$ ,  $mg/m^3$ ) в защищенном мелководье (а), полузащищенном мелководье (б), открытом мелководье в пойме (в), открытом мелководье на русле (г), глубоководном участке в пойме (д) и глубоководном участке на русле (е).

трофические взаимодействия были менее напряженными. Сходный характер сезонной динамики биомасс автотрофных и гетеротрофных компонентов планктонного сообщества наблюдался в прибрежной зоне русловой части Волжского плеса. На глубоководном участке максимум биомассы зоопланктона совпадал с максимумом развития фитопланктона. В эти периоды численность бактериопланктона уменьшалась, и вследствие этого между его биомассой и таковой фитопланктона и зоопланктона существовали отрицательные корреляции ( $r = 0.40$  и  $r = 0.33$ ,  $p < 0.05$ , соответственно). Максимум биомассы бактерий наблюдался после пика развития фитопланктона. Таким образом, характер взаимоотношений между фитопланктоном, мирным зоопланктоном и бактериопланктоном в течение вегетационного сезона в разных типах прибрежных зон и разных глубоководных участков водохранилища отличался.

Для всего исследованного района Волжского плеса в течение периода наблюдений численность бактерий положительно коррелировала с содержанием в воде взвешенного вещества ( $r = 0.46$ ,  $p < 0.05$ ). В то же время установлена отрицательная зависимость между количеством планктонных микроорганизмов и прозрачностью воды ( $r = -0.60$ ;  $p < 0.05$ ).

### **Сезонная динамика бактериопланктона в глубоководной части Рыбинского водохранилища**

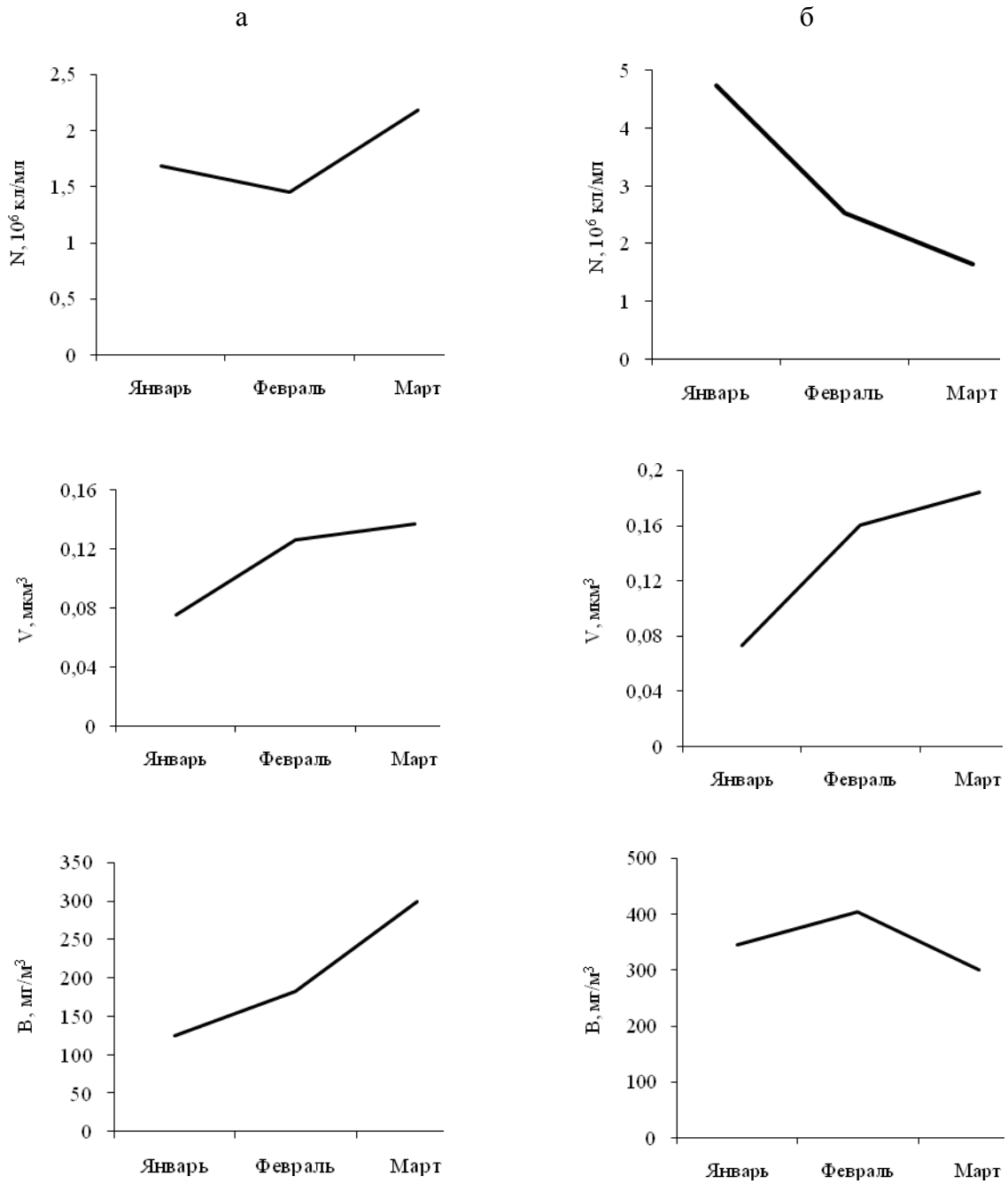
Наименьшие величины численности и биомассы бактериопланктона наблюдаются в волжских водохранилищах в зимний период. В течение периода ледостава в одних районах Рыбинского водохранилища регистрировалось возрастание концентрации планктонной бактерий, в других, напротив, их численность к весне заметно снижалась (рис. 3.16). Однако от января к марту происходило увеличение объема бактериальных клеток в среднем в 2 раза.

Анализ изменения общей численности бактериопланктона в годовом цикле на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища был проведен В.И. Романенко (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1985). Наблюдались два максимума численности бактериопланктона – весной и осенью и два минимума – зимой и летом (Романенко, 1985). Весенний пик численности бактерий наблюдался в середине мая, после которого происходило снижение этого показателя до конца июня, а затем вновь постепенное возрастание до середины октября. По мнению В.И. Романенко, первый максимум обусловлен в основном абиотическими факторами (в этот период из-за сравнительно низкой температуры бактерии размножаются медленно), второй связан с поступлением легкодоступных органических веществ в результате отмирания фито- и зоопланктона, а также

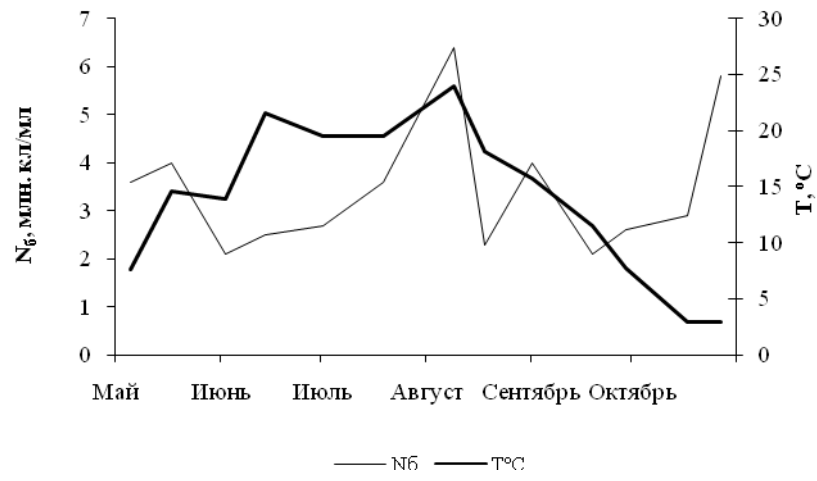
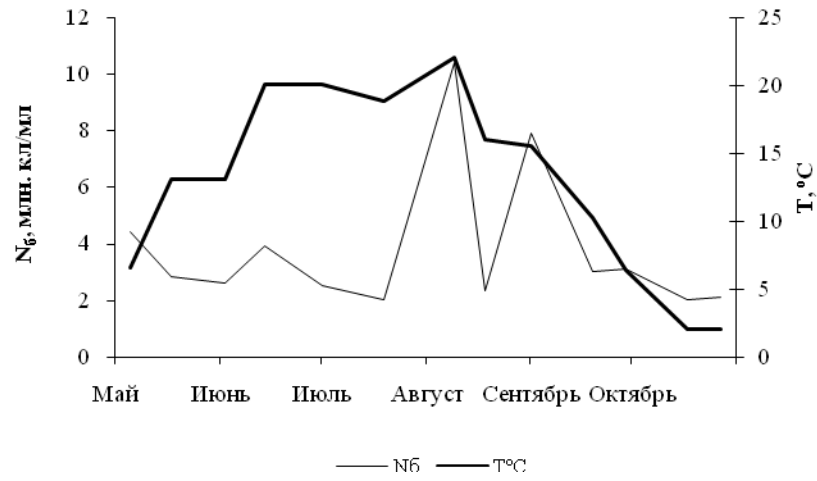
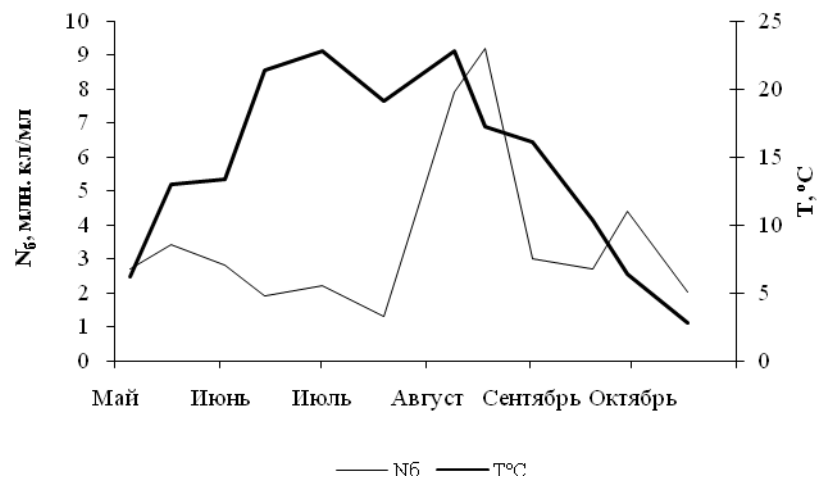


более частым ветровым перемешиванием и осенними паводками. Летний минимум определяется равновесием процессов размножения, отмирания и потребления бактерий протозойным и метазойным зоопланктоном. В.И. Романенко также отмечает, что при большом осреднении результатов выявляются лишь основные закономерности и теряются индивидуальные особенности каждого года.

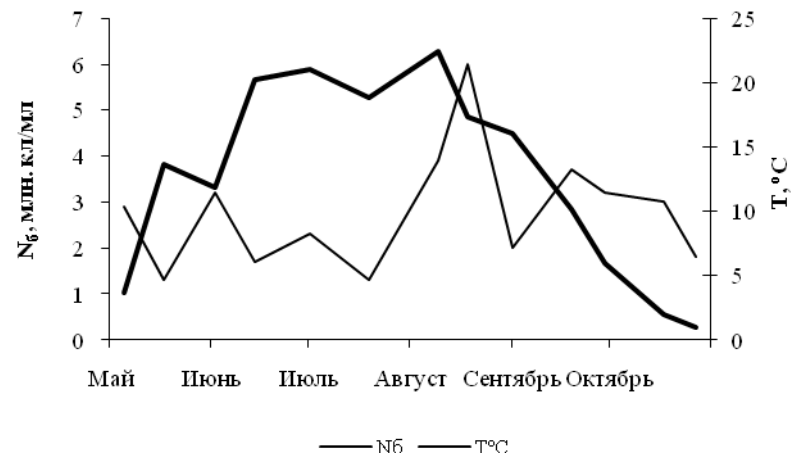
Результаты определения общего количества бактериопланктона в течение вегетационного сезона показали, что сезонная динамика этого показателя в разные годы и на разных станциях Рыбинского водохранилища различалась (рис. 3.17). Наряду с указанными максимумами концентрации бактериопланктона на глубоководных участках Волжского и Главного плесов высокая численность и биомасса бактерий часто регистрировалась в августе – сентябре и реже в октябре. Причем летние максимумы развития бактериопланктона либо следовали за периодами высокого содержания в воде хлорофилла «а», либо совпадали с его максимумами (рис. 3.18). По-видимому, летние пики являются следствием поступления РОВ, выделяемого фитопланктоном прижизненно, а также после отмирания.



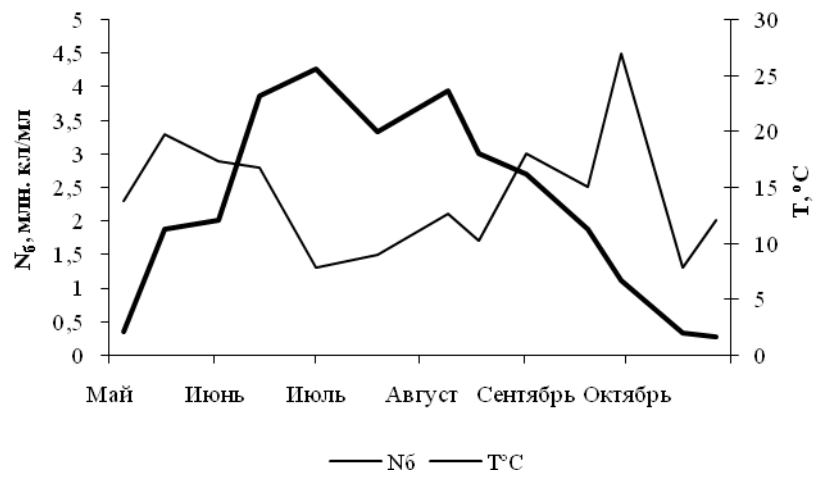
**Рис. 3.16.** Колебания общей численности ( $N, 10^6 \text{ кл/мл}$ ), среднего объема клетки ( $V, \text{мкм}^3$ ) и биомассы бактериопланктона ( $B, \text{мг/м}^3$ ) в ледоставный период 1988 г. на станциях Мо-лога (а) и Брейтово (б) в Рыбинском водохранилище.

**а****б****в**

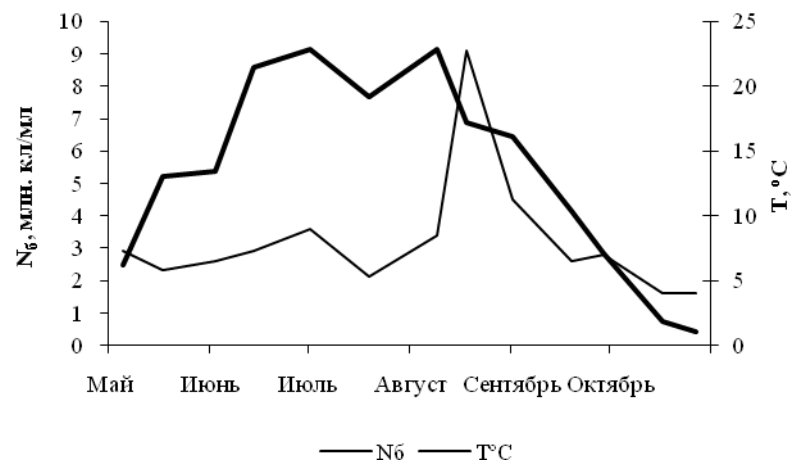
г



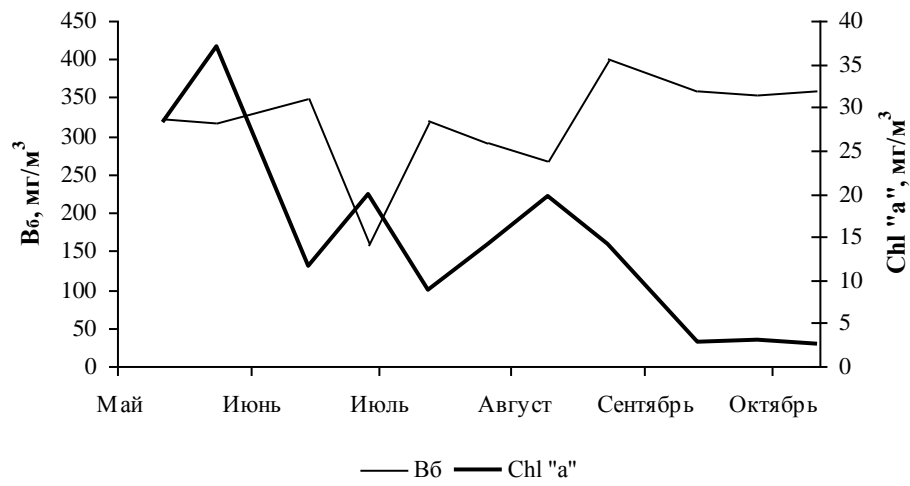
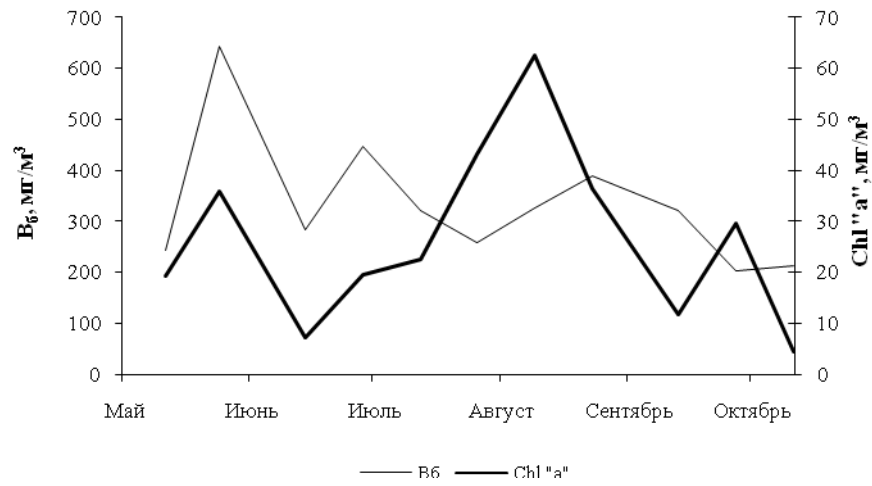
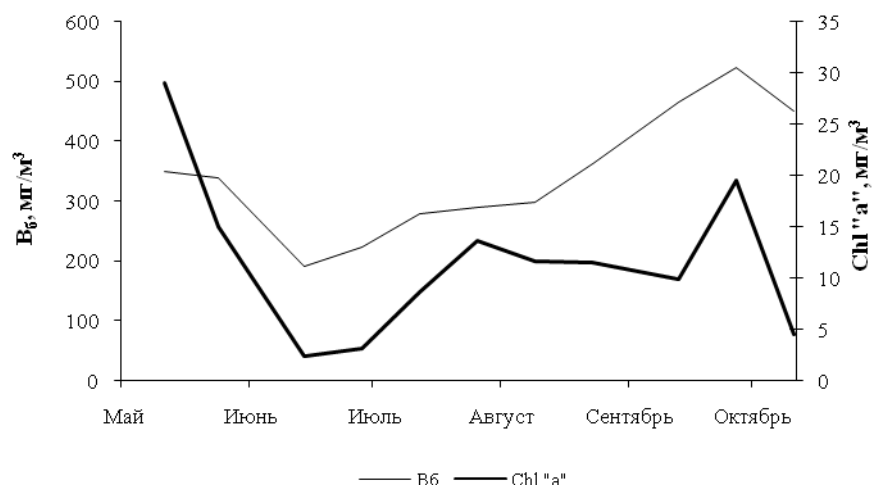
д



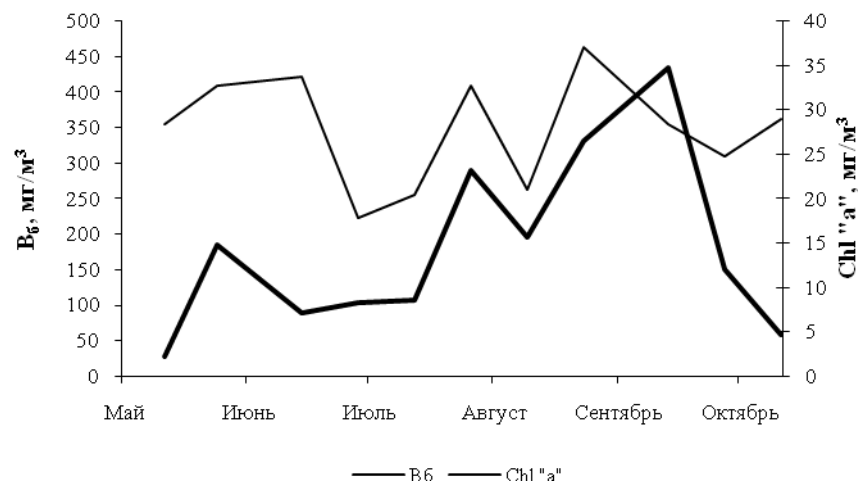
е



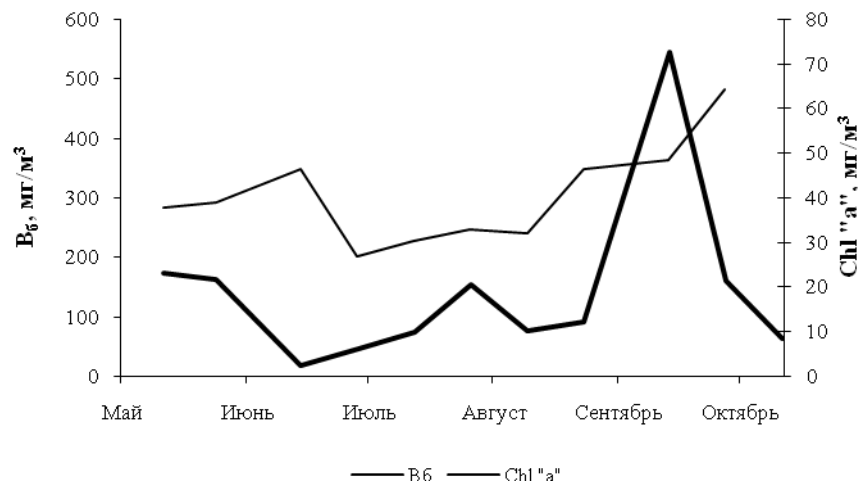
**Рис. 3.17.** Сезонная динамика общей численности бактериопланктона ( $N_6$ ) и температуры воды ( $T, ^\circ\text{C}$ ) на стандартных станциях Коприно (а), Молога (б), Наволок (г), Измайлово (в), Средний Двор (д) и Брейтово (е) в Рыбинском водохранилище в 1988 г.

**а****б****в**

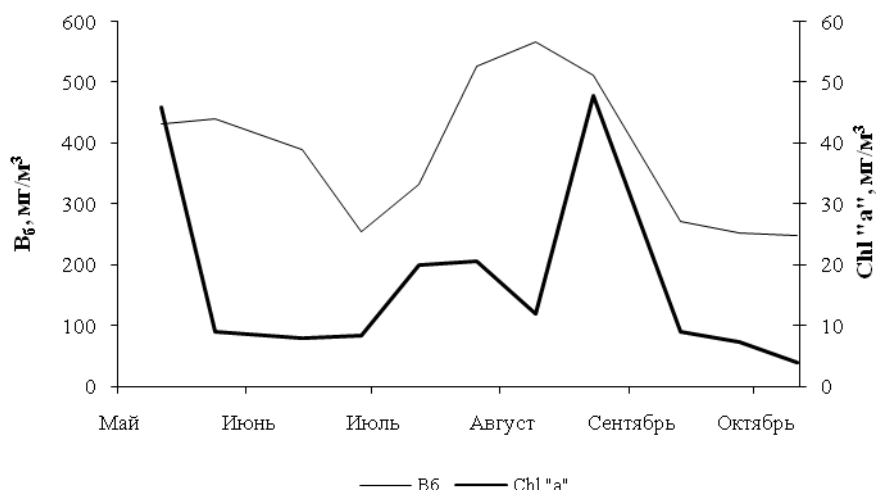
г



д



е



**Рис. 3.18.** Сезонная динамика биомассы бактериопланктона ( $B_6$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) и содержания в воде хлорофилла (Chl «а»,  $\text{мг/м}^3$ ) на стандартных станциях Коприно (а), Молога (б), Наволок (в), Измайлово (г), Средний двор (д) и Брейтово (е) в Рыбинском водохранилище в 1988 г.

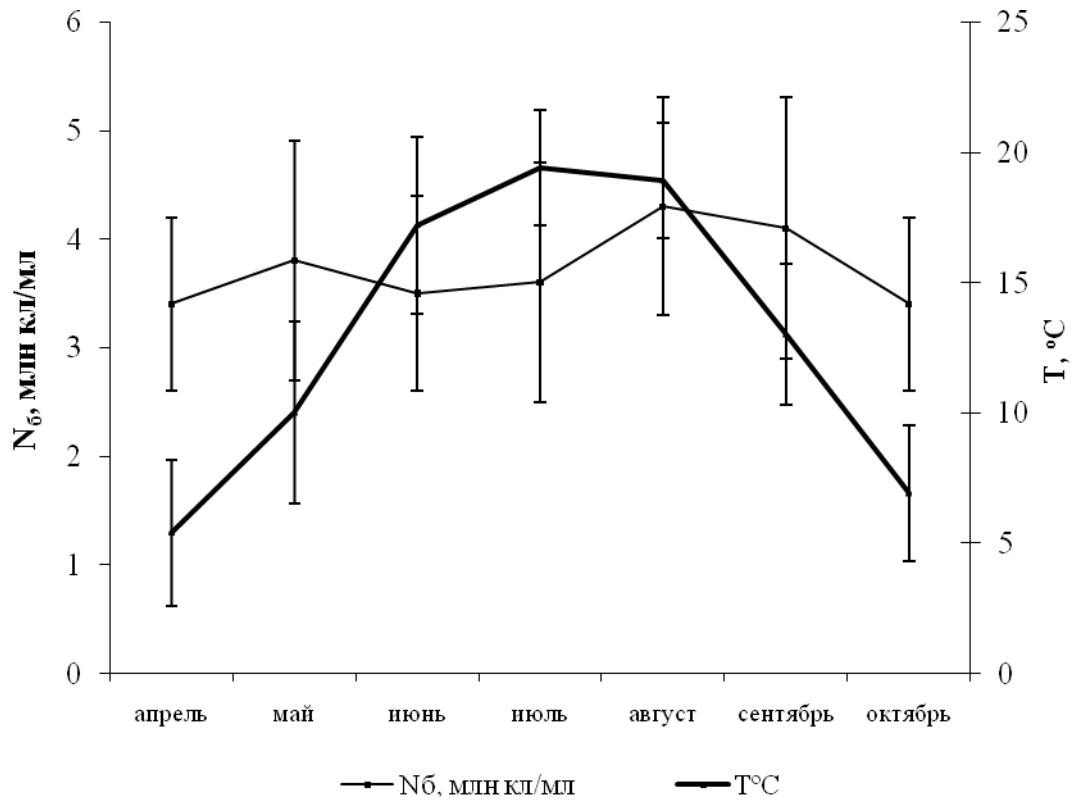
В Куйбышевском водохранилище увеличение численности бактериопланктона наблюдалось в июле, чаще в августе, а иногда в начале сентября (Куйбышевское водохранилище..., 1983). Как и в волжских водохранилищах, в озерах максимальный уровень развития гетеротрофных бактерий наблюдается в летний период (Драбкова, 1981; Михеева, 1998; Капустина, Каурова, 2002; Павельева, 2004; Уманская, 2004; Børshiem et al., 1988; Vadstein et al., 1988).

В некоторые годы (1975, 1979, 1981, 1980, 1982), в глубоководной зоне Рыбинского водохранилища регистрировался осенний пик концентрации бактериопланктона при температуре воды 2.2-8.0°C. Следует отметить, что в эти годы поздней осенью преобладала солнечная погода, благоприятствующая развитию фитопланктона (Минеева, 2004).

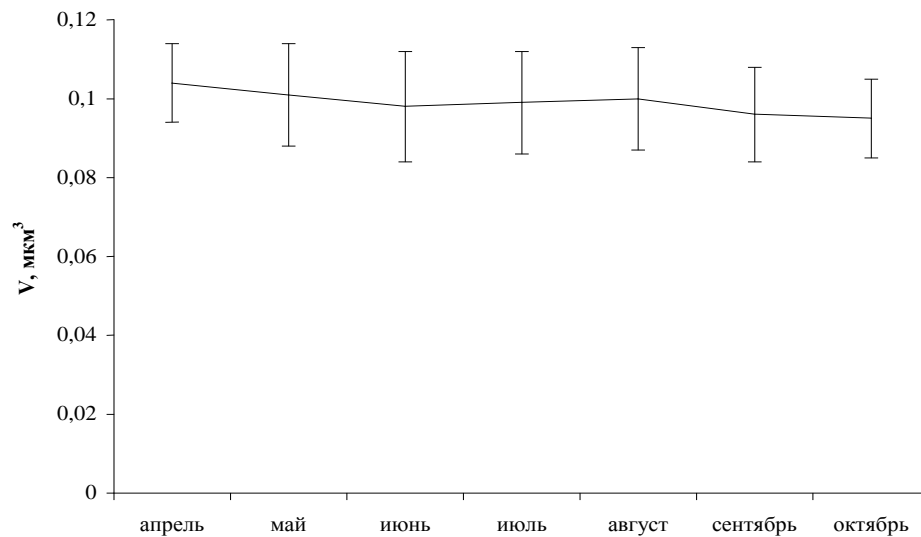
Сезонные изменения биомассы гетеротрофных бактерий в 1988 г. в Главном плесе Рыбинского водохранилища коррелировали с содержанием в воде хлорофилла «а» ( $R^2 = 0.12-0.30$ ,  $p = 0.05$ ). В Волжском плесе связь между этими параметрами была слабой ( $R^2 = 0.06-0.10$ ,  $p = 0.05$ ). В целом за вегетационный период на исследованных участках водохранилища наблюдалось слабая положительная связь между численностью и биомассой бактерий и температурой поверхностного слоя воды.

Осреднение данных, полученных на шести стандартных станциях водохранилища в 1988-1995 гг. выявило два основных максимума численности и биомассы бактериопланктона: в мае и августе – сентябре (рис. 3.19-3.21). Однако минимальные и максимальные значения отличались только в 1.2-1.3 раза. Коэффициент корреляции между биомассой бактериопланктона и температурой воды на поверхности составил 0.39 ( $p < 0.05$ ), между биомассой бактериопланктона и содержанием в воде хлорофилла «а» 0.62 ( $p < 0.05$ ).

Таким образом, сезонный ход бактериопланктона в водохранилищах Верхней Волги, как правило, характеризуется ранневесенним (период таяния снега и льда), весенним, летними, а в отдельные годы еще и осенним подъемами, межгодовые различия выражаются во времени наступления пиков, их продолжительности, а также в абсолютных величинах количества бактерий.

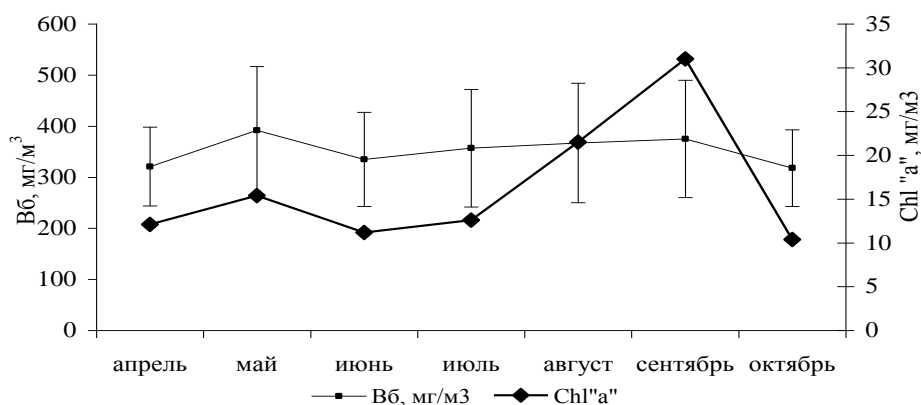


**Рис. 3.19.** Сезонная динамика численности ( $N_6$ , млн. кл/мл) и температуры ( $T$ , °C) в Рыбинском водохранилище в 1988-1995 гг. (среднее для шести стандартных станций).



**Рис. 3.20.** Сезонная динамика среднего объема бактериальной клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>) в Рыбинском водохранилище в 1988-1995 гг. (среднее для шести станций).





**Рис. 3.21.** Сезонная динамика бактериальной биомассы ( $V_b$ , мг/м<sup>3</sup>) и концентрации хлорофилла (Chl «a») в водной толще Рыбинского водохранилища в 1988-1995 гг. (в среднем для шести стандартных станций).

### 3.5. Многолетние изменения бактериопланктона

#### Многолетние изменения численности и биомассы бактериопланктона на стандартных станциях Рыбинского водохранилища

Сотрудниками лаборатории микробиологии ИБВВ РАН с 1954 г. ежегодно на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища с мая по октябрь производятся определения общей численности бактериопланктона. Анализ данных, полученных за первые 15 лет, отметил тенденцию к увеличению количества бактерий в водохранилище (Рыбинское водохранилище..., 1972). В.И. Романенко (Романенко, 1985), обобщая результаты многолетних наблюдений за численностью бактерий и интенсивностью биологических процессов, отметил, что в водохранилище численность бактериопланктона изменяется год от года в 4-5 раз. Резкие отклонения наблюдаются примерно раз в 10 лет, но при осреднении результатов за 5 лет обнаруживается явная тенденция к возрастанию количества бактерий (Романенко, 1985). В годы с высоким уровнем воды наблюдалась большая численность бактерий, что отражает влияние абиотических факторов. Кроме того, была отмечена тенденция в параллельном изменении между 11-летними циклами солнечной активности и количеством бактерий в водохранилище. По данным 1964-1981 гг. не было обнаружено четкой зависимости между многолетними изменениями численности бактерий, биомассой фитопланктона и интенсивностью фотосинтеза планктона. Между этими параметрами проявлялась лишь общая тенденция к положительной связи, т.е. число лет с по-

ложительной связью превышало число лет с отрицательной связью. В.И. Романенко (Романенко, 1985) сделал вывод, что в основе сезонных и многолетних флуктуаций и изменений численности организмов и интенсивности биологических процессов лежат явления высшего порядка, такие как солнечная радиация, солнечная активность, погода, а, возможно, и геомагнитная пульсация, которые определяют и температурный режим, и водность года.

Последующие исследования долгопериодных изменений планктонного сообщества Рыбинского водохранилища во взаимосвязи с 11-летними циклическими колебаниями климата подтвердили наличие близких к 11-летним вариаций, обусловленных экстремумами численности бактерий, биомасс фито- и зоопланктона (Смирнов и др., 1993). Эти авторы показали наличие преобладающих зависимостей численности и биомассы бактериопланктона водохранилища от солнечной активности и параметров общей циркуляции атмосферы, тогда как для биомасс фито- и зоопланктона ведущую роль в 11-летнем ритме колебаний играют локальные абиотические факторы, такие как атмосферные осадки на водосборе и годовой баланс водохранилища.

К материалам по динамике общей численности бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в 1954-1981 гг., приводимым в книге В.И. Романенко (Романенко, 1985), мы добавили данные за 1982-1995 гг. (табл. 3.16). Необходимо отметить, что с 1988 г. определение общего количества бактерий проводили эпифлуоресцентным методом, поэтому результаты, полученные до 1988 г. методом Разумова (Разумов, 1932), умножали на пересчетный коэффициент 1.5. Анализ этих материалов свидетельствует, что в водной толще Рыбинского водохранилища продолжается увеличение количества бактерий. Многолетние исследования водохранилища проводятся на двух стандартных станциях, расположенных в Волжском плёсе, куда поступают водные массы из р. Волга, и четырех станциях в Главном плёсе. Поскольку район отбора проб в Волжском плесе как «район промежуточного эстуария Волги» существенно отличается от остальной акватории водохранилища по биотическим и абиотическим параметрам (Романенко, 1985), то анализ многолетних изменений структурно-функциональных показателей бактериопланктона проводили отдельно для Волжского и Главного плесов (табл. 3.16). В Рыбинском водохранилище за период с 1965 по 1995 гг. численность бактериопланктона в течение вегетационного сезона, в среднем для столба воды, изменялась на стандартных станциях в пределах  $(0.45-14.40) \times 10^6$  кл/мл. Коэффициент вариации, составивший 46.0%, был значительно ниже такового (97.3%) для межгодовой изменчивости хлорофилла в Рыбинском водохранилище (Минеева, 2004). Средние за вегетационные сезоны разных лет величины численности бактерио-

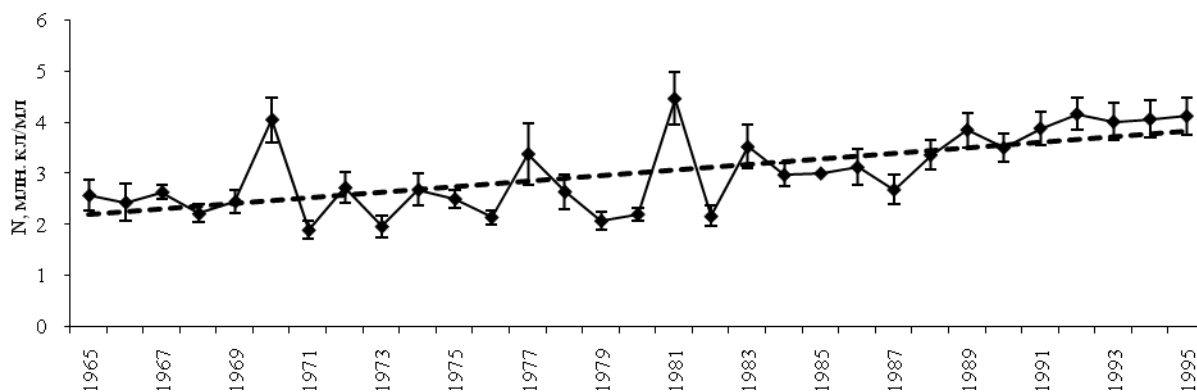
**Таблица 3.16.** Многолетние изменения температуры воды (Т), прозрачности воды (Пр) общей численности бактериопланктона ( $N_B$ ,  $10^6$  кл/мл) на стандартных станциях в Рыбинском водохранилище (средние значения для всего столба воды от поверхности до дна)

Год	Главный плес			Волжский плес		
	Т, °С	Пр, м	$N_B$	Т, °С	Пр, м	$N_B$
1965	12.4±1.7	160±8	2.40±0.36	13.3±1.5	121±7	2.75±0.24
1966	13.7±2.1	142±5	2.13±0.32	14.8±2.0	118±7	2.73±0.42
1967	14.3±1.5	161±4	2.48±0.16	15.2±1.3	119±7	2.78±0.10
1968	14.2±1.8	129±9	2.07±0.23	14.7±1.7	120±7	2.35±0.12
1969	12.6±1.7	162±12	2.34±0.24	13.3±1.5	116±7	2.56±0.23
1970	13.3±1.5	149±4	3.63±0.41	14.3±1.4	114±9	4.47±0.48
1971	12.3±1.7	168±6	1.84±0.17	13.8±1.5	149±6	1.94±0.19
1972	15.4±2.2	176±3	2.52±0.20	15.7±2.0	129±6	2.92±0.38
1973	13.7±2.0	151±6	1.58±0.20	14.0±1.9	122±10	2.34±0.22
1974	14.2±1.8	161±8	2.54±0.25	14.0±1.7	128±10	2.81±0.38
1975	13.0±1.6	142±4	2.56±0.23	13.6±1.5	125±7	2.43±0.12
1976	12.6±1.7	129±3	1.90±0.13	13.1±1.6	108±7	2.38±0.15
1977	13.3±2.2	115±5	3.02±0.48	14.2±1.8	105±7	3.74±0.71
1978	11.8±1.6	112±5	2.51±0.29	12.3±1.5	110±7	2.78±0.39
1979	13.1±1.7	110±3	2.00±0.19	14.4±1.4	109±6	2.14±0.15
1980	12.8±1.8	128±1	2.20±0.12	13.4±1.7	110±5	2.21±0.14
1981	14.6±1.9	133±3	4.46±0.47	15.3±1.7	120±7	4.46±0.55
1982	13.1±1.6	121±2	2.15±0.23	13.7±1.5	114±6	2.18±0.18
1983	13.7±1.6	121±4	3.51±0.41	13.4±1.7	128±8	3.53±0.44
1984	13.9±1.7	118±2	3.04±0.24	14.6±1.5	137±7	2.90±0.20
1985	14.0±1.6	127±3	-	14.3±1.5	124±7	-
1986	12.5±1.7	122±7	3.47±0.44	13.4±1.6	112±9	2.76±0.28
1987	13.4±1.4	136±3	2.45±0.20	13.6±1.4	132±7	2.90±0.37
1988	15.8±1.8	124±4	3.48±0.24	16.2±1.6	118±8	3.24±0.32
1989	15.8±1.8	137±1	3.49±0.27	16.4±1.6	135±7	4.21±0.40
1990	13.1±1.8	124±2	3.28±0.25	14.4±1.6	114±6	3.71±0.32
1991	13.7±1.6	123±2	3.54±0.25	14.2±1.6	120±7	4.22±0.40
1992	14.1±1.7	118±3	3.77±0.25	14.3±1.5	120±7	4.55±0.40
1993	12.4±1.6	119±2	3.88±0.20	13.4±1.5	122±4	4.14±0.51
1994	13.6±1.4	111±2	4.00±0.31	13.9±1.3	106±4	4.12±0.40
1995	16.0±1.8	97±2	4.02±0.34	15.7±1.5	108±4	4.22±0.40

планктона различаются в Главном плесе в 2.8 раз, в Волжском плесе 2.3 раз, в целом в водохранилище в 2.4 раза и обнаруживают устойчивую тенденцию к увеличению (рис. 3.22). В Рыбинском водохранилище, особенно в Главном плесе, в период 1958-1995 гг. также прослеживается достоверное увеличение средних за сезон концентраций хлорофилла (Пырина, 2000а, 2000б, 2001). Анализ многолетних изменений содержания хлорофилла и численности бактериопланктона выявил высокую положительную корреляцию между этими параметрами в Главном плесе ( $r = 0.63$ ,  $p < 0.05$ ), занимающем 70% площади водохранилища, и слабую связь в Волжском плесе ( $r = 0.16$ ,  $p < 0.05$ ). Кроме того, установлена линейная связь между первичной продукцией фитопланктона в единице объема воды и количеством бактерий как в Главном ( $r = 0.43$ ,  $p < 0.05$ ), так и в Волжском ( $r = 0.27$ ,  $p < 0.05$ ) плесах. При анализе материала, полученного для Главного плеса, оказалось, что точка, соответствующая 1973 г., резко выделяется из общего ряда данных. Если исключить 1973 г. из этого ряда данных, коэффициент корреляции между первичной продукцией фитопланктона и количеством бактерий в Главном плесе составит 0.60. Таким образом, одной из возможных причин возрастания концентрации бактериопланктона в Рыбинском водохранилище является увеличение количества фитопланктона, являющегося основным источником питательных веществ для гетеротрофных бактерий.

Результаты корреляционного анализа, выполненного для средних за 1965-1995 гг. величин, демонстрируют слабую прямую связь между численностью бактерий и температурой воды ( $r = 0.36-0.37$ ,  $p < 0.05$ ) и слабую обратную связь между численностью бактерий и прозрачностью воды по диску Секки ( $r = 0.13-0.48$ ,  $p < 0.05$ ). В Рыбинском водохранилище, начиная с 1976 г. наблюдается постоянное повышение средней за вегетационный период температуры воды, обусловленное, по-видимому, глобальным потеплением (Литвинов, Рощупко, 2002). По-видимому, это является одной из причин увеличения в водохранилище численности планктонных гетеротрофных бактерий.

О зависимости уровня количественного развития бактерий от развития фитопланктона свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции между биомассой бактериопланктона (табл. 3.17) и содержанием в воде хлорофилла «а», биомассой бактериопланктона и первичной продукцией планктона, которые при анализе данных за 1988-1995 гг. составили в Главном плесе 0.96 и 0.75, в Волжском плесе – 0.80 и 0.58, соответственно.



**Рис. 3.22.** Многолетние изменения общей численности бактериопланктона ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) в Рыбинском водохранилище (пунктиром обозначена линия тренда).

**Таблица 3.16.** Многолетние изменения среднего объема клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) и биомассы бактериопланктона ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) на стандартных станциях Рыбинского водохранилища (средние значения для всего столба воды от поверхности до дна)

Год	Главный плес		Волжский плес	
	$V$	$B$	$V$	$B$
1988	$0.099 \pm 0.004$	$346.4 \pm 32.4$	$0.103 \pm 0.004$	$649.6 \pm 28.7$
1989	$0.088 \pm 0.003$	$305.4 \pm 28.1$	$0.095 \pm 0.003$	$396.4 \pm 40.0$
1990	$0.096 \pm 0.004$	$310.9 \pm 22.7$	$0.104 \pm 0.004$	$379.6 \pm 27.7$
1991	$0.098 \pm 0.003$	$342.9 \pm 18.9$	$0.100 \pm 0.002$	$422.3 \pm 38.7$
1992	$0.101 \pm 0.004$	$371.8 \pm 22.4$	$0.107 \pm 0.004$	$481.2 \pm 41.4$
1993	$0.091 \pm 0.003$	$352.7 \pm 20.8$	$0.100 \pm 0.003$	$403.8 \pm 48.8$
1994	$0.099 \pm 0.003$	$394.9 \pm 32.8$	$0.104 \pm 0.003$	$427.7 \pm 43.8$
1995	$0.099 \pm 0.005$	$392.9 \pm 27.8$	$0.104 \pm 0.003$	$437.2 \pm 47.0$

#### Многолетние изменения численности и биомассы бактериопланктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги

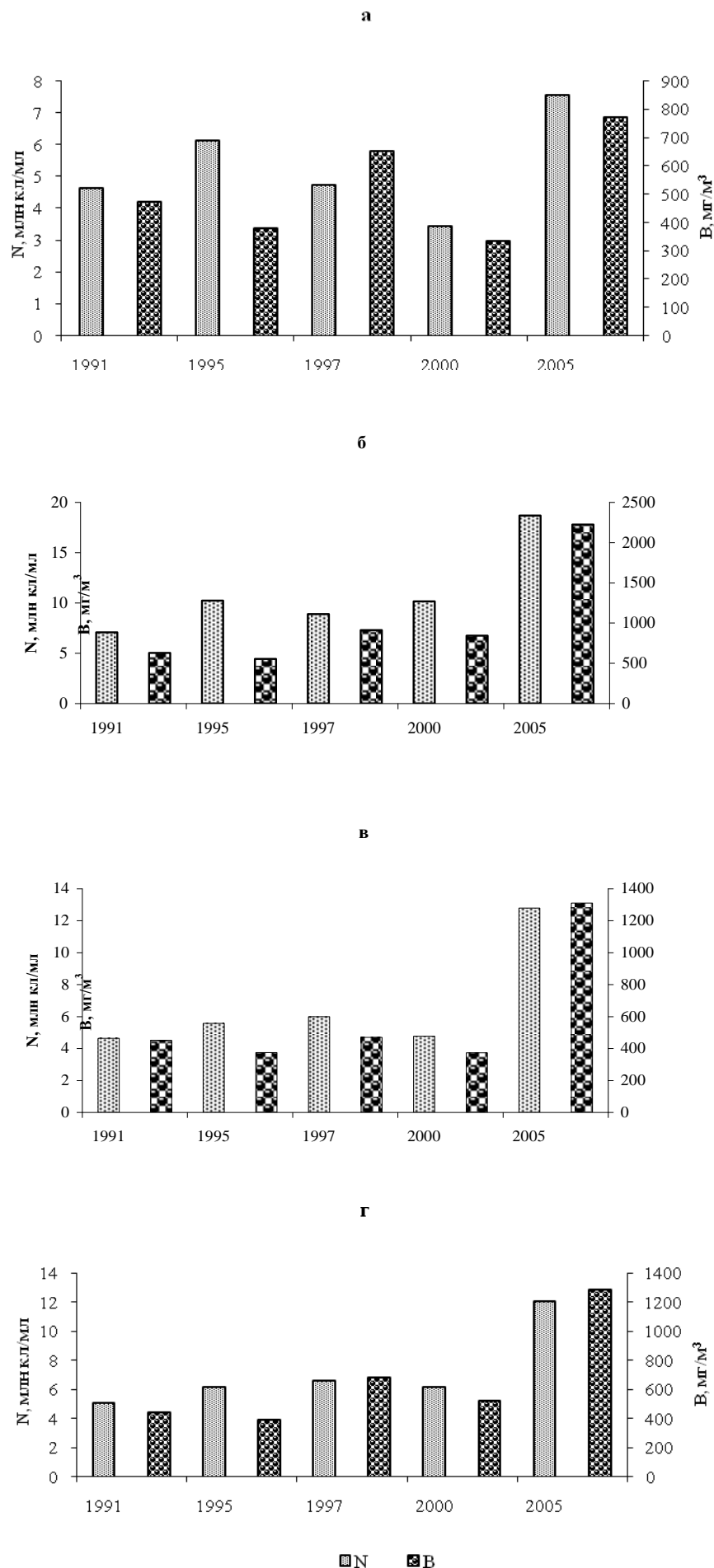
При анализе многолетних изменений концентрации бактериопланктона в Ивановском и Угличском водохранилищах использовались данные, полученные в августе при наибольшей температуре воды и максимальном развитии бактерий. При отсутствии сезонных наблюдений именно летний сезон, особенно в крупных гетерогенных экосистемах, дает наиболее репрезентативную информацию о трофическом состоянии водоема. Общая численность бактериопланктона в Ивановском водохранилище в 1970-1980 гг. (определение численности проводилось методом Разумова) составляла  $(2.2-3.7) \times 10^6$  кл/мл (Куд-

рявцев, 1973; Столбунов, Столбунова, 1980; Столбунов, 1981; Лаптева, Косолапов, 1990). В 1991-2000 гг. количество бактерий увеличилось и в среднем для водохранилища находилось в пределах  $(5.0-6.5) \times 10^6$  кл/мл (рис. 3.23). Межгодовые колебания размеров бактерий были более значительными по сравнению с колебаниями их численности. В Волжском и Шошинском плесах Иваньковского водохранилища минимальные и максимальные значения среднего объема бактериальной клетки отличались в 2 раза, в Иваньковском плесе – в 1.4 раза. В Иваньковском водохранилище прослеживалась тенденция к увеличению биомассы бактериопланктона от 391-439 мг/м<sup>3</sup> в 1991-1995 гг. до 517-678 мг/м<sup>3</sup> в 1997-2000 гг. В 2005 г. на всей акватории водохранилища зарегистрировано резкое возрастание численности и биомассы бактериопланктона (рис. 3.23). Межгодовая вариабельность численности и биомассы планктонных микроорганизмов в 1991-2005 гг. составила в Волжском плесе 30% и 35%, соответственно, в Шошинском – 41% и 66%, в Иваньковском – 51% и 67%. Таким образом, межгодовые колебания концентрации бактерий более значительны в Шошинском и Иваньковском плесах водохранилища.

По данным Н.М. Минеевой (Минеева, 2004; Минеева и др., 2007) в 2005 г. по сравнению с 1991-2000 гг. в Иваньковском водохранилище наблюдались более низкие концентрации хлорофилла, характерные для мезотрофно-эвтрофных водоемов (Бульон, 1994). В то же время в августе 2005 г. были зарегистрированы, особенно в Шошинском плесе, высокие концентрации планктонных гетеротрофных бактерий, характеризующие этот водоем как эвтрофный (Копылов, Косолапов, 2007). Отношение первичной продукции планктона к деструкции органического вещества, в расчете на всю водную толщу, было значительно ниже 1, что указывает на гетеротрофную направленность функционирования планктонного сообщества в этот период (Минеева и др., 2007). По-видимому, в данной ситуации в функционировании бактериопланктона водохранилища важную роль играли другие источники органических веществ (аллохтонные, перифитон, высшая водная растительность и др.). Следует также учитывать, что повышение трофического статуса Иваньковского водохранилища происходит в основном по «макрофитному» пути (Пырина, Ляшенко, 2006).

В Угличском водохранилище, где концентрация хлорофилла была относительно низкой и варьировала в узких пределах (Минеева и др., 2001; Минеева, 2004), средняя для водохранилища численность бактериопланктона обычно находилась в пределах  $(3.5-4.5) \times 10^6$  кл/мл. Однако в отдельные годы (1996 и 2005) наблюдалось существенное возрастание концентрации бактериопланктона (рис. 3.24). В водохранилище обнаружены существенные межгодовые колебания среднего объема клеток бактерий: от 0.079 до 0.205

мкм<sup>3</sup>. Вследствие этого в 1997 г. при относительно низкой величине численности наблюдалась

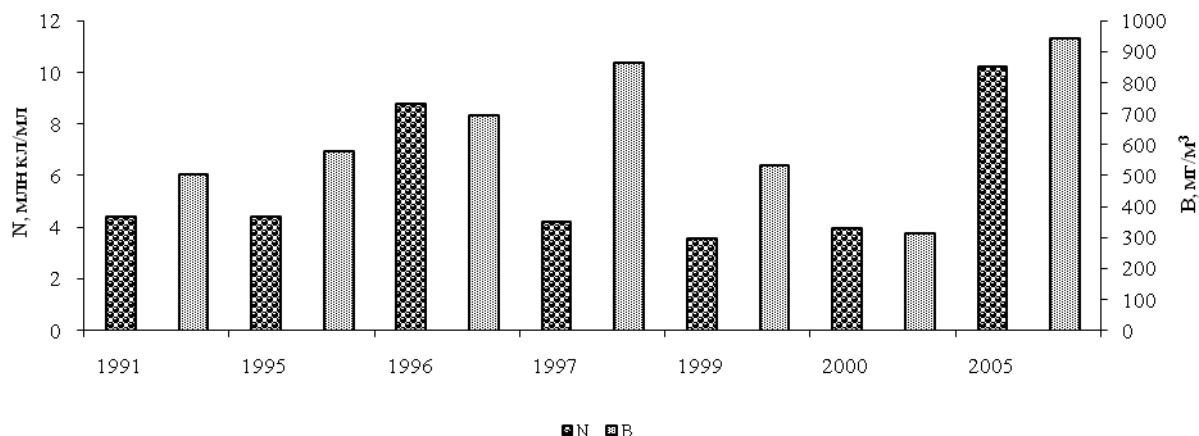


**Рис. 3.23.** Многолетние изменения численности (N,  $10^6$  кл/мл) и биомассы (B, мг/м<sup>3</sup>) бактериопланктона в Ивановском водохранилище в августе (а – Волжский плес, б – Шошинский плес, в – Иваньковский плес и г – все водохранилище).

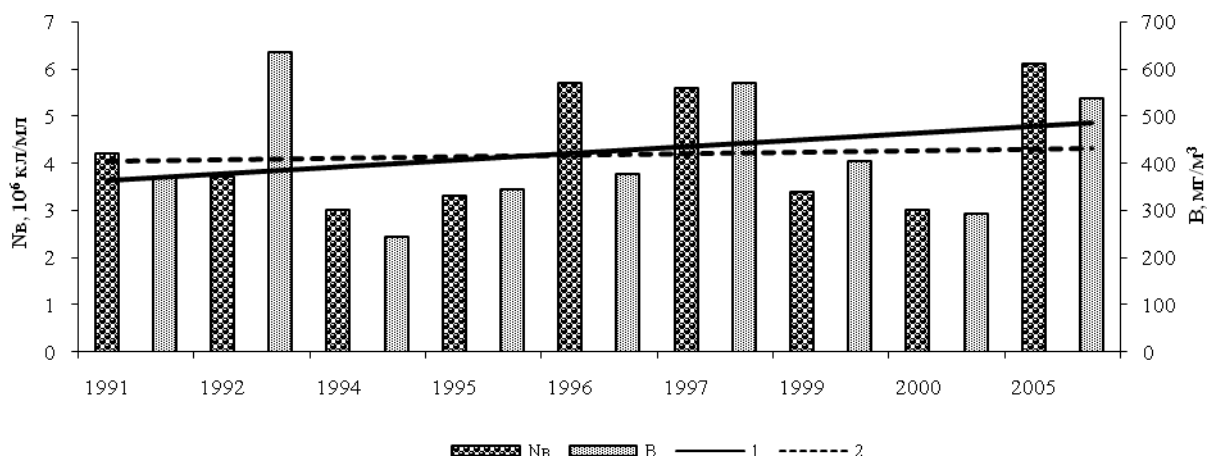


очень высокая величина биомассы бактериопланктона. Высокий уровень развития гетеротрофных бактерий в Угличском водохранилище определяется, вероятно, значительным поступлением аллохтонных органических веществ. Это подтверждается данными о превышении в водохранилище предельно-допустимых концентраций органического вещества по БПК<sub>5</sub> (Доклад..., 1997; 1999). Следует отметить, что максимальное количество сапрофитных бактерий в воде водохранилища регистрировалось в годы с наибольшей общей численностью бактериопланктона. В целом межгодовые колебания концентрации бактериопланктона в Угличском водохранилище не носят направленного характера. В первой половине 1990-х годов численность и биомасса бактерий увеличивались, во второй половине, напротив, наблюдалось значительное снижение их биомассы при относительно постоянной численности. В 2005 г. оба показателя резко возросли (рис. 3.24).

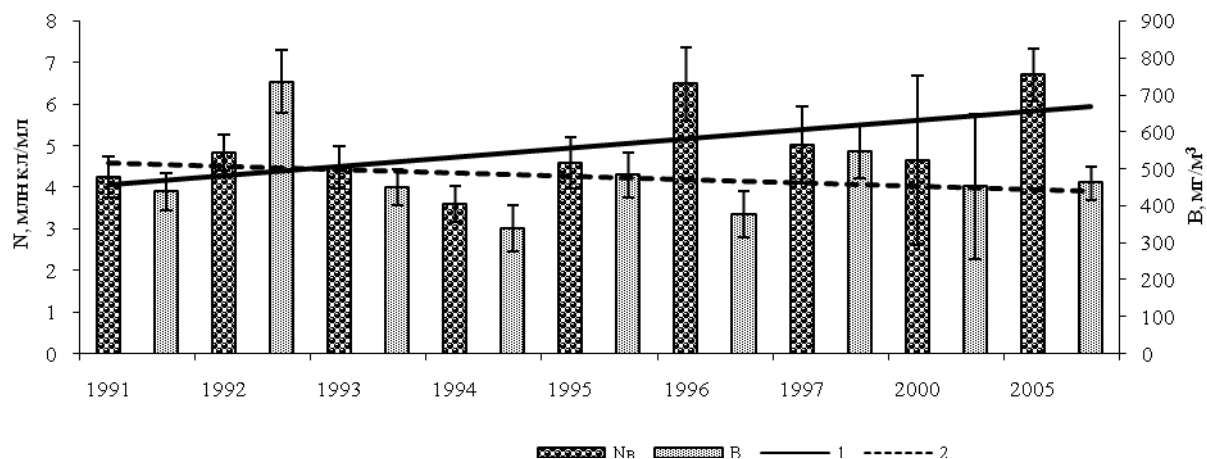
На русловом участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища средние за июнь и август величины численности бактерий различались между годами в 2 раза (от  $3.0 \times 10^6$  до  $6.1 \times 10^6$  кл/мл) и обнаруживали слабую тенденцию к увеличению (рис. 3.25). Средний объем бактериальной клетки изменялся от 0.082 до 0.170 мкм<sup>3</sup>. В этом участке, также как в Угличском водохранилище, в периоды наиболее высоких значений численности бактерий ( $(5.7-6.1) \times 10^6$  кл/мл) величины среднего объема клеток были низкими (0.082-0.087 мкм<sup>3</sup>). Поэтому характер изменений биомассы бактериопланктона отличался от такового численности, и тенденция к увеличению биомассы не прослеживалась.



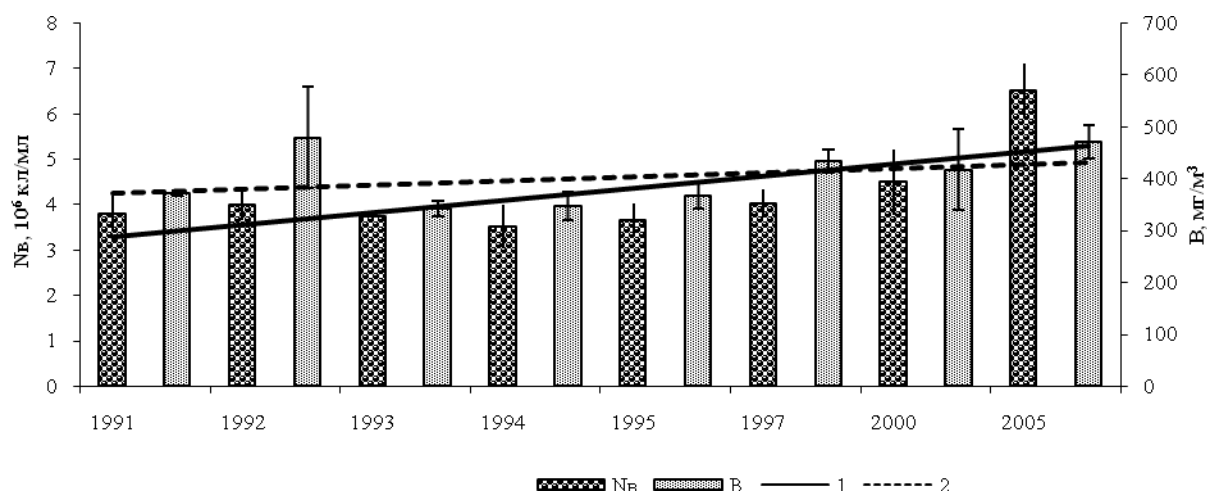
**Рис. 3.24.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы ( $B$ , мг/м³) бактериопланктона Угличского водохранилища (средние величины для августа).



**Рис. 3.25.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы бактериопланктона ( $B$ , мг/м³) в речной части Рыбинского водохранилища (от г. Углич до пос. Глебово) в летний период (1 – линия тренда численности, 2 – линия тренда биомассы).



**Рис. 3.26.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы ( $B$ ,  $\text{mg/m}^3$ ) бактериопланктона в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в летний период (1 – линия тренда численности, 2 – линия тренда биомассы).



**Рис. 3.27.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы ( $B$ ,  $\text{mg/m}^3$ ) в Главном плесе Рыбинского водохранилища в летний период (1 – линия тренда численности, 2 – линия тренда биомассы).

Анализ данных по многолетней динамике численности бактериопланктона в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, усредненных для 11 станций, выявил тенденцию к увеличению численности бактерий (рис. 3.26). При колебаниях этого показателя в течение исследованного периода от  $3.59 \times 10^6$  до  $6.71 \times 10^6$  кл/мл ( $C_V = 20\%$ ), средний объем бактериальных клеток изменялся от 0.054 до 0.154 мкм<sup>3</sup> ( $C_V = 28\%$ ). При высоких значениях численности бактериопланктона  $((6.48-6.71) \times 10^6$  кл/мл) бактериальные клетки имели меньшие размеры (0.054-0.070 мкм<sup>3</sup>). В итоге, многолетняя динамика средних за летний период величин биомассы проявляла тенденцию к снижению (рис. 3.26).

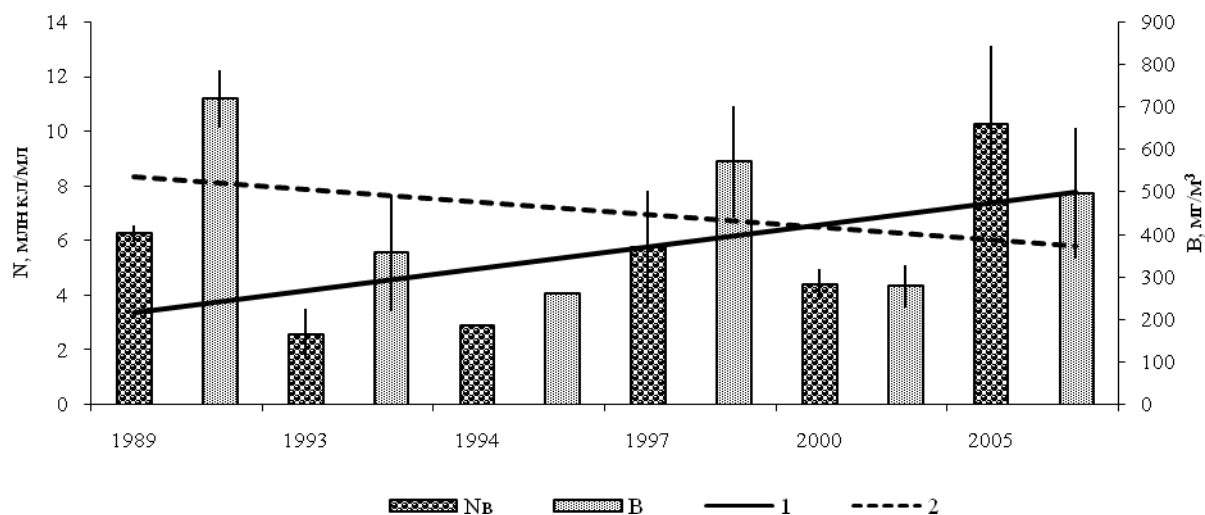
В Главном плесе Рыбинского водохранилища четко прослеживалось увеличение численности бактериопланктона с 1991 по 2005 гг. (рис. 3.27). На рисунке приведены данные, средние для 10 станций. Минимальная и максимальная величины отличались в 1.8 раз. В этом районе водохранилища вариабельность среднего объема бактериальных клеток была менее значительной ( $C_V = 13\%$ ). В рассматриваемый период увеличение средних за летний период величин биомассы бактерий выражено менее четко, чем увеличение численности (рис. 3.27).

Шекснинский плес Рыбинского водохранилища находится в зоне мощного антропогенного влияния г. Череповца. В конце 80-х годов прошлого века это отрицательное влияние распространялось на 30-50 км от источника загрязнения. Содержание сапрофитных бактерий в этом участке на 1-2 порядка превышало таковое в относительно незагрязненных водах водохранилища, что свидетельствовало о поступлении в водоем громадного количества органических соединений бытового и промышленного происхождения (Романенко и др., 1990). Средние для летнего периода значения общей численности и биомассы бактериопланктона в глубоководной части Шекснинского плеса составили  $6.28 \times 10^6$  кл/мл и 719 мг/м<sup>3</sup>, соответственно (рис. 3.28). В 1990-1994 гг. в результате спада промышленного производства, снижения интенсивности судоходства и проведенных природоохранных мероприятий объем неочищенных промышленно-бытовых сточных вод, поступающих в водохранилище, уменьшился, что привело к заметному снижению концентрации бактериопланктона в плесе (рис. 3.28). С 1995 г. вновь регистрируется повышение численности гетеротрофных бактерий. Параллельно с этим наблюдается постепенное уменьшение размеров бактерий, средний объем которых в 1989-1993 гг. составил 0.115-0.140 мкм<sup>3</sup>, в 1994-1997 гг. – 0.090-0.100 мкм<sup>3</sup>, а в 2000-2005 гг. – 0.058-0.074 мкм<sup>3</sup>. В результате в Шекснинском плесе водохранилища наблюдается снижения биомассы планктонных гетеротрофных бактерий. Таким образом, по нашим данным в эвтрофном Шекснинском плесе наблюдаются резкие подъемы и спады биомассы бактериопланктона, которые, наряду с природными факторами, определяются мощностью антропогенного воздействия со стороны Череповецкого промышленного комплекса.

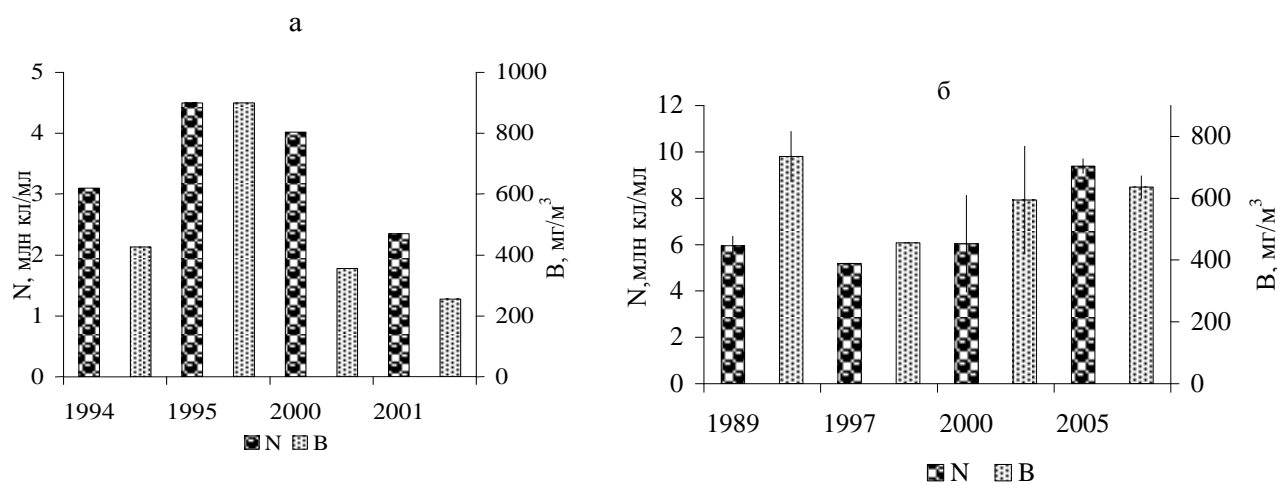
Мы не имеем достаточного количества данных для оценки направленности многолетних изменений численности и биомассы бактериопланктона в Моложском плесе Рыбинского водохранилища (рис. 3.29). Тем не менее, можно отметить, что с середины 1990-х годов до 2005 г. наблюдалось снижение численности и биомассы бактериопланктона в июне и, напротив, возрастание этих показателей в августе. Поэтому, что в среднем для летнего периода концентрация бактериопланктона в Моложском плесе остается относительно постоянной.

Речной участок Горьковского водохранилища, принимающий значительное количество городских промышленных и бытовых сточных вод, часто недостаточно очищенных, характеризуется значительными колебаниями численности ( $C_V = 42\%$ ), среднего объема клеток ( $C_V = 49\%$ ) и биомассы ( $C_V = 48\%$ ) бактериопланктона. В начале 90-х годов прошлого века в ряде районов водохранилища, прилегающих к городам, регистрировался очень высокий уровень загрязнения (Чуйко и др. 1994; Скородумова и др., 1996; Раскатов, Филиппов, 1996). Качество воды в этих районах по бактериальным и химическим показателям в десятки и сотни раз превышало нормативные требования, предъявляемые к источникам питьевого водоснабжения (Наумов и др., 1996). Значительная загрязненность воды органическими веществами и соединениями биогенных элементов привела к существенному увеличению в этот период среднего объема клеток и, соответственно, биомассы бактериопланктона (табл. 3.18). В последующие годы наблюдалось чередование, с интервалом в 1-2 года, резких спадов и подъемов численности и биомассы планктонных гетеротрофных бактерий. По-видимому, многолетние изменения этих параметров на речном участке Горьковского водохранилища в большой степени зависят от антропогенного фактора. Следует отметить, что проблема бактериального загрязнения этого участка остается актуальной до настоящего времени.

На участке Горьковского водохранилища от г. Костромы до Горьковской ГЭС в течение 14-летнего периода наблюдений численность и биомасса бактериопланктона возросли почти в 2 раза (рис. 3.30). При этом в последнем десятилетии XX века наблюдалось снижение этих параметров, а в начале XXI века – их существенное возрастание. В период наблюдений средний объем клеток бактерий изменялся в узких пределах: от 0.072 до 0.109 мкм<sup>3</sup> ( $C_V = 13\%$ ).



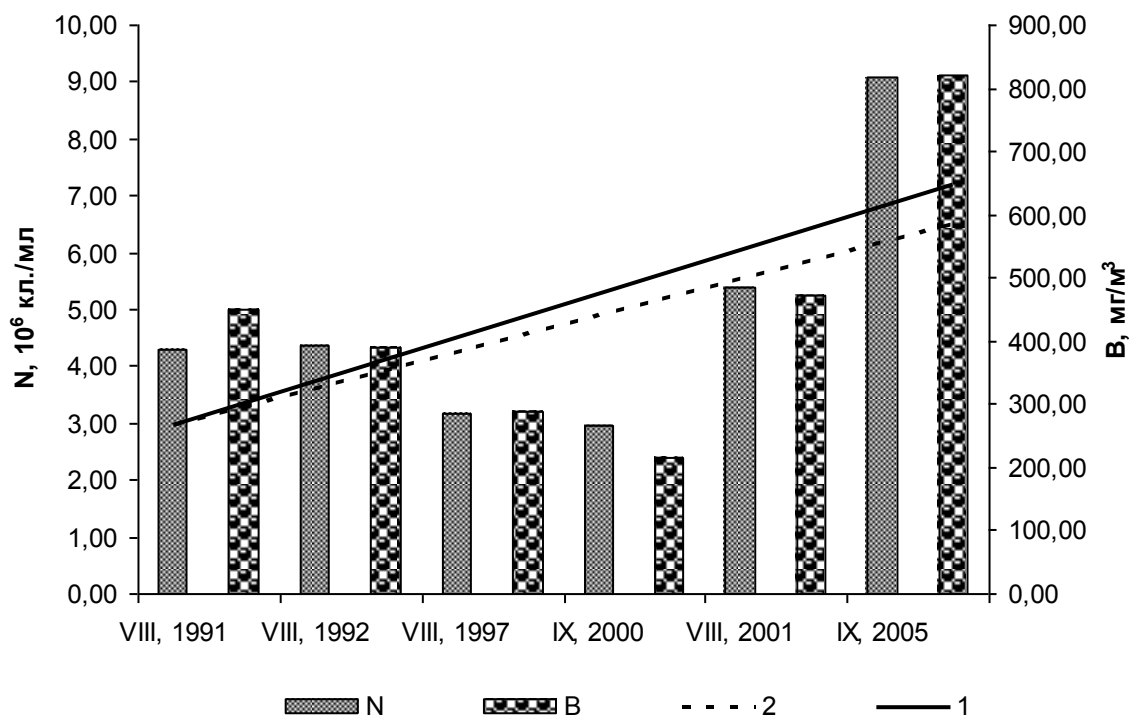
**Рис. 3.28.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактериопланктона в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища в летний период (1 – линия тренда численности, 2 – линия тренда биомассы).



**Рис. 3.29.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомассы ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактериопланктона в Моложском плесе Рыбинского водохранилища в июне (а) и августе (б).

**Таблица 3.17.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона на речном участке Горьковского водохранилища от г. Рыбинска до пос. Красный Профинтерн (средние для столба воды величины)

Год, месяц	$n$	$N$	$V$	$B$
1992, август	11	<u>3.35-5.92</u> 4.21±0.21	<u>0.135-0.577</u> 0.243±0.042	<u>419-3416</u> 1107±271
1994, сентябрь	14	<u>2.00-4.90</u> 3.13±0.20	<u>0.074-0.158</u> 0.117±0.007	<u>189-624</u> 357±32
1995, сентябрь	15	<u>3.81-6.56</u> 4.76±0.20	<u>0.044-0.106</u> 0.069±0.005	<u>219-499</u> 335±26
1996, сентябрь	19	<u>2.36-22.71</u> 7.78±1.02	<u>0.050-0.110</u> 0.072±0.004	<u>190-1680</u> 564±87
1997, август – сентябрь	29	<u>2.80-6.99</u> 4.49±0.51	<u>0.075-0.122</u> 0.100±0.012	<u>311-853</u> 452±73
1998, сентябрь	15	<u>2.95-20.70</u> 8.17±1.35	<u>0.059-0.238</u> 0.138±0.013	<u>502-3263</u> 1062±173
2000, август	16	<u>2.81-11.16</u> 5.24±0.58	<u>0.066-0.090</u> 0.081±0.002	<u>230-752</u> 415±40
2001, август	7	<u>4.18-5.75</u> 4.79±0.21	<u>0.070-0.150</u> 0.102±0.013	<u>336-639</u> 483±49
2005, сентябрь	6	<u>8.58-13.63</u> 10.91±0.83	<u>0.065-0.098</u> 0.081±0.004	<u>558-1036</u> 879±75



**Рис. 3.30.** Многолетние изменения общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл./мл) и биомассы ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) на участке Горьковского водохранилища от г. Кинешмы до плотины Горьковской ГЭС (1 – линия тренда численности, 2 – линия тренда биомассы).

Для Чебоксарского и Шекснинского водохранилищ проведено небольшое количество наблюдений (табл. 3.18 и 3.19), что не позволяет выявить тенденции межгодовых изменений бактериопланктона в этих водоемах. Однако, на основании анализа имеющихся данных можно предположить, что в Чебоксарском водохранилище, испытывающем мощный антропогенный пресс, происходит увеличение численности и биомассы бактериопланктона. Сравнение результатов микробиологических исследований в Шекснинском водохранилище в 2001 и 2005 гг. с таковыми, полученными в 1995 г., не выявил существенных изменений уровня количественного развития бактериопланктона.

Таким образом, в водохранилищах Верхней и Средней Волги, различающихся по морфометрическим показателям и степени антропогенного воздействия, выявлен неодинаковый характер многолетних вариаций концентрации бактериопланктона. Это зависит от особенностей гидрологического режима, водности года и других абиотических факторов; уровня первичного продуцирования органических веществ фитопланктоном, высшей водной растительностью, фитоперифитомом и фитобентосом; поступления аллохтонных субстратов, соединений биогенных элементов и микроорганизмов, особенно с городскими сточными водами.



**Таблица 3.18.** Межгодовые колебания средних для столба воды величин общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона в Чебоксарском водохранилище

Год, месяц	$n$	$N$	$V$	$B$
1991, август	7	<u>3.62-4.96</u>	<u>0.041-0.133</u>	<u>324-419</u>
		4.05±0.22	0.097±0.007	386±12
2001, август	16	<u>3.67-8.05</u>	<u>0.040-0.261</u>	<u>214-1537</u>
		5.14±0.31	0.122±0.016	680±106
2005, сентябрь	5	<u>7.68-9.81</u>	<u>0.062-0.109</u>	<u>560-952</u>
		8.78±0.44	0.088±0.010	763±85

**Таблица 3.19.** Межгодовые колебания средних для столба воды величин общей численности ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактериопланктона в Шекснинском водохранилище

Год, месяц	$n$	$N$	$V$	$B$
1995, май*	17	<u>1.12-5.56</u>	<u>0.080-0.170</u>	<u>146-563</u>
		3.07±0.25	0.122±0.006	363±26
1995, июль*	19	<u>1.12-20.10</u>	<u>0.060-0.280</u>	<u>213-1206</u>
		3.56±0.98	0.152±0.012	434±58
2001, июнь	15	<u>1.72-5.51</u>	<u>0.044-0.132</u>	<u>112-324</u>
		2.68±0.28	0.083±0.006	215±17
2005, август	15	<u>3.50-8.05</u>	<u>0.036-0.143</u>	<u>231-1158</u>
		6.08±0.39	0.085±0.007	527±68

*Примечание.* \* - данные за 1995 г. из Дзюбан, 2002.

#### Глава 4. Гетеротрофные бактерии как компонент пикопланктона водохранилищ

В конце 70-х годов прошлого века Сибурс с соавторами (Sieburth et al., 1978) предложил детальную схему деления планктонных организмов по размерному критерию: макропланктон (200-2000 мкм), микропланктон (20-200 мкм), нанопланктон (2-20 мкм), пикопланктон (0.2-2.0 мкм) и фемтопланктон (0.02 – 0.20 мкм). Эта классификация в дальнейшем получила широкое распространение в гидробиологических исследованиях.

В размерную фракцию пикопланктона входят гетеротрофные бактерии, цианобактерии, водоросли и гетеротрофные флагелляты. При использовании принятого в нашей стране метода подсчета бактерий с применением световой микроскопии и окраской эритрозином (Разумов, 1932), фототрофный пикопланктон (ФПП) и пикодетрит (ПД) также учитывались как бактерии. Появление ряда новых методов изучения микроскопических организмов, в первую очередь, эпифлуоресцентной микроскопии, позволило четко дифференцировать мельчайшие цианобактерии и водоросли по автофлуоресценции их фотосинтетических пигментов, и, тем самым, отличать их от гетеротрофных бактерий, имеющих примерно такой же размер. С помощью новых методов оказалось возможным также количественно учитывать взвешенные частицы размером от 0.2 до 2.0 мкм (пикодетрит) (Mostajir et al., 1995a). Установлено, что бактериопланктон, пикофитопланктон и пикодетрит используются в пищу одними и теми же потребителями (Fahnenstiel, Carrick, 1991; Posch, 1995), т.е. значительное содержание в воде последних двух компонентов может уменьшать интенсивность переноса углерода гетеротрофных бактерий на более высокие трофические уровни. В связи с этим, знание количественного соотношения различных компонентов пикопланктона представляет значительный интерес и необходимо при изучении трофической структуры и анализе потоков углерода через планктонную трофическую сеть.

**Фототрофный пикопланктон.** Мельчайшие представители фитопланктона из-за своих очень мелких размеров (< 2.0 мкм) долгое время оставались вне поля зрения исследователей, и первые работы, посвященные изучению этой размерной фракции фитопланктона, появились только в середине прошлого века (Винберг, Сивко, 1952; Rodhe, 1955). Вслед за этими работами эпизодически появлялись публикации, содержавшие сведения о распространении мельчайших фотосинтезирующих организмов в пресных водах (Поповская, 1968а, б; Lund, 1961; Uhlmann, 1966; Bailey-Watts et al., 1968; Lund, 1961).

С появлением новых технических приемов стало возможным качественно и количественно оценивать представителей автотрофного пикопланктона, используя естественную флуоресценцию фикобилипротеиновых пигментов и хлорофилла. С помощью эпифлуоресцентной микроскопии было обнаружено два типа клеток: флуоресцирующие желтым фикоэритриновые клетки (РЕ) и флуоресцирующие красным фикоцианиновые клетки (РС), проявляющие макси-

мальную люминесценцию при возбуждении клеток световыми лучами с длинами волн 570 нм и 630 нм, соответственно (Wood et al., 1985; Callieri et al., 1996).

Простая морфология клеток пикоцианобактерий вызвала необходимость использования цитоморфологических, экофизиологических, биохимических и молекулярно-биологических методов для определения родов и видов. В итоге, было выявлено три четко определенных рода одиночных клеток *Cyanobium*, *Synechococcus* и *Cyanothece* (Komárek, 1996). Большая часть пикоцианобактерий относится к р. *Cyanobium*, куда входят мелкие (диаметром 1–2 мкм) шарообразные или овальные клетки, не выделяющие слизи. Большинство пикоцианобактерий, упоминающихся в литературе как «*Synechococcus*», принадлежат к роду *Cyanobium*, тогда как истинные *Synechococcus* имеют форму стержня длиной 3–15 мкм и шириной 1–3 мкм (Callieri, Stockner, 2002).

Эукариотный фототрофный пикопланктон представлен, в основном, *Chlorella*-подобными клетками. В состав пикопланктона также могут входить мелкие диатомовые (*Bacillariophyceae*) из pp. *Cyclotella* и *Stephanodiscus*, имеющие линейные размеры 2–3 мкм (Callieri, Pinolini, 1995).

Численность пресноводного пикофитопланктона может достигать  $10^6$  кл/мл (Михеева, 1998; Hawley, Whitton, 1991; Pick, Agbeti, 1991; Vörös et al., 1991). Количество эукариотного пикофитопланктона в пресных водах обычно на порядок ниже, чем пикоцианобактерий (Burns, Stockner, 1991). Эукариотные клетки доминируют в составе ФПП в дистрофных озерах с кислой реакцией воды и эвтрофных озерах (Søndergaard, 1991; Stockner, Shortreed, 1991). По-видимому, пиководоросли постепенно замещают пикоцианобактерий в озерах с увеличением концентрации питательных веществ и снижением pH.

Пикофитопланктон вносит наибольший вклад в первичную продукцию планктона в олиготрофных озерах (Stockner, 1991). В мезо- и эвтрофных водах доля ФПП в  $P_{ph}$  уменьшается, однако в гипертрофных водоемах она вновь возрастает. В литературе приводится большое количество определений вклада фототрофного пикопланктона в суммарную биомассу пресноводного фитопланктона, который в большинстве водоемов варьирует в пределах 0.3–25.0% (Михеева, 1998; Lehmann, Sandgren, 1982; Weisse, 1988; Jasser, 1989; Pick, Agbeti, 1991; Søndergaard, 1991; Vörös et al., 1991). Сравнительные же оценки количественного развития пикофитопланктона и гетеротрофного бактериопланктона ограничиваются единичными работами (Михеева, 1998).

Пикоцианобактерии способны существовать в условиях низкой освещенности, например, в хемоклине меромиктических озер, где могут переходить на гетеротрофное питание и в определенных ситуациях конкурировать с бактериями за РОВ (Михеева, Лукьянова, 1998; Pick, Agbeti, 1991).

Гетеротрофные и миксотрофные нанофлагелляты, а также мелкие инфузории являются главными потребителями фототрофного пикопланктона в большинстве водоемов (Stockner, Antia, 1986; Bird, Kalff, 1987; Sanders et al., 1989; Weisse et al., 1990; Christoffersen, 1994; Šimek et al., 1995). Результаты ряда исследований свидетельствуют, что жгутиконосцы и инфузории размером менее 30 мкм предпочитают потреблять клетки фототрофного пикопланктона, чем бактерий (Šimek et al., 1995; Pernthaler et al., 1996), другие, напротив, указывают, что определенные виды простейших предпочитают питаться бактериями, чем пикоцианобактериями (Caron et al., 1991). Преобладание в сообществе гетеротрофных флагеллят высоко специализированных потребителей бактерий, таких как хоанофлагелляты, приводит к преимущественному потреблению бактерий по сравнению с пикофитопланктоном.

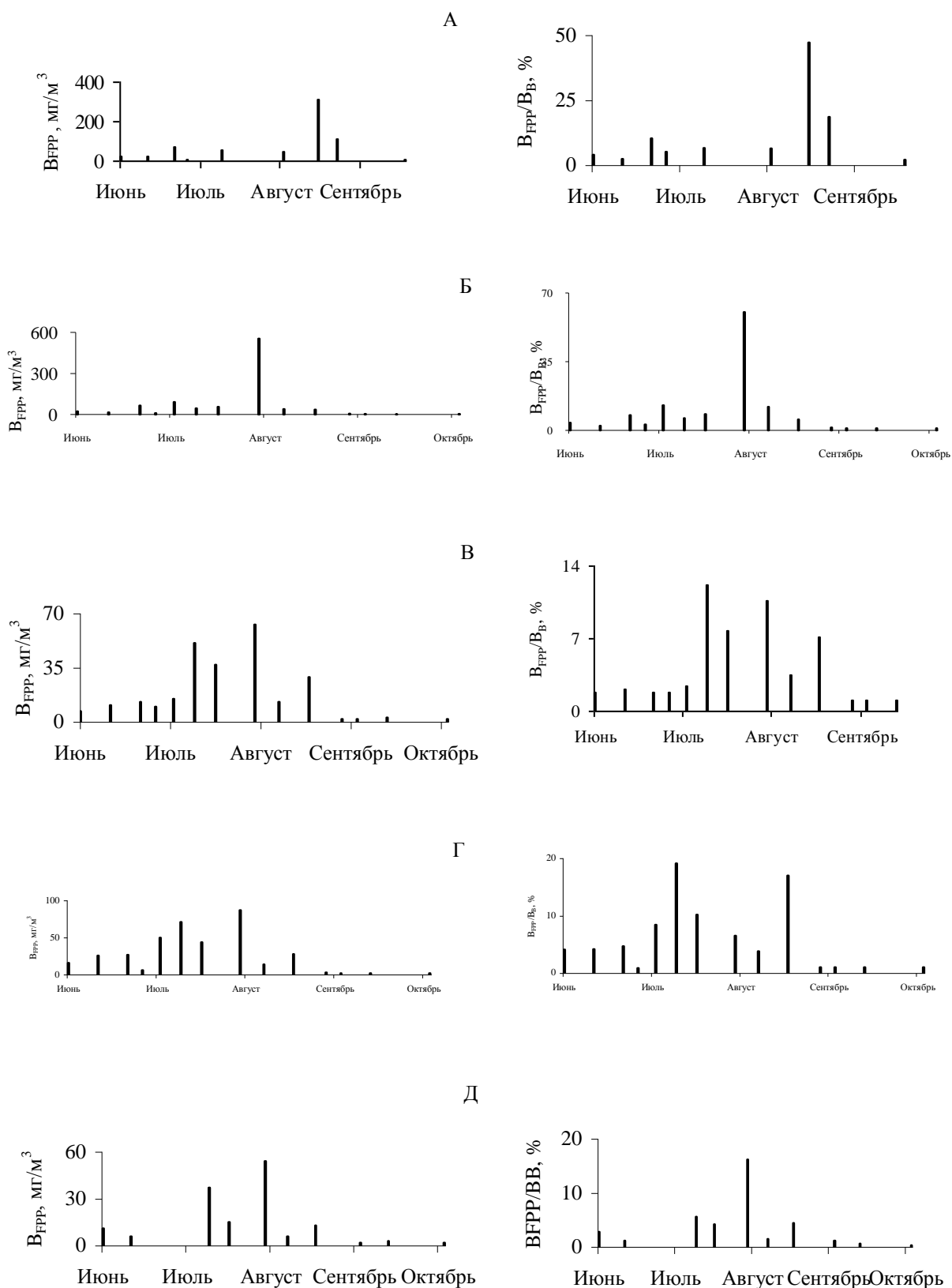
Фототрофный пикофитопланктон использует в пищу также метазойный зоопланктон. Например, *Daphnia* способна потреблять широкий размерный спектр пищевых частиц (1-50 мкм), включая фототрофный пикопланктон (Gophen, Geller, 1984; Stockner, Porter, 1988). Представители других родов кладоцер (*Bosmina*, *Eubosmina*, *Ceriodaphnia*) могут также питаться ФПП (Weisse, 1993). Использовать в пищу пикофитопланктон способны науплии, ранние копепоидные стадии веслоногих рачков и коловратки (Stockner, Antia, 1986).

Наши исследования показали, что в Рыбинском водохранилище наблюдаются существенные пространственно-временные колебания распределения фототрофного пикопланктона. В защищенном мелководье Волжского плеса в течение вегетационного сезона минимальные и максимальные величины численности и биомассы ФПП отличались на порядок (табл. 4.1). Наибольшие значения этих параметров зарегистрированы в июле, когда они достигали 14-15% общей численности и 47-58% суммарной биомассы бактериопланктона. Средний объем клетки ФПП, как правило, существенно превышал таковой гетеротрофных бактерий. В среднем за вегетационный период, численность ФПП  $((313 \pm 125) \times 10^3$  кл/мл) составила 2.9%  $N_B$ , а его биомасса  $(135 \pm 47$  мг/м<sup>3</sup>) – 10.1%  $B_B$ .

В других районах Волжского плеса обнаружена сходная картина сезонного развития ФПП (рис. 4.1). Однако наибольшие величины численности (до  $929 \times 10^3$  кл/мл) и биомассы (до  $553$  мг/м<sup>3</sup>) в этих районах были зарегистрированы в августе. При этом биомасса ФПП достигала в полузащищенном мелководье 47%, в открытом мелководье 60%, на глубоководной станции в пойме водохранилища 11%, а на мелководной и глубоководной станциях на русле р. Волга, соответственно, 10% и 16% биомассы бактериопланктона. Средние за вегетационный период численность и биомасса ФПП составили, в полузащищенном мелководье –  $(211 \pm 106) \times 10^3$  кл/мл

**Таблица 4.1.** Сезонная динамика численности ( $N_{FPP}$ ,  $10^3$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V_{FPP}$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B_{FPP}$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) фототрофного пикопланктона в закрытом мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1997 г. ( $N_B$  - численность одиночных бактерий,  $B_B$  – биомасса одиночных бактерий,  $T$  – температура,  $^{\circ}\text{C}$ )

Дата	T	$N_{FPP}$	$V_{FPP}$	$B_{FPP}$	$N_{FPP}/N_B$ , %	$B_{FPP}/B_B$ , %
07.V	8.2	29.6	1.391	41.2	0.24	1.96
15.V	14.2	32.9	1.968	64.7	0.26	3.15
22.V	10.0	4.6	1.912	8.8	0.10	0.37
29.V	15.0	7.6	1.554	11.8	0.07	0.67
06.VI	17.0	4.9	1.168	5.7	0.04	0.25
12.IV	24.0	17.1	0.582	9.9	0.15	0.74
18.IV	17.6	44.6	0.466	20.8	0.33	1.33
25.IV	20.0	1237.2	0.298	368.7	15.28	47.40
02.VII	22.6	255.0	0.273	69.6	3.72	7.30
09.VII	22.2	84.8	0.375	31.8	11.78	4.09
16.VII	17.0	1070.7	0.411	440.0	8.32	54.30
24.VII	22.2	1504.1	0.411	618.2	14.22	57.86
22.VIII	19.0	52.3	1.096	57.3	0.45	5.98
28.VIII	21.0	512.9	0.531	272.3	2.86	24.90
04.IX	10.1	106.7	0.808	86.2	0.64	7.82
30.IX	5.4	38.7	1.218	47.1	0.80	15.26



**Рис. 4.1.** Сезонная динамика биомассы ФПП ( $V_{FPP}$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) и отношения этого параметра к биомассе гетеротрофного бактериопланктона ( $V_{FPP}/V_B$ , %) в районах полужащенного мелководья (А), открытого мелководья в пойме водохранилища (Б), глубоководной станции в пойме водохранилища (В), открытого мелководья на русловом участке (Г) и глубоководной станции на русле (Д) Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1997 г..

(3.2%  $N_B$ ) и  $72 \pm 28$  мг/м<sup>3</sup> (11.4%  $B_B$ ), в открытом мелководье в пойме –  $(131 \pm 67) \times 10^3$  кл/мл (2.9%  $N_B$ ) и  $67 \pm 38$  мг/м<sup>3</sup> (8.9%  $B_B$ ), в открытом мелководье на русловом участке –  $51 \pm 16 \times 10^3$  кл/мл (1.0%  $N_B$ ) и  $72 \pm 28$  мг/м<sup>3</sup> (5.8%  $B_B$ ), на глубоководной станции в пойме –  $(37 \pm 14) \times 10^3$  кл/мл (0.5%  $N_B$ ) и  $18 \pm 5$  мг/м<sup>3</sup> (3.9%  $B_B$ ), на глубоководной станции на русле –  $(29 \pm 13) \times 10^3$  кл/мл (0.5%  $N_B$ ) и  $15 \pm 5$  мг/м<sup>3</sup> (3.8%  $B_B$ ). Итак, среди обследованных участков Волжского плеса более высокие значения численности и биомассы ФПП наблюдались в литорали.

В глубоководной зоне Волжского и Центрального плесов период максимального развития пикофитопланктона приходился на середину лета, когда его численность в среднем для шести стандартных станций оказалась равной  $92.5 \times 10^3$  кл/мл или 3.1% численности бактериопланктона, а биомасса – 66 мг/м<sup>3</sup> или 13.4% биомассы бактериопланктона (табл. 4.2 и 4.3). Средние за вегетационный сезон значения численности и биомассы ФПП составили в Волжском плесе 0.6%  $N_B$  и 2.6%  $B_B$ , в Центральном плесе – 0.4%  $N_B$  и 2.0%  $B_B$ .

В период летнего «цветения» воды цианобактериями среди четырех плесов водохранилища наиболее высокий уровень развития пикофитопланктона отмечался в продуктивном Волжском плесе (табл. 4.4). В остальных плесах водохранилища средние значения численности и биомассы отличались незначительно. Наибольшие величины его количества (до  $237 \times 10^3$  кл/мл или 7.2%  $N_B$ ) и биомассы (до 42 мг/м<sup>3</sup> или 24.1%  $B_B$ ) регистрировались в Волжском и Моложском плесах.

Анализ пространственного распределения пикофитопланктона по акватории Рыбинского водохранилища выявил, что более высокие значения его численности, отношений  $N_{FPP}/N_B$  и  $B_{FPP}/B_B$  отмечались в продуктивных районах водохранилища. Пикофитопланктон является достаточно подвижным компонентом планктона, о чем свидетельствуют резкие изменения его количества за короткие промежутки времени.

В августе 2007 г. на всех участках Шекснинского водохранилища обнаруживались высокие величины численности и биомассы ФПП (табл. 4.5), причем при отсутствии существенных различий между величинами этих параметров, средними для участков, в пределах каждого из них количество пикофитопланктона отличалось в 2.2-3.1 раза. При относительно невысоких значениях отношений  $N_{FPP}/N_B$ , в некоторых районах биомасса пикофитопланктона составляла до 40% биомассы бактериопланктона. Количественный уровень развития фототрофного пикофитопланктона в Шекснинском водохранилище в этот период оказался близок к таковому в наиболее продуктивном Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

**Таблица 4.2.** Сезонные изменения количества ( $N$ ,  $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ), среднего объема клетки или частицы ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) и биомассы клеток или массы частиц ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) одиночных бактерий, пикофитопланктона и пикодетрита в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2001 г.

Дата	Бактерии			Пикофитопланктон			Пикодетрит		
	N	V	B	N	V	B	N	V	B
14 июня	<u>2080-2450</u>	<u>0.15-0.20</u>	<u>312-487</u>	<u>3.3-4.9</u>	<u>0.91-1.64</u>	<u>3.0-8.1</u>	<u>89-127</u>	<u>1.31-2.46</u>	<u>167-221</u>
	2265	0.17	385	4.1	1.28	5.6	108	1.90	205
5 июля	<u>3504-3684</u>	<u>0.18-0.23</u>	<u>631-840</u>	<u>8.1-10.6</u>	<u>0.80-0.92</u>	<u>7.4-8.5</u>	<u>57-113</u>	<u>1.37-3.10</u>	<u>78-349</u>
	3594	0.20	736	9.4	0.86	8.0	85	2.23	213
16 июля	<u>2961-2983</u>	<u>0.16-0.19</u>	<u>490-564</u>	<u>51.9-92.5</u>	<u>0.71-0.89</u>	<u>46.2-65.5</u>	<u>39-45</u>	<u>4.32-4.68</u>	<u>185-195</u>
	2972	0.18	535	72.2	0.80	55.8	42	4.50	190
21 августа	<u>4996-6512</u>	<u>0.12-0.16</u>	<u>617-1039</u>	<u>3.7-24.3</u>	<u>0.84-0.90</u>	<u>3.4-20.4</u>	<u>92-104</u>	<u>2.14-2.80</u>	<u>195-291</u>
	5754	0.14	806	14.0	0.87	11.9	98	2.47	243
3 сентября	<u>2439-2691</u>	<u>0.14-0.14</u>	<u>336-380</u>	<u>1.5-19.3</u>	<u>1.04-1.66</u>	<u>2.5-20.1</u>	<u>36-65</u>	<u>2.34-6.35</u>	<u>153-231</u>
	2565	0.14	358	10.8	1.35	11.3	51	4.34	192
31 октября	<u>2097-3106</u>	<u>0.17-0.34</u>	<u>357-1062</u>	<u>0.1-0.9</u>	<u>0.68-2.28</u>	<u>0.1-2.1</u>	<u>44-85</u>	<u>1.80-3.61</u>	<u>79-307</u>
	2602	0.26	709	0.5	1.48	1.1	64	2.71	193
Среднее	3292±526	0.18±0.02	588±78	18.4±10.9	1.11±0.12	15.6±8.2	75±11	3.02±0.45	206±8

*Примечание.* В таблице приведены средние для столба воды величины параметров на 2 стандартных станциях, расположенных в Волжском плесе. Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение.



**Таблица 4.3.** Сезонные изменения количества ( $N$ ,  $10^3$  мл $^{-1}$ ), среднего объема клетки или частицы ( $V$ , мкм $^3$ ) и биомассы клеток или массы частиц ( $B$ , мг/м $^3$ ) одиночных бактерий, пикофитопланктона и пикодетрита в Центральном плесе Рыбинского водохранилища в 2001 г.

Дата	Бактерии			Пикофитопланктон			Пикодетрит		
	$N$ , $10^3$	$V$	$B$	$N$	$V$	$B$	$N$	$V$	$B$
14 июня	<u>1632-3190</u>	<u>0.14-0.23</u>	<u>242-706</u>	<u>4.7-13.3</u>	<u>0.97-1.12</u>	<u>5.0-14.9</u>	<u>16-145</u>	<u>1.86-3.61</u>	<u>162-383</u>
	2464±383	0.18±0.02	438±98	7.7±1.9	1.05±0.03	8.2±2.2	91±14	2.58±0.41	292±48
5 июля	<u>3129-4362</u>	<u>0.10-0.19</u>	<u>415-727</u>	<u>4.3-11.2</u>	<u>0.72-1.19</u>	<u>1.8-13.3</u>	<u>41-61</u>	<u>1.63-4.03</u>	<u>66-247</u>
	3727±253	0.15±0.02	564±71	6.4±1.6	0.85±0.19	5.9±2.5	53±5	2.91±0.53	162±41
16 июля	<u>2585-4704</u>	<u>0.15-0.23</u>	<u>388-976</u>	<u>32.2-65.9</u>	<u>0.52-0.73</u>	<u>16.6-47.9</u>	<u>63-72</u>	<u>1.12-3.84</u>	<u>70-238</u>
	3604±459	0.18±0.02	650±130	54.7±7.8	0.64±0.05	35.8±7.1	67±2	2.82±0.60	175±37
21 августа	<u>3555-5153</u>	<u>0.08-0.14</u>	<u>392-708</u>	<u>0.7-15.0</u>	<u>0.33-0.64</u>	<u>0.4-7.2</u>	<u>31-78</u>	<u>0.34-4.05</u>	<u>15-150</u>
	4547±298	0.12±0.01	536±66	4.6±3.4	0.49±0.06	1.1±1.7	51±10	1.93±0.78	90±30
3 сентября	<u>2613-5321</u>	<u>0.10-0.15</u>	<u>306-716</u>	<u>6.2-14.0</u>	<u>0.42-1.03</u>	<u>2.9-11.7</u>	<u>41-107</u>	<u>2.36-3.89</u>	<u>99-349</u>
	3601±606	0.13±0.01	460±89	9.1±1.8	0.81±0.14	7.6±2.0	60±16	2.99±0.36	184±58
31 октября	<u>2097-3022</u>	<u>0.14-0.26</u>	<u>299-637</u>	<u>0.6-5.0</u>	<u>0.32-1.43</u>	<u>0.2-5.5</u>	<u>70-73</u>	<u>3.18-4.26</u>	<u>225-310</u>
	2611±203	0.19±0.02	488±72	2.2±1.0	0.81±0.27	2.1±1.2	72	3.72	268
Среднее	3426±316	0.16±0.01	523±32	14.1±8.2	0.78±0.08	10.3±5.2	66±6	2.82±0.24	195±30

*Примечание.* В таблице приведены средние для столба воды величины параметров на 4 стандартных станциях, расположенных в Центральном плесе. Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение.

**Таблица 4.4.** Распределение численности ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) и биомассы ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактерио- и пикофитопланктона и отношение этих параметров в фотическом слое различных плесов Рыбинского водохранилища в августе 2007 г.

Плес водохранилища	Количество определений	Бактериопланктон		Пикофитопланктон		$N_{FPP}/N_B$ , %	$B_{FPP}/B_B$ , %
		$N_B$	$B_B$	$N_{FPP}$	$B_{FPP}$		
Шекснинский	5	<u>2983-5735</u>	<u>152-267</u>	<u>83-198</u>	<u>16-35</u>	<u>1.6-6.6</u>	<u>6.2-23.0</u>
		4823±490	221±21	141±23	25±4	2.2±0.5	12.2±3.0
Центральный	2	<u>3375-3553</u>	<u>121-152</u>	<u>126-146</u>	<u>22-26</u>	<u>3.7-4.1</u>	<u>17.6-18.2</u>
		3464	134	136	24	3.9	17.9
Волжский	2	<u>2783-3240</u>	<u>105-174</u>	<u>136-235</u>	<u>24-42</u>	<u>4.9-7.2</u>	<u>22.8-24.1</u>
		3012	140	186	33	6.0	23.4
Моложский	3	<u>3373-5103</u>	<u>183-231</u>	<u>100-237</u>	<u>18-42</u>	<u>2.0-7.0</u>	<u>7.8-23.0</u>
		4062±529	199±16	147±45	26±8	3.9±1.6	13.5±4.8
Все водохранилище	12	<u>2783-5735</u>	<u>105-267</u>	<u>83-237</u>	<u>16-42</u>	<u>1.6-7.2</u>	<u>6.2-24.1</u>
		4104±306	187±15	149±15	26±3	4.0±0.6	15.4±2.0

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

**Таблица 4.5.** Распределение численности ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) и биомассы ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактерио- и пикофитопланктона и отношение этих параметров в фотическом слое различных участков Шекснинского водохранилища в августе 2007 г.

Район водохранилища	Количество определений	Бактериопланктон		Пикофитопланктон		$N_{FPP}/N_B$ , %	$B_{FPP}/B_B$ , %
		$N_B$	$B_B$	$N_{FPP}$	$B_{FPP}$		
Р. Ковжа	1	3287	154	174	31	5.3	20.1
Оз. Белое	10	<u>2859-5076</u>	<u>119-221</u>	<u>117-322</u>	<u>21-58</u>	<u>2.3-8.3</u>	<u>9.6-40.2</u>
		4249±220	186±12	202±17	36±3	5.0±0.6	20.8±2.9
Речной участок	6	<u>3352-4974</u>	<u>173-317</u>	<u>170-367</u>	<u>31-66</u>	<u>3.9-7.4</u>	<u>9.5-33.2</u>
		4238±236	211±22	240±29	43±5	5.6±0.5	21.4±3.1
Все водохранилище	17	<u>2859-5076</u>	<u>119-317</u>	<u>117-367</u>	<u>21-66</u>	<u>2.3-8.3</u>	<u>9.5-40.2</u>
		4188±159	191±11	199±12	38±3	5.2±0.4	20.9±8.0

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

**Таблица 4.6.** Распределение количества ( $N$ ,  $10^3$  мл $^{-1}$ ) и биомассы ( $B$ , мг/м $^3$ ) одиночных бактерий, пикофитопланктона и пикодетрита в различных плесах Иваньковского водохранилища в августе 2005 г.

Плес	Количество станций	Бактериопланктон		Пикофитопланктон		Пикодетрит	
		N	B	N	B	N	B
Волжский	4	<u>6212-7556</u> 6700±301	<u>547-801</u> 670±52	<u>88-372</u> 176±67	<u>52-194</u> 94±34	<u>160-201</u> 180±8	<u>194-355</u> 297±37
Шошинский	1	31004	3782	471	246	632	765
Иваньковский	5	<u>6931-16478</u> 11997±1797	<u>762-1796</u> 1205±234	<u>118-432</u> 303±53	<u>106-165</u> 137±10	<u>160-761</u> 306±115	<u>222-685</u> 447±95
Все водохранилище	10	11779±2447	1249±314	269±46	131±20	288±70	419±65

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

**Таблица 4.7.** Распределение количества ( $N$ ,  $10^3$  мл $^{-1}$ ) и биомассы ( $B$ , мг/м $^3$ ) одиночных бактерий, пикофитопланктона и пикодетрита в глубоководной части Угличского водохранилища в августе 2005 г.

Место отбора проб	Бактериопланктон			Пикофитопланктон			Пикодетрит		
	N	V	B	N	V	B	N	V	B
Устье р. Дубна	6078	0.124	756	368	0.696	256	802	1.766	1416
Кимры	9242	0.068	626	347	0.523	182	340	2.571	875
Белгородок	5419	0.068	371	186	0.523	97	147	3.313	487
Устье р. Нерль	10296	0.071	729	69	1.766	122	160	2.526	405
Новоокотово	8064	0.056	453	112	1.176	132	144	2.663	384
Устье р. Кашинка	9836	0.064	634	250	0.475	119	384	0.904	348
Калязин	14782	0.089	1311	174	2.143	372	48	3.477	167
Все водохранилище	9102±1175	0.077±0.009	697±115	215±43	1.043±0.255	183±37	289±96	2.460±0.340	583±161

В Иваньковском водохранилище выявлено неравномерное распределение ФПП по акватории (табл. 4.6). Различие максимальной и минимальной величины численности составило 5.4 раз, биомассы – 4.7 раз. Максимальная плотность ФПП отмечена в Шошинском плесе, минимальная – в Волжском. Средняя для Иваньковского плеса численность пикофитопланктона была в 1.7 раз выше таковой в Волжском плесе. Однако средние для плесов отношения  $N_{FPP}/N_B$  и  $V_{FPP}/V_B$  отличались не столь значительно и находились в пределах, соответственно, 1.5-2.6 % (в среднем для водохранилища 2.3%) и 6.5-14.0% (в среднем для водохранилища 10.5%).

Распределение ФПП в Угличском водохранилище было также неравномерным (табл. 4.7). Отношение максимальной и минимальной величин численности составило 5.3 раз, биомассы – 3.8 раз. Наибольшее количество ФПП зарегистрировано в верхней части водохранилища, биомассы – в устье р. Дубна и у г. Калязин. Отношение  $N_{FPP}/N_B$  изменялись от 0.7% в устье р. Нерль до 6.0% в устье р. Дубна, составляя в среднем для водохранилища 2.4%. Отношение  $V_{FPP}/V_B$  варьировало от 16.7-18.8% в устьях рек Нерль и Кашинка до 33.9% в устье р. Дубна, составляя в среднем для водохранилища 26.2%.

По данным Т.М. Михеевой (Михеева, 1998) в водоемах Белоруссии численность гетеротрофного пикопланктона гораздо выше, чем фототрофного. В среднем за сезон количество бактериопланктона превышало численность ФПП в 12 раз в гипертрофном пруду, в 27 раз в водохранилище, в 40 раз в реке, в 100-214 раз в озерах. Меньшие различия между численностью гетеротрофного и фототрофного пикопланктона в продуктивных экосистемах определяются гораздо более интенсивным развитием в них ФПП (Михеева, 1998).

Наши исследования показали, что в водохранилищах Верхней Волги во второй половине лета численность и биомасса пикофитопланктона достигают значительных величин. Учитывая, что для некоторых гидробионтов клетки ФПП являются предпочтительным кормовым объектом, в этот период может уменьшаться интенсивность потребления гетеротрофного бактериопланктона планктонными фильтраторами.

**Пикодетрит.** Существенную роль в круговороте вещества и потоках энергии в водных экосистемах играет мертвое органическое вещество или детрит (Остапеня, 1979). В водной среде размер детритных частиц изменяется от субмикронных коллоидов до макроскопических агрегатов, причем концентрация частиц детрита связано обратной зависимостью с их размером (Riley, 1970; Sheldon et al., 1972). Исследования детритных частиц размерного ряда 0.2-2.0 мкм (т.е. пикодетрита) до последнего времени были немногочисленны и связаны, в основном, с изучением выделения простейшими в водную среду мельчайших частиц неусвоенной пищи и анализом «прозрачных экзополимерных частиц»

(Gowing, Silver, 1985; Gonzalez, 1992; Logan, 1994). Внедрение в практику гидробиологических исследований метода эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ, окрашивающего детритные частицы в желтый цвет (Mostajir et al., 1995a), во многом облегчило количественный учет пикодетрита в водных экосистемах. Предварительными исследованиями было показано, что флуоресцирующие желтым цветом детритные частицы представляют собой исключительно органический материал, схожий с детритом, происходящим из планктона и фекальных пеллет копепод (Mostajir et al., 1995a, b). Возможными путями пополнения пикодетрита являются разрушение более крупных детритных частиц, образование фекального материала простейшими, сорбция РОВ на поверхности раздела вода – пузырьки воздуха и, возможно, лизис вирусами клеток бактерий и цианобактерий (Riley, 1970; Stoecker, 1984; Biddanda, Pomeroy, 1988; Kempkay, Johnson, 1989; Nagata, Kirchman, 1992; Wells, Goldberg, 1993, 1994).

В разных районах Рыбинского водохранилища среднее за вегетационный период количество детритных пикочастиц оказалось ниже численности бактериопланктона в 44-52 раза, но выше численности фототрофного пикопланктона в 4.0-4.7 раза (табл. 4.2 и 4.3). Поскольку размеры детритных пикочастиц, как правило, существенно выше таковых гетеротрофных бактерий, то масса пикодетрита (принимали его удельный вес равным 1) была ниже биомассы бактерий в Волжском плесе в 1.9-3.0 раза (в среднем за вегетационный сезон в 2.8 раз) и в Центральном плесе в 1.8-6.0 раз (в среднем за вегетационный сезон в 2.7 раз). Максимальное количество пикодетрита регистрировалось в начале лета ( $(127-175) \times 10^3$  частиц/мл), что составило 4.8-6.1%  $N_B$ . В этот период наибольших значений достигала и масса пикодетрита ( $337-383 \text{ мг/м}^3$ ), которая на некоторых участках водохранилища даже превышала биомассу бактериопланктона. Средние за вегетационный сезон концентрации пикодетрита в Волжском и Центральном плесах отличались незначительно.

В различных районах Иваньковского водохранилища количество и масса детритных пикочастиц оказались ниже численности и биомассы бактериопланктона в 36-47 раз (в среднем для водохранилища в 41 раз) и 2.0-4.6 раз (в среднем в 3.3 раза), соответственно. Наиболее высокая концентрация пикодетрита отмечена в продуктивном Шошинском плесе (табл. 4.6).

На участке Угличского водохранилища, прилегающего к устью р. Дубна, обнаружено максимальное содержание пикодетрита, концентрация которого составляла 13.2%  $N_B$ , а масса – 187%  $B_B$  (табл. 4.7). В других районах верхней части водохранилища также наблюдалось превышение массы пикодетрита над биомассой бактериопланктона, но в меньшей степени. В средней и нижней части водохранилища число детритных частиц ока-

залось ниже численности бактерий в 26-308 раз, а их масса ниже бактериальной биомассы в 1.2-7.8 раз. В целом, в Угличском водохранилище, по сравнению с Рыбинским и Ивановским, концентрация пикодетрита значительно выше.

Таким образом, в толще воды водохранилищ Верхней Волги содержится значительное количество пикодетрита. Учитывая, что планктонные простейшие охотно используют в пищу детритные частицы (Posch, 1995), на некоторых участках водохранилищ в отдельные сезоны, когда концентрация пикодетрита достигает высоких значений, уменьшается интенсивность потребления гетеротрофных бактерий планктонными фильтраторами.

## Глава 5. Структура сообщества планктонных гетеротрофных бактерий

### 5.1. Размерно-морфологическая структура бактериопланктона

В состав бактериопланктона входят одиночные свободноплавающие и агрегированные клетки. Последние прикреплены к органическим и минеральным взвешенным частицам разного размера или образуют микроколонии. Одиночные клетки являются наиболее многочисленным компонентом бактериального сообщества в большинстве морских и пресных вод (Ferguson, Rublee, 1976), однако органические частицы и ассоциированные с ними бактерии также играют важную роль в функционировании водных экосистем, особенно в периоды массового отмирания фитопланктона (Сажин, Копылов, 1989; Simon et al., 2002).

Выделяют три размерных класса органических агрегатов: макроскопические агрегаты, линейный размер которых превышает 500 мкм (макроагрегаты, морской или озерный «снег»), микроскопические агрегаты от 1 до 500 мкм (микроагрегаты) и субмикронные частицы < 1 мкм (Koike et al., 1990; Mostajir et al., 1995; Simon et al., 2002). В этом разделе рассматриваются только микроагрегаты. Описано несколько форм существования микроагрегатов в водной среде: прозрачные экзополимерные частицы, окрашиваемые кумасси голубым; частицы, окрашиваемые ДАФИ; пленочные агрегаты и т.д. Прозрачные экзополимерные частицы (transparent exopolymer particles, ТЕР) были впервые описаны в 1993 г. в прибрежных океанических водах Калифорнии (Alldredge et al., 1993). Впоследствии их обнаружили во многих других водоемах, в том числе и в пресных (Grossart et al., 1997, 1998; Worm, Søndergaard, 1998; Berman, Viner-Mozzini, 2001; Brachvogel et al., 2001). ТЕР окрашиваются ярко голубым цветом при использовании красителя альцианового синего, являющегося специфическим красителем на кислые полисахариды (Logan et al., 1994). Полевыми и экспериментальными исследованиями было показано, что ТЕР вырабатываются диатомовыми водорослями в экспоненциальной и стационарной фазах роста (Engel, 2000). Динофлагелляты также продуцируют большое количество мукополисахаридов, но они не относятся к ТЕР, поскольку не окрашиваются альциановым синим (Alldredge et al., 1998). Концентрация ТЕР в озерах колебалась от  $0.5 \times 10^2$  до  $8.7 \times 10^7$  экз/л, а их размер варьировал от 5 до 100 мкм и более (Grossart et al., 1998; Worm, Søndergaard, 1998; Berman, Viner-Mozzini, 2001; Brachvogel et al., 2001).

Микрочастицы, в состав которых входят соединения белковой природы, впервые были обнаружены при окрашивании проб морской воды специфическим красителем на белок – кумасси бриллиантовым голубым (Long, Azam, 1996). Их размеры изменялись в ши-

роких пределах: от нескольких мкм до более 150 мкм. В оз. Киннерет количество частиц, содержащих белок, колебалось от  $1.4 \times 10^5$  до  $1.2 \times 10^7$  экз/л (Berman, Viner-Mozzini, 2001). Более подробная информация об этих микроагрегатах до сих пор отсутствует.

Микрочастицы, окрашиваемые в желтый цвет флуорохромом ДАФИ, который является специфическим красителем нуклеиновых кислот, представляют собой остатки фитопланктона и зоопланктона, а также другие компоненты детрита, которые трудно идентифицировать. Эти частицы встречаются в размерном ряду от 0.2 до 100 мкм и более. В оз. Констанс, количество частиц, окрашиваемых ДАФИ, составляло  $(0.3-1.5) \times 10^6$  экз/л (Brachvogel et al., 2001).

С помощью окраски эритрозином на мембранных фильтрах (Разумов, 1947), наряду с бактериями, ассоциированными с частицами детрита, в воде озер были обнаружены пленчатые агрегаты (Кузнецова и др., 1981; Инкина, 1987). Эти образования представляли собой прозрачные однослойные, слегка окрашенные в серовато-коричневые тона пластинки, на которых были отчетливо видны бактерии (Инкина, 1987). Некоторые ученые объясняют появление пленочных агрегатов в результате адсорбции растворенных органических веществ на поверхности минеральных частиц, пузырьков воздуха, появляющихся при ветровом перемешивании или интенсивном фотосинтезе, на погруженных в воду субстратах (Витюк, 1983; Мишустина, Батурина, 1984; Linley, Field, 1982). При определенных условиях пленки могут отрываться от субстрата и переходить в состав ВОВ (Витюк, 1983). Количество пленочных образований в водной толще озер Нарочь, Мястро, Баторино (Белоруссия) в среднем составляло  $(7-36) \times 10^6$  экз/л. Количество бактерий, прикрепленных к пленочным образованиям, изменялось в этих озерах в пределах  $(0.08-0.41) \times 10^6$  кл/мл, что составляло 6-10% от общего количества бактериопланктона (Инкина, 1987).

Гетеротрофные бактерии встречаются на всех типах органических микроагрегатов и, как правило, не заселяют неорганические частицы. Бактериальные клетки обычно неодинаково распределяются на агрегатах, часто образуют микроколонии и цепочки (Logan et al., 1994; Grossart, Simon, 1998; Grossart, Ploug, 2000). Количество бактерий, ассоциированных с 1 частицей, положительно коррелирует с ее размером и варьирует от нескольких клеток у мелких до более  $10^6$  клеток у крупных агрегатов размером 1-10 мм (Passow, Alldredge, 1994; Berger et al., 1996; Brachvogel et al. 2001). Концентрация агрегированных бактерий выше по сравнению с численностью неприкрепленных бактерий в окружающей водной среде. Для характеристики степени заселенности агрегатов бактериями используется коэффициент «обогащения» (enrichment factor, EF), который равен отношению численности бактерий в объеме агрегата к их численности в таком же объеме окружающей воды (Simon et al., 2002). В оз. Констанс коэффициент EF составлял 35-220 (Grossart, Si-



mon, 1993). Анализ результатов, полученных в морских водах, показал, что коэффициент EF снижается с возрастанием размера агрегата (Simon et al., 2002). Численность бактерий на агрегате не связана с объемом агрегата, а число бактерий на единицу площади поверхности агрегата обратно пропорционально размерам агрегата (Alldredge, Gotschalk, 1990; Ploug et al., 1999; Ploug, Grossart, 2000). В оз. Констанс количество агрегированного бактериопланктона увеличивается с глубиной, что обусловлено увеличением размеров агрегатов (Grossart, Simon, 1993, 1998). В том же озере описано изменение морфологического состава бактериального сообщества, ассоциированного с агрегатами, с увеличением срока их существования (Grossart, Simon, 1998; Herndl, 1988).

Доля в бактериопланктоне клеток, ассоциированных со взвешенными частицами, существенно варьирует и зависит, главным образом, от концентрации частиц. В пелагиали большинства водоемов эти бактерии составляют менее 5% общей численности бактерий (Alldredge, Gotschalk, 1990; Grossart, Simon, 1998; Turley, Stüttgen, 2000). Однако в речных и эстуарных экосистемах они могут составлять до 90% общей численности и продукции бактерий (Bell, Albrigty, 1981; Bent, Goulder, 1981; Zimmermann, Kausch, 1996; Zimmermann, 1997; Crump, Baross, 2000). По данным И.А. Нечесова (Нечесов, 1981), доля агрегированных бактерий в бактериопланктоне прибайкальских озер составляла 14-45%. В пелагиали оз. Байкал бактерии в микроколониях и на частицах детрита занимали 2.5-3.8% общей численности бактериопланктона, но их доля в суммарной бактериальной биомассе была выше (21-32%), что объясняется более крупными размерами клеток агрегированных бактерий по сравнению с одиночными бактериями (Спиглазов, 1985). В озерах Белоруссии в агрегированном состоянии находилась значительная часть бактериального сообщества (22-42%) (Инкина, 1987). В водной толще оз. Мендота прикрепленные бактерии составляли 50% общей бактериальной биомассы (Pedros-Alio, Brock, 1983). Однако, даже в водах с высоким содержанием взвешенных веществ, биомасса агрегированных бактерий ниже таковой одиночных бактерий (Berger et al., 1996; Crump, Baross, 1996; Crump et al., 1998). Размер клеток бактерий, прикрепленных к частицам взвеси, обычно больше, чем размер неприкрепленных бактерий и колеблется от 0.10 до 1.00 мкм<sup>3</sup>, что соответствует содержанию углерода от 30 до > 100 фг С/кл (Alldredge et al., 1986; Simon, 1987; Herndl, 1988; Alldredge, Gotschalk, 1990; Simon et al., 1990). Более крупные размеры агрегированных бактерий, по-видимому, объясняются более благоприятными трофическими условиями на поверхности частиц по сравнению с окружающей толщей воды.

Многочисленные исследования разнотипных водных экосистем показали, что основными потребителями планктонных бактерий являются простейшие, а также некоторые ветвистоусые рачки и коловратки (Монаков, 1998). Однако присутствие в водоеме бакте-

риальных клеток, прикрепленных к детритным частицам и образующих микроколонию, существенно расширяет спектр потенциальных консументов бактериопланктона (Родина, 1966; Павельева, Сорокин, 1971; Головкин, 1984, 1989).

В наших исследованиях волжских водохранилищ определение количества агрегированного бактериопланктона проводилось с использованием эпифлуоресцентной микроскопии на ядерных фильтрах и окраской флуорохромами акридиновым оранжевым (1989-1991 гг.) и ДАФИ (1992-2005 гг.). При учете агрегированных бактерий в ряде случаев применялась предварительная обработка проб воды пирофосфатом натрия и ультразвуком (Копылов, Крылова, 1990).

Нитевидные бактерии также могут занимать значительную долю бактериопланктона в некоторых водоемах. Так, в мелком гипертрофном озере (Sobygard, Дания) в период доминирования в составе зоопланктона циклопов летом нити составляли до 50% суммарной бактериальной биомассы (Jurgens, Jeppesen, 2000). Эти авторы предложили считать нитевидных бактерий индикаторами структурной организации планктонных пищевых сетей. По их мнению, высокая численность нитей связана с доминированием в составе зоопланктона циклопов, а низкая – с доминированием дафний. Когда доминируют коловратки, их численность может быть как низкой, так высокой. Биомасса нитей также тесно связана с биомассой пикофитопланктона.

В верхневолжских водохранилищах количественный учет бактерий, входящих в состав различных размерно-морфологических групп, проведенный в августе 1991 г., показал, что основным компонентом бактериопланктона являются одиночные клетки (табл. 5.1). В этой группе бактерий, как по численности, так и по биомассе преобладали клетки, линейные размеры которых были меньше 2 мкм. Наибольшая доля крупных палочек в биомассе одиночных бактерий обнаружена в Костромском расширении Горьковского водохранилища. В Ивановском и Чебоксарском водохранилищах заметный вклад в формирование суммарной биомассы бактериопланктона вносили нитевидные формы. Высокое содержание бактерий, ассоциированных с детритными частицами, обнаружено в Угличском и Горьковском водохранилищах, а также на участке от Волгограда до Астрахани. В Горьковском водохранилище на участке от г. Костромы до верхнего бьефа Горьковской ГЭС существенным компонентом бактериопланктона оказались микроорганизмы, образующие микроколонию.

**Таблица 5.1.** Доля (%) различных групп в суммарной численности (над чертой) и биомассе (под чертой) бактериопланктона водохранилищ Волги в августе 1991 г.

Район исследований	Одиночные		На детрите	В микро- колониях	Нити
	< 2 мкм	≥ 2 мкм			
Выше г. Тверь	<u>97.00</u>	<u>0.23</u>	<u>1.76</u>	<u>0.92</u>	<u>0.09</u>
	90.98	2.88	2.11	2.60	1.43
Иваньковское вдхр.	<u>90.89±0.73</u>	<u>0.04±0.01</u>	<u>8.14±0.91</u>	<u>0.75±0.22</u>	<u>0.17±0.03</u>
	85.80±1.14	0.56±0.09	7.84±0.97	1.34±0.77	4.46±1.01
Угличское вдхр.	<u>90.47±1.11</u>	<u>0.07±0.02</u>	<u>8.72±1.06</u>	<u>0.91±0.03</u>	<u>0.11±0.02</u>
	85.07±1.97	0.71±0.20	9.99±1.90	1.73±0.06	1.77±0.35
Рыбинское вдхр.	<u>95.70±0.82</u>	<u>0.03±0.01</u>	<u>2.82±0.65</u>	<u>1.42±0.19</u>	<u>0.03±0.01</u>
	89.87±2.48	4.35±1.40	3.80±1.10	1.25±0.25	0.73±0.40
Горьковское вдхр.,	<u>91.03±1.98</u>	<u>0.08±0.01</u>	<u>7.81±1.55</u>	<u>0.91±0.49</u>	<u>0.17±0.05</u>
Рыбинск - Красный	81.96±4.86	1.18±0.41	12.77±3.47	1.43±0.72	2.66±1.18
Профинтерн					
Горьковское вдхр.,	<u>81.18</u>	<u>0.28</u>	<u>16.72</u>	<u>1.82</u>	<u>0.08</u>
Костромское	55.02	26.50	15.38	0.40	2.50
расширение					
Горьковское вдхр.,	<u>90.30±2.24</u>	<u>0.10±0.02</u>	<u>7.34±0.93</u>	<u>2.13±1.72</u>	<u>0.13±0.01</u>
Кострома – верхний	83.44±2.32	1.66±0.42	8.39±0.61	3.89±2.85	2.62±0.91
бьеф Горьковской ГЭС					
Чебоксарское вдхр.	<u>91.59±1.46</u>	<u>0.02±0.01</u>	<u>7.59±1.30</u>	<u>0.58±0.22</u>	<u>0.22±0.05</u>
	84.16±2.87	1.41±0.15	7.68±1.33	1.45±0.55	6.30±1.95
Куйбышевское вдхр.	<u>91.69±1.13</u>	<u>0.03±0.01</u>	<u>7.63±1.04</u>	<u>0.54±0.17</u>	<u>0.11±0.01</u>
	88.69±3.74	0.55±0.12	7.49±1.08	0.82±0.33	2.45±0.33
Саратовское вдхр.	<u>93.57±0.64</u>	<u>0.04±0.01</u>	<u>5.68±0.57</u>	<u>0.65±0.20</u>	<u>0.06±0.01</u>
	90.91±0.99	0.70±0.15	5.04±0.97	1.47±0.54	1.88±0.42
Волгоградское вдхр.	<u>91.62±0.97</u>	<u>0.07±0.01</u>	<u>7.10±0.49</u>	<u>1.13±0.51</u>	<u>0.08±0.02</u>
	88.32±2.45	1.21±0.20	6.48±0.87	2.99±1.63	1.00±0.24
Волгоград - Астрахань	<u>89.83±0.93</u>	<u>0.15±0.09</u>	<u>9.53±0.90</u>	<u>0.37±0.12</u>	<u>0.12±0.01</u>
	84.24±2.27	2.65±1.08	10.33±1.53	0.77±0.28	2.01±0.34

В целом, в период проведения исследований в водохранилищах Волги доля агрегированных клеток в общей численности и биомассе бактериопланктона находилась в пределах 4.24-18.54% (в среднем  $9.12 \pm 1.06\%$ ) и 5.05-15.78% (в среднем  $10.25 \pm 0.96\%$ ), соот-

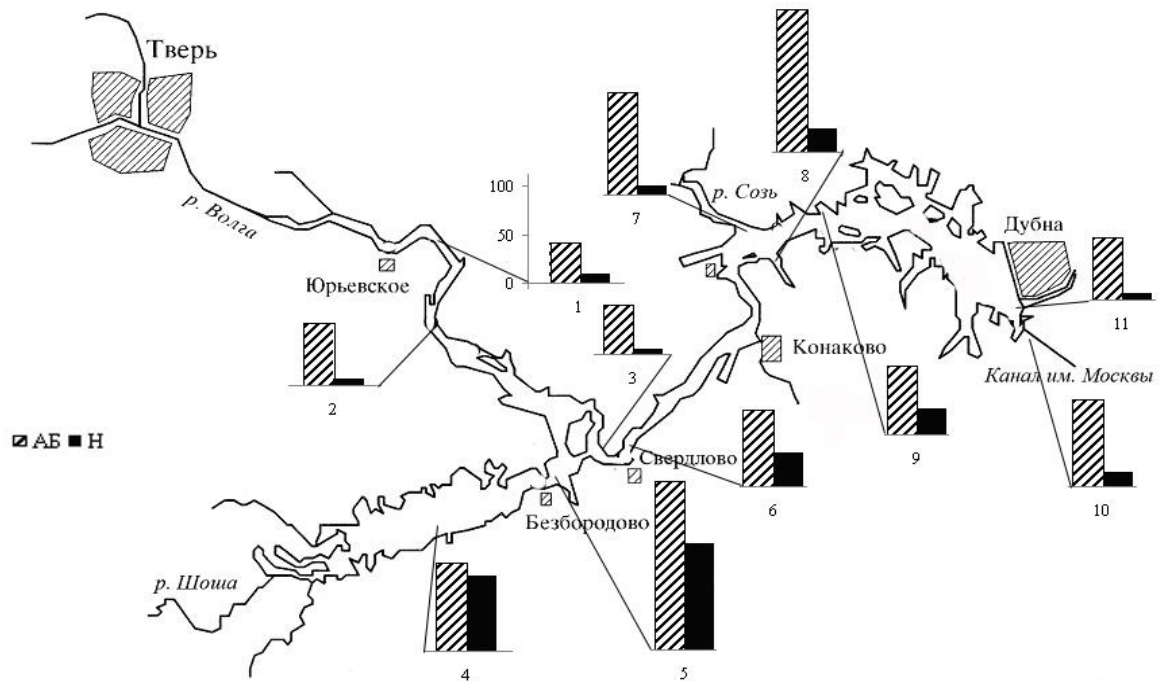
ветственно. Минимальная величина зарегистрирована в Рыбинском водохранилище, максимальная – в Костромском расширении Горьковского водохранилища.

**Иваньковское водохранилище.** Соотношение количеств одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий существенно варьировало на разных участках Иваньковского водохранилища (табл. 5.2). Однако во всех исследованных образцах воды основным компонентом бактериального сообщества были одиночные клетки. Тем не менее, в 1997 г. на отдельных участках водохранилища доля нитей достигала 21% суммарной биомассы бактериопланктона. В 2000 г. на отдельных участках водоема заметную роль в формировании суммарной биомассы играли бактерии, ассоциированные с детритом и находящиеся в составе микроколоний. В разные периоды наблюдений агрегированность бактериопланктона и содержание в нем нитевидных форм существенно отличались. Максимальная доля агрегированных клеток в суммарной биомассе бактериопланктона, зарегистрированная в 2005 г. (в среднем 17.6%), была в 4.8 раза больше минимальной, отмеченной в 1997 г. (в среднем 3.6%). Максимальные и минимальные величины вклада нитей в формирование биомассы бактериопланктона различались в 5 раз.

**Таблица 5.2.** Доля различных групп (%) в общей численности и биомассе бактериопланктона Иваньковского водохранилища

Дата	Параметр	Одиночные	На детрите	В микро- колониях	Нити
01-02.08.1997	Численность	<u>94.69-98.08</u>	<u>0.68-4.22</u>	<u>0.35-2.32</u>	<u>0.07-0.30</u>
		96.66±0.52	1.85±0.55	1.29±0.32	0.20±0.04
	Биомасса	<u>73.84-95.02</u>	<u>0.66-3.99</u>	<u>0.36-3.60</u>	<u>3.13-21.45</u>
		88.16±3.08	1.84±0.54	1.78±0.60	8.22±2.96
15-17.08.2000	Численность	<u>74.95-98.96</u>	<u>0.73-18.60</u>	<u>0.14-6.38</u>	<u>0.03-0.14</u>
		91.82±2.14	6.33±1.78	1.80±0.48	0.05±0.01
	Биомасса	<u>66.04-96.10</u>	<u>0.82-17.30</u>	<u>0.59-14.06</u>	<u>0.25-4.11</u>
		89.98±2.45	5.39±1.47	3.04±1.02	1.59±0.33
24-26.08.2005	Численность	<u>79.56-93.76</u>	<u>5.61-18.67</u>	<u>0.60-3.35</u>	<u>0.03-0.24</u>
		88.69±1.49	9.50±1.35	1.72±0.27	0.09±0.02
	Биомасса	<u>64.80-87.92</u>	<u>10.32-24.30</u>	<u>1.28-4.83</u>	<u>0.42-7.91</u>
		79.36±2.30	14.92±1.53	2.72±0.45	3.00±0.65

Анализ данных пятилетних наблюдений о распределении по акватории Иваньковского водохранилища бактерий различных эколого-морфологических групп показал, что биомасса агрегированных бактерий достигает наиболее высоких значений ( $105-174 \text{ мг/м}^3$ ) в Шошинском плесе, Мошковичском заливе и в устье р. Созь (рис. 5.1). В Волжском и Иваньковском плесах водохранилища биомасса нитей существенно ниже биомассы агрегированных бактерий. В Шошинском плесе разница в величинах биомасс этих двух компонентов бактериопланктона менее значительна.



**Рис. 5.1.** Распределение биомассы ( $\text{мг/м}^3$ ) агрегированных (АБ) и нитевидных (Н) бактерий по акватории Иваньковского водохранилища в августе (в среднем за 1991, 1995, 1997, 2000 и 2005 гг.). Станции обора проб: 1 – Юрьевское, 2 – Городня, 3 – русло Волги, 222 км, 4 – русло Шоши, выше моста, 5 – Безбородово, 6 – Свердлово, 7 – устье р. Созь, 8 – Мошковичский залив, 9 – Корчева, 10 – канал им. Москвы, 11 – Липня.

Средние для столба воды величины концентрации микроскопических детритных частиц диаметром 5-100 мкм испытывали заметные пространственные и межгодовые колебания (табл. 5.3). Количество частиц детрита, заселенных бактериями, в среднем для водохранилища, в разные периоды исследования отличалось в 4 раза и составляло 50-76% (в среднем 61%) общего числа частиц. На одной детритной частице находилось от 7 до 77 бактерий. В среднем для водохранилища, максимальное количество бактерий, ассоциированных с одной детритной частицей, регистрировалось в 2005 г., минимальное – в 1997 г. Средний коэффициент «обогащения» бактериями (EF) детритных частиц изменялся от 6 до 16.

**Таблица 5.3.** Средние для столба воды значения концентрации детритных частиц ( $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ) в Иваньковском водохранилище

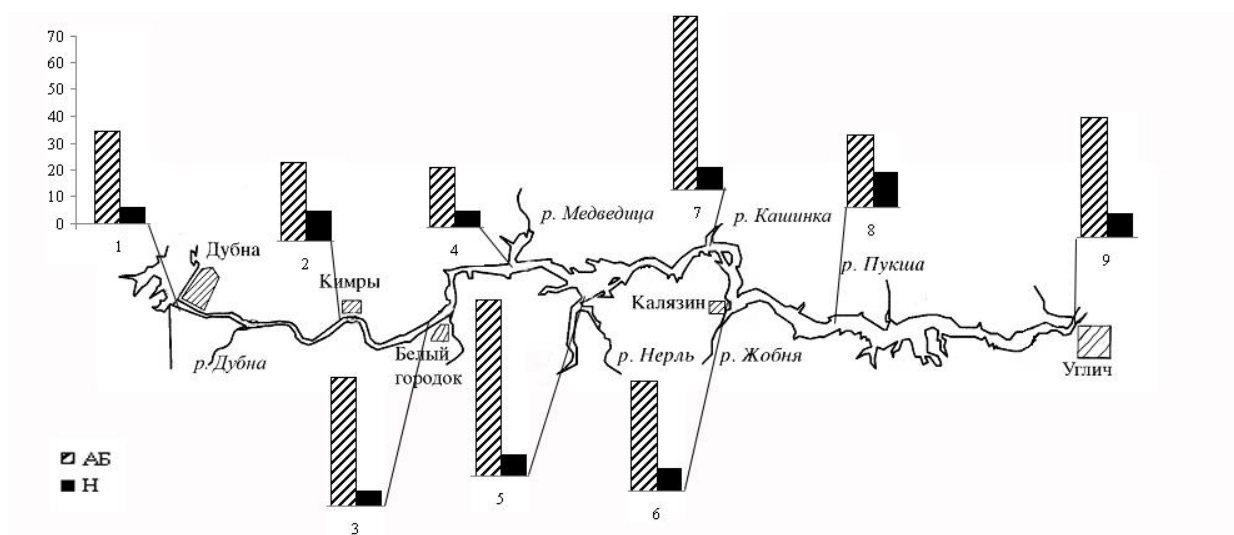
Дата	Концентрация детритных частиц		Количество бактерий на 1 частице
	заселенных бактериями	незаселенных бактериями	
03-05.08.1991	<u>25.0-60.9</u>	<u>17.2-54.2</u>	<u>7-45</u>
	32.8±6.5	32.2±5.1	18±6
01-02.08.1997	<u>4.1-9.9</u>	-	<u>7-21</u>
	7.8±1.0		14±2
15-17.08.2000	<u>2.9-58.8</u>	<u>2.9-8.8</u>	<u>8-24</u>
	17.3±4.8	5.4±0.6	16±2
24-26.08.2005	<u>11.4-84.4</u>	<u>10.1-103.1</u>	<u>16-77</u>
	34.2±7.0	33.3±8.5	41±7

**В Угличском водохранилище** основным компонентом бактериопланктона являлись одиночные бактерии. На отдельных участках водохранилища значительного развития достигали бактерии, прикрепленные к детритным частицам и находящиеся в составе микроколоний (табл. 5.4). По сравнению с Иваньковским водохранилищем роль нитей в формировании суммарной бактериальной биомассы в Угличском водохранилище существенно ниже.

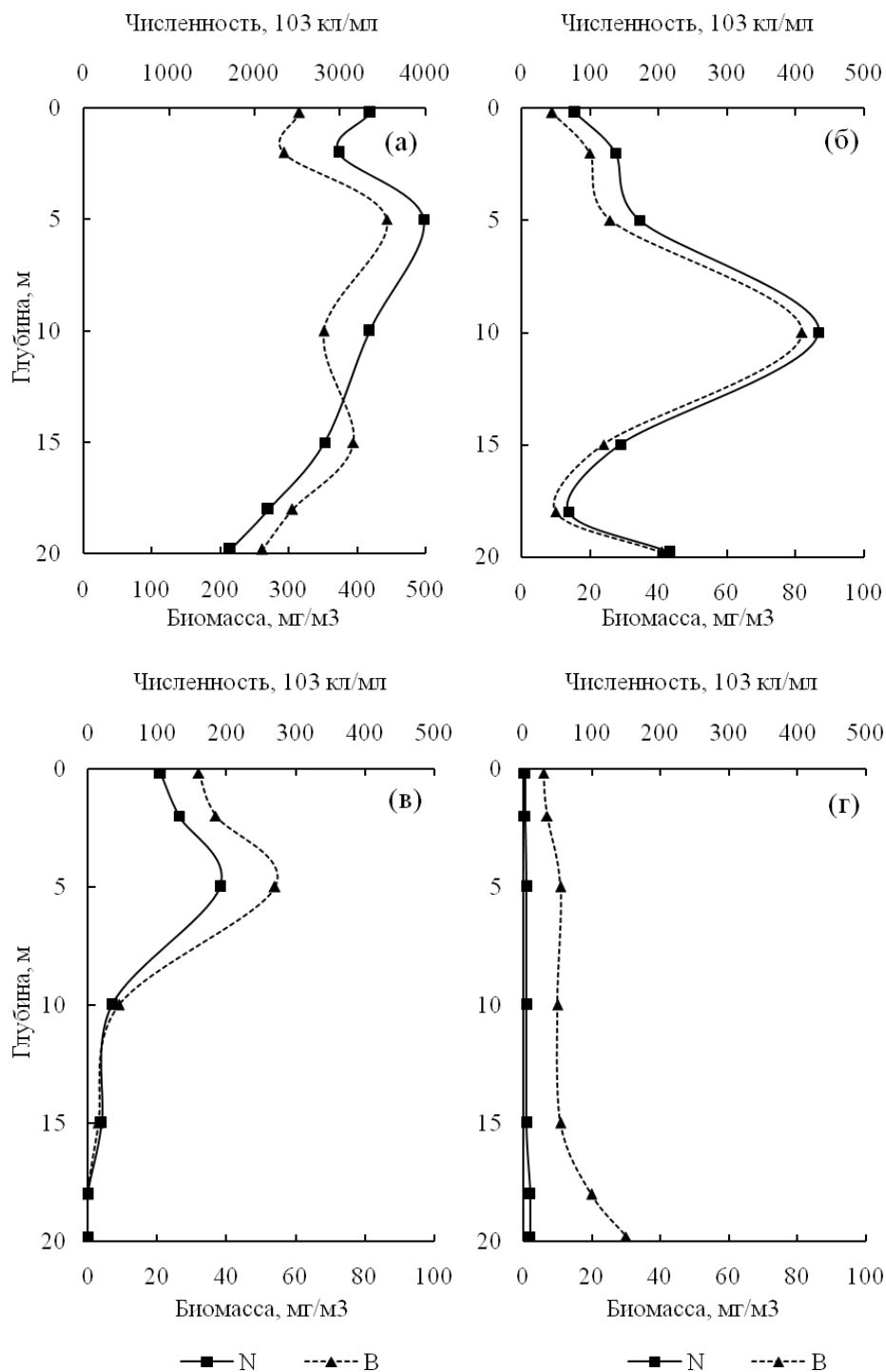
Анализ распределения по акватории водохранилища средних величин биомассы агрегированных и нитевидных бактерий, рассчитанных по данным за 4 года наблюдений, показал, что наибольшие биомассы бактерий, ассоциированных с частицами детрита и находящихся в составе микроколоний ( $65\text{-}66 \text{ мг/м}^3$ ), регистрировались в местах впадения рек Нерль и Кашинка (рис. 5.2). Наиболее высокая биомасса нитей ( $11\text{-}13 \text{ мг/м}^3$ ) регистрировалось в районах, прилегающих к г. Кимры и с. Прилуки.

**Таблица 5.4.** Доля различных групп (%) в общей численности и биомассе бактериопланктона Угличского водохранилища

Дата		Одиночные	На детрите	В микро- колониях	Нити
02-03.08.1997	Численность	<u>86.32-98.04</u>	<u>1.33-12.99</u>	<u>0.51-3.71</u>	<u>0.10-0.14</u>
		93.22±1.44	5.29±1.50	1.37±0.46	0.12±0.01
	Биомасса	<u>81.71-93.54</u>	<u>1.42-13.98</u>	<u>1.02-6.30</u>	<u>1.68-3.58</u>
		89.39±1.73	5.61±1.71	2.52±0.75	2.48±0.30
17-19.08.2000	Численность	<u>86.09-99.83</u>	<u>0.14-9.14</u>	<u>0-8.38</u>	<u>0-0.15</u>
		93.15±2.06	4.54±1.29	2.24±1.46	0.07±0.02
	Биомасса	<u>84.97-99.36</u>	<u>0.38-6.76</u>	<u>0-8.88</u>	<u>0-2.79</u>
		92.55±2.09	3.86±0.99	2.77±1.46	0.82±0.45
22-24.08.2005	Численность	<u>86.60-95.23</u>	<u>4.18-13.02</u>	<u>0.16-1.45</u>	<u>0.05-0.12</u>
		90.92±1.46	8.45±1.54	0.56±0.18	0.07±0.01
	Биомасса	<u>80.52-93.07</u>	<u>4.18-17.26</u>	<u>0.32-3.55</u>	<u>1.29-1.92</u>
		86.85±2.14	10.48±2.20	1.13±0.43	1.54±0.08



**Рис. 5.2.** Распределение биомассы ( $\text{мг/м}^3$ ) агрегированных (АБ) и нитевидных (Н) бактерий по акватории Угличского водохранилища в августе (в среднем за 1991, 1997, 2000, 2005 гг). Станции обора проб: 1 – Дубна, 2 – Кимры, 3 – Белый Городок, 4 – устье р. Медведицы, 5 – устье р. Нерль, 6 – Калязин, 7 – устье р. Кашинки, 8 – Прилуки, 9 – верхний бьеф Угличской ГЭС.



**Рис. 5.3.** Вертикальное распределение численности и биомассы различных размерно-морфологических групп бактериопланктона: одиночных (а), прикрепленных к детриту (б), находящихся в микроколониях (в) и нитевидных (г) в районе верхнего бьефа Угличской ГЭС (23.08.2005, глубина 21 м).

Одиночные клетки были основной группой бактериопланктона во всей толще воды. На различных горизонтах они составляли 87.6-96.5% общей численности и 77.1-91.1% биомассы бактериопланктона (рис. 5.3). Профили вертикального распределения бактерий,



прикрепленных к детриту, находящихся в микроколониях и нитей носили неодинаковый характер. Максимум обилия бактериальных микроколоний регистрировался на глубине 2-5 м, детритной микрофлоры – 10 м, нитей – в придонном слое, где эти группы занимали 10.5, 18.1 и 8.9%, соответственно.

Среднее для столба воды содержание микроскопических детритных частиц диаметром 5-100 мкм заметно различалось как между участками водохранилища, так и в разные годы наблюдений (табл. 5.5). Однако количество частиц, заселенных бактериями, в среднем для водохранилища, за исключением 1991 г., в остальные годы исследований отличалось незначительно и составляло 46-73% (в среднем 56%) общего числа взвешенных частиц. На одной частице детрита находилось от 6 до 114 бактерий. Максимальная средняя для водохранилища численность бактерий, ассоциированных с одной детритной частицей, зарегистрирована в 2005 г., наименьшая – в 1991 г. Коэффициент «обогащения» бактериями детритных частиц изменялся от 5 до 11. Межгодовые колебания доли агрегированных бактерий (6.63-11.72%) и нитей (0.82-2.48%) в общей биомассе планктона в Угличском водохранилище были менее значительными, чем в Ивановском.

**Таблица 5.5.** Средние для столба воды значения концентрации микроскопических детритных частиц ( $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ) в Угличском водохранилище

Дата	Концентрация детритных частиц		Количество бактерий на 1 частице
	заселенных бактериями	незаселенных бактериями	
03-05.08.1991	<u>28.1-46.8</u>	<u>23.4-56.2</u>	<u>6-17</u>
	38.4±2.8	41.1±4.7	11±1
01-02.08.1997	<u>3.3-26.3</u>	<u>9.7-27.0</u>	<u>15-22</u>
	12.2±3.1	14.4±3.2	19±1
15-17.08.2000	<u>1.5-25.0</u>	<u>1.5-8.8</u>	<u>4-18</u>
	11.8±3.9	4.4±1.3	13±3
22-24.08.2005	<u>8.2-21.9</u>	<u>6.6-19.6</u>	<u>33-114</u>
	14.4±2.2	11.1±1.6	58±10

**В Рыбинском водохранилище** количественный учет бактерий различных размерно-морфологических групп впервые был проведен в 1988-1989 гг. В подледный период 1988 г. роль отдельных групп в формировании суммарного количества бактериопланктона существенно варьировала. В январе в общей численности и биомассе бактериопланктона преобладали одиночные клетки (табл. 5.6 и 5.7). В феврале существенно возросла концентрация бактерий, ассоциированных с детритными частицами. На ст. Брейтово их биомасса

даже превышала биомассу одиночных клеток. Следует отметить, что в этом месяце зарегистрирована наибольшая концентрация детритных частиц размером 2-300 мкм, заселенных бактериями, которая в среднем для столба воды составляла 4000-10000 экз/мл. В марте доля детритной микрофлоры в суммарной численности и биомассе бактериопланктона резко снизилась, но увеличились доли нитевидных и колониальных бактерий. Коэффициент «обогащения» детритных частиц изменялся от 1 до 186 и составлял в среднем для января-марта 38.

Содержание микроскопических взвешенных частиц, заселенных бактериями, в ледоставный период было низким (табл. 5.8). В детрите водохранилища преобладали частицы с линейным размером менее 50 мкм, причем больше всего было частиц размером 4-12 мкм. Доля частиц детрита размером более 50 мкм составила на ст. Брейтово 3.4-13.1%, а на ст. Молога – 0.6-5.5% их суммарного количества. Причем если на ст. Брейтово большая часть бактерий (60-90%) была прикреплена к детритным частицам размером 50-200 мкм, то на ст. Молога преобладали бактерии, ассоциированные с более мелким детритом, составлявшие 52-85% суммарной численности детритной микрофлоры. Коэффициент «обогащения» был выше у детритных частиц размером менее 50 мкм (в среднем 53), чем у более крупных частиц (в среднем 26).

Особенности вертикального распределения различных групп бактериопланктона в зимний период представлены в таблицах 5.9 и 5.10. В тонком 2-3-см слое воды, прилегающем к нижней кромке льда, а также в придонном горизонте основным компонентом сообщества были бактерии, ассоциированные с детритом. Доля детритной микрофлоры в бактериопланктоне была значительной и в других слоях воды. Существенный вклад в формирование суммарной биомассы бактериопланктона также вносили нити на глубине 6-7 м.

**Таблица 5.6.** Средние для столба воды значения численности ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) бактериопланктона Рыбинского водохранилища зимой 1988 г.

Станция	Дата	Одиночные				На детрите		В микроколониях		Нити	
		< 2 мкм		> 2 мкм							
		N	% N <sub>B</sub>	N	% N <sub>B</sub>	N	% N <sub>B</sub>	N	% N <sub>B</sub>	N	% N <sub>B</sub>
Наволоки	21 января	2155	98.16	7.5	0.34	12.4	0.57	20.1	0.92	0.3	0.01
Средний Двор	21 января	1691	96.66	17.4	0.99	21.2	1.21	19.7	1.13	0.1	0.01
Молога	27 января	1473	88.18	0.2	0.01	187.2	11.21	8.7	0.52	1.3	0.08
	19 февраля	1205	82.87	0.3	0.02	244.1	16.79	3.8	0.26	0.9	0.06
	22 марта	1945	89.23	0.6	0.03	219.6	10.07	13.3	0.61	1.3	0.06
Брейтово	27 января	4439	93.72	1.4	0.03	293.0	6.19	2.9	0.06	0.1	0.002
	12 февраля	1462	58.10	0.2	0.01	1032.4	41.03	20.6	0.82	1.1	0.04
	19 марта	1402	85.67	2.1	0.13	212.0	12.96	19.1	1.17	1.1	0.07

**Таблица 5.7.** Средние для столба воды значения биомассы ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) бактериопланктона Рыбинского водохранилища зимой 1988 г.

Станция	Дата	Одиночные				На детрите		В микроколониях		Нити	
		< 2 мкм		> 2 мкм							
		$B$	% $B_B$	$B$	% $B_B$	$B$	% $B_B$	$B$	% $B_B$	$B$	% $B_B$
Наволоки	21 января	243.5	75.93	56.2	17.52	1.0	0.31	16.8	5.24	3.2	1.00
Средний Двор	21 января	130.1	63.00	61.5	29.78	4.4	2.13	9.8	4.75	0.7	0.34
Молога	27 января	97.4	77.73	0.5	0.40	14.8	11.81	9.1	7.26	3.5	2.80
	19 февраля	126.5	69.12	2.7	1.48	46.7	25.52	2.6	1.42	4.5	2.46
	22 марта	240.6	80.36	3.5	1.17	30.3	10.12	16.0	5.34	9.0	3.01
Брейтово	27 января	297.8	86.27	38.1	11.04	5.3	1.53	1.7	0.49	2.3	0.67
	12 февраля	177.8	43.96	2.2	0.54	190.9	47.20	11.5	2.84	22.1	5.46
	19 марта	161.0	53.47	9.8	3.25	37.8	12.55	21.0	6.98	71.5	23.75

В период интенсивного таяния снега и льда структура планктонного бактериального сообщества прибрежной зоны Рыбинского водохранилища характеризовалась заметным своеобразием. В середине апреля с речными и паводковыми водами в водохранилище поступает значительное количество детритного материала. Особенно высокая концентрация взвешенных микрочастиц, как правило, регистрируется на акваториях, прилегающих к устьям рек (табл. 5.11). Однако в воде приустьевого участка р. Сутка только 3.4% общего количества мелкодисперсной взвеси размером до 200 мкм было заселено бактериями. Следует отметить, что практически на всех детритных частицах крупнее 20 мкм обнаруживались бактерии. На участках водохранилища, прилегающих к устьям рек, в бактериопланктоне по численности доминировали одиночные клетки (табл. 5.12). Величины среднего объема клеток бактерий на детрите и в микроколониях превышали таковые одиночных бактерий в 1.8-2.8 и 3.5-4.5 раза, соответственно. Вследствие этого, эти группы занимала значительную долю (16-26%) в общей биомассе бактериопланктона (табл. 5.13). На участках, прилегающих к устьям рек, значительный вклад в формирование биомассы планктонных бактерий вносили также нитевидные формы. Доля последних в общей численности бактериопланктона была невелика. В этот же период в воде прибрежных мелководий водохранилища роль колониальных и нитевидных бактерий в структурной организации бактериопланктона была невелика, но бактерии, прикрепленные к детритным частицам, составляли значительную часть общего количества бактериопланктона (табл. 5.12, 5.13).

**Таблица 5.8.** Размер и концентрация детритных частиц и численность прикрепленных к ним бактерий в ледоставный период 1988 г. (приведены средние для столба воды величины)

Станция	Дата	Размер частиц, мкм	Концентрация частиц, экз/мл	Количество бактерий на частицах, $10^3$ кл/мл	Количество бактерий на 1 частице
Брейтово	23 января	2-50 (7)	1657	28.9	17
		50-200 (115)	59	264.1	4476
	12 февраля.	2-50 (7)	3286	181.9	55
		50-200 (80)	260	850.5	3271
	19 марта.	2-50 (8)	2559	83.7	33
		50-200 (77)	386	128.2	332
Молога	22 января.	2-50 (11)	2475	107.8	43
		50-200 (107)	145	79.4	547
	19 февраля.	2-50 (9)	10178	206.9	20
		50-200 (70)	64	37.1	580
	22 марта	2-50 (10)	4957	113.9	23
		50-200 (70)	97	105.7	1090

*Примечание.* В скобках приведены средние значения размеров частиц.

**Таблица 5.9.** Вертикальное распределение численности ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) бактерий разных размерно-морфологических групп в период ледостава у западного побережья Рыбинского водохранилища в феврале 1988 г.

Горизонт отбора, м	Одиночные				На детрите		В микро- колониях		Нити	
	$\leq 2$ мкм		$> 2$ мкм							
	N	% от $N_B$	N	% от $N_B$	N	% от $N_B$	N	% от $N_B$	N	% от $N_B$
0.02	5667	30.83	5	0.03	12338	67.11	357	1.94	16	0.09
0.50	1498	96.15	1	0.06	55	3.53	3	0.19	1	0.07
3.00	1217	84.16	0	-	217	15.01	12	0.83	0	-
6.00	1187	94.13	0	-	69	5.47	3	0.24	2	0.16
8.00	1720	28.33	0	-	4323	71.21	27	0.44	1	0.02

**Таблица 5.10.** Вертикальное распределение биомассы ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактерий разных размерно-морфологических групп в период ледостава у западного побережья Рыбинского водохранилища в феврале 1988 г.

Горизонт отбора, м	Одиночные				На детрите		В микро- колониях		нити	
	$\leq 2$ мкм		$> 2$ мкм							
	B	% от $B_B$	B	% от $B_B$	B	% от $B_B$	B	% от $B_B$	B	% от $B_B$
0.02	1498	27.44	56	1.03	3381	61.93	192	3.52	332	6.08
0.50	112	86.82	1	0.78	13	10.07	2	1.55	1	0.78
3.00	130	68.06	0	-	51	26.70	10	5.24	0	-
6.00	99	68.75	0	-	11	7.64	1	0.69	33	22.92
8.00	274	35.17	0	-	488	62.65	12	1.54	5	0.64

**Таблица 5.11.** Концентрация детритных микрочастиц разного размера, заселенных и незаселенных бактериями, в воде приустьевое участка р. Сутка в апреле 1988 г.

Детритные частицы	Размер частиц, мкм				
	1-4	4-20	20-100	100-200	1-200
Общее количество частиц	4244266	355527	7298	197	4607288
Из них заселенных бактериями	<u>31559</u>	<u>119331</u>	<u>7298</u>	<u>197</u>	<u>158385</u>
	0.7	33.6	100	100	3.4
Из них незаселенных бактериями	<u>4212707</u>	<u>236196</u>	<u>0</u>	<u>0</u>	<u>4448903</u>
	99.3	66.4	0	0	96.4

*Примечание.* В числителе – количество детритных частиц, экз/мл, в знаменателе – % общего количества частиц.

**Таблица 5.12.** Численность ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) бактерий разных размерно-морфологических групп в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в апреле 1988 г.

Место от- бора проб	Одиночные				На детрите		В микроколониях		Нити	
	< 2 мкм		> 2 мкм							
	N	% от N <sub>B</sub>	N	% от N <sub>B</sub>	N	% от N <sub>B</sub>	N	% от N <sub>B</sub>	N	% от N <sub>B</sub>
р. Сутка	9130	86.20	0	-	1298	12.26	155	1.46	8	0.08
р. Латка	5728	88.15	8	0.12	702	10.81	52	0.80	8	0.12
пос. Борок	4431	8032	9	0.16	1073	19.45	3	0.05	1	0.02

**Таблица 5.13.** Биомасса ( $B$ ,  $mg/m^3$ ) бактерий разных размерно-морфологических групп в прибрежных водах Рыбинского водохранилища в апреле 1988 г.

Место от- бора проб	Одиночные				На детрите		В микроколониях		Нити	
	< 2 мкм		> 2 мкм							
	В	% от В <sub>В</sub>	В	% от В <sub>В</sub>	В	% от В <sub>В</sub>	В	% от В <sub>В</sub>	В	% от В <sub>В</sub>
р. Сутка	1048	53.58	0	-	427	21.83	81	4.14	400	20.45
р. Латка	866	59.64	66	4.55	209	14.39	30	2.07	281	19.35
пос. Борок	747	81.73	13	1.42	125	13.68	5	0.55	24	2.62



Исследования структуры бактериального сообщества разных участков Рыбинского водохранилища в летний период показали, что его основным компонентом являлись одиночные свободноплавающие клетки (табл. 5.14 и 5.15). Мелкие одиночные клетки размером менее 2 мкм составляли в среднем для столба воды 89.4-97.0% общей численности и 82.3-93.8% биомассы бактериопланктона. Крупные одиночные клетки не играли существенной роли в формировании суммарной биомассы бактериопланктона водохранилища. Они были обнаружены только в 40 из 150 исследованных образцов воды. Тем не менее, на отдельных участках, например, в придонных слоях воды Югского залива их биомасса достигала 90 мг/м<sup>3</sup> и составляла 12% суммарной биомассы бактериопланктона. Высокие значения численности крупных палочек были также зарегистрированы в поверхностных горизонтах в зонах скопления цианобактерий (табл. 5.16).

Нитевидные формы, средний объем клеток которых составлял 4.3 мкм<sup>3</sup>, были зарегистрированы в 75% анализируемых проб. Чаще всего они встречались в прибрежных водах и придонных горизонтах глубоководных районов. Максимальная биомасса нитей отмечалась в приустьевом участке р. Чеснава: 70 мг/м<sup>3</sup> или 9% суммарной биомассы бактериопланктона. В различных районах водохранилища нитевидные формы составляли в среднем для 0.7-4.3% бактериальной биомассы.

Бактериальные микроколонии размером от 3 до 300 мкм являлись постоянным элементом бактериального сообщества водохранилища. В различных районах водохранилища их численность составляла  $(5-14) \times 10^3$  экз/мл. Колонии отличались по размерам и форме, а также по морфологии и размерам образующих их клеток. Объем клеток колониальных бактерий варьировал от 0.033 до 1.77 мкм<sup>3</sup>. Численность и биомасса бактерий, образующих микроколонии, в июле-августе 1989 г. изменялись в пределах  $(10-600) \times 10^3$  кл/мл и 1.3-500 мг/м<sup>3</sup>, соответственно. Наименьшие значения были зарегистрированы в центральной части Восьегонского расширения Моложского плеса, наибольшие – в приустьевом участке р. Ухра и в придонных горизонтах Мшичинского залива. В водах со значительным развитием колониальных бактерий, они составляли 12-40% суммарной биомассы бактериопланктона. Однако в среднем для столба воды эти показатели были существенно ниже.

Микроскопические исследования выявили, что детрито-бактериальные ассоциации встречаются по всей акватории водохранилища. Концентрация детритных частиц, заселенных бактериями, находилась в пределах  $(1-20) \times 10^3$  экз/мл. Линейные размеры этих частиц изменялись от 2 до 300 мкм. Максимальные значения были зарегистрированы в зонах скопления цианобактерий (табл. 5.16). В толще воды численность бактерий на одной частице варьировала в пределах 6-200 клеток, составляя в среднем 33 клетки. При этом коэффициент «обогащения» детрита в прибрежных и глубоководных районах водохранилища колебался от

1 до 28 (в среднем 6). Этот коэффициент оказался в летний период ниже, чем зимой. Средний объем бактериальных клеток, прикрепленных к детриту, составлял  $0.139 \text{ мкм}^3$ . Количество и биомасса бактерий, ассоциированных с детритом, в июле-августе 1989 г. колебались от  $10^4$  до  $57 \times 10^6$  кл/мл и от 0.9 до  $11.5 \text{ г/м}^3$ , соответственно, что составляло 0.1-85.0% общей численности и 0.1-83.0% суммарной биомассы бактериопланктона. Наибольшие значения этих параметров были зарегистрированы на глубоководных станциях в «пятнах» цветения цианобактерий и в мелководном Мшичинском заливе. В открытых районах Шекснинского, Главного и Моложского плесов средние для столба воды величины численности и биомассы бактерий, ассоциированных с детритом, оказались близкими и составляли 1.9-2.7% общей численности и 2.3-3.5% биомассы бактериопланктона. В Волжском плесе водохранилища бактерий, находящихся в составе детритных частиц, было заметно больше (табл. 5.14 и 5.15). Среди прибрежных районов наибольшим содержанием детритной микрофлоры отличались мелководные заливы. В зонах, прилегающих к устьям рек и населенным пунктам, а также в открытой литорали относительное содержание бактерий, населяющих детритные частицы (2.4-2.9% численности и 4.0-5.9% биомассы бактериопланктона), было близким к таковому в глубоководных районах водохранилища.

**Таблица 5.14.** Доля (%) различных размерно-морфологических групп в формировании общей численности бактериопланктона ( $N_B$ ,  $10^6$  кл/мл) Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.

Районы	N <sub>B</sub>	Группы бактерий				
		Одиночные		На детрите	В микро- колониях	Нити
		≤ 2 мкм	> 2 мкм			
Глубоководные						
Шекснинский	<u>4.8-8.3</u>	<u>95.57-98.60</u>	<u>0-0.05</u>	<u>1.4-2.8</u>	<u>0.8-2.1</u>	<u>0.01-0.08</u>
плес	6.9	96.85	0.02	1.9	1.2	0.03
Моложский	<u>5.2-8.1</u>	<u>94.24-98.06</u>	<u>0-0.04</u>	<u>1.4-2.3</u>	<u>0.2-3.4</u>	0
плес	5.8	96.98	0.02	2.0	1.0	
Главный	<u>4.4-8.9</u>	<u>89.97-98.62</u>	<u>0.01-0.06</u>	<u>0.2-8.3</u>	<u>0.7-4.7</u>	<u>0.02-0.08</u>
плес	6.2	89.45	0.02	2.7	1.7	0.03
Волжский	<u>5.0-10.6</u>	<u>85.07-97.09</u>	<u>0-0.14</u>	<u>1.5-13.8</u>	<u>0.2-3.6</u>	<u>0.01-0.03</u>
плес	7.2	93.43	0.05	4.7	1.8	0.02
Мелководные						
У населенных	<u>5.2-14.1</u>	<u>92.58-97.90</u>	<u>0-0.14</u>	<u>0.6-3.8</u>	<u>0.6-4.5</u>	<u>0.02-0.20</u>
пунктов	9.3	95.01	0.03	2.5	2.4	0.06
Устья рек	<u>4.1-11.1</u>	<u>93.98-97.04</u>	<u>0.04-0.07</u>	<u>1.7-5.3</u>	<u>0.8-4.0</u>	<u>0.02-0.10</u>
	7.1	95.40	0.05	2.9	1.6	0.05
Мелководные	<u>5.4-14.9</u>	<u>69.66-98.06</u>	<u>0.01-0.25</u>	<u>1.4-26.8</u>	<u>1.0-3.8</u>	<u>0.02-0.07</u>
заливы	10.2	91.48	0.08	6.1	2.3	0.04
Открытое	<u>4.3-10.8</u>	<u>92.40-99.18</u>	<u>0.01-0.05</u>	<u>0.3-7.3</u>	<u>0.3-3.4</u>	<u>0.02-0.07</u>
прибрежье	6.4	95.74	0.02	2.4	1.8	0.04

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение.

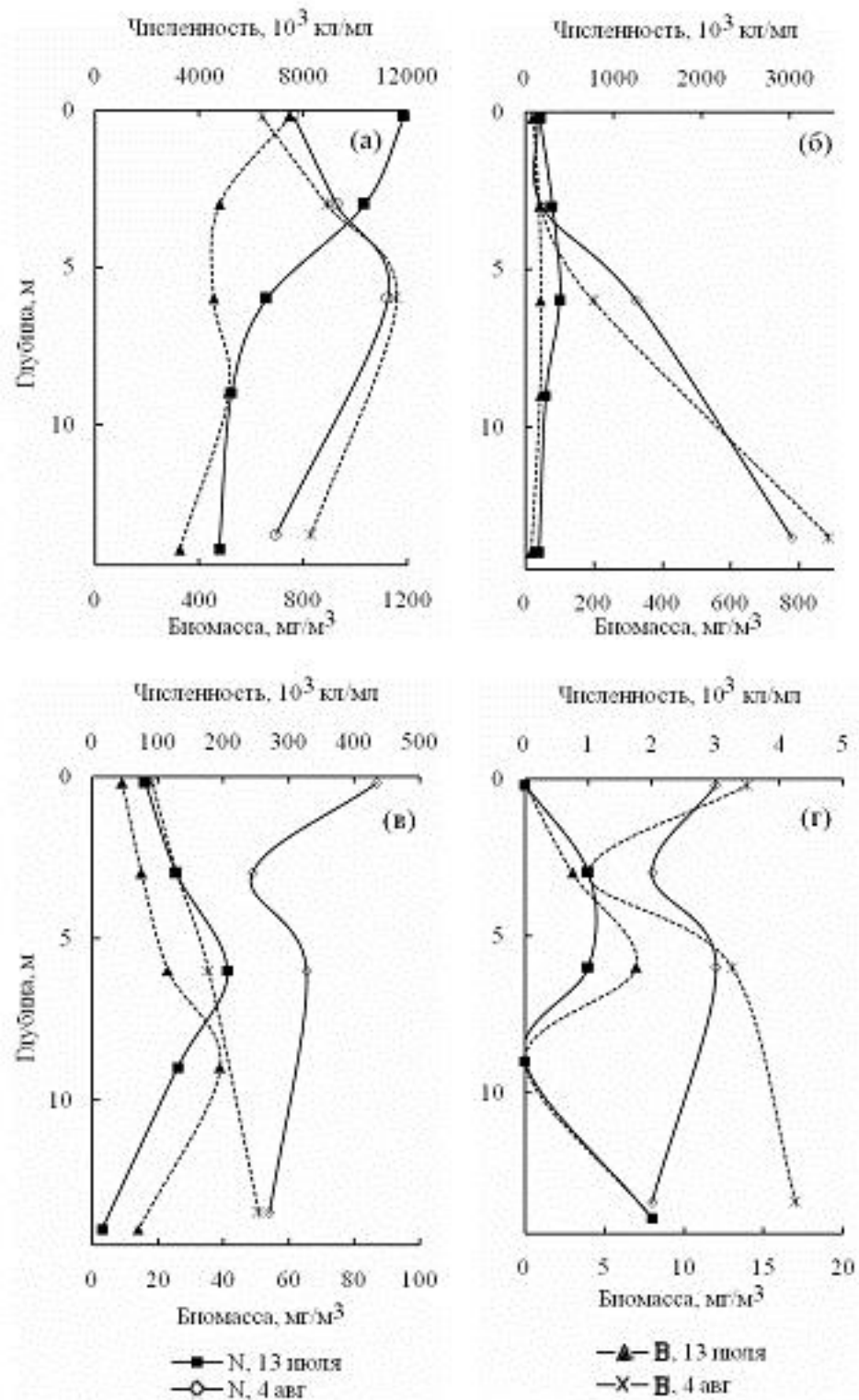
**Таблица 5.15.** Доля (%) различных размерно-морфологических групп в суммарной биомассе бактериопланктона ( $B_B$ , г/м<sup>3</sup>) Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.

Районы	В <sub>В</sub>	Группы бактерий				
		Одиночные		На детрите	В микро- колониях	Нити
		≤ 2 мкм	> 2 мкм			
Глубоководные						
Шекснинский	<u>0.5-1.1</u>	<u>89.6-97.7</u>	<u>0-2.0</u>	<u>1.4-5.6</u>	<u>1.0-4.3</u>	<u>0.3-1.4</u>
плес	0.8	93.8	0.3	3.1	2.1	0.7
Моложский	<u>0.3-1.4</u>	<u>84.5-98.4</u>	0	<u>1.1-3.9</u>	<u>0.4-4.5</u>	<u>0-7.1</u>
плес	0.7	93.9		2.3	1.8	1.8
Главный	<u>0.4-1.2</u>	<u>69.7-95.9</u>	<u>0-1.1</u>	<u>1.1-7.8</u>	<u>1.9-29.2</u>	<u>0.1-3.1</u>
плес	0.6	87.57	0.5	3.5	6.3	1.5
Волжский	<u>0.5-0.9</u>	<u>68.2-90.6</u>	<u>0-4.5</u>	<u>1.6-24.5</u>	<u>0.5-8.8</u>	<u>0.4-2.4</u>
плес	0.7	83.6	1.9	8.5	5.0	1.0
Мелководные						
У населенных	<u>0.6-1.8</u>	<u>70.1-93.8</u>	<u>0.7-4.8</u>	<u>0.6-14.4</u>	<u>0.8-8.4</u>	<u>0.7-4.8</u>
пунктов	1.2	87.0	1.7	5.9	4.3	4.3
Устья рек	<u>0.4-3.1</u>	<u>89.3-95.5</u>	<u>1.3-2.7</u>	<u>0.8-7.9</u>	<u>0.6-8.4</u>	<u>0.6-8.4</u>
	1.0	88.1	1.9	4.0	3.3	2.7
Мелководные	<u>0.4-2.3</u>	<u>55.7-93.8</u>	<u>0.9-2.8</u>	<u>1.1-34.8</u>	<u>1.5-8.8</u>	<u>0.4-4.7</u>
заливы	1.2	82.3	1.3	9.0	5.2	2.2
Открытое	<u>0.4-1.1</u>	<u>80.3-98.3</u>	<u>0.1-2.6</u>	<u>0.3-13.7</u>	<u>0.6-17.5</u>	<u>0.5-7.1</u>
прибрежье	0.7	87.50	0.4	4.6	4.6	2.9

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение.

**Таблица 5.16.** Численность ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл) и биомасса ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) бактерий различных размерно-морфологических групп в местах скопления цианобактерий и пены

Группа бактерий	Скопления цианобактерий				Скопления пены			
	$N$	% от $N_B$	$B$	% от $N_B$	$N$	% от $N_B$	$B$	% от $B_B$
Одиночные $\leq 2$ мкм	8.73	13.04	1748	12.72	54.77	99.91	7448	98.94
Одиночные $> 2$ мкм	0.02	0.03	220	1.60	0.02	0.04	24	0.32
На детрите и фитопланктоне	57.06	85.14	11412	83.05	0.02	0.04	4	0.05
В микроколониях	1.20	1.79	362	2.63	0	-	0	-
Нити	0	-	0	-	0.01	0.01	52	0.69



**Рис. 5.4.** Вертикальное распределение численности и биомассы различных размерно-морфологических групп бактериопланктона: одиночных (а), прикрепленных к детриту (б), находящихся в микроколониях (в) и нитевидных (г) на стандартной ст. Молога в Рыбинском водохранилище 13 июля и 4 августа 1989 г.

Характер вертикального распределения агрегированного бактериопланктона существенно отличался в разные фазы летнего пика фитопланктона (рис. 5.4). В начальный период «цветения» воды цианобактериями (13 июля) более высокие величины численности и биомассы детритной микрофлоры и их доля в общей численности и биомассы бактериопланктона были сосредоточены на глубинах от 3 до 9 м. Схожая картина наблюдалась и в вертикальном распределении бактериальных микроколоний. В фазу снижения «цветения» воды и массовой седиментации отмирающих клеток цианобактерий и водорослей (4 августа), биомасса бактерий, ассоциированных с частицами взвеси и образующих микроколонии, существенно возросла, и максимумы регистрировались в придонных горизонтах воды. Если в начале «цветения» воды детритные и колониальные бактерии на разных глубинах составляли 3.0-8.5% и 1.2-6.6%, соответственно, то в период отмирания фитопланктона – уже 4.2-44.6% и 11.4-12.8%, соответственно. Нити были минорным элементом структуры бактериопланктона во все фазы летнего «цветения» воды фитопланктоном, их доля в суммарной биомассе бактериопланктона не превышала 2.2%.

В течение вегетационного сезона наибольшая степень агрегированности бактериопланктона отмечалась в защищенном и полузащищенном прибрежных мелководьях в июле, а в открытом мелководье и глубоководных районах – в августе (табл. 5.17-5.19). Эти максимальные величины были приурочены к окончанию летнего «цветения» воды и началу отмирания планктонных водорослей и цианобактерий. Возрастание количества агрегированных бактерий в прибрежных водах отмечалось также в октябре, и, по-видимому, было связано с поступлением терригенных органических веществ и бактерий с осенними паводковыми водами. Количественная оценка форм существования микроорганизмов в прибрежных и глубоководных участках Волжского плеса и приплотинном районе Рыбинского водохранилища показала, что содержание нитевидных форм в бактериопланктоне было значительно выше весной, чем летом. Тем не менее, на отдельных участках Волжского плеса высокие значения биомассы нитей ( $30-122 \text{ мг/м}^3$ ) регистрировались и летом, когда их доля суммарной биомассе бактериопланктона составляла 4.6-12.0%.

**Таблица 5.17.** Численность ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) различных размерно-морфологических групп и ее отношение к общей численности бактериопланктона ( $N/N_B$ , %) в глубоководных районах Рыбинского водохранилища в 1992 г.

Месяц	Параметр	Одиночные бактерии		Агрегиро- ванные	Нити
		≤ 2 мкм	> 2 мкм		
Волжский плес					
Май	N	<u>2815-4006</u>	<u>1-4</u>	<u>161-478</u>	<u>2-7</u>
		3393±165	2.0±0.3	322±53	4±1
	N/N <sub>B</sub>	<u>88.02-95.46</u>	<u>0.03-0.08</u>	<u>4.38-11.90</u>	<u>0.04-0.16</u>
		91.41±1.10	0.05±0.01	8.45±1.11	0.09±0.01
Август	N	<u>3353-5153</u>	<u>6-17</u>	<u>370-669</u>	<u>1-3</u>
		4403±254	11.4±1.3	548±44.8	1.5±0.3
	N/N <sub>B</sub>	<u>85.78-90.00</u>	<u>0.17-0.29</u>	<u>9.65-27.04</u>	<u>0.01-0.07</u>
		88.70±0.62	0.22±0.02	11.04±2.53	0.04±0.01
Октябрь	N	2523	0	466	6
	N/N <sub>B</sub>	84.24	0	15.55	0.21
Приплотинный участок					
Май	N	<u>2750-3998</u>	<u>0-2</u>	<u>225-414</u>	<u>1-12</u>
		3265±153	0.8±0.2	296±24	3.0±1.6
	N/N <sub>B</sub>	<u>88.69-93.31</u>	<u>0-0.04</u>	<u>6.42-11.22</u>	<u>0.03-0.27</u>
		91.52±0.68	0.02±0.01	8.38±0.69	0.08±0.04
Август	N	<u>3841-6110</u>	<u>9-35</u>	<u>399-1644</u>	<u>2-9</u>
		5146±353	21.2±4.6	868±200	3.5±0.4
	N/N <sub>B</sub>	<u>78.63-92.97</u>	<u>0.18-0.53</u>	<u>6.44-21.15</u>	<u>0.03-0.16</u>
		85.46±2.60	0.35±0.07	14.13±2.66	0.06±0.02
Октябрь	N	2257	0	217	3
	N/N <sub>B</sub>	91.16	0	8.71	0.13

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.18.** Биомасса ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) различных размерно-морфологических групп и ее отношение к суммарной биомассе бактериопланктона ( $B/B_B$ , %) в глубоководных районах Рыбинского водохранилища в 1992 г.

Месяц	Параметр	Одиночные бактерии		Агрегиро- ванные	Нити
		≤ 2 мкм	> 2 мкм		
Волжский плес					
Май	B	<u>393-595</u>	<u>1-6</u>	<u>5-55</u>	<u>19-90</u>
		517±27	3.3±0.7	18.5±6.8	56±10
	B/B <sub>B</sub>	<u>82.56-93.44</u>	<u>0.22-0.89</u>	<u>0.91-7.64</u>	<u>3.19-13.62</u>
Август	B	87.23±1.56	0.56±0.10	2.91±0.89	9.30±1.45
		<u>593-2292</u>	<u>7-22</u>	<u>82-205</u>	<u>2-12</u>
	B/B <sub>B</sub>	1479±228	14.6±1.8	141±18	7±1
		<u>84.50-92.61</u>	<u>0.63-1.08</u>	<u>5.96-13.90</u>	<u>0.13-1.43</u>
		89.32±1.30	0.92±0.07	9.20±1.16	0.56±0.18
Октябрь	B	407	0	77	30
	B/B <sub>B</sub>	79.14	0	15.01	5.85
Приплотинный участок					
Май	B	<u>342-755</u>	<u>0-3</u>	<u>30-80</u>	<u>8-85</u>
		544±53	1.4±0.5	58±6	21±12
	B/B <sub>B</sub>	<u>81.08-94.76</u>	<u>0-0.54</u>	<u>4.52-14.54</u>	<u>0.56-9.41</u>
Август	B	86.92±1.88	0.24±0.08	9.84±1.48	3.00±1.28
		<u>1216-2431</u>	<u>15-35</u>	<u>85-419</u>	<u>9-44</u>
	B/B <sub>B</sub>	1944±185	22.7±4.0	212±55	22±6
		<u>83.83-93.86</u>	<u>0.54-1.65</u>	<u>4.06-14.50</u>	<u>0.42-2.19</u>
		88.47±1.85	1.05±0.17	9.48±2.00	1.00±0.28
Октябрь	B	667	0	42	116
	B/B <sub>B</sub>	91.94	0	5.83	2.23

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.



**Таблица 5.19.** Сезонная динамика биомасс агрегированных и нитевидных бактерий ( $B$ ,  $\text{мг/м}^3$ ) и их доли (%) в суммарной биомассе бактериопланктона ( $B_B$ ) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1997 г.

Месяц	Агрегированные		Нити	
	$B$	$B/B_B$	$B$	$B/B_B$
Защищенное и полужащищенное мелководье				
Июнь	0-10 ( $6 \pm 1$ )*	0-1.6 ( $0.7 \pm 0.2$ )	7-34 ( $17 \pm 5$ )	0.6-4.6 ( $2.3 \pm 1.0$ )
Июль	10-368 ( $61 \pm 30$ )	1.0-52.1 ( $7.9 \pm 4.2$ )	13-122 ( $64 \pm 12$ )	1.6-12.0 ( $7.1 \pm 1.0$ )
Август	5-23 ( $14 \pm 3$ )	0.4-2.9 ( $1.5 \pm 0.4$ )	7-35 ( $20 \pm 3$ )	0.9-3.4 ( $2.4 \pm 0.5$ )
Сентябрь	4-8 ( $6 \pm 1$ )	0.6-0.7 ( $0.7 \pm 0.02$ )	4-12 ( $8 \pm 2$ )	0.4-2.0 ( $1.0 \pm 0.4$ )
Октябрь	15-21 ( $18 \pm 1$ )	4.7-5.3 ( $5.1 \pm 0.2$ )	11-18 ( $15 \pm 2$ )	2.8-6.3 ( $4.5 \pm 0.8$ )
<b>Среднее</b>	$21 \pm 9$	$3.2 \pm 1.3$	$25 \pm 9$	$3.5 \pm 0.9$
Открытое мелководье				
Июнь	0-9 ( $4 \pm 2$ )	0-2.2 ( $0.8 \pm 0.4$ )	0-30 ( $18 \pm 6$ )	0.-7.1 ( $3.4 \pm 1.4$ )
Июль	6-36 ( $16 \pm 2$ )	1.3-4.1 ( $2.4 \pm 0.3$ )	7-33 ( $21 \pm 3$ )	1.0-6.0 ( $3.6 \pm 0.5$ )
Август	2-525 ( $86 \pm 59$ )	0.7-31.9 ( $6.7 \pm 3.4$ )	1-27 ( $11 \pm 3$ )	0.3-2.9 ( $1.6 \pm 0.4$ )
Сентябрь	7-20 ( $15 \pm 2$ )	1.6-5.7 ( $3.8 \pm 0.6$ )	3-11 ( $6 \pm 1$ )	0.7-3.1 ( $1.4 \pm 0.3$ )
Октябрь	20-26 ( $22 \pm 2$ )	2.9-5.3 ( $4.30.6$ )	3-10 ( $7 \pm 2$ )	0.7-2.0 ( $1.2 \pm 0.3$ )
<b>Среднее</b>	$29 \pm 13$	$3.6 \pm 0.9$	$13 \pm 3$	$2.2 \pm 0.5$
Глубоководная зона				
Июнь	0-9 ( $4 \pm 2$ )	0-2.7 ( $1.2 \pm 0.5$ )	0-9 ( $6 \pm 2$ )	0-2.4 ( $1.6 \pm 0.5$ )
Июль	2-53 ( $16 \pm 4$ )	0.3-7.7 ( $2.8 \pm 0.6$ )	1-33 ( $10 \pm 3$ )	0.2-4.8 ( $1.8 \pm 0.5$ )
Август	4-100 ( $20 \pm 11$ )	0.7-16.2 ( $3.7 \pm 2.0$ )	1-15 ( $6 \pm 2$ )	0.2-3.5 ( $1.3 \pm 0.4$ )
Сентябрь	4-21 ( $12 \pm 2$ )	1.0-11.4 ( $3.5 \pm 1.5$ )	1-14 ( $6 \pm 2$ )	0.2-3.2 ( $1.6 \pm 0.5$ )
Октябрь	10-22 ( $17 \pm 3$ )	2.0-3.7 ( $2.8 \pm 0.4$ )	5-8 ( $7 \pm 0.7$ )	0.8-1.4 ( $1.1 \pm 0.1$ )
<b>Среднее</b>	$14 \pm 2$	$2.8 \pm 0.4$	$7.0 \pm 0.7$	$1.5 \pm 0.1$

Примечание. \* Пределы колебаний параметра, в скобках – среднее значение с ошибкой.

Содержание в воде микроскопических взвешенных частиц, заселенных бактериями, и их отношение к общему содержанию частиц размером 5-100 мкм, как правило, были наибольшими в конце лета и осенью (табл. 5.20 и 5.21). Количество бактерий находящихся на 1 детритной частице было максимальным в августе.

В целом, для Рыбинского водохранилища наблюдались большие различия между минимальными и максимальными значениями доли разных групп бактерий в общей численности и биомассе бактериопланктона. Известно, что в этом крупном водохранилище, которое характеризуется сложной морфометрической и гидрологической структурой, существенной неоднородностью в распределении планктона, присутствуют воды разной трофии (Минеева, 2004). По нашим оценкам, в летний период наибольшая агрегированность была характерна для бактериопланктона высокопродуктивных участков. В течение вегетационного сезона бактерии, ассоциированные с детритом и находящиеся в составе микроколоний, вносили наименьший вклад в формирование биомассы сообщества в первой половине лета. В конце лета – начале осени роль агрегированного бактериопланктона увеличивалась. Так, в августе 1997 г. доля этих двух групп в суммарной биомассе планктонных бактерий достигала 19% и 34%, соответственно (табл. 5.22). В августе 2000 г. значение агрегированных бактерий как структурно-функционального компонента сообщества было значительно ниже. В среднем для водохранилища, доля нитей в общей биомассе планктонных бактерий с июня по сентябрь колебалась незначительно. Исследования, проведенные в октябре 1998 г., в период интенсивного ветрового перемешивания и значительного поступления паводковых вод, выявили значительное, по сравнению с летом, своеобразие размерно-морфологической структуры бактериопланктона. Это выражалось в том, что основным компонентом бактериопланктона были нитевидные и колониальные бактерии, составлявшие на некоторых участках до 60 и 44% суммарной бактериальной биомассы, соответственно.

**Таблица 5.20.** Концентрация детритных частиц ( $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ) размером 5-100 мкм  
в Рыбинском водохранилище в 1992 г.

Месяц	Концентрация детритных частиц		Количество бактери- рий на 1 частице
	заселенных бактери- ями	незаселенных бакте- риями	
Волжский плес			
Май	<u>6.2-19.5</u>	<u>18.3-24.2</u>	<u>11-22</u>
	12.0±1.7	20.6±1.0	14±2
Август	<u>12.3-32.9</u>	<u>18.5-54.0</u>	<u>6-24</u>
	18.9±2.5	28.7±4.4	18±2
Октябрь	46.7	89.1	10
Сбросной район			
Май	<u>8.6-14.1</u>	<u>19.5-34.4</u>	<u>8-13</u>
	12.8±1.0	24.3±2.0	11±1
Август	<u>7.0-25.0</u>	<u>19.6-28.2</u>	<u>16-33</u>
	17.6±3.1	23.3±1.5	24±3
Октябрь	54.6	203.1	4

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.21.** Средняя для столба воды концентрация детритных частиц ( $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ) размером 5-100 мкм в Рыбинском водохранилище

Дата	Концентрация детритных частиц		Количество бактерий на 1 частице
	заселенных бактери- ями	незаселенных бакте- риями	
27.06.-02.07.1997	<u>3.1-8.5</u>	<u>4.1-9.7</u>	<u>8-21</u>
	5.1±0.9	7.8±1.2	16±2
03.08.-08.08.1997	<u>3.3-11.5</u>	<u>1.6-5.7</u>	<u>12-53</u>
	5.6±0.9	3.9±1.7	26±4
06.09.-08.09.1997	<u>2.8-11.8</u>	<u>2.1-7.6</u>	<u>11-26</u>
	6.2±0.9	4.8±1.4	19±1
01.10.-03.10.1998	<u>5.9-20.6</u>	<u>4.6-10.8</u>	<u>11-28</u>
	14.6±1.4	7.1±2.1	19±2
27.06.-02.07.2000	<u>1.5-10.3</u>	<u>1.4-5.9</u>	<u>5-20</u>
	3.8±0.8	2.3±0.4	14±1
10.08.-13.08.2000	<u>1.5-25.0</u>	<u>1.5-5.9</u>	<u>15-32</u>
	1.6±2.3	2.9±0.6	20±2
20.09.-25.09.2000	<u>5.9-17.6</u>	<u>1.5-4.4</u>	<u>11-30</u>
	10.6±1.2	2.0±0.3	18±2

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.22.** Доля различных размерно-морфологических групп в общей численности ( $N/N_B$ , %) и биомассе ( $B/B_B$ , %) бактериопланктона Рыбинского водохранилища

Дата	Параметр	Одиночные	На детрите	В микро- колониях	Нити
27.06.-02.07.1997	$N/N_B$	<u>90.86-98.76</u>	<u>1.04-2.82</u>	<u>0.51-4.48</u>	<u>0-0.15</u>
		96.58±0.45	1.05±0.19	2.29±0.24	0.08±0.02
	$B/B_B$	<u>88.38-95.77</u>	<u>0.77-3.55</u>	<u>0.62-7.86</u>	<u>0.14-4.83</u>
		91.74±1.41	1.37±0.24	3.91±1.55	2.98±0.95
03.08.-08.08.1997	$N/N_B$	<u>75.40-98.96</u>	<u>0.33-12.49</u>	<u>0.41-23.56</u>	<u>0.01-0.48</u>
		91.10±1.31	4.59±0.80	4.19±1.15	0.12±0.02
	$B/B_B$	<u>62.26-97.94</u>	<u>0.41-19.17</u>	<u>0.51-33.71</u>	<u>0.38-6.28</u>
		85.74±2.01	4.89±0.93	6.72±1.80	2.65±0.31
06.09.-08.09.1997	$N/N_B$	<u>78.19-96.87</u>	<u>0.58-4.89</u>	<u>1.20-20.89</u>	<u>0.04-0.30</u>
		89.78±1.39	2.43±0.43	7.69±1.58	0.10±0.02
	$B/B_B$	<u>67.75-95.15</u>	<u>0.95-5.94</u>	<u>2.04-29.39</u>	<u>0.65-5.12</u>
		82.54±2.12	2.61±0.47	12.57±2.20	2.28±0.35
01.10.-03.10.1998	$N/N_B$	<u>77.25-95.57</u>	<u>3.82-18.45</u>	<u>0.30-14.20</u>	<u>0.04-0.30</u>
		89.08±1.40	8.30±1.15	2.51±0.92	0.11±0.02
	$B/B_B$	<u>21.40-92.86</u>	<u>3.55-20.07</u>	<u>0.76-43.70</u>	<u>0.41-60.50</u>
		77.57±5.05	9.30±1.29	6.41±2.79	6.72±3.89
27.06.-02.07.2000	$N/N_B$	<u>92.66-99.96</u>	<u>0-2.82</u>	<u>0-4.48</u>	<u>0-0.15</u>
		98.38±0.45	1.00±0.23	0.55±0.28	0.07±0.01
	$B/B_B$	<u>84.38-99.46</u>	<u>0.22-3.55</u>	<u>0-8.96</u>	<u>0-13.83</u>
		95.85±1.09	0.82±0.24	0.94±0.54	2.39±0.85
10.08.-13.08.2000	$N/N_B$	<u>81.96-99.31</u>	<u>1.00-12.02</u>	<u>0.15-6.02</u>	<u>0.03-0.17</u>
		93.79±1.21	4.20±0.92	1.93±0.56	0.08±0.01
	$B/B_B$	<u>79.82-97.78</u>	<u>0.80-8.95</u>	<u>0.54-14.69</u>	<u>0.33-3.53</u>
		91.43±1.59	2.99±0.61	3.83±1.14	1.75±0.32
20.09.-25.09.2000	$N/N_B$	<u>85.80-98.98</u>	<u>0.99-11.80</u>	<u>0-3.72</u>	<u>0.03-0.15</u>
		93.52±1.39	4.96±1.12	1.45±0.44	0.07±0.01
	$B/B_B$	<u>76.81-98.82</u>	<u>0.88-8.70</u>	<u>0-9.17</u>	<u>0.16-6.57</u>
		91.76±1.94	3.61±0.80	3.04±1.02	1.59±0.54

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Горьковское водохранилище.** Соотношение количества одиночных, агрегированных и нитевидных компонентов в планктонном бактериальном сообществе существенно варьировало по акватории Горьковского водохранилища (табл. 5.23). Анализ данных 3-х-летних наблюдений о распределении бактериопланктона, показал, что высокие величины биомассы бактерий, ассоциированных с детритом и находящихся в составе микроколоний, (в пределах 50-69 мг/м<sup>3</sup>) регистрируются в районах городов Рыбинск, Кострома и Кинешма, а также вблизи устья р. Ить (рис. 5.5). На отдельных участках водохранилища доля агрегированных бактерий в суммарной биомассе бактериопланктона превышала 10% (табл. 5.23). Биомасса нитевидных форм достигала наибольших значений на участке ниже городских очистных сооружений г. Ярославля и в районе верхнего бьефа Горьковской ГЭС.

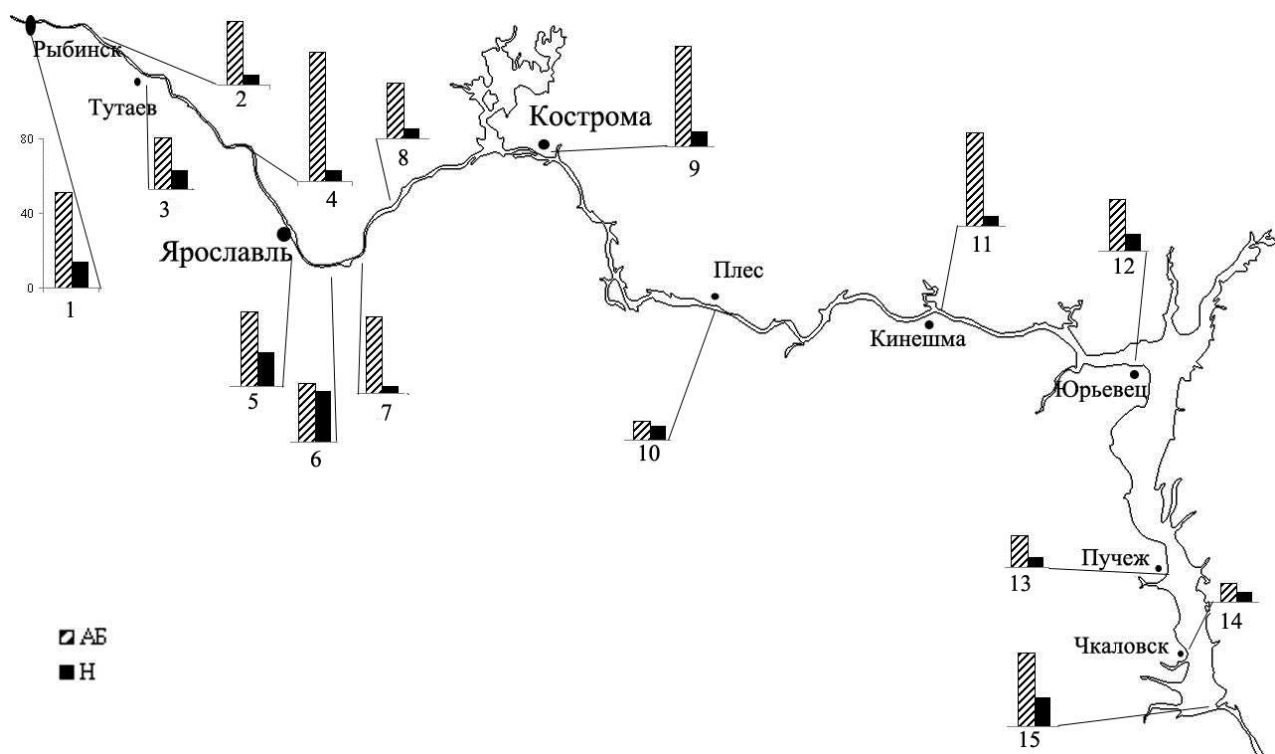
На русловом участке Горьковского водохранилища в черте г. Рыбинска весной и летом среди различных размерно-морфологических групп бактериопланктона по численности и биомассе преобладали одиночные клетки (табл. 5.24 и 5.25). Однако осенью на двух из семи станций отбора проб биомасса агрегированных и нитевидных бактерий превышала таковую одиночных клеток. В среднем для этого района биомасса агрегированного бактериопланктона осенью была выше в 2.7 и 1.2 раза, чем весной и летом, соответственно. Наибольшая биомасса нитей регистрировалась весной и осенью, что, по-видимому, связано с поступлением аллохтонных микроорганизмов с паводковыми водами.

Средние для столба воды значения концентрации микроскопических взвешенных частиц диаметром 5-100 мкм заметно различались как на разных участках водохранилища, так и в разные сезоны и годы наблюдений (табл. 5.26 и 5.27). В среднем для водохранилища, количество частиц детрита, заселенных микроорганизмами, в разные годы отличалось в 3.8 раза и составляло 63% общего числа частиц. На одной детритной частице находилось от 4 до 39 бактерий. Максимальное среднее количество бактерий, ассоциированных с одной детритной частицей, было зарегистрировано в августе 1997 г. Средний для водохранилища коэффициент «обогащения» бактериями детритных частиц изменялся от 3 до 26. В сезонном аспекте максимальное количество детритно-бактериальных ассоциаций зарегистрировано в октябре, а число бактерий на одной частице было выше в августе. В более продуктивном 1997 г. вклад агрегированных клеток в формирование суммарной биомассы бактериопланктона превышал таковую в менее продуктивном 2000 г. в 2 раза. Доля нитей в биомассе бактериопланктона различалась между годами незначительно.

**Таблица 5.23.** Доля (%) различных размерно-морфологических групп в общей численности (N) и биомассе (B) бактериопланктона двух участков Горьковского водохранилища

Дата	Параметр	Одиночные	На детрите	В микро- колониях	Нити
Рыбинск – Кр. Профинтерн					
08.08.1997	N	<u>86.10-97.57</u>	<u>2.12-10.73</u>	<u>0.15-3.07</u>	<u>0.04-0.16</u>
		93.43±1.89	5.49±1.44	0.98±0.50	0.10±0.02
		<u>74.46-96.62</u>	<u>2.96-15.27</u>	<u>0.14-8.89</u>	<u>0.28-1.41</u>
		87.83±3.40	8.67±2.02	2.38±1.50	1.12±0.19
08.09- 10.09.1997	B	<u>87.98-96.24</u>	<u>2.28-7.63</u>	<u>1.32-8.77</u>	<u>0.02-0.81</u>
		93.04±0.46	4.06±0.30	2.77±0.43	0.13±0.04
		<u>77.93-94.12</u>	<u>1.88-7.16</u>	<u>1.77-2.94</u>	<u>0.94-3.60</u>
		88.70±0.91	3.99±0.29	2.36±0.29	2.54±0.54
04.08- 06.08.2000	N	<u>92.93-99.91</u>	<u>0-5.55</u>	<u>0-3.87</u>	<u>0-0.75</u>
		96.63±0.65	2.63±0.62	0.63±0.34	0.11±0.06
		<u>88.02-99.70</u>	<u>0-6.47</u>	<u>0-8.44</u>	<u>0-4.55</u>
		95.26±0.96	2.41±0.61	1.20±0.71	1.13±0.39
27.09.- 28.09.2000	B	<u>89.95-95.85</u>	<u>3.54-6.42</u>	<u>0.51-3.49</u>	<u>0.09-0.14</u>
		92.68±1.40	4.85±0.69	2.36±0.76	0.11±0.01
		<u>85.19-93.79</u>	<u>1.92-4.67</u>	<u>1.51-6.20</u>	<u>0.99-5.47</u>
		89.95±2.06	3.42±0.66	4.13±1.13	2.50±1.21
Кострома – верхний бьеф Горьковской ГЭС					
09.08.1997	N	<u>74.01-94.03</u>	<u>3.87-24.61</u>	<u>0.92-1.93</u>	<u>0.05-0.20</u>
		88.34±4.15	10.23±4.18	1.30±0.19	0.13±0.03
		<u>70.76-90.47</u>	<u>5.60-22.85</u>	<u>1.77-2.94</u>	<u>0.94-3.60</u>
		84.01±3.91	11.09±3.43	2.36±0.29	2.54±0.54
28.09.- 02.10.2000	B	<u>89.95-95.85</u>	<u>3.54-6.42</u>	<u>0.51-3.49</u>	<u>0.09-0.14</u>
		92.68±1.40	4.85±0.69	2.36±0.76	0.11±0.01
		<u>91.00-98.42</u>	<u>0.09-5.16</u>	<u>0-5.70</u>	<u>0.03-4.42</u>
		94.04±0.93	2.79±0.68	2.00±0.76	1.17±0.53

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.



**Рис. 5.5.** Распределение биомассы ( $\text{мг/м}^3$ ) агрегированных (АБ) и нитевидных (Н) бактерий по акватории Горьковского водохранилища в августе-сентябре (в среднем за 1991, 1997 и 2000 гг). Станции обора проб: 1 – Рыбинск, 2 – Норское, 3 – Тутаев, 4 – р. Ить, 5 – Ярославль, 6 – 10 км ниже Ярославля, 7 – Красный Профинтерн, 8 – 10 км ниже Красного Профинтерна, 9 – Кострома, 10 – Плес, 11 – Кинешма, 12 – Юрьевец, 13 – Пучеж, 14 – Чкаловск, 15 – верхний бьеф Горьковской ГЭС.



**Таблица 5.24.** Численность ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл) различных размерно-морфологических групп и ее отношение к общей численности бактериопланктона ( $N/N_B$ , %) на участке Горьковского водохранилища в районе г. Рыбинска в 1992 г.

Месяц	Параметр	Одиночные		Агрегированные	Нити
		$\leq 2$ мкм	$> 2$ мкм		
Май	N	<u>3171-5484</u>	<u>0-11</u>	<u>150-462</u>	<u>0-8</u>
		4180 $\pm$ 255	2.0 $\pm$ 1.1	338 $\pm$ 40	2.6 $\pm$ 0.9
	$N/N_B$	<u>88.32-96.28</u>	<u>0-0.18</u>	<u>3.72-11.52</u>	<u>0-0.16</u>
		92.50 $\pm$ 0.81	0.04 $\pm$ 0.02	7.40 $\pm$ 0.81	0.06 $\pm$ 0.02
Август	N	<u>3052-5330</u>	<u>0-34</u>	<u>300-763</u>	<u>0-6</u>
		3803 $\pm$ 231	6.8 $\pm$ 4.2	568 $\pm$ 55	1.0 $\pm$ 0.7
	$N/N_B$	<u>80.53-92.00</u>	<u>0-0.69</u>	<u>7.99-19.46</u>	<u>0-0.15</u>
		86.76 $\pm$ 1.30	0.13 $\pm$ 0.09	13.08 $\pm$ 1.30	0.03 $\pm$ 0.01
Октябрь	N	<u>1536-6294</u>	<u>0-11</u>	<u>41-1631</u>	<u>0-6</u>
		2739 $\pm$ 451	2.8 $\pm$ 1.6	559 $\pm$ 183	2.5 $\pm$ 1.0
	$N/N_B$	<u>76.31-96.57</u>	<u>0-0.68</u>	<u>2.55-23.64</u>	<u>0-0.19</u>
		84.20 $\pm$ 2.69	0.14 $\pm$ 0.09	16.30 $\pm$ 2.55	0.09 $\pm$ 0.03

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.25.** Биомасса ( $B$ , мг/м<sup>3</sup>) различных размерно-морфологических групп и ее отношение к суммарной биомассе бактериопланктона ( $B/B_B$ , %) на участке Горьковского водохранилища в районе г. Рыбинска в 1992 г.

Месяц	Параметр	Одиночные		Агрегированные	Нити
		$\leq 2$ мкм	$> 2$ мкм		
Май	B	<u>425-1250</u>	<u>0-16</u>	<u>35-87</u>	<u>0-37</u>
		723 $\pm$ 80	3.0 $\pm$ 1.7	62 $\pm$ 7	10 $\pm$ 4
	$B/B_B$	<u>83.55-93.39</u>	<u>0-1.22</u>	<u>5.67-11.35</u>	<u>0-5.10</u>
		90.57 $\pm$ 1.00	0.29 $\pm$ 0.15	7.87 $\pm$ 0.60	1.27 $\pm$ 0.53
Август	B	<u>351-3229</u>	<u>0-35</u>	<u>79-269</u>	<u>0-20</u>
		1164 $\pm$ 313	8.1 $\pm$ 4.7	140 $\pm$ 21	5 $\pm$ 2
	$B/B_B$	<u>68.67-94.51</u>	<u>0-1.61</u>	<u>4.56-31.32</u>	<u>0-2.36</u>
		85.42 $\pm$ 2.70	0.35 $\pm$ 0.19	13.78 $\pm$ 2.84	0.32 $\pm$ 0.27
Октябрь	B	<u>299-711</u>	<u>0-18</u>	<u>29-705</u>	<u>0-43</u>
		481 $\pm$ 54	4.2 $\pm$ 2.3	166 $\pm$ 85	21 $\pm$ 6
	$B/B_B$	<u>48.70-93.11</u>	<u>0-3.44</u>	<u>5.68-48.25</u>	<u>0-6.54</u>
		76.33 $\pm$ 5.37	0.65 $\pm$ 0.44	19.78 $\pm$ 5.46	3.24 $\pm$ 0.95

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.26.** Концентрация детритных частиц ( $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ) размером 5-100 мкм на участке Горьковского водохранилища в районе г. Рыбинска в 1992 г.

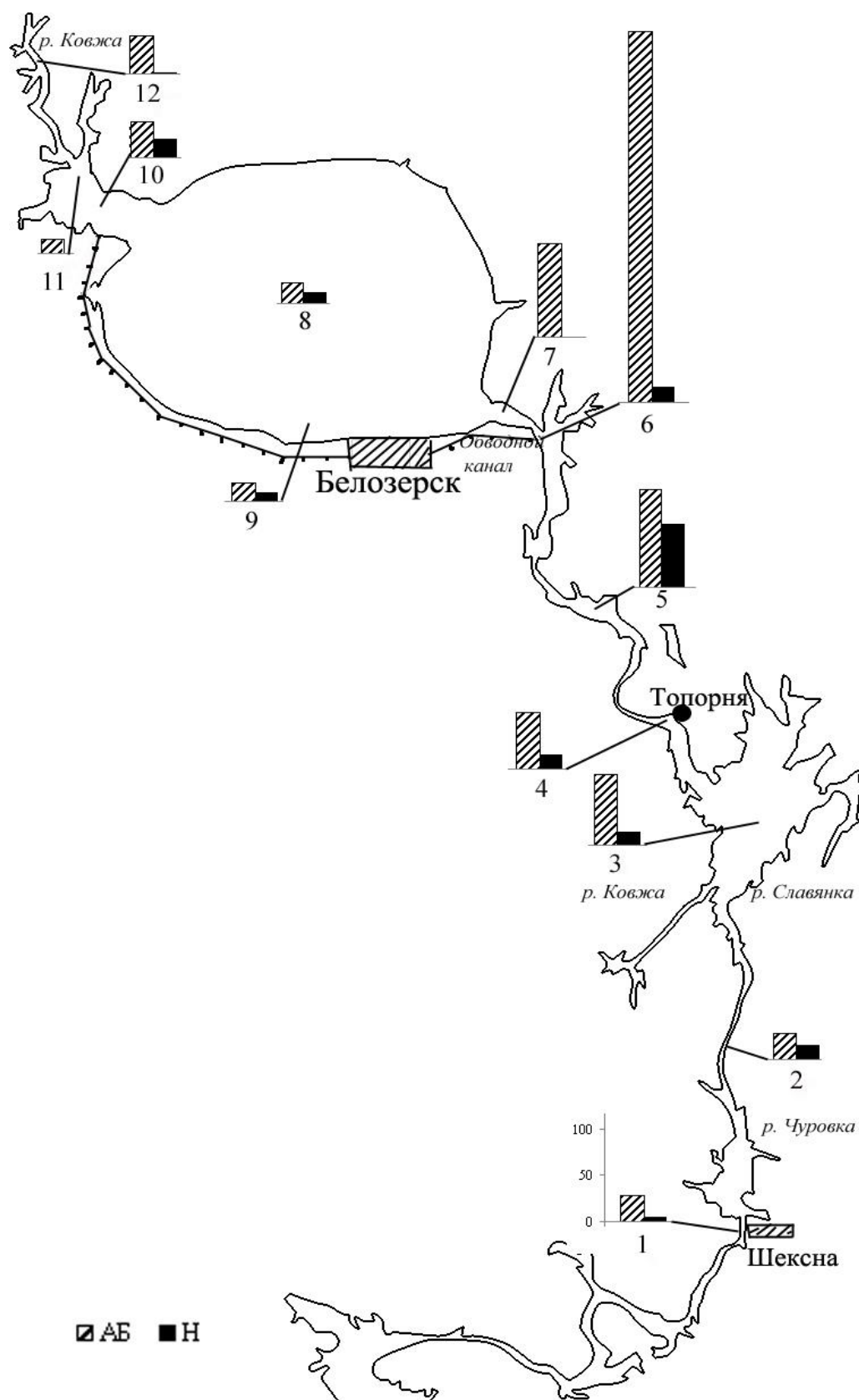
Месяц	Концентрация детритных частиц		Количество бактерий на 1 частице
	заселенных бактериями	незаселенных бактериями	
Май	<u>6.2-29.7</u>	<u>17.5-75.0</u>	<u>8-13</u>
	17.2±2.5	34.0±6.6	11±1
Август	<u>10.9-28.1</u>	<u>18.7-32.8</u>	<u>10-27</u>
	17.8±1.9	24.9±1.4	17±2
Октябрь	<u>12.5-68.7</u>	<u>53.1-170.4</u>	<u>3-25</u>
	40.6±6.9	106.3±19.7	9±3

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.27.** Концентрация детритных частиц ( $10^3 \text{ мл}^{-1}$ ) размером 5-100 мкм в воде двух участков Горьковского водохранилища

Дата	Концентрация детритных частиц		Количество бактерий на 1 частице
	заселенных бактериями	незаселенных бактериями	
Рыбинск – Кр. Профинтерн			
07.08.1991	<u>9.4-49.2</u>	<u>10.9-45.3</u>	<u>5-14</u>
	28.9±8.2	29.5±7.1	11±2
08.08.1997	<u>6.6-9.7</u>	<u>1.6-4.9</u>	<u>16-39</u>
	7.6±1.0	3.3±0.9	29±7
08.09-10.09.1997	<u>4.4-11.8</u>	<u>1.5-4.7</u>	<u>6-18</u>
	8.6±0.4	3.1±0.2	13±0.6
04.08-06.08.2000	<u>8.8-20.6</u>	<u>2.9-51.4</u>	<u>6-30</u>
	14.0±1.6	12.2±4.2	16±2.5
27.09.-28.09.2000	<u>1.5-25.0</u>	<u>1.5-5.9</u>	<u>4-22</u>
	13.1±2.0	3.6±0.5	12±2
Кострома – верхний бьеф Горьковской ГЭС			
08.08.-09.08.1991	<u>17.7-71.9</u>	<u>2.1-40.6</u>	<u>9-14</u>
	22.0±9.8	30.8±3.9	12±1
09.08.1997	<u>3.3-9.7</u>	<u>1.6-4.9</u>	<u>17-26</u>
	5.8±1.4	3.7±0.8	21±2
28.09.-02.10.2000	<u>1.5-25.0</u>	<u>1.5-4.4</u>	<u>4-15</u>
	12.5±2.5	3.3±0.5	11±1

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.



**Рис. 5.6.** Распределение биомассы (мг/м³) агрегированных (АБ) и нитевидных (Н) бактерий по акватории Шексинского водохранилища в августе 2005 г. Станции обора проб: 1 – пос. Шексна, 2 – Аристово, 3 – Сизьменское расширение, 4 – Топорня, 5 – Горицы, 6 – Чайка, вход в обводной канал, 7 – Крохино, 8 – оз. Белое, центральная часть, 9 – Белозерск, 10 – оз. Белое, у устья Ковжи, 11 – р. Ковжа, вблизи устья, 12 – р. Ковжа.

**Таблица 5.28.** Доля (%) различных размерно-морфологических групп в общей численности бактериопланктона ( $N_B$ ,  $10^3$  кл/мл) Шекснинского водохранилища в августе 2005 г.

Район исследований	$N_B$	Группы бактерий				
		Одиночные		На детрите	В микро-колониях	Нити
		$\leq 2$ мкм	$> 2$ мкм			
Новинкинское	6.2	86.04	1.01	12.95	0	0
вдхр.						
р. Ковжа	<u>7.4-7.1</u>	<u>91.54-97.36</u>	<u>0.42-0.71</u>	<u>0.86-8.00</u>	<u>0-1.07</u>	<u>0-0.04</u>
	7.2	94.45	0.56	4.43	1.35	0.02
оз. Белое	<u>5.1-6.4</u>	<u>88.27-95.29</u>	<u>0.61-5.31</u>	<u>4.04-6.00</u>	<u>0-0.79</u>	<u>0.06-0.20</u>
	6.0 $\pm$ 0.4	92.06 $\pm$ 2.05	2.27 $\pm$ 1.52	5.19 $\pm$ 0.59	0.36 $\pm$ 0.23	0.12 $\pm$ 0.04
Речная часть	<u>3.5-8.0</u>	<u>71.20-92.33</u>	<u>0.50-2.56</u>	<u>7.22-26.45</u>	<u>0-1.15</u>	<u>0-0.26</u>
Шекснинского	5.9 $\pm$ 0.7	84.95 $\pm$ 3.53	1.05 $\pm$ 0.27	13.47 $\pm$ 3.19	0.40 $\pm$ 0.27	0.13 $\pm$ 0.05
вдхр.						

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Таблица 5.29.** Доля (%) различных размерно-морфологических групп в суммарной биомассе бактериопланктона ( $B_B$ , мг/м<sup>3</sup>) Шекснинского водохранилища в августе 2005 г.

Район исследований	$B_B$	Группы бактерий				
		Одиночные		На детрите	В микро-колониях	Нити
		$\leq 2$ мкм	$> 2$ мкм			
Новинкинское	605	78.49	4.25	17.26	0	0
вдхр.						
р. Ковжа	<u>645-649</u>	<u>91.37-93.89</u>	<u>0.58-3.78</u>	<u>1.12-7.90</u>	<u>0-1.21</u>	<u>0-0.15</u>
	647	92.63	2.18	4.51	0.60	0.80
оз. Белое	<u>231-686</u>	<u>85.65-91.47</u>	<u>2.28-4.53</u>	<u>4.87-8.87</u>	<u>0-0.83</u>	<u>2.83-5.14</u>
	384 $\pm$ 151	84.97 $\pm$ 2.34	3.10 $\pm$ 0.72	7.48 $\pm$ 1.30	0.45 $\pm$ 0.24	4.00 $\pm$ 0.67
Речная часть	<u>231-1158</u>	<u>47.13-89.78</u>	<u>2.26-9.26</u>	<u>6.73-33.46</u>	<u>0-4.67</u>	<u>0-9.35</u>
Шекснинского	575 $\pm$ 118	73.04 $\pm$ 5.82	4.77 $\pm$ 0.96	17.95 $\pm$ 4.84	1.11 $\pm$ 0.63	3.13 $\pm$ 1.18
вдхр.						

*Примечание.* В числителе пределы колебаний, в знаменателе среднее значение с ошибкой.

**Шекснинское водохранилище.** Распределение агрегированных и нитевидных бактерий по акватории Шекснинского водохранилища в августе 2005 г. было очень неравномерным (рис. 5.6). Минимальные и максимальные величины биомасс этих групп бактериопланктона отличались в 26 и 68 раз, соответственно. Наиболее высокое содержание бактерий, входящих в состав детритных частиц и микроколоний, обнаружено в речной части водохранилища (табл. 5.28 и 5.29). Доля агрегированных бактерий в общей численности и биомассе бактериопланктона составляла в среднем на Ковжинском участке – 5.78% и 5.11%, в Белом озере – 5.55% и 7.93%, в речной части – 13.87% и 19.06%, соответственно.

Полученные нами данные показывают, что основным структурным элементом бактериопланктона водохранилищ Верхней Волги являются одиночные клетки. Однако, в определенные сезоны на некоторых участках водохранилищ значительную часть бактериального сообщества могут составлять агрегированные бактерии, т.е. бактерии, прикрепленные к детритным частицам и образующие микроколонии, и их численность и биомасса может превышать таковые одиночных бактерий. В течение вегетационного периода высокая агрегированность бактериопланктона отмечалась в августе-октябре, т.е. после летнего максимума фитопланктона, в гетеротрофную фазу сезонного развития планктона, когда происходит отмирание цианобактерий и водорослей. Высокое содержание детритных и колониальных бактерий регистрировалось в зонах влияния городов, что, по-видимому, связано с поступлением сточных вод, содержащих значительные концентрации взвешенных веществ. Степень агрегированности бактериопланктона испытывала существенные межгодовые колебания. Как правило, она была выше в более продуктивные годы.

На содержание в бактериопланктоне агрегированных клеток влияют взаимодействия организмов внутри планктонной трофической сети водоемов. С одной стороны развитие агрегированных бактерий тесно связано с первичной продукцией фитопланктона. С другой стороны оно зависит от интенсивности выедания бактериальных агрегатов зоопланктоном и зообентосом. В верхневолжских водохранилищах, где большое количество крупного фитопланктона не может использоваться в пищу фильтрующим зоопланктоном (Sorokin, 1972), низкая концентрация бактериальных агрегатов связана, в первую очередь, со значительным пищевым прессом со стороны метазойного планктона.

## 5.2. Активная фракция бактериопланктона

Общее количество бактерий в водоемах, определяемое прямым микроскопическим методом, испытывает сравнительно незначительные пространственные и временные колебания (обычно в пределах  $10^5$ - $10^7$  кл/мл) и дает мало информации об их функциональной роли.

Численность активных (активнометаболизирующих или активнофункционирующих) бактерий, напротив, очень вариабельна и положительно коррелирует с трофическим статусом водоемов (Ducklow, Carlson, 1992; del Giorgio, Gasol, 1995). Определение численности активных бактерий является актуальной проблемой водной микробиологии, поскольку при рассмотрении большинства экологических вопросов, связанных с круговоротами элементов, продукцией и деструкцией органических веществ, более важно знать количество активных бактерий, чем их общее количество.

К настоящему времени получено большое количество данных о том, что только часть природных бактериальных сообществ является активной (Dufour et al., 1990; del Giorgio, Scarborough, 1995; Jepras et al., 1995). В сообществе можно выделить, как минимум, три группы бактерий: активно растущие клетки, которые вносят основной вклад в продукцию и метаболизм всего сообщества; живые, но не активные клетки, не участвующие в продуцировании биомассы в данный момент времени, а также мертвые клетки, которые необходимо рассматривать просто как органические частицы (Lebaron et al., 2001). В большинстве водоемов фракция активных клеток составляет менее половины общего количества бактериопланктона, определяемого с помощью стандартного метода эпифлуоресцентной микроскопии. Покоящиеся клетки могут переходить в активное состояние, когда условия окружающей среды становятся благоприятными для их развития. Численность активных бактерий резко возрастает при повышении температуры или локальном поступлении субстратов и биогенных элементов, выделяемых фитопланктоном или образующихся в процессах 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).

Данные о низких величинах численности активных бактерий во многих водоемах позволяют предположить, что либо используемые для их определения методы неэффективны, либо большинство бактерий находится в состоянии покоя и имеет низкий уровень клеточной активности (Smith, del Giorgio, 2003). Согласно гипотезе о низкой активности водных бактерий, выдвинутой около 30 лет назад, бактериопланктон существует в условиях постоянного дефицита питательных субстратов, и поэтому значительная его часть неактивна. Это необходимо для выживания бактерий в постоянно изменяющихся условиях окружающей среды (Stevenson, 1978; Morita, 1982). До сих пор наши знания о причинах, вызывающих переход водных бактерий в активное состояние или, наоборот, в стадию покоя, весьма ограничены.

Анализ литературы по этому вопросу показывает, что доля активных клеток в бактериальном сообществе в значительной степени зависит от используемого метода. Результаты, полученные разными методами, трудно сравнивать, поскольку они имеют разную чувствительность и выявляют различные аспекты клеточной активности (активность системы транс-

порта электронов, способность к поглощению субстратов, рост или деление клеток). Для анализа физиологического состояния бактерий в водоемах применялись различные методологические подходы, ни один из которых не является полностью адекватным. В принципе, маловероятно, что существует единственный критерий, который мог бы использоваться для выявления всех живых или метаболически активных бактерий (Berner et al., 2001).

Традиционно используемым критерием жизнеспособности бактерий служит их способность развиваться на твердых и жидких питательных средах. Однако многочисленные исследования показали, что только малая часть (часто  $< 1\%$ ) водных бактерий может расти в лабораторных культурах (the conception of viable but nonculturable cells) (Ward et al., 1990; Barer, Harwood, 1999).

Среди методов определения активных бактерий, не требующих культивирования, необходимо назвать применение налидиксовой кислоты и других антибиотиков, ингибирующих синтез ДНК и подавляющих деление клеток, что приводит к их удлинению (Kogure et al., 1979; Joux, LeBaron, 1997). Для учета активных бактерий в природных сообществах использовалась также частота встречаемости делящихся клеток, учитываемых микроскопически (Hagström et al., 1979).

Активные бактерии также учитывались с помощью метода микроавторадиографии, который основан на ассимиляции клетками радиоактивных веществ, вносимых в наномолярных концентрациях (Meyer-Reil, 1978; Douglas et al., 1987). Сравнительный анализ микроавторадиографических данных показал, что только в 4 из 23 исследованных морских и пресных водоемов, средняя пропорция активных клеток в бактериопланктоне превышала 50%, а в среднем по всем исследованным водоемам она составила 30% (Smith, del Giorgio, 2003). При этом, однако, необходимо учитывать, что этот метод требует длительных инкубаций и создания высоких концентраций субстратов, а также то, что в этом обзоре анализировались в основном продуктивные экосистемы с активно функционирующими бактериальными сообществами.

Измерение активности электронно-транспортной системы клеток с использованием искусственных акцепторов электронов – солей тетразолия также широко используется для определения активных бактерий в водоемах. В клетках с активной электрон-транспортной цепью соли тетразолия восстанавливаются до окрашенных или флуоресцирующих формазанов, что регистрируется с помощью микроскопии (Zimmerman et al., 1978; Dufour, Colon, 1992; Rodriguez et al., 1992; Schaule et al., 1993; Thom et al., 1993).

Необходимым условием жизнеспособности клеток является наличие внутри них ДНК и РНК. Если при применении метода флуоресцентной *in situ* гибридизации олигонуклеотидные зонды гибридизируют достаточное количество мест связывания, можно считать, что

концентрация рРНК в клетке достаточно высока для того, чтобы считать ее живой или активной (Lee et al., 1999). Была предложена методика, выявляющая бактерий с неповрежденными нуклеоидами, основанная на обработке клеток н-пропанолом и устранении неспецифического окрашивания флуорохромом ДАФИ других компонентов клетки (Zweifel, Hagstrom, 1994).

Живая клетка должна обладать также целостными мембранами. На этом основано применение ряда флуоресцентных маркеров, специфичных к нуклеиновым кислотам и не способных проникать через неповрежденные мембраны, так называемых «dead cell stains» (Lebaron et al., 1998; Williams et al., 1998; Boulos et al., 1999).

Существуют и другие методы определения фракции активных клеток в природных бактериальных сообществах, каждый из которых, однако, имеет свои недостатки и ограничения (Paul, 1993). Определяемые с их помощью величины численности активных бактерий могут различаться на порядок, поэтому поиск оптимального метода актуален.

У бактерий молекула ДНК («бактериальная хромосома»), содержащая генетическую информацию, локализована в области нуклеоида и имеет вид замкнутой в кольцо нити. Кроме того, у некоторых бактерий обнаружена внехромосомная ДНК, входящая в состав плазмид. Было показано, что лишь малая часть (2-32%) морского бактериопланктона обладает неповрежденными нуклеоидами, и, следовательно, жизнеспособна. Предполагается, что остальная часть частиц, учитываемая при определении общей численности бактерий, представляет собой клетки, лизированные вирусами (ghosts) или остатки клеток, образовавшиеся при питании простейших (Zweifel, Hagstrom, 1994).

В Рыбинском водохранилище нами проводился учет бактерий, содержащих неповрежденные нуклеоиды, в водной толще, донных отложениях и обрастаниях высших водных растений 24-27 июля 1997 г. Глубина воды в местах отбора проб изменялась в пределах 0.8-13 м, ее прозрачность – 70-120 см. Температура воды и донных отложений водохранилища составляла 21.0-22.8°C, значения рН были слабощелочными (7.2-8.0). Концентрация растворенного в воде кислорода колебалась от 7.42 до 8.44 мг/л.

Среди исследованных биотопов водохранилища максимальные величины общей численности и биомассы гетеротрофного бактериопланктона ( $12.2 \times 10^6$  кл/мл и 2.28 мг/л, соответственно) обнаружены в полузащищенном прибрежном мелководье, зарастающем высшей водной растительностью и расположенном вблизи поступления сточных вод очистных сооружений пос. Борок, а минимальные значения этих параметров ( $4.8 \times 10^6$  кл/мл и 0.54 мг/л, соответственно) – на русловом участке Волжского плеса (табл. 5.30 и 5.31). Основной вклад в формирование биомассы бактериопланктона вносили одиночные клетки. Численность бактерий, прикрепленных к детритным частицам, не превышала 2.2% общей численности, а их биомасса



– 3.0% суммарной биомассы бактериопланктона. Бактериальные микроколонии встречались редко. Количество нитевидных бактерий было также невелико (0.04-0.87 % общей численности), однако благодаря крупным размерам клеток (2.69-20.10 мкм<sup>3</sup>), их доля в биомассе бактериопланктона, особенно в литорали водохранилища, была весомой – 1.5-19.8%.

Количество живых (с неповрежденными нуклеоидами) одиночных гетеротрофных бактерий колебалось в широких пределах ((740-7164) × 10<sup>3</sup> кл/мл) и составляло 13.8-60.0% (в среднем 24.5 ± 13.7%) общей численности бактериопланктона (табл. 5.30). Их вертикальное распределение в водной толще водохранилища было довольно равномерным (табл. 5.31). При меньших значениях численности клеток с нуклеоидами, ассоциированных с частицами взвеси ((41-206) × 10<sup>3</sup> кл/мл), их доля в суммарной численности бактерий, прикрепленных к детриту, была существенно выше – 24.5-88.3% (в среднем 53.2 ± 23.1%). Эта доля постепенно уменьшалась с глубиной: от 88.3% в поверхностном слое до 24.5% у дна, что, вероятно, связано с тем, что по мере осаждения детрита уменьшается его питательная ценность для бактерий, и, как следствие, их активность. Живые клетки составляли значительную часть нитчатых бактерий – от 38.5 до 98.4% (в среднем 58.3 ± 23.8).

**Таблица 5.30.** Численность ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомасса ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) гетеротрофных бактерий и цианобактерий, а также численность клеток с нуклеоидами ( $N_n$ ,  $10^3$  кл/мл) в Рыбинском водохранилище 24-27 июля 1997 г.

Место отбора проб	Группа микроорганизмов	$N$	$V$	$B$	$N_n$	$N_n/N$ , %
Защищенная, зарастающая макрофитами литораль	одиночные	8655	0.162	1402	2041	23.6
	на детрите	106	0.293	31	41	38.6
	нити	77	4.562	353	27	35.4
	сумма	8838	0.202	1786	2109	23.9
	цианобактерии	2186	0.628	1373	844	38.6
Полузащищенная, зарастающая макрофитами литораль	одиночные	11848	0.166	1967	7164	60.5
	на детрите	273	0.248	68	181	66.4
	нити	60	4.085	245	25	41.1
	сумма	12181	0.187	2279	7370	60.5
	цианобактерии	1478	0.845	1249	367	24.9
Открытая литораль	одиночные	9106	0.159	1448	1314	14.4
	на детрите	166	0.205	34	56	33.9
	нити	35	6.898	244	13	35.7
	сумма	9307	0.185	1725	1383	14.9
	цианобактерии	379	0.756	287	307	80.7
Глубоководная зона	одиночные	10801	0.089	961	3554	32.0
	на детрите	98	0.250	24	71	72.5
	нити	9	7.645	69	4	45.5
	сумма	10908	0.097	1055	3629	33.3
	цианобактерии	270	0.733	198	222	82.1
Глубоководный русловой участок	одиночные	6421	0.074	475	1172	18.2
	на детрите	56	0.260	15	50	88.3
	нити	8	6.495	51	8	98.4
	сумма	6485	0.083	541	1230	19.0
	цианобактерии	76	0.790	60	68	88.7
Скопления нитчатых водорослей	одиночные	186830	0.239	44652	142870	76.5
	на детрите	16829	0.295	4965	13193	78.4
	нити	288	8.987	2586	221	76.9
	сумма	203947	0.256	52202	156284	76.6

**Таблица 5.31.** Вертикальное распределение численности ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл), среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ) и биомассы ( $B$ ,  $\mu\text{кг/л}$ ) гетеротрофных бактерий и цианобактерий, а также численности клеток с нуклеоидами ( $N_n$ ,  $10^3$  кл/мл) на русловом участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища 24 июля 1997 г.

Горизонт, м	Группа микроорганизмов	$N$	$V$	$B$	$N_n$	$N_n/N$ , %
0	одинокные	6421	0.074	475	1172	18.2
	на детрите	56	0.260	15	50	88.3
	нити	8	6.495	51	8	98.4
	сумма	6485	0.083	541	1230	19.0
	цианобактерии	76	0.790	60	68	88.7
3	одинокные	6359	0.122	776	879	13.8
	на детрите	214	0.348	75	176	82.4
	нити	12	6.235	72	7	60.0
	сумма	6584	0.140	922	1063	16.1
	цианобактерии	87	0.807	70	61	70.3
6	одинокные	5935	0.117	694	1295	21.8
	на детрите	451	0.263	119	206	45.7
	нити	9	5.149	48	7	78.7
	сумма	6395	0.135	861	1511	23.6
	цианобактерии	67	1.109	75	29	43.5
9	одинокные	4459	0.143	638	740	16.6
	на детрите	304	0.282	86	81	26.5
	нити	2	5.152	11	2	90.5
	сумма	4765	0.154	734	823	17.3
	цианобактерии	34	1.177	40	9	25.5
12	одинокные	4865	0.176	856	971	20.0
	на детрите	559	0.254	142	137	24.5
	нити	3	6.034	16	1	38.5
	сумма	5426	0.187	1014	1109	20.4
	цианобактерии	13	1.884	25	3	25.2

Эти данные свидетельствуют о высокой физиологической активности агрегированных и нитчатых бактерий. Среди исследуемых участков водохранилища максимальное содержание клеток с нуклеоидами ( $7370 \times 10^3$  кл/мл или 60.5% общей численности гетеротрофного бактериопланктона) зарегистрировано в воде застаивающей литорали вблизи поступления коммунальных сточных вод пос. Борок. На других участках водохранилища их содержание в бактериопланктоне было в среднем в 2-9 раз ниже.

В конце июля в защищенных прибрежных участках водохранилища часто встречались скопления нитчатых зеленых водорослей *Rhizoclonium* sp., площадь которых достигала  $15 \text{ м}^2$ . Гетеротрофные бактериальные сообщества, развивающиеся в этих своеобразных биотопах, отличались как высокими величинами общей численности ( $203.9 \times 10^6$  кл/мл) и биомассы (52.2 мг/л), так и высоким содержанием живых клеток (76.6%) (табл. 5.30), что связано с поступлением органических субстратов и биогенных элементов, выделяемых водорослями, и более высокой (на  $3-4^\circ\text{C}$ ) температурой воды. Интересно отметить, что в отличие от других биотопов в скоплениях нитчатых зеленых водорослей доля клеток с нуклеоидами среди одиночных, агрегированных и нитевидных бактерий была примерно одинаковой.

В конце июля в воде защищенных мелководий водохранилища отмечалось также обильное развитие цианобактерий из родов *Merismopedia*, *Synechocystis* и *Synechococcus*. На открытых участках водохранилища количество и биомасса цианобактерий были примерно на порядок ниже. Напротив, содержание цианобактерий с целыми нуклеоидами на открытых мелководных и глубоководных участках (82.1-88.7%) было выше, чем в защищенной литорали (24.9-38.6%) (табл. 5.30). По-видимому, на мелководных участках водохранилища массовое развитие цианобактерий началось раньше, и в период проведения исследований уже происходило их отмирание, в то время в остальных районах цветение воды цианобактериями только начиналось и, соответственно, содержание активно растущих клеток цианобактерий было выше. На русловом участке Волжского плеса число клеток цианобактерий, имеющих целые нуклеоиды, постепенно уменьшалось с глубиной водной толщи от  $68 \times 10^3$  кл/мл (88.2% общей численности цианобактерий) у поверхности до  $3 \times 10^3$  кл/мл (25%) у дна (табл. 5.31). За исключением полузащищенного литорального мелководья у выхода муниципальных сточных вод на остальных участках водохранилища доля нуклеоидсодержащих клеток в цианобактериальном сообществе была выше, чем в гетеротрофном бактериопланктоне.

В этот период общая численность бактериобентоса колебалась в пределах  $(4.5-16.5) \times 10^9$  кл/мл сырого грунта, достигая максимума в серых илах глубоководной станции и минимума – в более бедных и окисленных песках открытой литорали (табл. 5.32). Наибольшая микробная биомасса (2.68 г/л) была зарегистрирована в песчанистых илах полузащищенного застаивающего прибрежного мелководья, расположенного около выхода сточных вод пос. Бо-

рок. За исключением этого участка, содержание клеток с неповрежденными нуклеоидами в составе бентосных бактериальных сообществ было выше, чем в планктонных, и составляло 31.7-48.8% (в среднем 42.3%) общего количества бактериобентоса (табл. 5.30 и 5.32).

**Таблица 5.32.** Общая численность ( $N$ ,  $10^6$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ), суммарная биомасса ( $B$ , мг/л) бактерий и численность клеток с нуклеоидами ( $N_n$ ,  $10^6$  кл/мл) в донных отложениях Рыбинского водохранилища (25 июля 1997 г.)

Место отбора проб	$N$	$V$	$B$	$N_n$	$N_n/N$ , %
Защищенная зарастающая литораль	6075	0.216	1312	2899	47.7
Полузащищенная зарастающая литораль	14161	0.189	2676	5432	38.4
Открытая литораль	4522	0.231	1045	1434	31.7
Глубоководная зона	8918	0.277	2470	4354	48.8
Глубоководный русло- вой участок	16485	0.113	1863	7473	45.3

Для анализа бактериального сообщества, развивающегося на поверхности высших водных растений, были выбраны обычные для флоры Рыбинского водохранилища виды, относящиеся к различным экологическим группам, а именно: гидатофит рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*), гидрофит рогоз узколистый (*Typha angustifolia*) и гигрофит частуха подорожниковая (*Alisma plantano-aquatica*). Численность и биомасса эпифитных бактерий достигали максимума ( $951 \times 10^6$  кл/см<sup>2</sup> и 98.9 мкг/см<sup>2</sup>) осенью на отмирающих листьях и стеблях рдеста (табл. 5.33). В обрастаниях высшей водной растительности клетки с нуклеоидами составляли 33.2-68.2% (в среднем 52.0%) общего количества бактерий, что превышало их содержание в бактериопланктоне и бактериобентосе. Среди всех исследованных биотопов Рыбинского водохранилища содержание клеток с нуклеоидами оказалось максимальным в бактериальном сообществе, развивающимся в скоплениях нитчатых зеленых водорослей (76.6%). При этом важно отметить, что в 1997 г. водохранилище характеризовалось сравнительно низким уровнем первичной продукции фитопланктона, поэтому можно предположить, что в более продуктивные годы бактериальная активность будет выше.

В исследованных биотопах водохранилища была определена скорость размножения бактериопланктона по изменению общей численности и численности нуклеоидсодержащих бактерий в изолированных пробах воды в отсутствии выедания (табл. 5.34). Удельная скорость роста, рассчитанная по изменению общего количества бактерий, находилась в преде-

лах 0.009-0.026 час<sup>-1</sup> и достигала максимума в защищенной литорали. Величины удельной скорости роста, вычисленные по изменению числа клеток с нуклеоидами в тех же пробах воды, были в 1.4-2.7 (в среднем 1.7) раз выше и составляли 0.017-0.042 час<sup>-1</sup>. Как правило, при большем содержании в бактериопланктоне клеток без нуклеоидов, различия в скорости размножения, рассчитанные этими двумя способами, были более существенными. Бактериальная продукция, рассчитанная по результатам динамики нуклеоидсодержащих бактерий, была в 1.9-4.0 раза ниже таковой, рассчитанной по изменению общей численности. Это важно учитывать при расчетах Р/Б коэффициентов бактериопланктона, которые часто оказываются очень низкими (Berman et al., 2001).

**Таблица 5.33.** Общая численность ( $N$ ,  $10^6$  кл/см<sup>2</sup>), средний объем клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>), суммарная биомасса ( $B$ , мкг/см<sup>2</sup>) бактерий и численность клеток с нуклеоидами ( $N_n$ ,  $10^6$  кл/см<sup>2</sup>) в обрастаниях макрофитов Рыбинского водохранилища

Обрастания (дата)	$N$	$V$	$B$	$N_n$	$N_n/N$ , %
Рдеста (27.07.97)	378	0.080	30.2	184	48.9
Рдеста (27.09.97)	951	0.104	98.9	547	57.5
Частухи (27.09.97)	350	0.214	74.9	239	68.2
Рогоза (27.09.97)	206	0.085	17.5	68	33.2

**Таблица 5.34.** Удельная скорость роста ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) и продукция ( $P$ , мкг/(л×ч)) бактериопланктона Рыбинского водохранилища, рассчитанные по изменению общей численности (1) и численности нуклеоидсодержащих (2) клеток (26 июля 1997 г.)

Место отбора проб	Горизонт, м	1		2	
		$\mu$	$P$	$\mu_n$	$P_n$
Защищенная зарастающая литораль	0	0.026	46.4	0.042	18.0
Открытая литораль	0	0.010	17.3	0.020	5.2
Глубоководный русловый участок	0	0.022	11.9	0.031	3.2
	3	0.011	10.1	0.017	2.5
	6	0.018	15.5	0.033	6.8
	9	0.014	10.3	0.022	2.7
	12	0.009	9.1	0.024	4.9

Применение метода выявления жизнеспособных бактерий с целыми нуклеоидами ограничивалось, главным образом, морскими водами (Zweifel, Hagstrom, 1995; Choi et al.,

1996; Karner, Fuhrman, 1997; Vojan, van Noort, 1998). В результате этих исследований было показано, что в прибрежных и открытых районах морей клетки с целыми нуклеоидами составляют от 2 до 64% общего количества бактериопланктона (табл. 5.35). Предполагается, что оставшаяся фракция частиц, имеющих форму и размеры бактерий, и учитываемых стандартным методом эпифлуоресцентной микроскопии, представляет собой лизированные клетки или бактерии, разрушенные в процессе питания простейших. В Вадденском море в конце периода интенсивного цветения воды фитопланктоном доля клеток с нуклеоидами в бактериопланктоне достигала 100% (Vojan, van Noort, 1998). В бактериопланктоне оз. Кинерет (Израиль) доля клеток с неповрежденными нуклеоидами изменялась в течение года от 1.4 до 42.9% (Berman et al., 2001).

Среди методов выявления активных бактерий в водоемах широкое применение получило использование искусственных акцепторов электронов – солей тетразолия, которые под воздействием дегидрогеназ восстанавливаются до формазанов, накапливающихся внутри активнометаболизирующих (так называемых «активнодышащих») микробных клеток. Список солей тетразолия, используемых в микробиологических, гистохимических, цитохимических и энзимологических исследованиях для анализа активности электрон-транспортной (или дыхательной) цепи клеток как индикатор их жизнеспособности включает более 50 наименований, среди которых в экологии микроорганизмов изначально широкое применение получил 2-(*p*-йодофенил)-3-(*p*-нитрофенил)-5-фенилтетразолий хлористый (ИНТ) (Zimmerman et al., 1978; Dufour, Colon, 1992; Thom et al., 1993; Sommaruga, Conder, 1997). Однако область его применения ограничена аэробными и микроаэрофильными условиями. Кроме того, зерна формазана трудно различимы на непрозрачных поверхностях (в частности, фильтрах). Мелкие бактерии и бактерии с низкой активностью системы транспорта электронов накапливают небольшие количества формазана, и поэтому плохо видны под световым микроскопом. При одновременном определении стандартным методом эпифлуоресцентной микроскопии общего количества бактерий, кристаллы формазана внутри активнодышащих клеток трудно различимы при использовании флуорохрома акридинового оранжевого и уменьшают флуоресценцию другого красителя – ДАФИ (Posch et al., 1997).

С начала 1990-х гг. началось использование 5-циано-2,3-дитолилтетразолия хлористого (ЦТХ), которое позволило избежать некоторых недостатков, присущих тетразолиевому методу. ЦТХ стал одним из наиболее популярных маркеров, применяемых для выявления активных бактерий в природных микробных популяциях (Rodriguez et al., 1992; Schaule et al., 1993; Pyle et al., 1995). Эта соль тетразолия сходна с ИНТ по молекулярной структуре и

**Таблица 5.35.** Общая численность бактериопланктона ( $N_B$ ,  $10^6$  кл/мл) и доля в его составе (%) клеток, восстанавливающих ЦТХ и содержащих нуклеотиды, в различных водных экосистемах

Место отбора проб	$N_B$	ЦТХ+	С нуклеотидами	Литературный источник
Сточные, подземные и прибрежные морские воды (США)	-	6-88	-	Rodriguez et al., 1992
Балтийское море	0.6-3.2	-	4-27	Zweifel, Hagstrom,
Северное море	0.2-1.4	-	2-32	1995
Средиземное море	0.5	-	20	
Прибрежные воды Тихого океана (США)	0.09-1.41	7-8	21-29	Choi et al., 1996
Залив в Средиземном море	0.8	6.46	-	Gasol et al., 1995
24 озера (Канада)	-	15-33	-	del Giorgio, Scarborough, 1995
14 озер (Канада)	-	7.8-47.1	-	del Giorgio et al., 1996
р. Эльба (Германия)	-	6.4-13.6	-	Ulrich et al., 1996
Фьорд Киль в Балтийском море (Германия)	-	5.4-19.4	-	
Залив Святого Лоренса (Канада)	-	< 1-2	-	Lovejoy et al., 1996
Прибрежные и открытые морские воды (США)	0.49-6.8	0.0-1.9 ( $0.7 \pm 0.4$ )	9-52 ( $29 \pm 11$ )	Karner, Fuhrman, 1997
Кельтское море	1.23-2.32	-	15-47	Vojan, van Noort,
Вадденское море	1.53	-	100	1998
Залив в Средиземном море (Франция)	0.68	$3.06 \pm 1.15$	-	Bernard et al., 2000
Реки и ручьи (Япония)	0.06-5.7	2.7-28	-	Yamaguchi, Nasu, 1997; Yokomaku et al., 2000
Залив в Средиземном море (Франция)	0.68	$3.06 \pm 1.15$	-	Bernard et al., 2000



## Продолжение таблицы 5.35.

Вдхр. Сеп (Франция)	1.41-4.49 (2.93 ± 0.83)	0.04-3.23	-	Jugnia et al., 2000
Рыбинское водохранилище	4.8-12.1	11.8-42.1	14.9-76.6	Копылов, Косолапов, 1998; Косолапов, Копылов, 2001
Оз. Кинерет (Израиль)	-	1.0-27.3 (5.1)	1.4-42.9 (8.3)	Berman et al., 2001
16 озер (Дания)	2.0-34	0.2-20.0	-	Sondergaard, Danielsen, 2001
Реки	4.4-10.9	1-21 (10)	-	Schumann et al.,
Эстуарии	8.7-24.1	3-23 (10)	-	2003
Прибрежные воды Балтийского моря	1.2-2.8	3-48 (14)	-	
оз. Эркен (Швеция)	0.79-4.5	4 ± 4	-	Haglund et al., 2002
Залив в Адриатическом море (Италия)	0.8-2.4 (1.3 ± 0.5)	1.2-4.4 (2.2)	-	Paoli et al., 2006

*Примечание.* В скобках приведено среднее значение ± стандартное отклонение.

функциям, но ее принципиальное отличие заключается в том, что окисленная нефлуоресцирующая форма ЦТХ восстанавливается по цепи транспорта электронов до формазана, нерастворимого в воде и флуоресцирующего ярко красным цветом (максимум эмиссии около 620 нм при возбуждении светом с длиной волны 420 нм). Поэтому бактерии, накапливающие кристаллы этого формазана (ЦТХ+ бактерии), легко идентифицировать с помощью эпифлуоресцентной микроскопии или проточной цитометрии (последний метод значительно чувствительнее (Sieraki et al., 1999)). Теоретически все бактериальные клетки, способные к восстановлению ЦТХ обладают активной системой транспорта электронов. Активность электрон-транспортной цепи тесно связана с дыханием клеток (Packard, 1985), поэтому справедливо считать ЦТХ+ клеток «актинодышащими».

С применением ЦТХ проводилось определение активной фракции бактериальных сообществ во многих морских и пресноводных экосистемах (Косолапов, Копылов, 2001; del Giorgio, Scarborough, 1995; Gasol et al., 1995; del Giorgio et al., 1996; Sherr et al., 1999; Jugnia et al., 2000; Berman et al., 2001; Sondergaard, Danielsen, 2001; Haglund et al., 2002; Paoli et al., 2006). В некоторых из них доля ЦТХ+ клеток в бактериопланктоне не превышала несколько процентов, что дает повод для критики этого метода (Ullrich et al., 1996, 1999; Karner, Fuhrman, 1997; Servais et al., 2001). Однако использование ЦТХ имеет целый ряд преимуществ, и поэтому этот сравнительно простой, чувствительный и недорогой экспресс-метод продолжает в настоящее время интенсивно применяться для определения активной фракции природных бактериальных сообществ (Косолапов, Копылов, 2001; Jugnia et al., 2000; Berman et al., 2001; Sondergaard, Danielsen, 2001; Haglund et al., 2002; Paoli et al., 2006), в т. ч. в анаэробных зонах водоемов (Bhupathiraju et al., 1999). Этот метод основан на измерении активности электрон-транспортной системы клеток, т.е. напрямую связан с их метаболизмом. Было показано, что количество ЦТХ+ бактерий тесно коррелирует с бактериальной продукцией (del Giorgio et al., 1997; Sherr et al., 1999; Jugnia et al., 2000) и дыханием (Smith, 1998), причем редукция ЦТХ более тесно связана с дыхательной активностью бактерий по сравнению редукцией ИНТ (Smith, McFeters, 1997). Кроме того, на одном и том же фильтре можно определять эпифлуоресцентным методом численность ЦТХ+ бактерий и общую численность бактерий. Очень удобно использование ЦТХ для анализа эпифитных, бентосных и почвенных микробных сообществ (Schaule et al., 1993; Winding et al., 1994; Yu, McFeters, 1994; Haglund et al., 2002).

Экспериментально было показано, что в экспоненциальной фазе роста культур бактерий, полученных из прибрежных районов моря, ЦТХ+ клетки составляют почти 100% общей численности, в стационарной фазе их доля резко сокращается (до 6%), но при добавлении субстрата после непродолжительной лаг-фазы вновь возрастает до 75% (Choi et al., 1996). В

экспоненциальной фазе и в начале стационарной фазе роста культуры озерных бактерий на 100% состояли из ЦТХ+ клеток даже без внесения дополнительных источников углерода (Sondergaard, Danielsen, 2001).

К недостаткам метода относится необходимость внесения органических субстратов, что нарушает естественные условия существования микроорганизмов и активизирует часть бактерий, находящихся в состоянии покоя. Поэтому число клеток, восстанавливающих ЦТХ, может не соответствовать количеству метаболически активных бактерий в природных условиях, и в этом случае измеряется потенциальная активность сообщества. В ряде исследований было показано, что ЦТХ восстанавливается абиотически многими химическими веществами. Поэтому в каждом водоеме желательно проведение предварительных экспериментов для определения оптимальных условий микробного восстановления ЦТХ. При правильном сочетании питательной среды, концентрации красителя, времени и температуры инкубации, а также светофильтров для эпифлуоресцентной микроскопии применение ЦТХ будет давать надежные результаты. Этот метод вместе с другими современными методами выявления активных и живых клеток, такими как использование молекулярных и иммунофлуоресцентных зондов, предоставляет новую информацию о взаимоотношениях внутри микробных сообществ и их роли в природе. С помощью ЦТХ можно проводить анализ механизмов, контролирующих развитие микробных популяций в различных природных экосистемах. Например, при невысоком содержании активнодышащих клеток развитие бактерий, вероятно, лимитируется низкой температурой или недостатком питательных веществ (контроль «снизу»). Напротив, при их высокой численности важным фактором, регулирующим развитие бактериопланктона, может быть их выедание простейшими (контроль «сверху»). Известно, что сообщества водных бактерий выработали разнообразные механизмы, защищающие их от потребления бактериотрофами, одним из которых как раз и является увеличение активности и ускорение репродукции клеток (del Giorgio et al., 1996; Jurgens, 2007).

Накопленный объем данных позволяет предполагать, что способностью восстанавливать ЦТХ, обладают только клетки с наиболее интенсивным метаболизмом и, следовательно, наивысшим содержанием РНК. Эти клетки (так называемые «highly respiration-active bacteria») вносят основной вклад в продукцию биомассы и дыхание всего бактериального сообщества, ассимиляцию и выделение им органических и неорганических соединений. В то же время живые бактерии с низким уровнем метаболизма не способны интенсивно восстанавливать ЦТХ, но могут содержать какое-то количество РНК и ассимилировать субстраты, и тем самым, регистрироваться другими методами. Вероятно, ЦТХ метод выявляет не все «дышащие» клетки, поскольку у голодающих клеток, не формирующих споры и цисты, должен быть какой-то минимальный уровень активности дыхательной цепи. Этот метод позво-

ляет учитывать те клетки, которые восстанавливают количество ЦТХ, достаточное для его регистрации с помощью эпифлуоресцентной микроскопии и проточной цитометрии, т.е. имеющие относительно высокую интенсивность дыхания (Sherr et al., 1999; Sondergaard, Daniels, 2001; Smith, del Giorgio, 2003; Paoli et al., 2006).

Определение активной фракции бактериопланктона проводилось нами с использованием ЦТХ и других методов в различных литоральных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища в малоизученный период таяния льда (19-25 апреля 1999 г.). В этот период глубина воды в точках отбора проб составляла 0.2-1.5 м, температура – 0.2-2.9°C, толщина льда (где он еще сохранился) – 32-37 см. Среди различных эколого-морфологических групп бактериопланктона наименее активными оказались наиболее многочисленные (68.8% общего количества бактериопланктона) одиночные клетки. Среди них доля активнодышащих (ЦТХ+) клеток колебалась от 9.3% в воде открытой литорали до 31.6% в воде, отобранной в зарослях макрофитов, составляя в среднем 20.0% (табл. 5.36). Агрегированные (т.е. ассоциированные с детритом и образующие микроколонии) бактерии были гораздо активнее – в их составе доля ЦТХ+ клеток была примерно в 2 раза больше. Высокая активность бактерий, прикрепленных к частицам взвеси, отмечалась ранее другими исследователями, которые показали, что доля ЦТХ+ клеток среди них составляет от 19 до 35% (Grossart et al., 1998; Sherr et al., 1999). Образование кристаллов формазана наблюдалось у 70% нитей, развивающихся на нижней кромке тающего льда в литорали Рыбинского водохранилища (проба № 2).

Численность клеток, восстанавливающих ЦТХ, колебалась в исследованных биотопах в пределах  $(0.47-6.4) \times 10^6$  кл/мл и составляла 12-43% (в среднем 27%) общей численности бактериопланктона (табл. 5.37). Наибольшей активностью характеризовались бактериальные сообщества, развивающиеся в зарослях отмерших высших водных растений (проба № 3) и на нижней кромке льда (пробы № 2 и 5). Высокая активность этих сообществ объясняется дополнительным поступлением органических веществ и соединений биогенных элементов, в первом случае, из макрофитов, а во втором, – из вмерзших в лед детритных частиц и клеток водорослей.

При сравнении различных методов определения количества активных бактерий (посев на твердые питательные среды, использование солей тетразолия (ИНТ и ЦТХ), ингибирование деления клеток налидиксовой кислотой, выявление клеток с целыми нуклеотидами) оказалось, что в большинстве случаев численность активнодышащих клеток, полученная с использованием ЦТХ, была выше таковой, полученной с использованием другой соли тетразолия (ИНТ) – в среднем 26.8% и 21.0%, соответственно (табл. 5.37). Причем разница между количеством активнодышащих бактерий, определенное этими двумя методами, была боль-

**Таблица 5.36.** Численность различных групп бактериопланктона и содержание среди них клеток, восстанавливающих ЦТХ, в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища  
24-25 апреля 1999 г.

№ пробы	Место отбора проб	Одиночные		В микроколониях		На детрите		Нити	
		10 <sup>3</sup>	%	10 <sup>3</sup>	%	10 <sup>3</sup>	%	10 <sup>3</sup>	%
		кл/мл	ЦТХ+	кл/мл	ЦТХ+	кл/мл	ЦТХ+	кл/мл	ЦТХ+
Защищенное побережье									
1	Открытая вода у берега	3008.4	21.0	223.4	23.5	188.5	42.3	69.8	32.0
2	Нижняя кромка тающего льда	7182.1	23.9	577.7	62.7	5343.9	61.4	26.3	71.4
3	Вода из зарослей макрофитов	5335.9	31.6	2967.7	58.8	6081.5	44.8	233.9	69.1
4	Вода подо льдом	2690.2	17.8	194.6	24.3	508.7	34.0	20.4	21.3
Открытое побережье									
5	Нижняя кромка тающего льда	6419.8	26.0	47.8	50.6	5478.3	40.9	11.9	55.6
6	Вода подо льдом	4857.4	10.1	98.5	50.0	191.8	37.6	36.3	50.0
7	Открытая вода у берега	2237.8	9.3	40.2	66.7	579.5	35.8	11.5	22.2

**Таблица 5.37.** Общее количество бактериопланктона ( $N_B$ ), численность активных бактерий, определенная различными методами, и их доля в бактериопланктоне в литорали Рыбинского водохранилища 24-25 апреля 1999 г.

№ пробы	N <sub>B</sub> , 10 <sup>3</sup> кл/мл	ЦТХ+		ИНТ+		Клетки с нуклеоидами		Налидиксовая кислота		РПА/10	
		10 <sup>3</sup> кл/мл	% N <sub>B</sub>	10 <sup>3</sup> кл/мл	% N <sub>B</sub>	10 <sup>3</sup> кл/мл	% N <sub>B</sub>	10 <sup>3</sup> кл/мл	% N <sub>B</sub>	10 <sup>3</sup> кл/мл	% N <sub>B</sub>
Защищенное побережье											
1	3490 ± 265	971 ± 155	27.8	901 ± 165	25.8	1768 ± 53	50.7	1197 ± 186	34.3	63 ± 33	1.8
2	13130 ± 286	5241 ± 229	39.9	4548 ± 580	34.6	4672 ± 147	35.6	4056 ± 1414	30.9	949 ± 476	7.2
3	14619 ± 532	6153 ± 176	42.1	3071 ± 446	21.0	5708 ± 461	39.1	2871 ± 419	19.6	329 ± 154	2.3
4	3414 ± 369	820 ± 96	24.0	1179 ± 116	34.5	1268 ± 287	37.2	1204 ± 186	35.3	44 ± 4	1.3
Открытое побережье											
5	11955 ± 668	3994 ± 391	33.4	2229 ± 756	18.6	2532 ± 523	21.2	698 ± 180	5.8	16 ± 8	0.1
6	5184 ± 317	614 ± 90	11.8	567 ± 113	10.9	1298 ± 197	25.0	985 ± 90	19.0	84 ± 17	1.6
7	2869 ± 130	448 ± 51	15.6	392 ± 43	13.7	886 ± 138	30.8	543 ± 239	18.9	56 ± 5	2.0

*Примечание.* Обозначения станций отбора проб такие же, как в таблице № 5.36.

ше там, где была выше концентрация детрита. Метод с использованием ингибитора деления клеток – налидиксовой кислоты показал, что размножающиеся клетки составляли в среднем 18% общей численности бактерий. Причем доля этих клеток в бактериопланктоне открытой литорали (пробы № 5-7) оказалась ниже, чем в защищенной литорали (пробы № 1-4). Количество бактерий с неповрежденными нуклеоидами в среднем 31.3% и, как правило, превышало количество жизнеспособных бактерий, полученное другими методами. Численность бактерий, вырастающих на РПА/10, была минимальной. Способностью образовывать колонии на твердых питательных средах обладали всего 0.1-7.2% бактериально-го сообщества.

Различия в величинах численности активных бактерий, полученных с помощью разных методов в одних и тех же пробах воды и льда Рыбинского водохранилища, связаны, в первую очередь, с тем, что эти методы отражают разные метаболические процессы клеток. Тетразолиевый метод выявляет клетки с активной системой транспорта электронов и неповрежденными клеточными мембранами, и пока не вполне ясно, способны ли ослабленные или находящиеся в состоянии физиологического стресса бактерии восстанавливать соли тетразолия, в частности ЦТХ. С помощью налидиксовой кислоты учитываются размножающиеся клетки. Хотя нуклеоидами должны обладать все живые бактерии, включая поврежденные и покоящиеся, в ряде случаев численность ЦТХ-позитивных клеток оказалась выше числа клеток, содержащих нуклеоиды (пробы № 2, 3 и 5). Возможно, какая-то часть бактерий не окрашивается из-за слабой диффузии красителя ДАФИ через клеточные мембраны. Кроме того, было показано, что интенсивность флуоресценции бактерий, окрашенных ДАФИ, варьирует в зависимости от состояния третичной структуры ДНК и условий окружающей среды. Например, УФ-радиация вызывает изменения в структуре бактерий и, как следствие, ослабление флуоресценции и недооценку их численности (Zweifel, Hagstrom, 1995; Karner, Fuhrman, 1997). Традиционный метод посева на твердые питательные среды выявляет активные бактерии, способные расти и формировать колонии. Однако в природе большая часть микробных сообществ представлена так называемыми «жизнеспособными, но не растущими в культуре» («viable but nonculturable») клетками. Переходящие под влиянием факторов окружающей среды в это состояние бактерии временно теряют способность к образованию колоний. Многие же виды бактерий в принципе не могут развиваться на питательных средах (Barer, Harwood, 1999).

Различия в количестве активных клеток, определяемом разными методами, свидетельствуют о том, что бактериопланктон разнообразен не только в таксономическом, но и в физиологическом отношении. Не все бактериальные популяции развиваются с одинаковой скоростью в данное время, поэтому в сообществе представлен весь спектр метаболи-

ческих состояний клеток. Даже бактерии одного вида в природных местообитаниях находятся в различном физиологическом состоянии (Lopez-Amoros et al., 1995). Гетерогенность физиологического состояния природных бактериальных сообществ является следствием микромасштабного перераспределения биогенных элементов в окружающей среде и необходима для выживания сообщества в целом (Bernard et al., 2000; Smith, del Giorgio, 2003).

В Рыбинском водохранилище в период весеннего таяния льда количество активных клеток, определенное различными методами, не превышало (за исключением одной пробы) 50% общей численности бактерий (табл. 5.37), т.е. более половины клеток были мертвыми, поврежденными или покоящимися. При анализе полученных данных необходимо также учитывать то, что, как уже упоминалось, каждый из существующих на сегодняшний день методов имеет свои ограничения.

По литературным данным доля ЦТХ+ клеток в бактериопланктоне варьирует от < 5% в олиготрофных водах до > 30% в высокопродуктивных озерах и эстуариях рек (табл. 5.35). Эти величины о содержании активнодышащих бактерий сравнимы или ниже данных, полученных нами в Рыбинском водохранилище в период таяния льда, когда бактериальное сообщество находится в активном состоянии.

В фотической зоне нового олигомезотрофного водохранилища Сеп (Франция) только маленькая часть бактериального сообщества (0.04-3.23%) обладала способностью восстанавливать ЦТХ (Jugnia et al., 2000). Корреляционный и регрессионный анализ полученных данных показал, что до 80% временных вариаций численности активнодышащих бактерий в этом водоеме объясняются температурой и концентрацией РОВ. Также выявлена положительная корреляция количества клеток, восстанавливающих ЦТХ, с гетеротрофной активностью, что позволяет предположить, что ЦТХ+ бактерии, не смотря на их низкую численность, отвечают за метаболизм всего бактериопланктона в целом.

Доля в бактериопланктоне клеток, восстанавливающих ЦТХ, в 16 датских озерах различного уровня трофии находилась в пределах 0.2-20.0% (Sondergaard, Danielsen, 2001). Была установлена положительная корреляция между этим параметром и концентрацией хлорофилла. От 43 до 49% вариабельности численности ЦТХ+ бактерий объяснялось колебаниями концентрации хлорофилла. Количество активнодышащих бактерий изменялось в двух евтрофных озерах с февраля по июнь в 12-18 раз, а общее количество бактерий – только в 4 раза. При анализе данных по всем исследованным озерам, полученным в конце лета, коэффициенты вариации этих двух параметров были равными 75 и 52%, соответственно. Большая часть ЦТХ+ бактерий была прикреплена к частицам детрита вследствие более высокой концентрации органических субстратов на их поверхности. Ак-



тивные бактерии были крупнее неактивных – средний объем их клеток оказался примерно в 4 раза больше, поэтому активные бактерии вносили значительный вклад в формирование суммарной биомассы бактериопланктона. Скорости роста озерного бактериопланктона, рассчитанные по изменению ЦТХ+ клеток были в 3-7 раз выше, по сравнению с таковыми, рассчитанными на основании общего количества бактерий. Максимальное время генерации ЦТХ+ бактерий составляло всего 1 ч.

В водах Атлантического шельфа, Средиземного и Чукотского морей, где общая численность бактериопланктона находилась в пределах  $(0.21-0.39) \times 10^6$  кл/мл, ЦТХ+ клетки составляли 19.1-35.2% количества бактерий, ассоциированных с детритными частицами, и 1.2-6.5% количества одиночных бактерий (Sherr et al., 1999).

В эвтрофных и мезотрофных, пресных и солоноватых водах озер и эстуариев ЦТХ+ клетки составляли 1-23% (в среднем 10%) общей численности бактериопланктона  $((4.4-24.1) \times 10^6$  кл/мл). В мезотрофных прибрежных водах Балтийского моря, где общее количество бактерий было в несколько раз ниже  $((1.2-2.8) \times 10^6$  кл/мл), фракция ЦТХ+ клеток изменялась в пределах 3-48% (в среднем 14%) (табл. 5.35). Во всех исследованных типах вод не было установлено достоверных различий в процентном содержании активнодышащих клеток в бактериопланктоне зимой и в начале весеннего цветения воды фитопланктоном (Schumann et al., 2003).

В бактериопланктоне крупного мезотрофного оз. Эркен (Швеция) доля клеток, восстанавливающих ЦТХ, составляла в среднем  $4 \pm 4\%$ , что значительно ниже таковой в бентосе ( $46 \pm 10\%$ ) и перифитоне ( $37 \pm 18\%$ ). Численность ЦТХ+ бактерий положительно коррелировала с общей численностью бактерий, но оказалась гораздо более вариабельной. В водной толще озера максимальное в течение года значение общего количества бактерий превышало минимальное значение всего в 6 раз, тогда как отношение максимального и минимального количеств ЦТХ+ бактерий составило 182 (Haglund et al., 2002).

В водной толще оз. Кинерет (Израиль) большая часть бактериального сообщества неактивна в течение всего года. ЦТХ+ клетки составляли 1.0-27.3% (в среднем 5.1%), а клетки с неповрежденными нуклеоидами 1.4-42.9 % (в среднем 8.3%) общего количества бактерий (Berman et al., 2001; табл. 5.35). 2.5-летние исследования бактериопланктона не позволили выявить каких-либо закономерности в сезонной динамике и пространственном распределении активных бактерий в этом озере. Не было установлено также достоверных корреляционных связей между количествами активных бактерий, определенных различными методами. В лабораторных экспериментах показано, что выедание простейшими приводило к увеличению доли активных клеток в бактериопланктоне, по-видимому,

вследствие поступления органических субстратов и соединений биогенных элементов, образующихся в процессе питания протозоопланктона.

Однако, взаимоотношения водных бактерий и простейших сложны и многообразны. Одним из важнейших факторов, влияющим на характер их взаимоотношений является структура планктонного сообщества (Cole, 1999). В определенных ситуациях простейшие, напротив, могут уменьшать размер фракции активных клеток в бактериопланктоне. Значительная часть бактериопланктона в морских и озерных экосистемах выедается высоко специализированными бактериотрофами – гетеротрофными нанофлагеллатами (Sherr, Sherr, 1988) и более крупными неспециализированными зоопланктерами, такими как кладоцеры (Peterson et al., 1978; Vaque, Pace, 1992). Флагеллаты выедают избирательно крупные бактерии (Chrzanowski, Simek, 1990; Simek, Chrzanowski, 1992). Поскольку активные бактерии обычно крупнее неактивных (Gasol et al., 1996; Sondergaard, Danielsen, 2001), поэтому они в первую очередь и потребляются жгутиконосцами. Кроме того, обнаружено, что флагеллаты селективно выедают делящихся бактерий (Sherr et al., 1992), и предпочитают подвижных и растущих бактерий неподвижным и голодающим (Gonzalez et al., 1993). В экспериментах было показано, что в отсутствие бактериотрофных организмов фракция активнодышащих (ЦТХ+) клеток в бактериопланктоне резко возрастает. При удалении фильтрованием только метазойного зоопланктона гетеротрофные флагеллаты селективно потребляли более крупных и активно растущих бактерий, тем самым, увеличивая в бактериопланктоне долю медленно растущих и покоящихся клеток. Скорость выедания ЦТХ+ бактерий гетеротрофными жгутиконосцами была примерно в 4 раза выше, чем ЦТХ- бактерий (del Giorgio et al., 1996). Одновременное существование быстро- и медленно растущих популяций в бактериальном сообществе возможно в тех ситуациях, когда бактерии выедаются высокоспециализированными жгутиконосцами, или когда выедание не является основной причиной их гибели. Неспециализированное потребление бактерий многоклеточным зоопланктоном быстро приводит к преобладанию в бактериальном сообществе активных, быстрорастущих клеток, а высокоспециализированное потребление бактерий флагеллатами приводит к доминированию медленно растущих клеток.

**Глава 6. Распространение различных физиологических групп бактерий и  
оценка качества воды водохранилищ**

Такие микробиологические показатели качества воды как численность индикаторных групп бактерий традиционно используются для оценки характера и уровня загрязнения водных объектов муниципальными и промышленными сточными водами (Романенко, 1979; 1985; Унифицированные методы..., 1985).

**Сапрофитные бактерии.** Одним из наиболее широко применяемых микробиологических показателей степени загрязненности природных вод является численность сапрофитных бактерий ( $N_s$ ), (Оксиук и др., 1993; Виноградов и др., 2001). В водной микробиологии сапрофитами принято называть бактерий, образующих колонии на стандартном рыбо-пептонном агаре (РПА) или других богатых питательных средах (Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко, 1985). В.И. Романенко (Романенко, 1985) предложил использовать отношение числа сапрофитных бактерий к общему количеству бактерий ( $N_s/N_b$ , %) в качестве показателя чистоты природных вод. Согласно этой классификации отношение  $N_s/N_b$  составляет в особо чистой воде менее 0.003%, в чистой – от 0.003% до 0.03%, в грязной – от 0.03% до 0.3%, в особо грязной – от 0.3% до 3% и более. Мы для оценки качества воды волжских водохранилищ пользовались «Комплексной экологической классификацией качества поверхностных вод суши» (Оксиук и др., 1993) (табл. 6.1).

**Таблица 6.1.** Классификация качества поверхностных вод суши по количеству сапрофитных бактерий ( $N_s$ ,  $10^3$  КОЕ/мл) и бактерий группы кишечной палочки (БГКП,  $10^3$  КОЕ/мл) (из Оксиук и др., 1993)

Классы		Разряды		$N_s$	БГКП
1	Предельно чистая	1	Очень чистая	< 0.1	< 0.003
2	Чистая	2а	Очень чистая	0.1-0.5	0.003-0.5
		2б	Вполне чистая	0.6-1.0	
3	Удовлетворительной чистоты	3а	Достаточно чистая	1.1-3.0	0.6-2.0
		3б	Слабо загрязненная	3.1-5.0	6.1-10.0
4	Загрязненная	4а	Умеренно загрязненная	5.1-7.0	11.0-50.0
		4б	Сильно загрязненная	7.1-10.0	51.0-100.0
5	Грязная	5а	Весьма грязная	10.1-100.0	101.0-1000.0
		5б	Предельно грязная	> 100.0	> 1000.0

**Верхневолжское водохранилище.** По данным И.В. Рыбаковой (Рыбакова, 2003) летом 1998 г. количество сапрофитных бактерий в водохранилище изменялось от  $0.2 \times 10^3$  до  $20.0 \times 10^3$  колоний образующих единиц (КОЕ) в мл воды (табл. 6.2). Наибольшее количество сапрофитов отмечено ниже г. Ржева, где качество воды водохранилища по этому показателю соответствовало разряду «весьма грязная». Высокое содержание сапрофитов зарегистрировано у Волго-Верховья, оз. Стерж и в устье р. Итомля, где качество воды оценивалось как «умеренно загрязненная». На остальной акватории водохранилища численность сапрофитов не превышало 1000 КОЕ/мл, что свидетельствует о слабом загрязнении водохранилища бытовыми сточными водами.

**Таблица 6.2.** Численность сапрофитных бактерий ( $N_s$ ,  $10^3$  КОЕ/мл) и ее отношение к общему количеству бактерий ( $N_s/N_B$ , %) в воде Верхневолжского водохранилища 17-23 июня 1998 г. (из Рыбакова, 2003)

Место отбора проб	$N_s$	$N_s/N_B$ , %
Волго-Верховье	3.7	0.021
оз. Стерж	2.2	0.019
оз. Вселуг	0.4	0.013
оз. Пено	0.2	0.020
оз. Волго	0.5	0.001
р. Волга, В. Бейшлот	0.3	0.003
р. Волга, Н. Бейшлот	0.3	0.003
р. Селижаровка	0.8	0.007
р. Волга, ниже р. Селижаровка	1.3	0.009
р. Б. Коша	0.9	0.007
р. Волга, ниже р. Б. Коша	0.6	0.005
р. Итомля	3.9	0.028
р. Волга, выше г. Ржева	3.1	0.022
р. Волга, ниже г. Ржева	20.0	0.132

**Иваньковское водохранилище.** В 1960-х годах содержание сапрофитов в воде Иваньковского водохранилища было высоким и составило в среднем  $5 \times 10^3$  КОЕ/мл, а отношение численности сапрофитов к общей численности бактерий ( $N_s/N_B = 0.3$ ) указывает на значительную степень загрязнения водоема (Марголина, 1969; Иваньковское водохранилище и его жизнь, 1978). В 1970-80-х годах численность сапрофитов существенно

уменьшилась, показатель  $N_S/N_B$  снизился на порядок (Кудрявцев, 1970; Лаптева, Косолапов, 1990). В 1990 г. на большей акватории водохранилища численность этой группы бактерий не превышала  $10^3$  КОЕ/мл, а качество воды по этому параметру соответствовало разряду «вполне чистая». Исключением являлся район водохранилища, испытывающий загрязняющее влияние г. Тверь, где численность сапрофитов достигала  $44 \times 10^3$  КОЕ/мл. Микробиологические исследования, проведенные в Иваньковском водохранилище во второй половине 1990-х годов, показали, что наиболее высокое содержание сапрофитов постоянно наблюдалось в Иваньковском плесе водохранилища (табл. 6.3). Наибольшие значения этого параметра обнаружены в заливе у пос. Перетрусово, на русле у с. Корчева, у устья р. Созь, где качество воды соответствовало разряду «весьма грязная».

Количество сапрофитов в воде Волжского плеса было ниже такового в Иваньковском плесе, но в среднем для плеса ее воду в 1997-2000 гг. можно было оценить как «сильно загрязненную». В обоих плесах отношение  $N_S/N_B$  за пять лет (с 1997 г. по 2000 г.) увеличилось в 4.0-4.6 раза (табл. 6.3). Количество сапрофитов в воде Шошинского плеса в этот период значительно варьировало год от года. В 1997 г. этот плес был одним из самых загрязненных сапрофитными бактериями районов водохранилища. В 2000 г. качество воды плеса соответствовало разряду «вполне чистая», и отношение  $N_S/N_B$  было самым низким в водохранилище.

В 1960-х годах среднее количество сапрофитных бактерий в воде Угличского водохранилища было также высоким:  $1.8 \times 10^3$  КОЕ/мл, а отношение  $N_S/N_B$  составило 0.1 (Марголина, 1966; Романенко, 1985). В первой половине 1990-х годов численность этой группы бактерий уменьшилось (табл. 6.4). В 1995-1999 гг. высокое количество сапрофитов в воде водохранилища регистрировалось постоянно. Наибольшая численность наблюдалась в районах, прилегающих к гг. Калязин, Дубна, Углич и в устье р. Нерль. Качество воды в эти годы соответствовало разрядам «сильно загрязненная» и «весьма грязная». Наблюдения выполненные в 2000 г. выявили существенное снижение количества сапрофитов и улучшение качества воды водохранилища, которая оценивалась как «достаточно чистая», и только в устьях рек Пукша и Медведица соответствовала разряду «слабо загрязненная».

**Таблица 6.3.** Численность сапрофитных бактерий ( $N_s$ ,  $10^3$  КОЕ/мл) в поверхностном слое воды Иваньковского водохранилища в августе 1990, 1995, 1997 и 2000 гг.

Год	Параметры	Плес водохранилища			Среднее для водохранилища
		Волжский	Шошинский	Иваньковский	
1990	$N_s$	<u>0.16-44.00</u>	0.540	<u>0.21-0.90</u>	2.33±1.89
		6.10±5.42		0.34±0.10	
	$N_s/N_B$ , %	<u>0.016-0.550</u>	0.030	<u>0.013-0.045</u>	0.053±0.026
		0.105±0.064		0.024±0.005	
1995	$N_s$	<u>0.08-5.51</u>	<u>2.40-3.13</u>	<u>2.11-11.92</u>	3.88±0.78
		3.49±1.60	2.76	5.39±2.95	
	$N_s/N_B$ , %	<u>0.017-0.097</u>	<u>0.018-0.043</u>	<u>0.037-0.200</u>	0.063±0.020
		0.058±0.026	0.030	0.100±0.046	
1997	$N_s$	<u>5.90-10.00</u>	<u>18.00-22.00</u>	<u>3.00-24.20</u>	13.85±3.48
		7.95	20.00	13.60	
	$N_s/N_B$ , %	<u>0.154-0.210</u>	<u>0.275-0.280</u>	<u>0.056-0.541</u>	0.248±0.040
		0.168	0.277	0.298	
2000	$N_s$	<u>0.53-19.00</u>	0.97	<u>2.44-26.50</u>	6.55±2.99
		7.54±2.66		11.22±4.58	
	$N_s/N_B$ , %	<u>0.018-0.797</u>	0.009	<u>0.032-1.260</u>	0.226±0.114
		0.271±0.111		0.397±0.251	

*Примечание.*  $N_B$  – общая численность бактерий. Над чертой приведены пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение с ошибкой.

**Таблица 6.4.** Общая численность бактерий ( $N_B, 10^6$  кл/мл) и количество сапрофитных бактерий ( $N_S, 10^3$  КОЕ/мл) в поверхностном слое воды Угличского водохранилища

Год	Месяц	$N_B$	$N_S$	$N_S/N_B, \%$
1994	Июнь	<u>3.59-5.39</u>	<u>0.20-0.54</u>	<u>0.004-0.013</u>
		4.41±0.52	0.38±0.09	0.009±0.003
	Сентябрь	<u>3.05-3.75</u>	<u>0.09-1.41</u>	<u>0.003-0.041</u>
		3.42±0.20	0.073±0.38	0.021±0.011
1995	Июнь	<u>2.01-3.79</u>	<u>0.98-1.01</u>	<u>0.027-0.049</u>
		2.78±0.53	0.99±0.10	0.038±0.009
	Август	<u>3.01-6.41</u>	<u>0.50-47.00</u>	<u>0.013-1.291</u>
		4.25±1.19	11.30±3.61	0.310±0.108
1997	Август	<u>3.63-5.06</u>	<u>4.20-26.30</u>	<u>0.105-0.725</u>
		4.21±0.26	16.18±3.83	0.427±0.124
	Сентябрь	<u>3.01-5.78</u>	<u>6.77-9.04</u>	<u>0.225-0.284</u>
		3.99±0.81	7.90±0.093	0.256±0.024
1999	Август	<u>3.16-4.12</u>	<u>7.92-10.12</u>	<u>0.200-0.284</u>
		3.53±0.29	8.68±0.72	0.230±0.015
2000	Август	<u>2.90-4.40</u>	<u>1.00-4.40</u>	<u>0.036-0.152</u>
		3.95±0.27	2.19±0.61	0.072±0.021

*Примечание.* Над чертой приведены пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение с ошибкой.

**Рыбинское водохранилище.** В середине прошлого века среднее за 9 лет наблюдений количество сапрофитных бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища составило 273 КОЕ/мл, а отношение их количества к общей численности бактерий – 0.019, т.е. вода характеризовалась как «довольно чистая» (Романенко, 1971; Романенко, 1985). В 1990-х годах экологическая ситуация на Рыбинском водохранилище ухудшилась. В Волжском плесе водохранилища в 1992 г. качество воды соответствовало разряду «весьма грязная». На большей части плеса численность сапрофитных бактерий превышала  $10^4$  КОЕ/мл. Затем содержание сапрофитов снизилось и продолжало оставаться невысоким до 1997 г., когда ситуация вновь изменилась к худшему (табл. 6.5). Только в августе 2000 г. на большинстве исследованных участков численность сапрофитов не превышала  $5 \times 10^3$  КОЕ/мл, т.е. вода относилась к разрядам «достаточно чистая» и «слабо загрязненная». В этот период очень высокое загрязнение (количество сапрофитов  $20-90 \times 10^3$  КОЕ/мл) выявлялось в районах городов Углич и Мышкин, а также в приплотинном участке у пос. Переборы. Эти результаты свидетельствуют о существенных межгодовых колебаниях численности сапрофитов в Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

Результаты многолетних микробиологических исследований акватории Главного плеса Рыбинского водохранилища свидетельствуют об относительно низком уровне загрязнения воды сапрофитной микрофлорой (табл. 6.5). Качество воды в глубоководной зоне плеса по этому показателю в большинстве случаев соответствовало разряду «вполне чистая». Высокие концентрации этой группы бактериопланктона были обнаружены в начале лета 2000 г. у западного побережья водохранилища (до  $26.5 \times 10^3$  КОЕ/мл) и на трассе движения речного транспорта (до  $8.6 \times 10^3$  КОЕ/мл). Однако к концу лета этого года на этих участках водохранилища численность сапрофитов резко понизилась.



**Таблица 6.5.** Общая численность бактерий ( $N_B, 10^6$  кл/мл) и численность сапрофитных бактерий ( $N_S, 10^3$  КОЕ/мл) в поверхностном слое воды Рыбинского водохранилища

Год	Месяц	$N_B$	$N_S$	$N_S/N_B, \%$
Волжский плес				
1992	Май - Июнь	<u>3.01-4.44</u>	<u>10.70-71.70</u>	<u>0.436-1.938</u>
		3.72±0.22	32.88±9.03	0.809±0.238
	Август	<u>3.73-5.84</u>	<u>0.60-34.20</u>	<u>0.019-0.900</u>
		4.96±0.31	7.50±5.37	0.191±0.142
1994	Июнь	<u>2.23-3.55</u>	<u>0.15-1.66</u>	<u>0.007-0.054</u>
		2.88±0.27	0.67±0.26	0.023±0.008
	Октябрь	<u>2.50-4.05</u>	<u>0.08-1.91</u>	<u>0.003-0.076</u>
		3.08±0.27	0.66±0.28	0.025±0.012
1996	Июнь	<u>2.25-5.86</u>	<u>0.40-4.20</u>	<u>0.007-0.080</u>
		4.12±0.46	1.40±0.44	0.036±0.009
	Октябрь	<u>4.35-10.96</u>	<u>0.18-1.30</u>	<u>0.004-0.030</u>
		8.83±1.28	0.66±0.21	0.010±0.005
1997	Июнь	<u>3.61-12.06</u>	<u>1.12-30.01</u>	<u>0.045-0.472</u>
		5.44±1.03	9.15±3.12	0.183±0.051
	Август	<u>2.71-6.76</u>	<u>1.40-90.00</u>	<u>0.039-1.017</u>
		4.60±0.83	21.72±17.14	0.315±0.158
2000	Июнь	<u>1.62-3.63</u>	<u>0.54-23.75</u>	<u>0.025-0.679</u>
		2.84±0.21	6.16±2.02	0.210±0.059
	Август	<u>1.86-13.06</u>	<u>1.23-11.60</u>	<u>0.009-0.498</u>
		5.75±3.66	5.79±4.32	0.250±0.141
2001	Июнь	<u>2.91-4.68</u>	<u>0.24-8.30</u>	<u>0.006-0.293</u>
		3.55±0.40	2.17±0.63	0.042±0.016
	Июнь	<u>1.37-2.86</u>	<u>1.3-18.1</u>	<u>0.095-0.633</u>
		2.12	9.7	0.364
	Среднее	4.32±0.52	8.20±2.83	0.205±0.065
Главный плес				
1994	Июнь	<u>1.33-4.54</u>	<u>0.04-3.42</u>	<u>0.001-0.258</u>
		2.90±0.43	1.15±0.56	0.064±0.029
	Сентябрь	<u>2.55-4.59</u>	<u>0.29-6.59</u>	<u>0.007-0.220</u>
		3.37±0.53	1.89±0.15	0.062±0.052
1995	Июнь	<u>2.00-4.60</u>	<u>0.47-5.88</u>	<u>0.023-0.167</u>

Год	Месяц	N <sub>B</sub>	N <sub>S</sub>	N <sub>S</sub> /N <sub>B</sub> , %
1997	Август	3.08±0.38	2.08±0.73	0.065±0.019
		<u>2.70-6.38</u>	<u>0.50-8.60</u>	<u>0.006-0.143</u>
		4.20±0.31	2.81±0.74	0.061±0.014
2000	Июнь	<u>2.02-10.04</u>	<u>1.15-26.50</u>	<u>0.057-0.883</u>
		3.95±0.79	9.10±2.60	0.268±0.089
		<u>2.10-7.79</u>	<u>0.50-4.43</u>	<u>0.024-0.175</u>
	Август	4.48±0.75	1.93±0.07	0.061±0.029
		<u>2.13-8.80</u>	<u>0.58-2.12</u>	<u>0.022-0.082</u>
		4.34±0.94	1.21±0.28	0.045±0.009
Среднее		3.76±0.24	2.88±1.06	0.089±0.030
Шекснинский плес				
1993	Май - июнь	<u>1.95-4.78</u>	<u>0.16-6.64</u>	<u>0.002-0.139</u>
		2.82±0.28	1.56±0.77	0.043±0.018
		<u>1.17-4.54</u>	<u>0.12-18.60</u>	<u>0.006-0.410</u>
	Сентябрь	2.32±0.27	2.54±1.53	0.073±0.034
		<u>2.78-3.24</u>	<u>0.51-0.69</u>	<u>0.018-0.021</u>
		3.01±0.23	0.60±0.09	0.020±0.02
1997	Июнь	<u>2.69-5.48</u>	<u>1.37-7.83</u>	<u>0.025-0.208</u>
		4.06±0.47	3.77±1.04	0.097±0.032
		<u>4.96-12.30</u>	<u>1.70-3.50</u>	<u>0.024-0.103</u>
	Август	7.40±1.66	2.80±0.44	0.059±0.002
		<u>3.06-3.84</u>	<u>1.38-2.62</u>	<u>0.045-0.068</u>
		3.44±0.39	2.00±0.62	0.056±0.012
2000	Июнь	<u>4.32-5.38</u>	<u>0.63-0.80</u>	<u>0.013-0.015</u>
		4.15±0.69	0.60±0.11	0.014±0.001
		Июнь	5.12	0.80
Среднее		4.04±0.57	1.84±0.41	0.047±0.010
Моложский плес				
1994	Июнь	<u>2.89-3.32</u>	<u>0.24-0.34</u>	<u>0.008-0.102</u>
		3.10	0.29	0.010
1995	Июнь	<u>4.17-4.83</u>	<u>7.90-9.02</u>	<u>0.187-0.189</u>
		4.50	8.46	0.188
1997	Август	<u>3.98-4.07</u>	<u>2.40-11.4</u>	<u>0.026-0.296</u>
		5.19	6.90	0.161

Год	Месяц	$N_B$	$N_S$	$N_S/N_B, \%$
2000	Июнь	<u>3.98-4.07</u>	<u>2.02-5.10</u>	<u>0.050-0.128</u>
		4.02	3.56	0.089
	Август	<u>2.65-9.87</u>	<u>0.81-3.81</u>	<u>0.009-0.067</u>
		6.04±2.09	2.05±0.90	0.037±0.017
2001	Июнь	3.55	2.10	0.059
Среднее		4.40±0.44	3.89±1.29	0.091±0.029

В наименее подверженном антропогенному влиянию Моложском плесе Рыбинского водохранилища высокие величины численности сапрофитных бактерий регистрировались только в отдельные годы на станциях, расположенных на судовом ходу (табл. 6.5). Так, в 1995-1997 гг. в южной части плеса их количество достигало  $11.4 \times 10^3$  КОЕ/мл, и вода оценивалось по этому параметру как «сильно загрязненная». Во все другие годы исследований количество сапрофитов было невысоким, что позволило охарактеризовать воды этой акватории водохранилища как «достаточно чистые».

До середины 90-х годов прошлого века очень высокое количество сапрофитов регистрировалось в Шекснинском плесе, испытывающем хроническое загрязняющее влияние г. Череповца (Рыбинское водохранилище..., 1972). В 1987-1988 гг. их количество в среднем для плеса составило  $58.7 \times 10^3$  КОЕ/мл, а отношение сапрофитов к общему количеству бактериопланктона – 2.73% (разряд качества воды «весьма грязная»). Высокая численность сапрофитов, а также индекс  $N_S/N_B$ , указывали на мощное загрязнение этого плеса органическими соединениями, поступающими с плохо очищенными муниципальными и промышленными сточными водами г. Череповца. В 1990-х годах, после проведения природоохранных мероприятий, качество воды в Шекснинском плесе существенно улучшилось. В 1993-1997 гг. в районе водохранилища, прилегающем к г. Череповцу, численность сапрофитных бактерий также была высокой, но ее средние для плеса величины позволяли оценить воду уже как «достаточно чистую». Исследования 2000-2001 гг. показали, что на большей части акватории плеса количество сапрофитов не превышало  $10^3$  КОЕ/мл, а качество воды соответствовало разряду «вполне чистая».

**Горьковское водохранилище.** Проведенные в прошлом веке исследования выявили высокое содержание сапрофитов в Горьковском водохранилище (Кузнецов, 1959). В районах крупных городов Ярославль, Кострома и др. их количество находилось в пределах  $3-10 \times 10^3$  КОЕ/мл и отражало сильное загрязнение Волги промышленно-бытовыми сточными водами (Марголина, 1967а; Кудрявцев, 1973). Исследования, выполненные нами весной 1992 г. в районе г. Рыбинска в также выявили очень высокие концентрации

сапрофитов (табл. 6.6). На всем протяжении р. Волга в черте г. Рыбинска качество воды было неудовлетворительным, как по содержанию сапрофитов, так и по другим требованиям, предъявляемым к водным объектам с экологических и санитарно-гигиенических позиций. К концу вегетационного сезона 1992 г. абсолютное количество сапрофитов и их доля в общей численности бактериопланктона снизилась, но вода продолжала оставаться «весьма грязного» качества. В последующие годы численность сапрофитов и отношение  $N_s/N_B$  существенно понизились (табл. 6.6). Однако, судя по высоким величинам численности сапрофитов и их отношения к общему количеству бактерий, в р. Волгу в отдельные сезоны попадало значительное количество недостаточно очищенных сточных вод. Экологическую ситуацию в районе г. Рыбинска осложняет наличие «противоположных» течений, возникающих вследствие суточных колебаний уровня воды в нижних бьефах гидроузла, которые могут достигать 2 м (Литвинов, Законнова, 2000). При резком уменьшении расхода воды через ГЭС или при полном прекращении сбросов, на значительных участках нижнего бьефа гидроузлов возникают течения, направленные в противоположную течению реки сторону. При этом водные массы совершают возвратно-поступательные движения с перемещением в сторону, противоположную обычному движению, на расстояние до 1.0 км (Лукьяненко и др., 1994). Таким образом, загрязненная промышленно-бытовыми стоками вода Волги может довольно продолжительное время циркулировать в черте г. Рыбинска.

В черте г. Ярославля высокие величины численности сапрофитов и их отношения к общей численности бактерий наблюдались в 1999-2001 гг. (табл. 6.7). В этот период качество воды на этом участке соответствовало разряду «сильно загрязненная». При этом ниже города, в районе очистных сооружения (ГОС), значения этих показателей были, как правило, существенно выше.

**Таблица 6.6.** Общая численность бактерий ( $N_B, 10^6$  кл/мл) и количество сапрофитных бактерий ( $N_S, 10^3$  КОЕ/мл) на речном участке Горьковского водохранилища у г. Рыбинска

Год	Месяц	$N_B$	$N_S$	$N_S/N_B, \%$
1992	Май	<u>3.7-5.7</u>	<u>65.0-891.5</u>	<u>1.20-18.50</u>
		4.4±0.3	349.9±140.0	7.83±2.94
	Август	<u>3.2-6.9</u>	<u>5.7-62.1</u>	<u>0.12-1.17</u>
		4.1±0.3	20.3±6.2	0.51±0.15
	Октябрь	<u>1.6-7.1</u>	<u>1.1-37.4</u>	<u>0.130-2.340</u>
		3.3±0.7	9.8±4.7	0.494±0.310
1994	Июнь	<u>2.5-4.7</u>	<u>0.31-1.38</u>	<u>0.020-0.055</u>
		3.3±0.4	0.78±0.19	0.025±0.008
	Сентябрь	<u>2.6-4.9</u>	<u>0.24-3.93</u>	<u>0.005-0.098</u>
		3.5±0.6	1.55±0.86	0.045±0.022
1995	Май - июнь	<u>2.4-5.0</u>	<u>1.15-2.12</u>	<u>0.023-0.090</u>
		3.6±0.8	1.73±0.30	0.056±0.019
	Сентябрь	<u>3.8-6.6</u>	<u>1.00-16.00</u>	<u>0.023-0.320</u>
		4.8±0.3	5.72±2.30	0.115±0.047
1996	Июль	<u>5.1-6.2</u>	<u>2.70-10.3</u>	<u>0.053-0.172</u>
		5.6±0.4	7.40±2.37	0.130±0.038
	Октябрь	<u>2.4-22.7</u>	<u>0.89-8.42</u>	<u>0.008-0.357</u>
		10.3±2.4	2.71±1.04	0.074±0.052
1997	Июль	<u>3.2-4.9</u>	<u>1.85-8.46</u>	<u>0.052-0.254</u>
		3.9±0.3	5.06±1.33	0.135±0.043
	Август	<u>3.6-6.2</u>	<u>5.80-12.60</u>	<u>0.161-0.204</u>
		4.9±0.7	9.20±1.96	0.182±0.012
	Сентябрь	<u>3.0-4.9</u>	<u>0.81-5.58</u>	<u>0.013-0.184</u>
		3.7±0.3	1.76±0.96	0.054±0.033
1998	Октябрь	<u>4.8-7.6</u>	<u>0.59-6.45</u>	<u>0.009-0.084</u>
		6.6±0.5	4.02±0.14	0.059±0.017
1999	Июль	<u>1.9-3.0</u>	<u>3.55-7.23</u>	<u>0.16-0.28</u>
		2.6±0.2	5.39±0.64	0.21±0.02
2000	Август	<u>3.5-5.4</u>	<u>0.58-0.76</u>	<u>0.011-0.021</u>
		4.6±0.6	0.70±0.55	0.016±0.003
2001	Август	<u>4.6-4.8</u>	<u>8.40-16.30</u>	<u>0.179-0.340</u>
		4.7±0.1	12.23±2.28	0.273±0.048

**Таблица 6.7.** Количество сапрофитных бактерий ( $N_S$ ,  $10^3$  КОЕ/мл) и его отношение к общему количеству бактериопланктона ( $N_B$ ) на речном участке Горьковского водохранилища в районе г. Ярославля

Год	Месяц	В черте города		Ниже ГОС	
		$N_S$	$N_S/N_B$ , %	$N_S$	$N_S/N_B$ , %
1993	Октябрь	<u>0.44-2.20</u>	<u>0.014-0.062</u>	0.41	0.015
		0.98±0.41	0.032±0.010		
1994	Июнь	<u>0.43-2.52</u>	<u>0.013-0.076</u>	0.54	0.029
		1.20±0.46	0.042±0.014		
	Сентябрь	<u>0.42-5.70</u>	<u>0.014-0.141</u>	0.37	0.015
		2.21±1.24	0.071±0.041		
1995	Июнь	<u>0.50-0.74</u>	<u>0.020-0.025</u>	1.2	0.040
		0.64±0.07	0.022±0.001		
	Сентябрь	<u>4.50-9.00</u>	<u>0.119-0.153</u>	18.0	0.356
		6.73±1.30	0.140±0.011		
1996	Июнь	1.50	0.045	3.8	0.087
	Сентябрь	<u>2.01-4.29</u>	<u>0.052-0.079</u>	7.39	0.169
		3.10±0.66	0.064±0.064		
1997	Июнь	<u>7.00-9.18</u>	<u>0.114-0.251</u>	108.2	2.516
		8.01±0.63	0.184±0.040		
	Август	-	-	79.7	2.236
	Октябрь	<u>0.91-9.70</u>	<u>0.020-0.230</u>	73.6	1.724
		3.65±2.04	0.083±0.049		
1998	Октябрь	<u>0.7-2.7</u>	<u>0.024-0.035</u>	13.5	0.098
		1.48±0.62	0.028±0.004		
1999	Июль	<u>3.46-9.38</u>	<u>0.114-0.436</u>	47.6	1.485
		6.31±1.71	0.296±0.095		
2000	Август	<u>1.67-13.00</u>	<u>0.051-0.286</u>	13.4	0.336
		6.96±3.29	0.152±0.070		
2001	Август	<u>7.70-20.30</u>	<u>0.134-0.421</u>	14.4	0.306
		12.13±4.09	0.247±0.088		

Количественный учет сапрофитных бактерий в воде Горьковского водохранилища от г. Костромы до Горьковской ГЭС, проведенный в мае и августе 1992 г., выявил невысокое их содержание на этом участке: в пределах  $(0.1-3.1) \times 10^3$  КОЕ/мл (Дзюбан и др., 2000). Согласно «Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши» (Оксиюк и др., 1993) качество воды в этой части водохранилища в этот период соответствовало разрядам «вполне чистая» и «достаточно чистая». В августе 1997, 2000 и 2001 гг. численность сапрофитов и их отношение к общему количеству бактериопланктона были значительно выше, а вода могла быть охарактеризована как «сильно загрязненная» или «весьма грязная» (табл. 6.8)

**Таблица 6.8.** Количество сапрофитных бактерий ( $N_S$ ,  $10^3$  КОЕ/мл) и его отношение к общему количеству бактериопланктона ( $N_B$ ) на речном участке

Горьковского водохранилища

Место отбора проб	Август 1997 г.		Сентябрь 2000 г.		Август 2001 г.	
	$N_S$	$N_S/N_B$ , %	$N_S$	$N_S/N_B$ , %	$N_S$	$N_S/N_B$ , %
выше г. Костромы	-	-	1.9	0.04	7.7	0.113
ниже г. Костромы	44.4	1.27	-	-	13.7	0.282
г. Плес	29.0	0.88	3.2	0.13	18.1	0.349
выше г. Кинешма	-	-	-	-	7.4	0.14
ниже г. Кинешма	6.7	0.20	0.6	0.03	7.2	0.17
г. Юрьевец	3.1	0.09	4.4	0.10	3.3-12.9	0.05-0.24
Верхний бьеф плотины Горьковской ГЭС	-	-	0.9	0.02	10.4-11.3	0.14-0.32

**Чебоксарское водохранилище.** До заполнения Чебоксарского водохранилища на этом участке Волги регистрировалась очень высокая численность планктонных сапрофитных бактерий (Тарасова, 1974; Романенко, 1985). В августе 2001 г. в северной части водохранилища в районе г. Балахна численность сапрофитов была также высокой и составляла  $20.8 \times 10^3$  КОЕ/мл, а ее отношение к общей численности бактерий – 0.566. По этим показателям вода относилась к разряду «весьма грязная». Однако на остальной акватории водохранилища количество сапрофитов было невысоким и находилось в пределах  $(0.2-6.3) \times 10^3$  КОЕ/мл (в среднем для 12 станций  $(1.34 \pm 0.46) \times 10^3$  КОЕ/мл). Отношение  $N_S/N_B$  изменялось от 0.04 до 0.097, составляя в среднем для 12 станций  $0.028 \pm 0.007$ . Наибольшие значения были зарегистрированы в районе г. Н. Новгород. В южной части водохранилища в районе г. Новочебоксарска количество сапрофитов достигало  $12.2 \times 10^3$  КОЕ/мл,

а их отношение к общему количеству бактерий 0.296, что свидетельствовало о низком качестве воды на этом участке (разряд «весьма грязная»).

**Шекснинское водохранилище.** Микробиологические исследования, проведенные в мае и июле 1995 г., установили, что Шекснинское водохранилище (особенно его речная часть) испытывает умеренную нагрузку органическими веществами, а качество воды большей части водохранилища на основании значений  $N_S$  ( $(0.07-2.12) \times 10^3$  КОЕ/мл) и  $N_S/N_B$  (0.005-0.088%) оценивается как «чистая» (Дзюбан, 2002). Более высокие величины численности сапрофитов были получены в июне 2001 г., когда они изменялись от  $0.70 \times 10^3$  до  $4.70 \times 10^3$  КОЕ/мл (в среднем  $(2.15 \pm 0.42) \times 10^3$  КОЕ/мл), а отношение  $N_S/N_B$  – от 0.024 до 0.266%. Наибольшие значения отмечали в районе верхнего бьефа плотины Шекснинской ГЭС и на трассе судового хода. Тем не менее, в целом для водохранилища в 2001 г. вода соответствовала разряду качества «достаточно чистая».

**Нефтеокисляющие и фенолокисляющие бактерии.** Определение количества нефтеокисляющих (НОБ) и фенолокисляющих (ФОБ) бактерий предоставляет информацию о степени нефтяного и фенольного загрязнения природных вод. Представители этих бактериальных групп являются индикаторами техногенного загрязнения, определение их количественного развития позволяет очертить локальные загрязненные зоны водоемов и оценить уровень антропогенного воздействия. Виноградов и др. (2001) на основе собственных исследований и анализа литературных данных (Драчев, 1964; Оксюк и др., 1983; Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко и др., 1990; Унифицированные методы..., 1985) разработали классификацию качества воды по бактериологическим показателям, адаптированную к условиям речных экосистем Верхней Волги. Одними из важных показателей, используемой в данной классификации, являлись нефтеокисляющие и фенолокисляющие бактерии (табл. 6.9).

Проблема нефтяного и фенольного загрязнения водных объектов, включая водохранилища Верхней Волги, была и остается актуальной (Марголина, 1967б; Кибальчич, 1971; Романенко, 1971а; Фахрутдинов, 2007; Суржко и др., 2007). В результате исследований, проведенных в Рыбинском водохранилище в 1987-1988 гг. (Романенко, 1990), было показано, что в воде центральной части водоема количество бактерий, окисляющих нефть и соляровое масло, выражалось несколькими десятками клеток в мл, тогда как в районе г. Череповца их численность достигала десятков тысяч ( $(33-70) \times 10^3$  КОЕ/мл). Количество фенолокисляющих бактерий в верховьях Шекснинского плеса водохранилища (находящихся в зоне загрязняющего влияния г. Череповца) было почти в 70 раз выше их численности в низовьях Шекснинского плеса и Центральном плесе (Романенко и др., 1990).



**Таблица 6.9.** Классификация качества пресных вод (на примере р. Которосль)  
по количеству нефтеокисляющих (НОБ, КОЕ/мл) и фенолоокисляющих (ФОБ, КОЕ/мл)  
бактерий (из: Виноградов и др., 2001)

№	Классы	№	Разряды	НОБ	ФОБ
1	Очень чистая	1	Очень чистая	< 1	< 10
2	Чистая	2а	Чистая	1-10	10-100
		2б	Вполне чистая		
3	Удовлетворительной чистоты	3а	Достаточно чистая	10-100	100-1000
		3б	Слабо загрязненная		
4	Загрязненная	4а	Умеренно загрязненная	100-1000	1000-10000
		4б	Сильно загрязненная		
5	Грязная	5а	Весьма грязная	1000-5000	> 10000
		5б	Предельно грязная	> 5000	> 50000

Определение численности нефтеокисляющих и фенолоокисляющих бактерий проводилось в Горьковском водохранилище на участках вблизи населенных пунктов и устьев рек, впадающих в водохранилище (Дзюбан и др., 2000). Распределение этих бактерий на поперечных разрезах было неравномерным, что определяется, по-видимому, скоростями руслового потока, переноса загрязняющих вещества. Проведенные исследования позволяют судить о загрязняющем влиянии городов. На изученном участке водохранилища наибольшее воздействие оказывали гг. Ярославль, Кострома, Волгореченск и Кинешма (табл. 6.10).

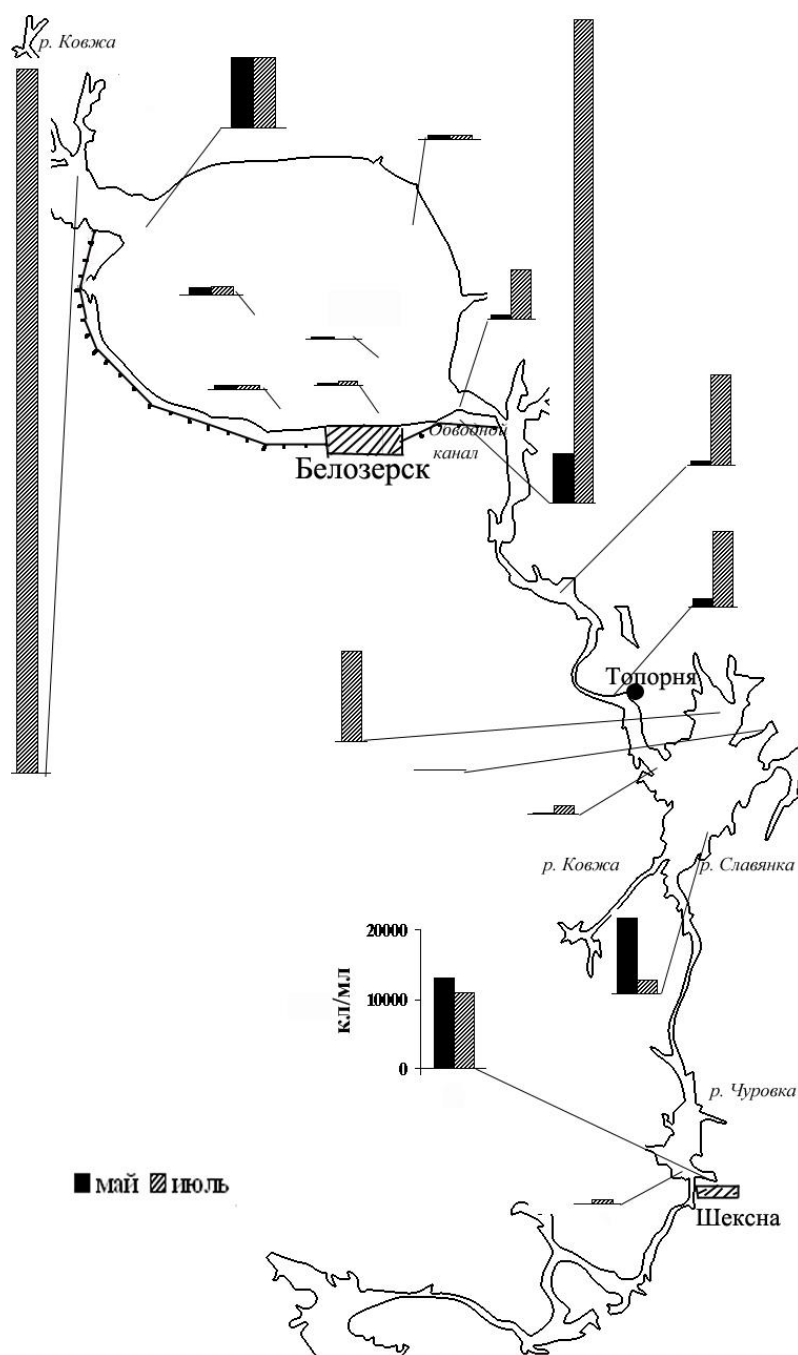
Согласно классификации Виноградова и др. (2001) качество воды речного участка Горьковского водохранилища по количеству НОБ соответствовало разрядам «весьма грязная» и «предельно грязная». Локальные очаги загрязнения, где качество воды соответствовало разрядам «сильно загрязненная», эпизодически наблюдались на русловых станциях, а также в устьях малых рек. Однако, поступление нефтепродуктов в водохранилище, по сравнению с предыдущими годами, снизилось, о чем свидетельствует уменьшение в воде численности нефтеокисляющих бактерий в сотни и тысячи раз по сравнению с 1960-70-ми годами (Марголина, 1974, 1989).

**Таблица 6.10.** Численность нефтеокисляющих (НОБ,  $10^3$  КОЕ/мл) и фенолоокисляющих (ФОБ,  $10^3$  КОЕ/мл) бактерий в Горьковском водохранилище в 1992 г.

Место отбора проб	Май		Август	
	НОБ	ФОБ	НОБ	ФОБ
Ниже г. Ярославля	25.0	1.0	70	13
пос. Кр. Профинтерн	1.3-2.5	1.0-2.5	-	-
у Костромского расширения	2.5-2.5	0.1-1.0	0.4-1.3	0.01-0.10
ниже расширения	0.7-2.5	0.5-1.0	0.20-13.0	1.7
выше г. Кострома	0.3-0.7	0.1	0.2	0.1
ниже г. Кострома	0.7-5.0	0.5-1.0	0.03-1.10	0.01
р. Кубань	0.3-2.5	0.01-0.10	0.3-0.7	0.1
р. Покша	-	-	0.020	0.001
д. Чернопенье	1.1-2.5	0.1	0.02-1.10	-
д. Густомесово	0.1-2.5	0.1-0.5	1.5-11.1	0.5-0.9
ниже г. Волгореченска	0.1-7.5	1.0	13.0	1.3
с. Красное	0.1-0.3	0.05-0.10	0.06	-
г. Плес	0.9-2.5	0.5-1.0	0.30	0.03-0.07
выше г. Кинешма	-	-	0.1-1.1	0.01-0.10
ниже г. Кинешма	-	-	1.1-70.0	0.3-1.3

Невысокая численность бактерий, разлагающих фенолы, свидетельствует об отсутствии на обследованном участке Горьковского водохранилища значительных источников поступления этих соединений. Исключением является участок реки, прилегающий к г. Ярославлю, где, согласно классификации Виноградова и др. (2001), качество воды по этому показателю соответствовало разряду «сильно загрязненная» весной и «весьма грязная» летом (табл. 6.10).

Микробиологические исследования Шекснинского водохранилища выявили существенное загрязнение ряда участков нефтепродуктами (Дзюбан, 2002). Весной численность нефтеокисляющих бактерий распределялась по акватории водохранилища неравномерно и колебалась от 10 до 13000 КОЕ/мл (рис. 6.1). Наименьшие значения этого показателя были зарегистрированы в устье р. Сизьма и в центре оз. Белого, наибольшие – в приплотинном участке, в Сизьменском разливе и в р. Ковжа Шекснинская. В последних случаях качество воды согласно используемой классификации (Виноградов и др., 2001) может быть охарактеризовано как «весьма грязная» и «предельно грязная». В летний период



**Рис. 6.1.** Численность нефтеокисляющих бактерий (НБ, кл/мл) в мае и июле 1995 г в Шекснинском водохранилище.

загрязнение водохранилища техногенными отходами и, в первую очередь, нефтепродуктами, значительно возросло (рис. 6.1).

Особо неблагоприятная экологическая обстановка отмечалась в р. Ковжа, где численность НОБ составила  $110 \times 10^3$  КОЕ/мл, а активность бактериопланктона была подавлена. В речной части водохранилища количество НОБ достигало  $(11-70) \times 10^3$  КОЕ/мл. Среди 17 отобранных по всей акватории водохранилища проб качество воды по численности НОБ на 8 соответствовало разряду «предельно грязная», на 3 – «весьма грязная», на 4

– «сильно загрязненная» и на 2 – «слабо загрязненная». Основными источниками загрязнения водохранилища нефтепродуктами является судоходство и диффузный сток с территории населенных пунктов. Загрязнение за счет судоходства создается из-за сброса бытовых и подсланевых вод и аварийных разливов нефти и нефтепродуктов.

**Бактерии группы кишечной палочки.** Наличие фекального загрязнения воды устанавливается наличием бактерий группы кишечной палочки (БГКП). Результаты анализа выражаются или в виде коли-индекса, т.е. количества бактерий этой группы в 1 л воды, или в виде коли-титра, т.е. объема воды, содержащего одну бактерию (Кузнецов, Дубинина, 1989). Необходимо заметить, что бактерии группы кишечной палочки способны развиваться не только на загрязняющих веществах, но и на природных соединениях, например, переходящих в водную среду при распаде водной растительности. Поэтому при проведении анализа необходимо учитывать характеристики водоема (Кузнецов, Дубинина, 1989). Численность бактерий группы кишечной палочки является важным микробиологическим показателем в «Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши» (Оксиук и др., 1993).

Большинство городов и крупных населенных пунктов, расположенных в регионе Верхней Волги, используют питьевую воду из Волги и ее притоков, то есть из открытых источников водоснабжения. Однако высокий уровень загрязнения отдельных участков верхневолжских водохранилищ не позволяет обеспечивать население качественной питьевой водой (Наумов и др., 1996). Одним из основных факторов низкого качества питьевой воды является загрязнение поверхностных источников водоснабжения недостаточно очищенными сточными водами.

В середине прошлого века ученые, оценивая качество воды в водохранилищах Верхней Волги в целом как благополучное, отмечали, что в непосредственной близости от крупных населенных пунктов имеются участки, в которых достаточно четко проявляется негативное влияние сброса промышленных и бытовых сточных вод (Буторин, Монаков, 1984). Одним из ярких примеров этого утверждения являлись исследования Н.М. Казаровец (1963), показавшие, что в Рыбинском водохранилище у г. Череповца количество кишечных палочек было в десятки и сотни раз больше, чем в центральной части этого водоема. Изучение распределения бактерий группы кишечной палочки по акватории Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г. показало, что высокие величины коли-индекса регистрировались не только вблизи населенных пунктов, но и в центральной части водохранилища на станциях, расположенных на судовом ходу, что, вероятно, связано с несанкционированным сбросом фекальных вод с проходящих судов.

Исследования качества воды, проведенные Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и Областным комитетом по санэпиднадзору г. Ярославля в 1992 г., в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и на речном участке Горьковского водохранилища в районе г. Рыбинска выявили разную степень загрязнения воды фекальными стоками (Отчет ..., 1993). Оценка качества воды в водохранилищах по значениям коли-индекса проводилась в соответствии с требованиями СанПиН № 4630-88 «Санитарные правила и нормы охраны поверхностных вод от загрязнения» для II категории водопользования «водоемы в черте населенных мест» и для I категории «водозабор хозяйственно-питьевого водоснабжения». Норма коли-индекса для водоемов II категории составляет 5000 в 1 л, а для водоемов I категории – 10000 в 1 л.

**Таблица 6.10.** Количество бактерий группы кишечной палочки ( $10^3$  КОЕ/л) в Рыбинском и Горьковском водохранилищах в 1992 г. (данные ОблСЭС по Ярославской области)

Район	Количество станций	Май	Август	Октябрь
Волжский плес	6	<0.5-23.0	<0.5-24.0	-
Приплотинный участок	4	<0.5	<0.5	-
В черте г. Рыбинска	8	<0.5-700.0	<0.5-2400	<0.5-2400
Ниже ГОС г. Рыбинска	1	13.0	24.0	23.8

На большей акватории Волжского плеса Рыбинского водохранилища количество БГКП находилось в пределах допустимых норм. Исключением являлись станции, расположенные на судовой трассе (пос. Глебово и Переборы), где значения коли-индекса превышали допустимый уровень, а качество воды соответствовало разряду «умеренно загрязненная». Вода глубоководного приплотинного участка Рыбинского водохранилища в мае и августе была чистой. Значительное возрастание БГКП наблюдалось на речном участке Горьковского водохранилища в черте г. Рыбинск (табл. 6.10). По данным Ярославской ОблСЭС в мае на 6 из 8 станций значение коли-индекса в 7-70 раз превышало допустимый уровень. В августе установлено превышение нормы коли-индекса в 2.4-240 раз на 3 станциях, в октябре – в 24-240 раз на 2 станциях. В итоге, качество воды на значительной акватории водохранилищ, в том числе на участках, где расположены водозаборы, относилось к разрядам «сильно загрязненная» и «весьма загрязненная». Ниже Городских очистных сооружений (ГОС) г. Рыбинска в 1992 г. наблюдалось постоянное превышение по коли-индексу установленных норм в 1.3-2.4 раза.

По данным Ярославского областного центра Госсанэпиднадзора летом 1995 г. вода открытых водоемов области не отвечала нормам в 42% проб (Меркулова и др., 1996). Значение коли-индексов колебалось от 500 до 7000000 в районе водозабора пос. Некрасовское при нормируемом показателе 10000. Низкое качество воды оказывает значительное негативное влияние на уровень инфекционной заболеваемости населения. Так с 1991 г. по 1993 г. в Ярославской области зарегистрировано 27 вспышек инфекционных заболеваний, возникших из-за низкого качества потребляемой населением воды (Меркулова и др., 1996).

Исследования водохранилища Волги, выполненные ИБВВ РАН, Верхневолжским отделением Российской Экологической Академии и Ярославским городским центром санэпиднадзора в 1996-1997 гг., выявили мощное бактериальное загрязнение их районов, прилегающих к крупным промышленным центрам (Лукьяненко и др., 1998 а, б). В летний период волжская вода в 67.0% отобранных проб, в осенний период в 77.4% не соответствовала санитарно-гигиеническим требованиям по коли-индексу. В июне и сентябре 1996 г. в районе г. Рыбинска, ниже очистных сооружений г. Ярославля; в 5-10 км ниже г. Ярославля, в районе пос. Красный Профинтерн коли-индекс достигал 2400000. Наибольшее содержание БГКП было в устье р. Норы, где коли-индекс оказался равным 24000000 (Лукьяненко и др., 1998а).

В 1997 г. было зарегистрировано меньшее загрязнение волжской воды БГКП (Лукьяненко и др., 1998б). Летом вода на 33 из 40 (82.5%) станций соответствовала санитарно-гигиеническим требованиям по коли-индексу. Высокий уровень загрязнения БГКП отмечен на речном участке Горьковского водохранилища у г. Рыбинск (70000 или 7-кратное превышение ПДК), в устье р. Которосль (240000 или 24 ПДК), у г. Ярославль (70000 или 7 ПДК), в 10 км ниже ГОС г. Ярославля (70000 или 7ПДК), водозабор пос. Красный Профинтерн (24000 или 2.4 ПДК). Экстремально высокий уровень бактериального загрязнения отмечен в 5 км ниже очистных сооружений г. Ярославля (24000000 или 2400 ПДК). В осенний период на 30 из 38 (78.9%) станций вода соответствовала санитарно-гигиеническим требованиям (коли-индекс находился в пределах от 500 до 6200). В этот период высокий уровень бактериального загрязнения отмечен на следующих станциях: г. Рыбинск – 240000 (24 ПДК), очистные сооружения г. Тутаева – 24000 (2.4 ПДК), устье р. Нора – 70000 (7 ПДК), 5 км ниже ГОС г. Ярославля – 24000 (2.4 ПДК), нижняя граница пос. Красный Профинтерн – 24000 (2.4 ПДК). Экстремально высокий уровень бактериального загрязнения отмечен в районе очистных сооружений г. Ярославля – 2400000 (240 ПДК).

На большей части акватории Верхневолжского водохранилища численность БГКП летом 1998 г. находилось в пределах  $(60-300) \times 10^3$  КОЕ/мл (Рыбакова, 2003). В устья р. Итомля и ниже г. Ржева количество БГКП достигало  $(1500-1600) \times 10^3$  КОЕ/мл. Такие высокие значения этого параметра свидетельствуют о сильном загрязнении водохранилища бытовыми стоками. Согласно классификации качества поверхностных вод (Оксиюк, 1993) качество 4 из 15 отобранных проб воды соответствовало разряду «сильно загрязненная», 9 – разряду «весьма грязная» и 2 – разряду «предельно грязная». Источником загрязнения водохранилища являются животноводческие комплексы и городские очистные сооружения.

Таким образом, на ряде участков водохранилищ Верхней Волги, большей частью прилегающим к городам и крупным населенным пунктам, имело место устойчивое и значительное загрязнение воды БГКП, что существенно ухудшало качество их вод. Поступление в водохранилища большого объема неочищенных или плохо очищенных сточных вод приводило к существенным изменениям структуры и функционирования микробных сообществ.

## Глава 7. Скорость размножения и продукция бактериопланктона

### 7.1. Сезонные изменения продукции бактериопланктона

#### Рыбинского водохранилища

Изучение сезонной динамики продукции планктонных бактерий в озерах и водохранилищах необходимо при оценке их значения как структурного и функционального компонента планктонных сообществ. Многочисленные исследования водоемов, расположенных в умеренных широтах, показали, что в период весеннего пика биомассы и продукции фитопланктона, рост бактериопланктона либо совпадает с этим пиком, либо с некоторым опозданием следует за ним (Павельева, 2004; Bell, Kuparinen, 1984; Billen, Fontigny, 1987; Simon, Tilzer, 1987; Pace et al., 1990; Hoch, Kirchman, 1993; Coveney, Wetzel, 1995; Søndergaard et al., 1995; Simon et al., 1998). В летние месяцы динамика роста бактериопланктона часто совпадает с таковой первичной продукцией или биомассы фитопланктона (Lovell, Konopka, 1985; Morris, Lewis, 1992; Coveney, Wetzel, 1995). Однако в литературе сообщалось о фактах резкого снижения бактериальной продукции при максимальном развитии фитопланктона (Драбкова, 1981).

Среди волжских водохранилищ наиболее подробно изучен бактериопланктон Рыбинского водохранилища, где сезонные наблюдения на шести стандартных станциях в Волжском и Главном плесах ведутся с 1965 г. Результаты исследований сезонной динамики скорости размножения бактерий и продукции их биомассы на этих станциях опубликованы в ряде работ (Новожилова, 1957; Кузнецов и др., 1966; Романенко, 1966, 1985; Рыбинское водохранилище..., 1972). Скорость размножения бактериопланктона принято определять временем, за которое происходит удвоение их численности (Романенко, 1985). По условиям определения (Иванов, 1955) эта величина есть средняя из скоростей размножения всего множества популяций бактерий, одни из которых делятся быстро, другие медленно. В результате многолетних наблюдений установлено, что среднее время удвоения общего количества бактериопланктона с мая по октябрь оказалось равным 44 ч (Рыбинское водохранилище..., 1972). В середине лета это удвоение происходит за 15-17 ч, в мае и октябре – от двух и более суток. В ноябре при резком уменьшении температуры воды время удвоения общей численности бактериопланктона составляет около месяца. Между температурой воды и скоростью размножением бактерий обнаружена тесная корреляционная связь (Романенко, 1985). Многолетние данные по сезонной динамике продукции бактериопланктона до 1981 г., полученные на стандартных станциях (Рыбинское водохранилище, 1972; Романенко, 1985), свидетельствуют о том, что, как правило,



наименьшие величины бактериальной продукции наблюдаются ранней весной и поздней осенью, а наибольшие – летом. Таким образом, продукция бактерий зависит от температуры, и периоды максимальной продукции совпадают с максимальным прогревом воды (Романенко, 1985). Во время интенсивного развития фитопланктона продукция бактерий уменьшается, а при его отмирании – возрастает. Пики бактериальной продукции отстают от пиков в развитии фитопланктона (Рыбинское водохранилище..., 1972). Однако анализ базы данных лаборатории микробиологии ИБВВ РАН, показывает, что довольно часто летний максимум продукции бактериопланктона совпадает с таковым первичной продукции планктона.

В течение вегетационного сезона в 1965-1995 гг., чаще всего, подъемы продукции бактериопланктона наблюдались в конце мая – июне и в конце июля – августе, а также в некоторые годы в осенний период. Межгодовые различия были выражены во времени наступления пиков, их продолжительности, а также абсолютных величинах бактериальной продукции (рис. 7.1). Различия в сезонной динамике продукции бактерио- и фитопланктона также отмечалось в других водоемах (Lovell, Конорка, 1985). Однако при осреднении данных индивидуальные особенности сезонной динамики продукции бактериопланктона каждого года теряются, и выделяются основной летний максимум, тесно связанный с максимумом первичной продукции планктона, и менее значительное возрастание бактериальной продукции в июне после весеннего пика развития фитопланктона, а также осенью (рис. 7.2, 7.4, 7.5). По данным, полученным в течение вегетационного периода в 1988-1995 гг., наиболее высокая скорость размножения бактерий в Рыбинском водохранилище регистрировалась в конце июля – начале августа при максимальном прогреве водной толщи, когда отношение  $P_B/V_B$  составляло 0.55-0.70 сут<sup>-1</sup>, и в начале сентября вслед за летним пиком в развитии фитопланктона ( $P_B/V_B = 0.62$  сут<sup>-1</sup>) (рис. 7.3).

Исследования роли бактериопланктона в функционировании планктона разнообразных водоемов показали, что бактерии используют в среднем от 40 до 70% первичной продукции планктона (Cole et al., 1988; Ducklow, Carlson, 1992). Более низкие или более высокие величины встречаются в разные фазы развития планктонного сообщества (во время массового развития или отмирания фитопланктона), в водных экосистемах, расположенных в холодных и полярных регионах, или в случае поступления значительного количества органических веществ из литорали или с водосбора (Pomeroy, Deibel, 1986; Cole et al., 1988; Coveney, Wetzel, 1995).

Средние отношения продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона под единицей площади водоема, рассчитанные для 30-летнего периода, варьировали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища от 52 до 224% и составляли в сред-

нем за вегетационный период 94%, в Центральном плесе – от 25 до 128% (в среднем за вегетационный период 52%) (рис. 7.6). Минимальные значения наблюдались в автотрофные фазы сезонного развития планктонного сообщества, максимальные – осенью при низкой скорости фотосинтеза и отмирании планктона. Более высокие значения отношения биомасс бактерио- и фитопланктона, зарегистрированные в Волжском плесе, в районе «промежуточного эстуария Волги» (Романенко, 1985), свидетельствуют о существовании дополнительных источников субстратов для функционирования бактериопланктона этого участка водохранилища.

Развитие планктонных бактерий определяется, с одной стороны – трофическими ресурсами (контроль «снизу»), с другой – выеданием простейшими и метазойным планктоном, а также лизисом вирусами (контроль «сверху»). В ряде исследований было показано, что главными факторами, определяющими динамику скорости роста и продукции бактериопланктона, являются первичная продукция фитопланктона (Bird, Kalff, 1984; Cole et al., 1988; Simon et al., 1992), выедание гетеротрофными нанофлагеллятами (Weisse, 1991; Sanders et al., 1992), вирусная инфекция (Maranger, Bird, 1995) и температура (Wight et al., 1991; Rivkin et al., 1996). Однако часто трудно выявить связь того или иного фактора с динамикой бактериальной продукции, так как одновременно присутствующие, часто противоположные воздействия на бактерий могут уравнивать друг друга (Hoch, Kirchman, 1993; Coveney, Wetzel, 1995; Hennes, Simon, 1995; Simon et al., 1998a).

Для более полного познания закономерностей функционирования бактериопланктона в конкретной водной экосистеме важно установить, какие факторы, контролирующие бактериальную продукцию, преобладают в те или иные периоды годового цикла развития планктонного сообщества. Подобные исследования были проведены на оз. Констанс (Simon et al., 1998b). Мы также, на основе обобщения многолетних данных за 1965-2005 гг., попытались оценить относительное значение разных факторов в регулировании сезонной динамики биомассы и продукции бактериопланктона в Рыбинском водохранилище (рис. 7.7). В подледный период рост гетеротрофного бактериопланктона лимитировался концентрацией РОВ, что связано с отсутствием или очень слабым протеканием фотосинтеза. Следует отметить, что при отсутствии на льду водохранилища снежного покрова, под льдом регистрировалась фотосинтезирующая деятельность фитопланктона. В течение трех зимних месяцев (с декабря по февраль) температура также лимитировала развитие бактерий. Однако к концу ледоставного периода при температуре воды около 0.1°C активность бактерий возрастала, что связано с увеличением в бактериопланктоне доли психрофильных и психротрофных видов, адаптированные к размножению при низких температурах.

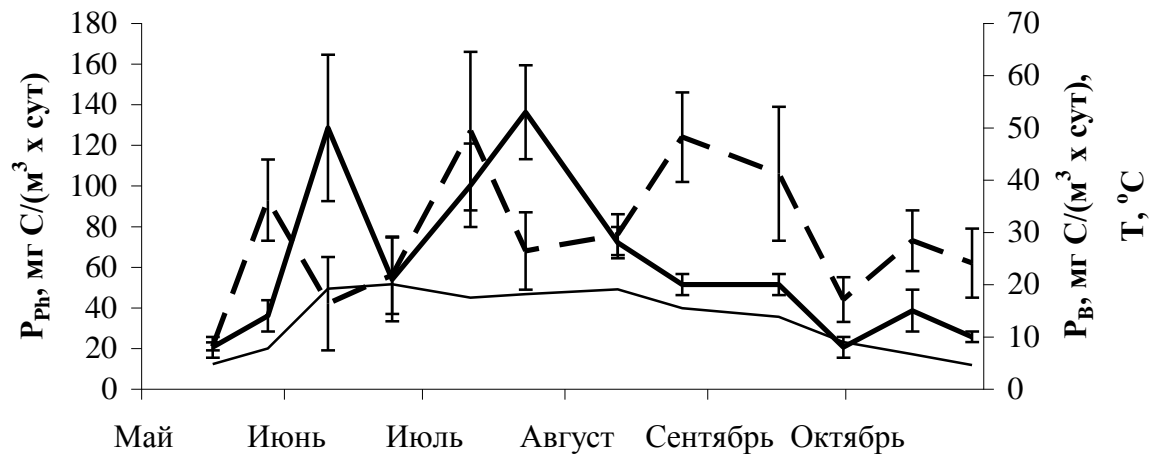
турах воды (Романенко, 1979, Копылов, Крылова, 1990). Эти же бактерии доминируют в сообществе весной при температуре воды 3-10°C (Романенко, 1985).

Весеннее поступление в водохранилище значительного количества аллохтонных органических веществ, по-видимому, способствует активизации бактериопланктона. Весенний максимум фотосинтеза планктона, обусловленный развитием диатомовых водорослей, часто достигающим в конце мая силы «цветения» (Рыбинское водохранилище..., 1972), стимулирует рост и продукцию бактериопланктона. В этот период, главными источниками РОВ являются прижизненные выделения фитопланктона и остатки пищи, неусвоенные инфузориями-фитофагами, массовое развитие которых регистрируется в мае (Мамаева, 1979; Копылов, 1983; Мыльникова, 2001). Контроль «сверху» бактериопланктона осуществляется, в основном, гетеротрофными нанофлагеллятами и вирусами. В начале лета начинается отмирание диатомовых водорослей, что способствует возрастанию темпов бактериальной продукции примерно до середины фазы «чистой воды». В этот период, наряду с простейшими, важными потребителями бактерий становятся кладоцеры, и скорость потребления бактерий часто превышает их прирост, что в результате приводит к снижению биомассы бактериопланктона.

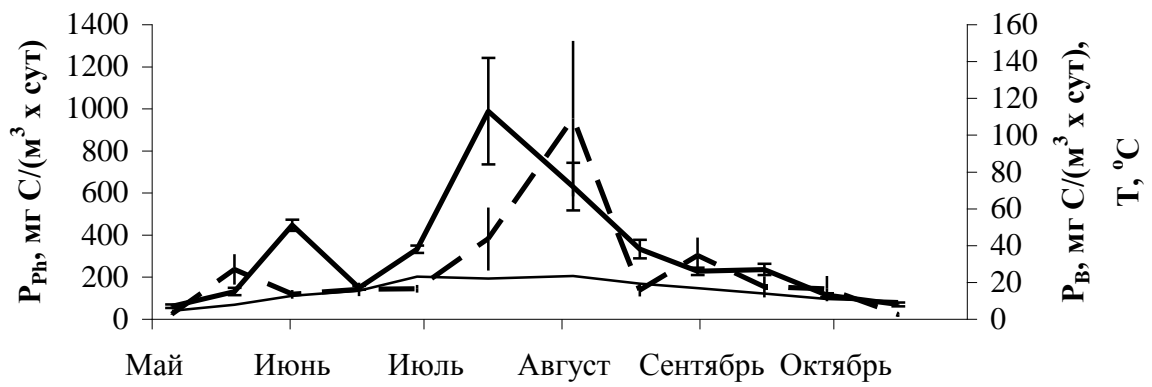
После прогрева воды до 15-17°C в начале – середине июля начинается развитие цианобактерий из родов *Anabaena*, *Microcystis* и *Aphanisomenon* при одновременном наличии значительного количества диатомей. Водная среда обогащается РОВ, прижизненно выделяемым фитопланктоном. Параллельно наблюдается увеличение продукции бактериопланктона, которая достигает максимума в конце июля – середине августа. В этот период в воде резко снижается концентрация фосфора (Былинкина, 2001), и, вероятно, фитопланктон и бактерии конкурируют за этот элемент. Известно, что многие виды цианобактерий (*Microcystis aeruginosa*, *Aphanisomenon* spp. и *Anabaena* spp.) продуцируют пептиды и алкалоиды, обладающими сильновыраженными токсическими свойствами (Collins, 1978). В связи с этим одной из причин снижения продукции бактерий, наблюдаемого в некоторые годы в поверхностном слое воды в период интенсивного развития фитопланктона (Рыбинское водохранилище..., 1972), является угнетение роста бактерий токсичными соединениями, выделяемыми цианобактериями. Однако в литературе высказывается противоположное мнение о том, что эти соединения не оказывают токсического действия на бактерий (Christoffersen, 1996a), и, напротив, в период массового развития видов *Microcystis* регистрируется снижение численности, скорости роста и пищевой активности гетеротрофных флагеллят – основных потребителей бактерий (Christoffersen, 1996b; Paerl, Pinckney, 1996). По другим данным, в озерах, где в фитопланктоне доминируют цианобактерии



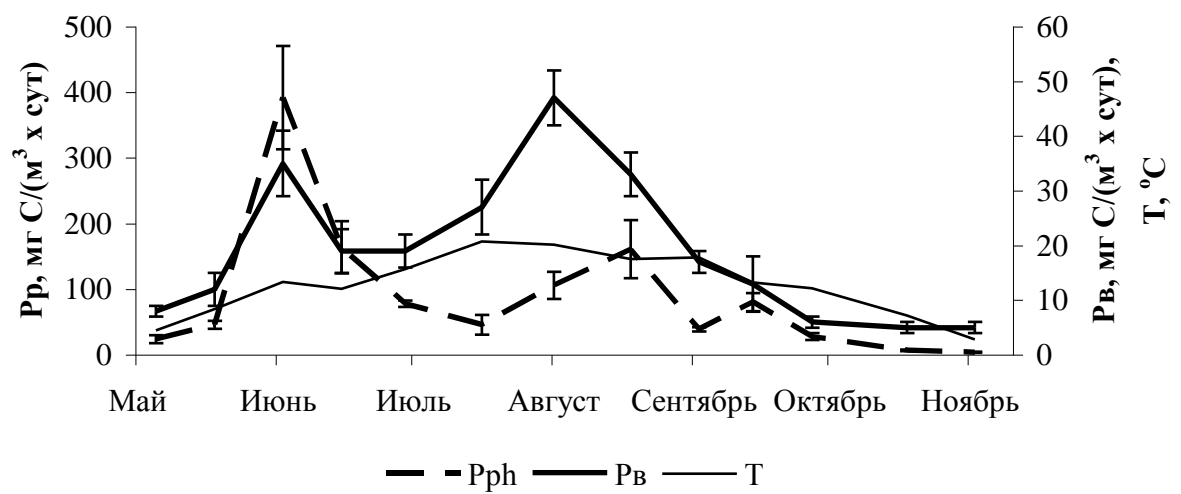
1980



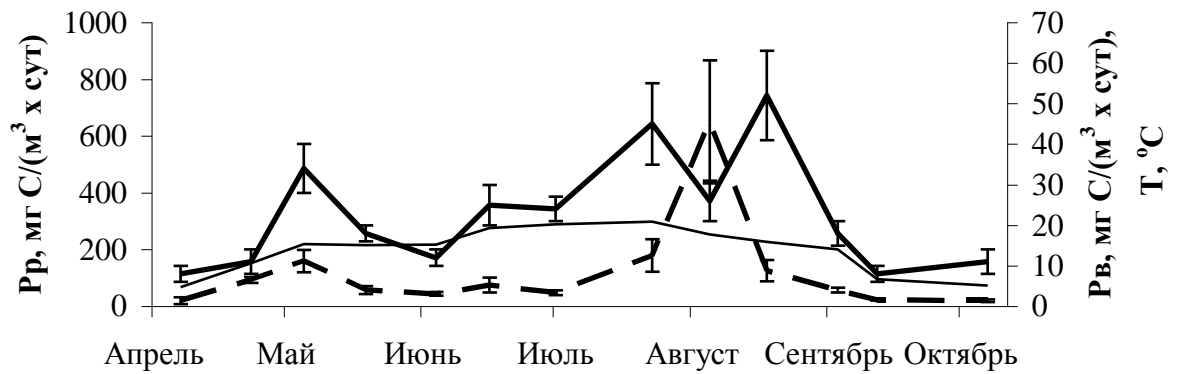
1981



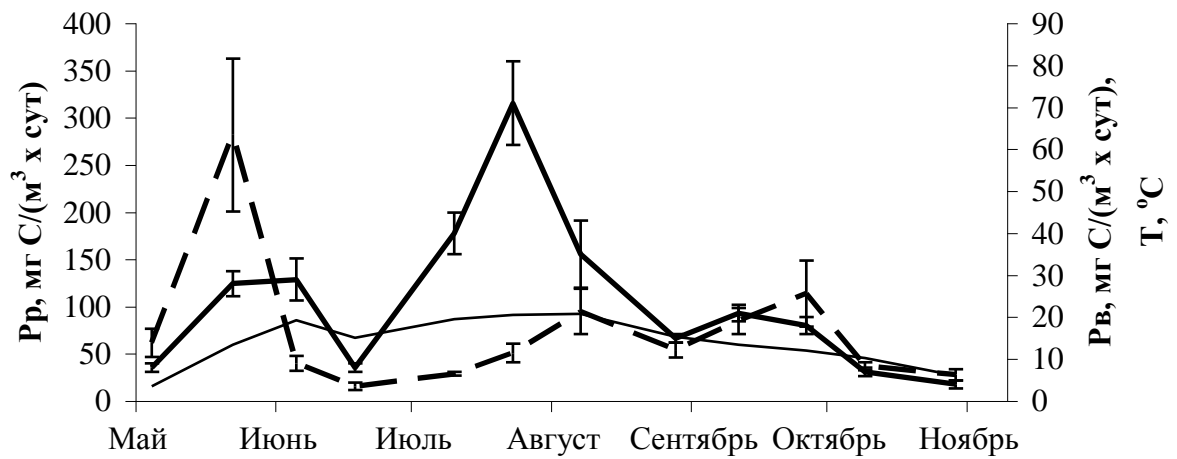
1982



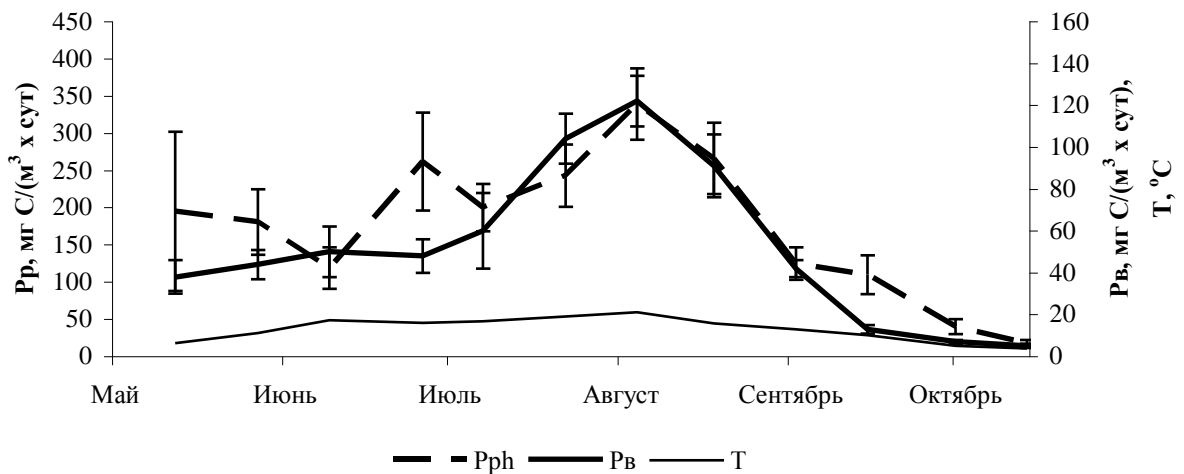
1983



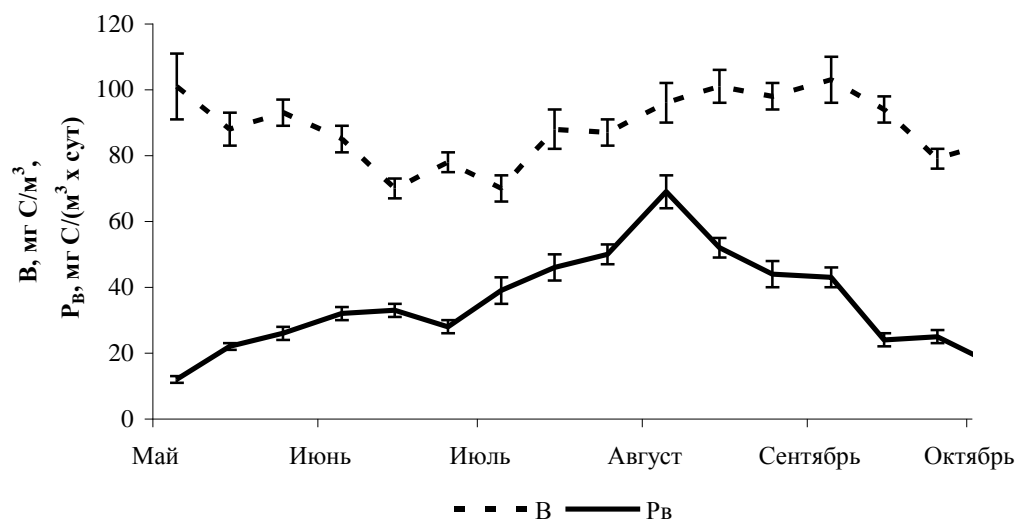
1984



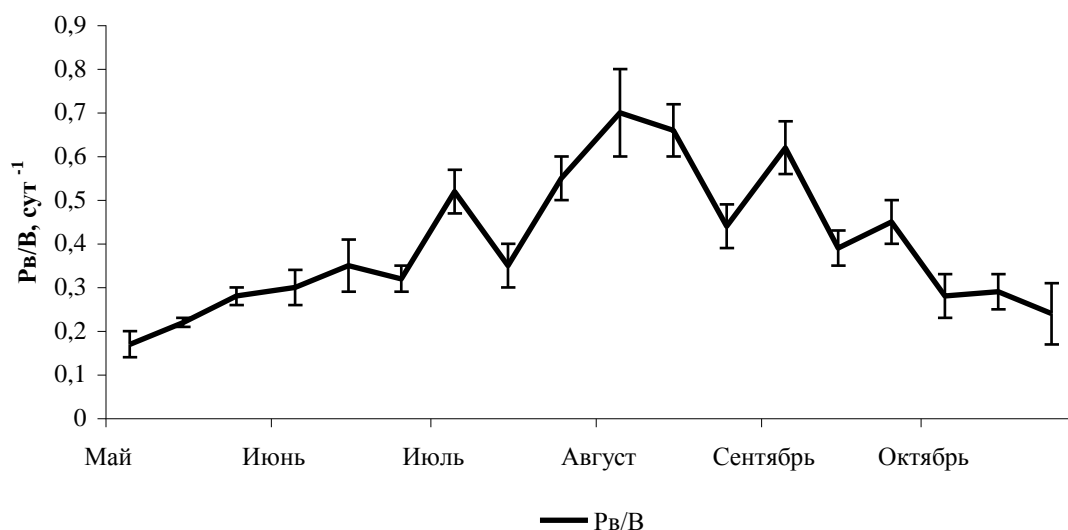
1986



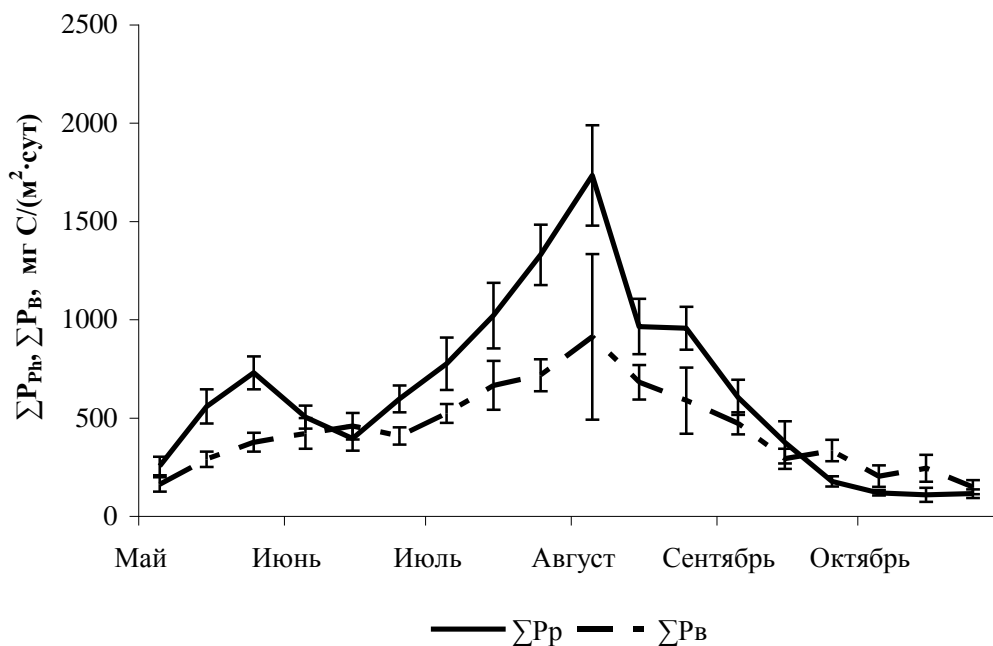
**Рис. 7.1.** Сезонная динамика первичной продукции фитопланктона ( $P_{ph}$ ,  $\text{mg C}/(\text{m}^3 \times \text{сут})$ ), продукции бактериопланктона ( $P_b$ ,  $\text{mg C}/(\text{m}^3 \times \text{сут})$ ), и температуры ( $T$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ) в Рыбинском водохранилище в разные годы наблюдений (средние данные по 6 стандартным станциям).



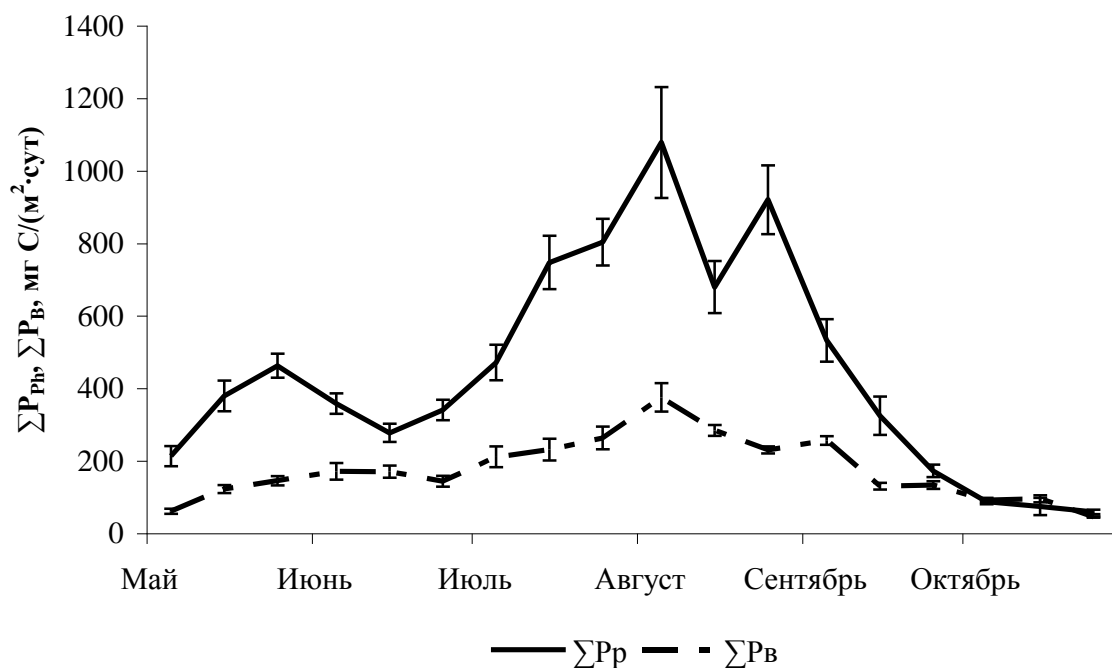
**Рис. 7.2.** Сезонные изменения биомассы ( $B$ ,  $\text{мг C/м}^3$ ) и продукции ( $P_{\text{в}}$ ,  $\text{мг C/(\м}^3 \times \text{сут)}$ ) бактериопланктона Рыбинского водохранилища в 1988-1995 гг. (в среднем для 6 стандартных станций).



**Рис. 7.3.** Сезонные изменения  $P_{\text{в}}/B$  коэффициента бактериопланктона ( $\text{сут}^{-1}$ ) Рыбинского водохранилища в 1965-1995 гг. (в среднем для 6 стандартных станций).

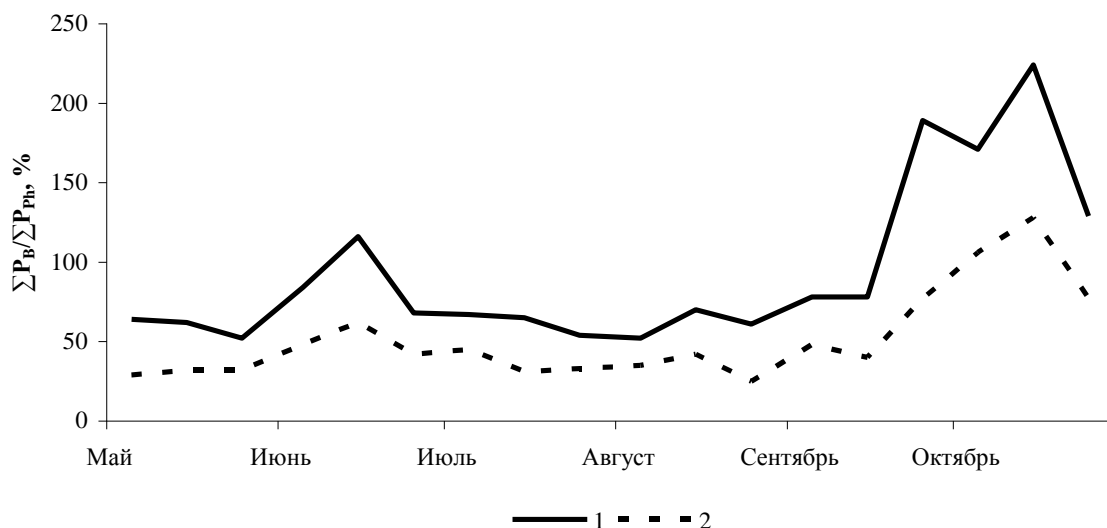


**Рис. 7.4.** Сезонные изменения первичной продукции фито- ( $\Sigma P_{ph}$ , мг C/(м<sup>2</sup>·сут)) и бактериопланктона ( $\Sigma P_{в}$ , мг C/(м<sup>2</sup>·сут)) под 1 м<sup>2</sup> в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 1965-1995 гг. (в среднем для 2 стандартных станций).



**Рис. 7.5.** Сезонные изменения первичной продукции фито- ( $\Sigma P_{ph}$ , мг C/(м<sup>2</sup>·сут)) и бактериопланктона ( $\Sigma P_{в}$ , мг C/(м<sup>2</sup>·сут)) под 1 м<sup>2</sup> в Центральном плесе Рыбинского водохранилища по данным 1965-1995 гг. (в среднем для 4 стандартных станций).



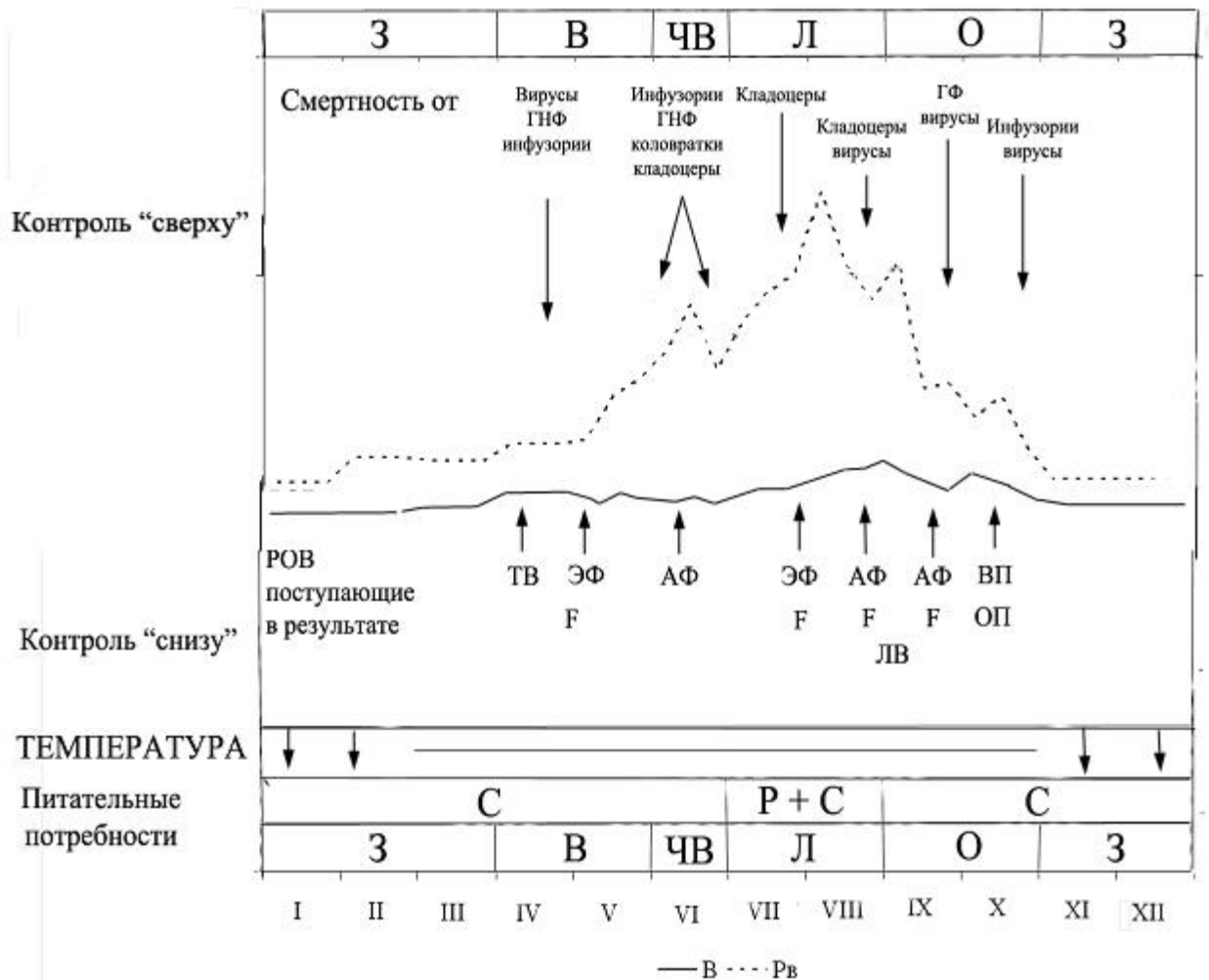


**Рис.7.6.** Сезонные изменения отношения продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> ( $\Sigma P_{\text{в}}/\Sigma P_{\text{ph}}$ , %) в Волжском (1) и в Центральном (2) плесах Рыбинского водохранилища в 1965-1995 гг.

из р. *Microcystis*, несмотря на высокое содержание РОВ, рост бактерий лимитирован концентрацией легкоусвояемых органических субстратов (Robarts, Wicks, 1990). Для выяснения характера взаимоотношений между бактериями и цианобактериями в Рыбинском водохранилище необходимы специальные исследования.

В середине-конце августа продукция фитопланктона существенно снижается, происходит его отмирание, что способствует активному росту бактерий. Осенью органические субстраты для бактерий поступают от отмирающего фитопланктона, из донных отложений в результате ветрового и волнового воздействия и с поверхностным стоком (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1985). Наряду с протозойным и метазойным зоопланктоном, значительное участие в потреблении продукции бактериопланктона летом и осенью принимают вирусы (Копылов и др., 2007).

Летом в бактериопланктоне преобладают мезофильные организмы с оптимальной температурой роста около 29-30°C (Романенко, 1985). Осенью и зимой при понижении температуры воды скорость размножения мезофильных бактерий замедляется, но в этих условиях начинают развиваться психротрофные и психрофильные виды, количество которых постепенно возрастает, и они начинают доминировать в бактериальном сообществе к концу подледного периода.



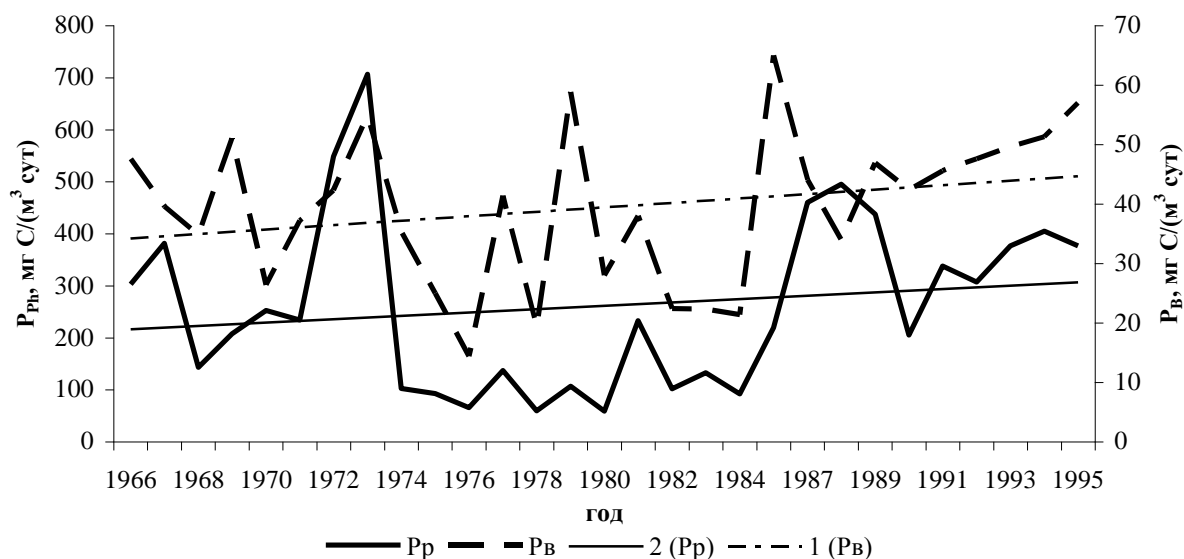
**Рис. 7.7.** Схема сезонной динамики биомассы (V, мг C/м³) и продукции (Pв, мг C/(м³·сут)) бактериопланктона, а также факторов, регулирующих его развитие в Рыбинском водохранилище (З – зима, В – весна, ЧВ – фаза чистой воды, Л – лето, О – осень). Направление стрелок указывает на положительное (вверх) и отрицательное (вниз) влияние. ТВ – поступление терригенных органических веществ с водосборной площади, ЭФ – прижизненное выделение РОВ фитопланктоном, АФ – автолиз клеток фитопланктона, F – органическое вещество, образующиеся при питании гидробионтов, ЛВ – лизис бактерий и цианобактерий вирусами, ВП – ветровое и волновое перемешивание донных отложений, ОП – осенние паводки, ГНФ – гетеротрофные нанофлагелляты.

## 7.2. Многолетние изменения продукции бактериопланктона Рыбинского водохранилища

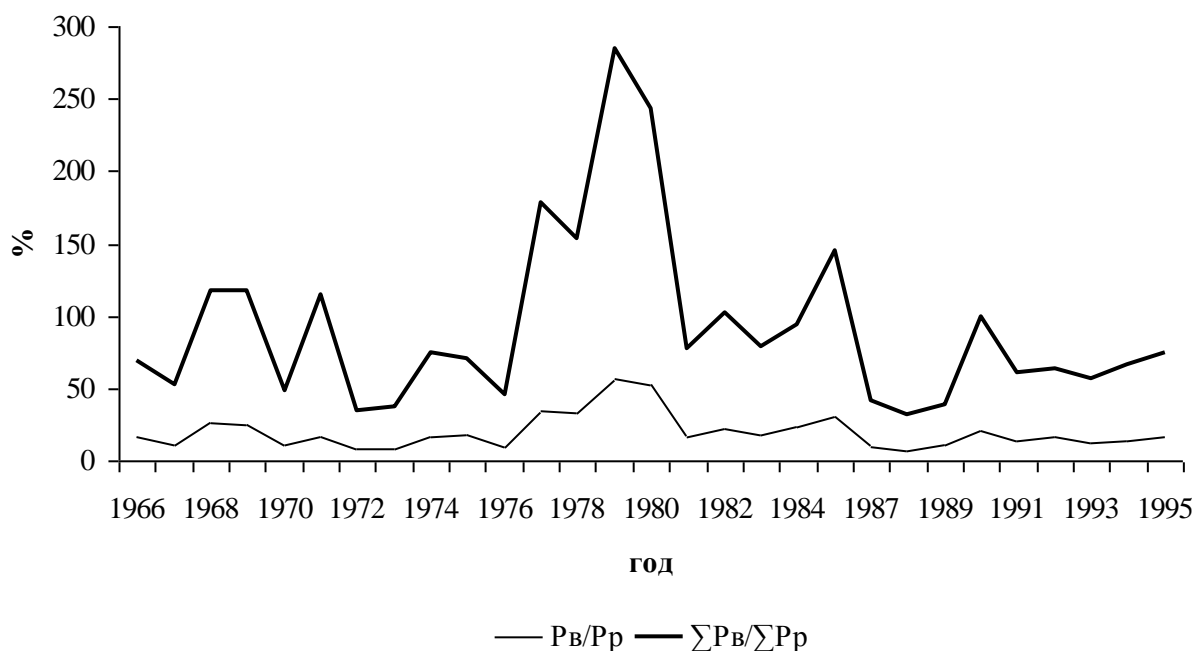
Многолетние исследования продукции бактериопланктона в Волжском и Центральном плесах Рыбинского водохранилища свидетельствуют о большом размахе колебаний этого параметра (рис. 7.8 и 7.10). Средняя за вегетационный период величина бактериальной продукции для Волжского плеса составляла в разные годы от 14.4 до 65.0 (в среднем за 30 лет 40.2) мг С/(м<sup>3</sup>·сут), для Главного плеса – от 11.5 до 58.8 (в среднем 29.9) мг С/(м<sup>3</sup>·сут). С 1966 по 1995 гг. в водохранилище прослеживается тенденция к увеличению средних за вегетационный сезон величин продукции бактериопланктона. Еще более выражена тенденция к возрастанию первичной продукции фитопланктона (рис. 7.8 и 7.10). Результаты корреляционного анализа средних за 1966-1995 гг. значений выявили положительную связь между продукцией бактериопланктона и первичной продукцией фитопланктона в Волжском ( $r = 0.54$ ) и Главном плесах ( $r = 0.48$ ). Таким образом, возрастание продукции бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в исследованный период в значительной степени связано с возрастанием продукции фитопланктона. В водохранилище, прежде всего в Главном плесе, занимающем 70% площади водохранилища, также прослеживается достоверное увеличение средних за вегетационный сезон концентраций хлорофилла «а» (Пырина, 2000а, 2000б, 2003; Минеева, 2004). Возрастание содержания хлорофилла в Главном плесе, по-видимому, связано с увеличением концентрации биогенных элементов, в первую очередь, общего фосфора (Пырина, 2001).

Исследование многолетних рядов (в течение 56-70 лет) температуры воздуха – главного индикатора изменения климата, на побережье Рыбинского водохранилища выявило ее устойчивый рост (Литвинов, Рошупко, 2007). Наиболее интенсивное повышение температуры воздуха наблюдалось, начиная с 1976 г., когда за холодный период оно составило 1.4-1.7°C в год, а за теплый – 1.4-1.6°C в год. В этот же период отмечен значимый рост температуры воды водохранилища, максимальные значения поверхностного слоя достигали 1.3°C на южном и 2.0°C – на северо-восточном побережье (Литвинов, Рошупко, 2007). В связи с этим можно предположить, что одной из возможных причин возрастания продуктивности водохранилища является повышение температуры воды и воздуха в регионе Верхней Волги.

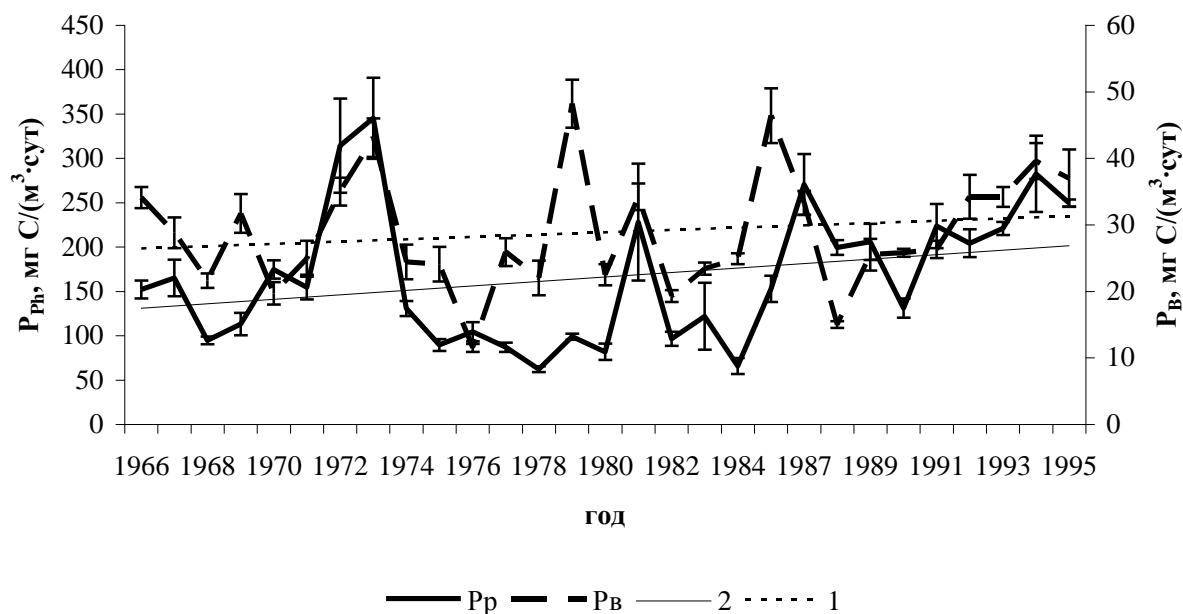
При общей тенденции к возрастанию продукции бактериопланктона выделяются годы (1965, 1969, 1973, 1979, 1986 и 1994-1995) с очень высокими значениями этого параметра. Пики величин бактериальной продукции, как правило, либо совпадали, либо следовали с небольшим опозданием за пиками первичной продукции фитопланктона. По дан-



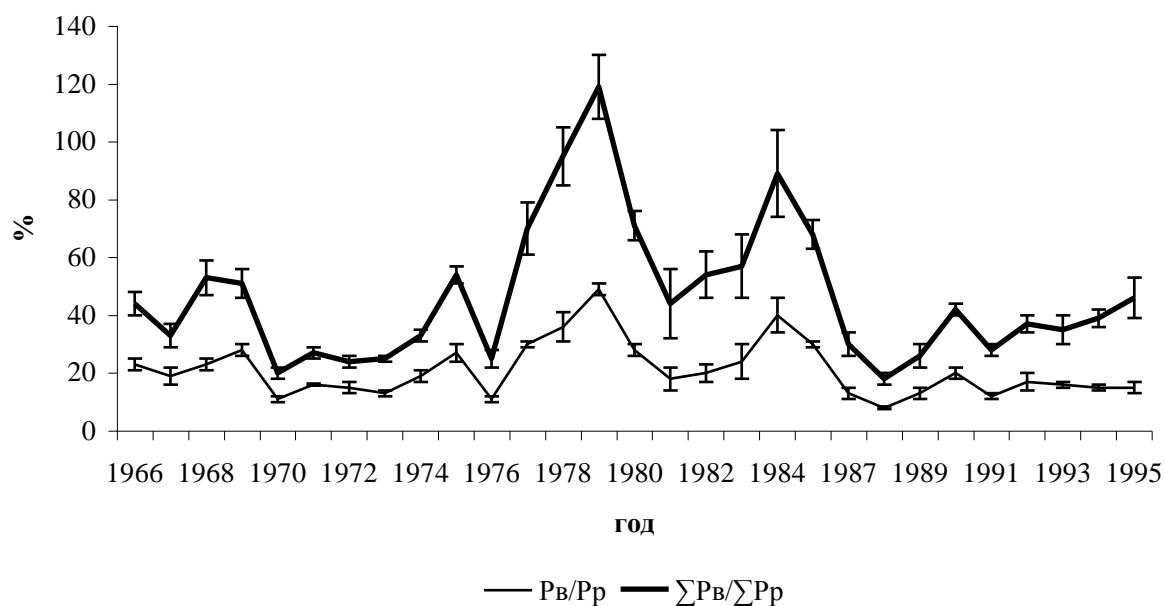
**Рис. 7.8.** Многолетние изменения первичной продукции фито- ( $P_{ph}$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ) и бактериопланктона ( $P_b$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (в среднем для 2 станций). 1 – линия тренда для продукции бактериопланктона, 2 – линия тренда для первичной продукции планктона.



**Рис. 7.9.** Многолетние изменения отношения продукций бактерио- и фитопланктона в единице объема воды ( $P_b/P_p$ , %) и под  $1 \text{ м}^2$  ( $\Sigma P_b/\Sigma P_p$ , %) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища (в среднем для 2 стандартных станций).



**Рис. 7.10.** Многолетние изменения продукции фито- ( $P_{ph}$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ) и бактериопланктона ( $P_b$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^3 \times \text{сут})$ ) в единице объема воды в Центральном плесе Рыбинского водохранилища (в среднем для 4 стандартных станций). 1 – линия тренда продукции бактериопланктона, 2 – линия тренда первичной продукции фитопланктона.



**Рис. 7.11.** Многолетние изменения отношения продукций бактерио- и фитопланктона в единице объема воды ( $P_b/P_p$ , %) и под  $1 \text{ м}^2$  ( $\Sigma P_b/\Sigma P_p$ , %) в Центральном плесе Рыбинского водохранилища (в среднем для 4 стандартных станций).

ным И.Л. Пыриной (Пырина, 1991, 2000а, 2001, 2003) наиболее высокие подъемы концентрации хлорофилла в водохранилище наблюдались в годы с усилением антициклонального характера погоды (1972-1973, 1983-1984 и 1994-1995), отличавшиеся повышенной интенсивностью солнечной радиации. Среди этих лет 1972 и 1973 гг. характеризуются самой низкой водностью (Mineeva, Litvinov, 1998). Средние за вегетационные сезоны отношения величин продукции бактериопланктона и первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_B/P_{Ph}$ , %) и под 1 м<sup>2</sup> площади водоема ( $\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ , %) различались в разные годы в Волжском плесе в 8 и 9 раз, соответственно, в Главном плесе в 6 и 8 раз, соответственно (рис. 7.9 и 7.11). В Волжском плесе отношение  $\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$  существенно превышало таковое в Центральном плесе, что свидетельствует о значительном поступлении аллохтонных органических веществ на этом участке водохранилища.

С.И. Кузнецов и Ф.И. Безлер (Кузнецов, Безлер, 1971) составили баланс органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1965 г. и показали, что деструкционные процессы в водохранилище преобладают над продукционными. Изучая потоки энергии в экосистеме водохранилища Ю.И. Сорокин (Сорокин, 1972) предположил, что основным источником пищи для бактериопланктона является аллохтонное органическое вещество, сносимое с суши и поступающее из расположенных выше водохранилищ. Водохранилище имеет огромную площадь водосбора, с которой поверхностные воды смывают большое количество органических веществ. Произведенные расчеты показали, что по данным 1964-1967 гг. запас органического вещества в Рыбинском водохранилище равен двухгодовой первичной продукции и, по меньшей мере, 75% бактериальной продукции поддерживается аллохтонными органическими веществами. Это объясняет, почему величина суммарной деструкции в водохранилище значительно превышает первичную продукцию (Романенко, 1967, 1973).

По данным В.И. Романенко (Романенко, 1985) в течение 1964-1980 гг. в среднем для водохранилища отношение  $\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ , рассчитанное за вегетационный период, изменялось от 16 до 177% и составляло в среднем за эти 17 лет 50%. Коэффициенты использования бактериями потребленных органических веществ на рост ( $K_1$ ) в этот период, определенные экспериментальным путем колебались от 0.17 до 0.50, составляя в среднем за все годы 0.29. В 1964-1980 гг. бактериопланктон потреблял от 71 до 217 (в среднем 113) г С/(м<sup>2</sup>·год), что составляло 58-377% (в среднем 170%) годовой первичной продукции фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> площади водоема. Таким образом, из 17 исследованных лет лишь только в 1970, 1971, 1972, 1973 и 1976 гг. продуцируемое фитопланктоном органическое вещество полностью удовлетворяло пищевые потребности бактериопланктона.

Следуя схеме расчетов, предложенной В.И. Романенко (Романенко, 1985), мы получили, что в 1981-1995 гг. средняя для водохранилища продукция бактериопланктона в течение вегетационного периода (с мая по октябрь) под 1 м<sup>2</sup> площади водоема находилась в пределах 20-45 (в среднем за 14 лет 32) г С/(м<sup>2</sup>·год). Отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  составляло 15-63%, а в среднем за все годы 36%. При этом рацион бактерий ( $K_1$  принимали равным 0.29) изменялся от 70 до 156 (в среднем 109) г С/(м<sup>2</sup>·год), что составляло 52-216% (в среднем 120%) годовой первичной продукции фитопланктона под 1 м<sup>2</sup>. Таким образом, в этот период продукция фитопланктона в значительной степени способна обеспечить потребности гетеротрофного бактериопланктона в субстратах, что, по-видимому, связано с более существенным по сравнению с продукцией бактериопланктона ростом первичной продукции, наблюдаемым в 1980-1995 гг. В Рыбинском водохранилище прижизненные выделения («внеклеточная продукция») фитопланктона составляет (в среднем 22%) суточной продукции фитопланктона (Масленникова, Копылов, неопубликованные данные). С учетом «внеклеточной продукции» фитопланктона отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  выразится более низкими величинами 42-168% (в среднем 98%).

### 7.3. Скорость размножения активнофункционирующих бактерий

Определение скорости размножения планктонных бактерий по изменению их общей численности условна и не отражает истинных процессов в микромире (Романенко, 1985). Природные бактериальные сообщества состоят из быстро и медленно размножающихся, «спящих» и мертвых бактерий, поэтому использование в расчетах значительного количества балластных неактивных клеток приводит к завышению времени генерации бактериопланктона. Так, по данным В.И. Романенко (Романенко, 1985), время удвоения величины гетеротрофной ассимиляции CO<sub>2</sub> существенно ниже времени генерации, рассчитанного по изменению общего количества бактерий. Это объясняется тем, что в ассимиляции CO<sub>2</sub> участвует только активная фракция бактериопланктона.

В июле-августе 1989 г. в различных районах Рыбинского водохранилища было определено время удвоения общего количества бактерий и время удвоения численности «активнодыщащих» клеток, выявляемых прямым микроскопическим путем после инкубации образцов воды с искусственными акцепторами электронов – солями тетразолия (Zimmerman et al., 1978; Dutton et al., 1983). Потребление бактерий простейшими устранялась путем добавления к пробам воды эукариотного антибиотика тирама (Newell et al., 1983). Как показали эти исследования, во всех экспериментах прирост «активнодыщащих» клеток оказался выше такового, рассчитанного по общей численности бактериопланктона (табл. 7.1).

Наибольшие расхождения (более чем в 2 раза) в оценке скорости размножения бактерий, полученные этими двумя методами, обычно регистрировались в прибрежно-мелководной зоне водохранилища. Минимальная разница наблюдалась в глубоководных районах.

**Таблица 7.1.** Время удвоения численности ( $D$ , ч) и удельная скорость роста ( $\mu$ ,  $\text{ч}^{-1}$ ) бактериопланктона, рассчитанные по изменению его общего количества и численности «активнодышащих» клеток в различных районах Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.

Место отбора проб	Т, °С	Общее количество		«Активнодышащие»	
		D	μ	D	μ
Устья рек:					
р. Ухра	21.0	29.4	0.023	13.8	0.050
р. Согожа	22.4	20.1	0.034	15.5	0.045
р. Молога	20.2	38.3	0.018	25.1	0.028
р. Мякса	24.6	21.6	0.032	15.4	0.045
р. Кондоша	21.4	63.3	0.011	34.6	0.020
Прибрежное мелководье					
д. Бабино	26.2	30.3	0.023	14.4	0.048
д. Измайлово	20.1	29.4	0.023	13.8	0.050
д. Захарино	22.3	23.4	0.030	17.1	0.040
д. Противье	21.8	26.5	0.026	18.3	0.038
д. Гаютино	23.2	45.0	0.015	21.0	0.033
Глубоководная зона					
Буй У 2	20.4	55.4	0.012	31.0	0.022
Судовой ход	21.2	49.7	0.014	37.2	0.019
Всехсвятский буй	22.5	22.2	0.031	14.4	0.048
Судовой ход	21.0	21.4	0.032	17.4	0.040
Буй 124	17.3	46.5	0.015	27.2	0.025
Буй 130	19.6	28.6	0.024	25.4	0.027
Торово	21.0	60.4	0.011	34.3	0.020
Ваганиха	21.0	21.4	0.032	20.4	0.034
Карагач	21.4	26.7	0.026	14.3	0.048
Любец	20.0	40.2	0.017	22.7	0.030
Мякса	20.6	34.7	0.020	24.1	0.029



В среднем время удвоения общей численности бактериопланктона составило в летний период  $35 \pm 3$  ч, а время удвоения «активнодышащих» клеток  $22 \pm 2$  ч. Таким образом, эти исследования показали, что в Рыбинском водохранилище планктонные бактерии размножаются быстрее, чем можно судить по данным, полученным по времени удвоения общей численности бактериопланктона. Удельная скорость роста активных бактерий в устьях рек и в прибрежных районах водохранилища была в 1.2-1.4 раза выше, чем в глубоководной зоне. Однако величины продукции бактериопланктона, рассчитанные по численности и биомассе активных клеток и общей численности и суммарной биомассе бактериопланктона, отличались незначительно.

Скорость размножения и продукцию бактериопланктона Рыбинского водохранилища в зимний период также определяли по изменению общей численности и численности «активнодышащих» клеток (Копылов, Крылова, 1990). Пробы воды инкубировали в климатической камере “Feutron” при температуре, равной естественной. Для устранения выедания бактерий использовали тирам, ингибирующий эукариотные организмы. Количественная оценка бактерий, находящихся в различном физиологическом состоянии, показала, что в ледоставный период бактериопланктон был представлен на  $35 \pm 2\%$  «активнодышащими» клетками и на  $12 \pm 2\%$  мертвыми клетками или клетками с сильно поврежденными клеточными мембранами. Остальные планктонные бактерии находились в состоянии «покоя» («спящие» клетки) или в фазе перехода от фазы роста к «покою» («нерастущие» клетки) (Kjelleberg et al., 1987). Значения времени удвоения численности, рассчитанные по изменению общего количества бактерий, превышали таковые, определенные исходя из динамики численности активных клеток в 1.4-3.0 раза (табл. 7.2). Причем при более высоком содержании в бактериопланктоне неактивных клеток различия в результатах были более существенными.

Анализ соотношения количества делящихся клеток и количества активных клеток показал, что в каждый момент времени эксперимента делилась определенная и довольно постоянная часть бактериального сообщества, что свидетельствует о равномерности во времени деления клеток зимних популяций. В связи с этим мы сочли возможным судить о темпах размножения бактерий по времени удвоения количества делящихся клеток. Полученные величины оказались сопоставимыми со значениями времени генерации «активнодышащих» клеток (табл. 7.2). Результаты, полученные на стандартной станции наблюдений в Волжском плесе (ст. Молога) свидетельствуют, что с января по март наблюдалось возрастание удельной скорости роста бактериопланктона.

Величины продукции зимнего бактериопланктона Рыбинского водохранилища, при расчетах которых применялись значения удельной скорости роста, полученные по изме-

нениям общего количества бактерий и количества «активнодышащих» клеток, отличались незначительно (табл.7.3). Однако необходимо учитывать, что при расчетах продукции традиционным методом (по изменению общего количества) использовались неадекватные скорости размножения и величины биомассы нерастущих бактерий.

**Таблица 7.2.** Величины времени удвоения численности (D, ч) и удельной скорости роста ( $\mu$ , сут<sup>-1</sup>) бактериопланктона Рыбинского водохранилища, рассчитанные по изменению общей численности (1), численности «активнодышащих» (2) и делящихся (3) клеток

Место отбора проб (дата)	Т, °C	Время опыта, ч	1		2		3	
			D	$\mu$	D	$\mu$	D	$\mu$
Молога (22.01.88)	0.1	136	455	0.036	149	0.112	290	0.057
Молога (19.02.88)	0.1	64	304	0.055	143	0.116	137	0.121
Молога (22.03.88)	0.4	63	138	0.120	54	0.308	50	0.333
Брейтово (12.02.88)	0.2	42	62	0.268	27	0.616	38	0.438
Борок (12.04.88)	1.8	114	246	0.068	147	0.113	170	0.098
Устье р. Сутка (11.04.88)	0.2	138	316	0.053	118	0.140	110	0.151
Устье р. Латка (12.04.88)	0.2	114	90	0.185	65	0.256	72	0.231

**Таблица 7.3.** Величины суточной продукции (P, мг/м<sup>3</sup>) и выедания (G, мг/м<sup>3</sup>) бактериопланктона Рыбинского водохранилища, рассчитанные по изменению общей численности (1) и численности «активнодышащих» клеток (2)

Место отбора проб (дата)	1			2		
	B*	P	G	B*	P	G
Молога (22.01.88)	88.5	3.2	5.1	26.1	2.9	2.3
Молога (19.02.88)	148.7	8.1	12.1	67.2	7.8	7.3
Молога (22.03.88)	344.8	41.6	27.1	134.0	41.7	14.3
Брейтово (12.02.88)	140.4	37.7	28.5	55.5	34.2	17.9
Борок (12.04.88)	750.3	50.7	46.9	452.3	51.2	27.8
Устье р. Сутка (11.04.88)	991.0	52.2	41.1	316.3	44.6	29.2
Устье р. Латка (12.04.88)	804.0	148.6	91.7	542.2	138.8	79.4

*Примечание.* В – средняя за время опыта биомасса бактериопланктона в пробах природной воды без добавления тирама.

Оценка скорости выедания бактерий по изменению их численности в пробах воды водохранилища и в таковых с добавлением эукариотного ингибитора тирама показала, что в зимний период консументы потребляют значительную часть суточной бактериальной продукции – от 62 до 159%. Планктонными фильтраторами, преимущественно гетеротрофными жгутиконосцами, выедались бактериальные клетки, находившиеся в различном физиологическом состоянии. Биомасса потребленных «активнодышащих» клеток составляла 45-86% суммарного количества элиминированного бактериопланктона. Следовательно, в рационе гетеротрофных флагеллят преобладали активнофункционирующие, как правило, более крупные бактерии.

Таким образом, по нашим данным в ледоставный период скорость размножения и продукция бактериопланктона, в среднем, на порядок ниже, чем летом. Кроме того, результаты наших исследований свидетельствуют, что при значительном содержании в бактериопланктоне неразмножающихся и мертвых клеток определение времени генерации по изменению общей численности бактерий приводит к существенному занижению результатов.

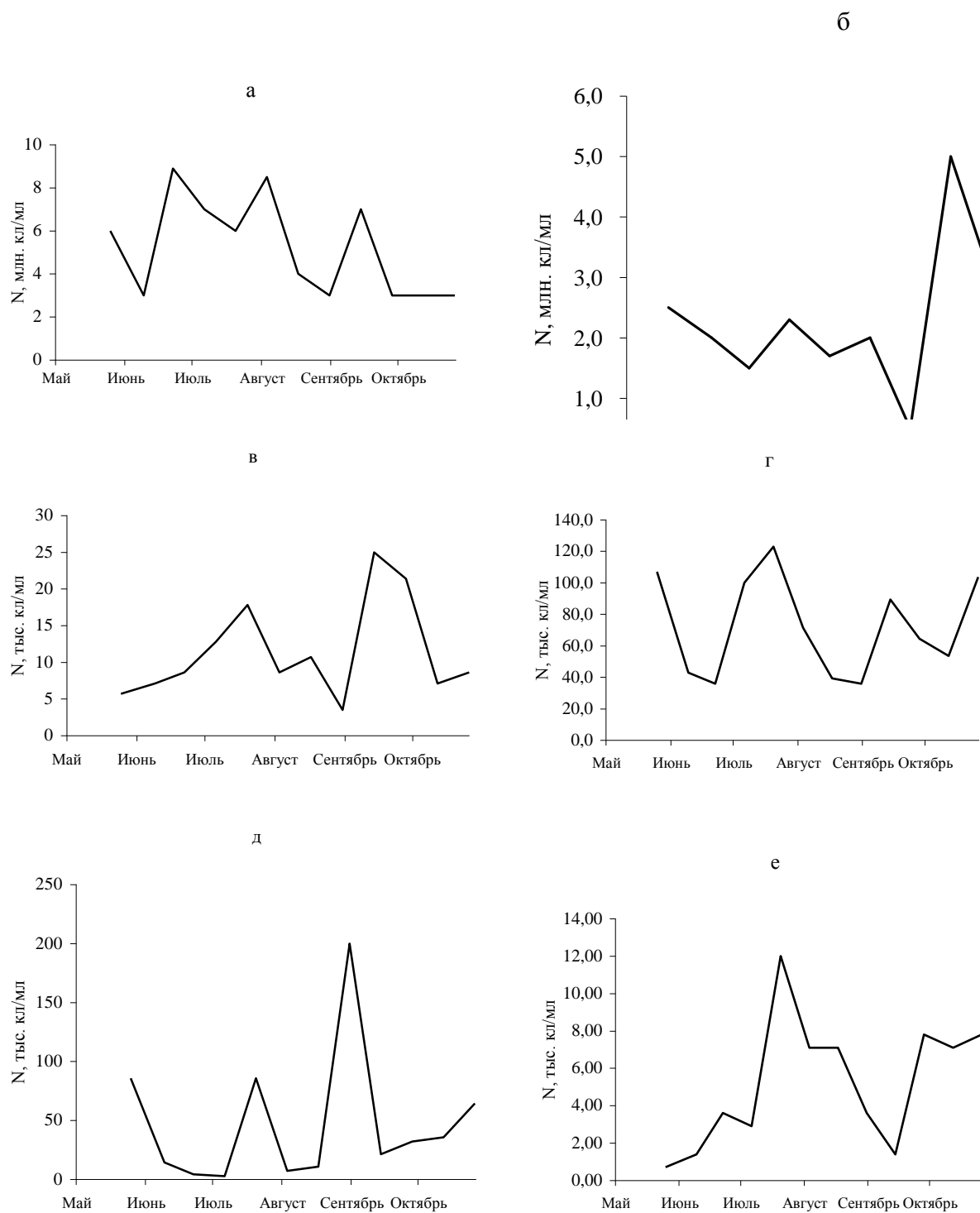
#### **7.4. Скорость размножения и продукция одиночных и агрегированных бактерий**

При изучении продукционных процессов бактериопланктон, как правило, рассматривают как единое целое, и время его генерации рассчитывают по изменению общей численности бактерий в изолированной пробе воды в начале и в конце эксперимента. Получаемая величина является усредненной и не может объективно характеризовать активность компонентов бактериального сообщества и происходящие в нем структурные изменения (Гуренович, 1987).

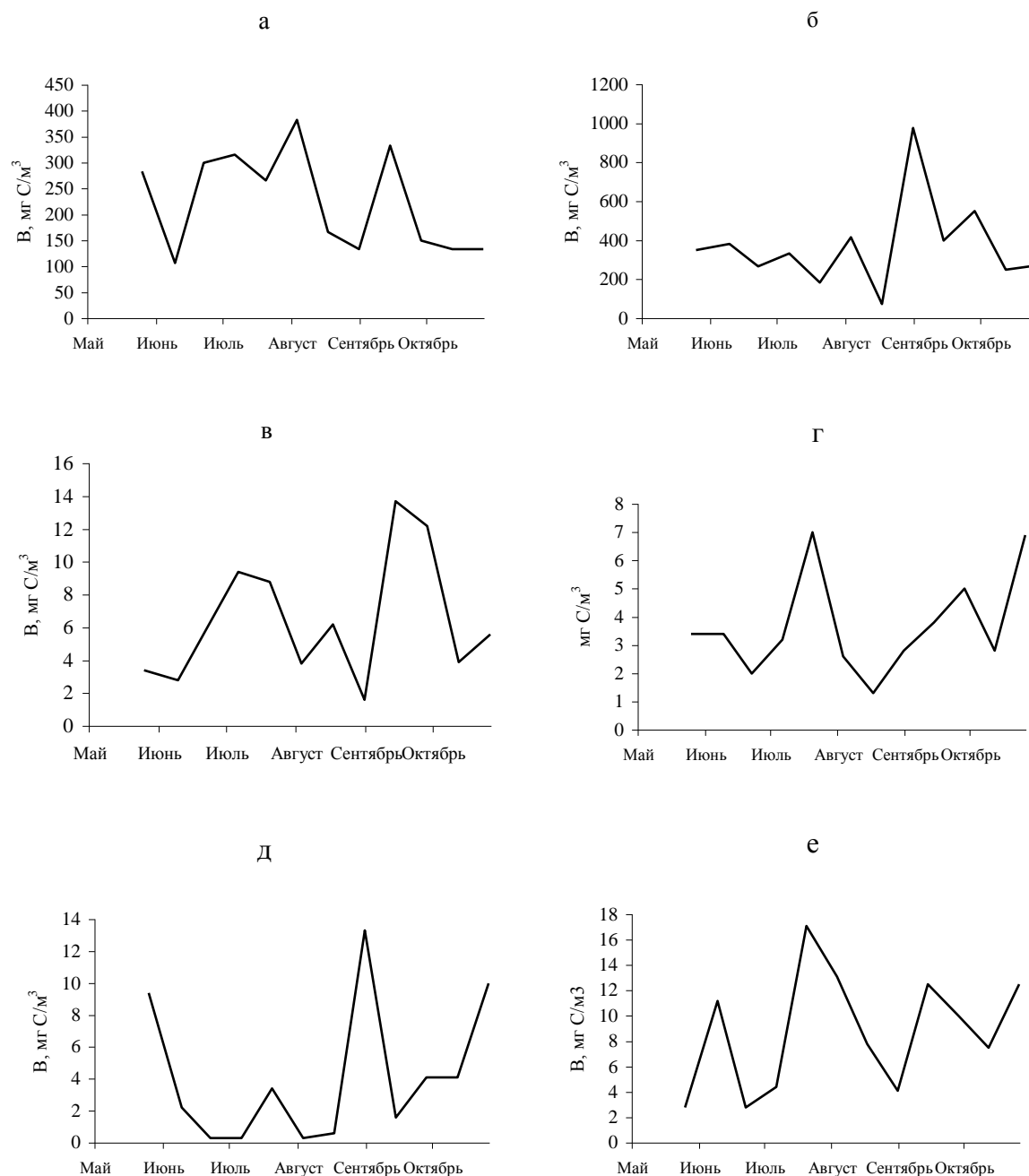
С использованием метода разбавления (Landry, Hassett, 1982; Tremaine, Mills, 1987) в водной толще Рыбинского водохранилища определяли удельную скорость роста, продукцию и скорость выедания одиночных бактерий, принадлежащих к различным размерным фракциям, нитей и агрегированных бактерий, ассоциированных с частицами детрита и образующих микроколонии.

В прибрежной зоне водохранилища в течение всего вегетационного периода 1998 г. одиночные клетки были наиболее многочисленной размерно-морфологической группой бактериопланктона, причем доминировали бактерии длиной до 0.5 мкм. Наибольший вклад в формирование общей биомассы бактериопланктона вносили одиночные клетки размером 0.5-1.0 мкм (табл. 7.4). Следует отметить, что максимальные значения числен-

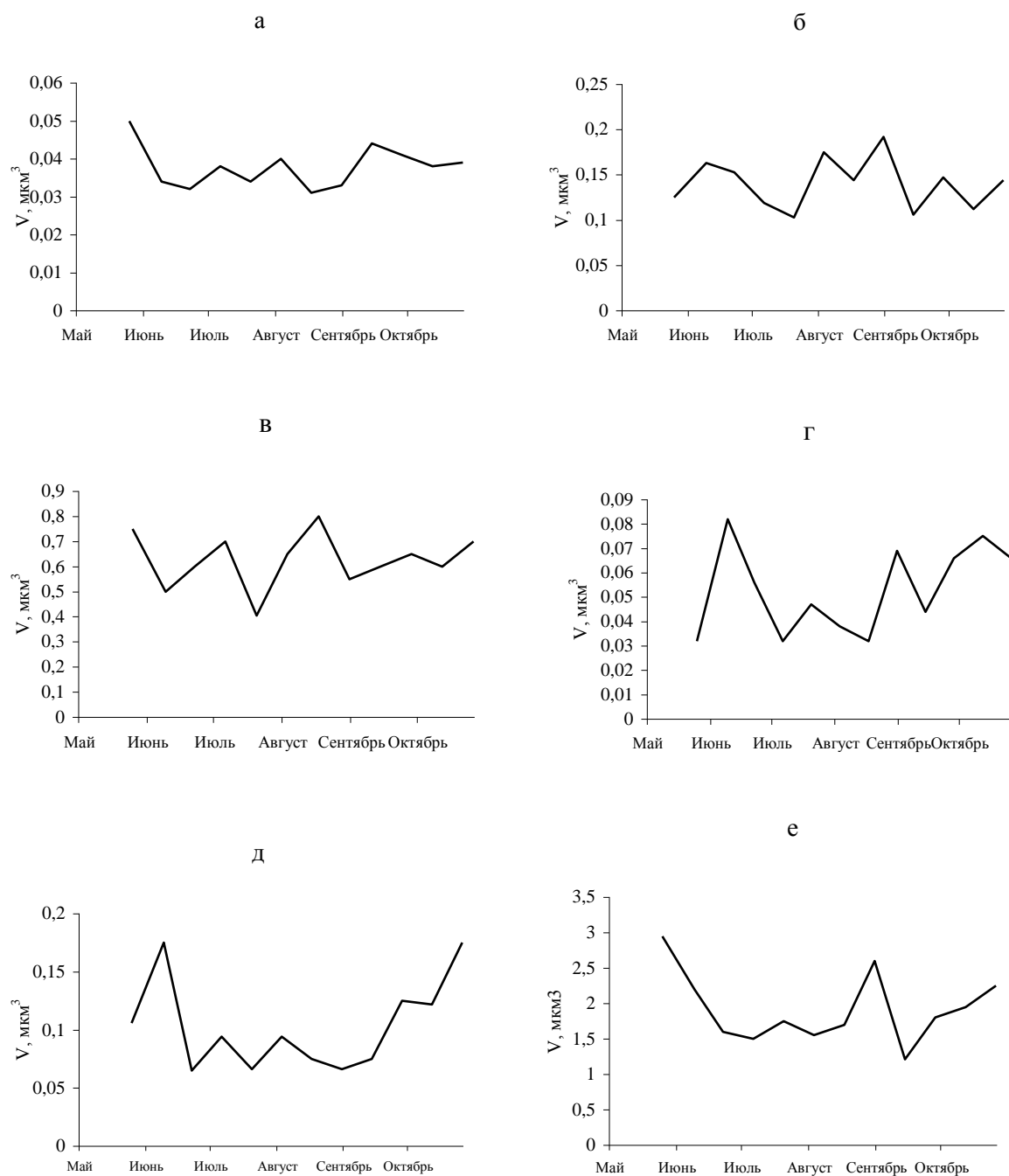
ности и биомассы одиночных бактерий разного размера чаще всего, не совпадали (рис. 7.12 и 7.13). Наибольшая численность крупных палочек длиной более 1 мкм ( $(20-25) \times 10^3$  кл/мл) регистрировалась в июле и сентябре. Вклад этой группы в суммарную биомассу бактериопланктона был невелик (табл. 7.4). Доля бактерий, прикрепленных к частицам детрита, не превышала 2% общей численности и биомассы бактериопланктона. Как правило, на частицах детрита размером 2-25 мкм находилось от 4 до 24 клеток. Численность нитевидных бактерий была низкой, но их биомасса в отдельные периоды достигала  $17 \text{ мг/м}^3$  и составляла 3.6% суммарной биомассы бактериопланктона (рис. 7.12 и 7.13). Бактериальные микроколонии размером от 3.5 до 120 мкм встречались постоянно, их наибольшее количество было отмечено в конце августа. Однако, в среднем за вегетационный период численность и биомасса бактерий в микроколониях не превышали 2% суммарной численности и биомассы бактериопланктона. Невысокие биомассы агрегированного бактериопланктона в 1998 г. свидетельствуют о том, что детритная пищевая цепь в литоральной зоне в этот период имела меньшее значение, чем пастбищная, хотя в другие годы наблюдалась противоположная ситуация (Копылов, Крылова, 1983). Средний объем бактериальных клеток одиночных бактерий разного размера в течение вегетационного сезона изменялся в 1.4-1.9 раза, агрегированных – в 2.4-2.6 раза (табл. 7.4, рис. 7.14).



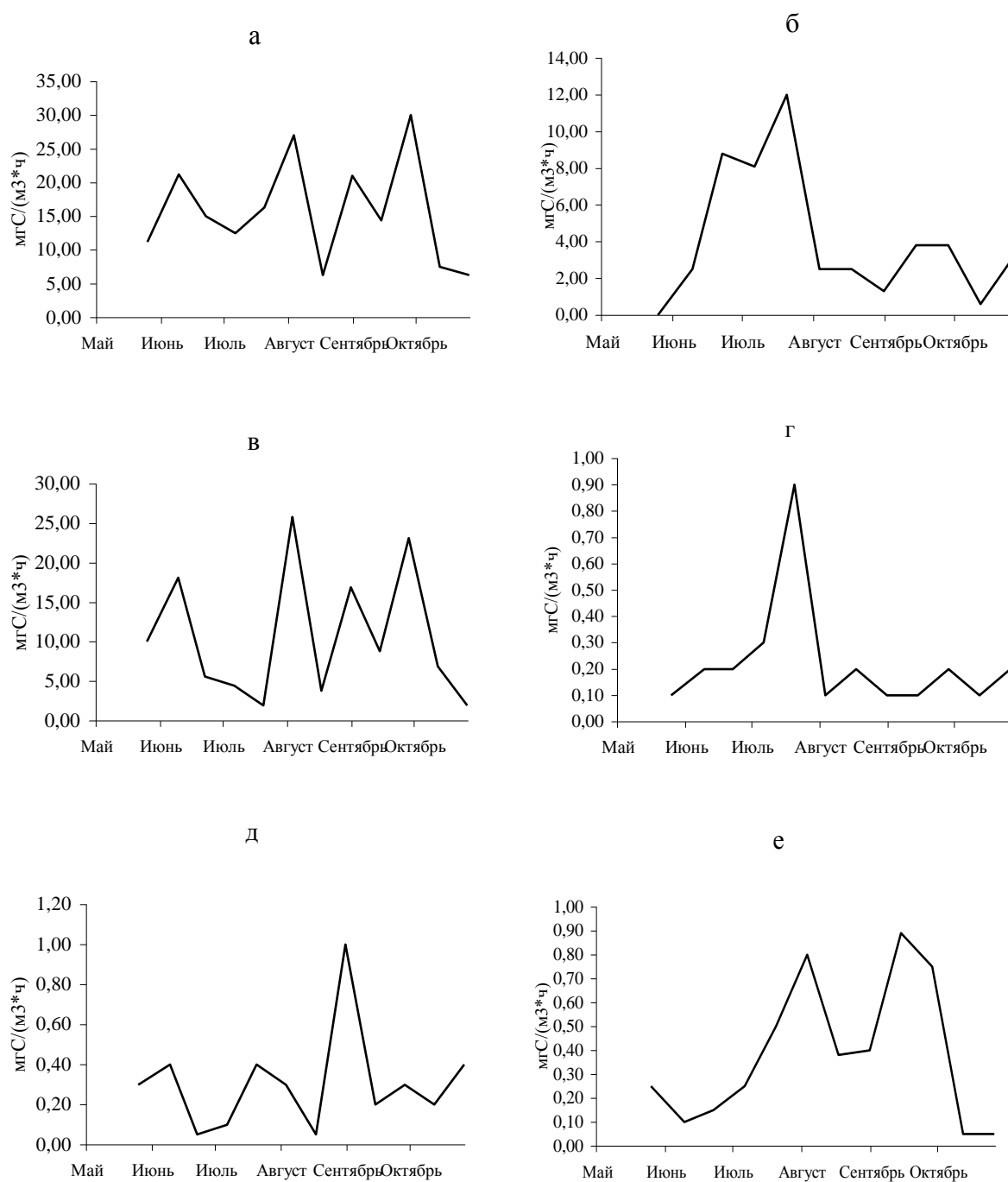
**Рис. 7.12.** Сезонные изменения численности ( $N$ ,  $10^3$  кл./мл) различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г. (а – одиночные  $< 0.5$  мкм; б – одиночные  $0.5-1.0$  мкм; в – одиночные  $> 1$  мкм; г – на детрите; д – в микроколониях; е – нити).



**Рис. 7.13.** Сезонные изменения биомассы ( $B$ , мг C/м³) различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г. (а – одиночные < 0.5 мкм; б – одиночные 0.5-1.0 мкм; в – одиночные > 1 мкм; г – на детрите; д – в микроколониях; е – нити).

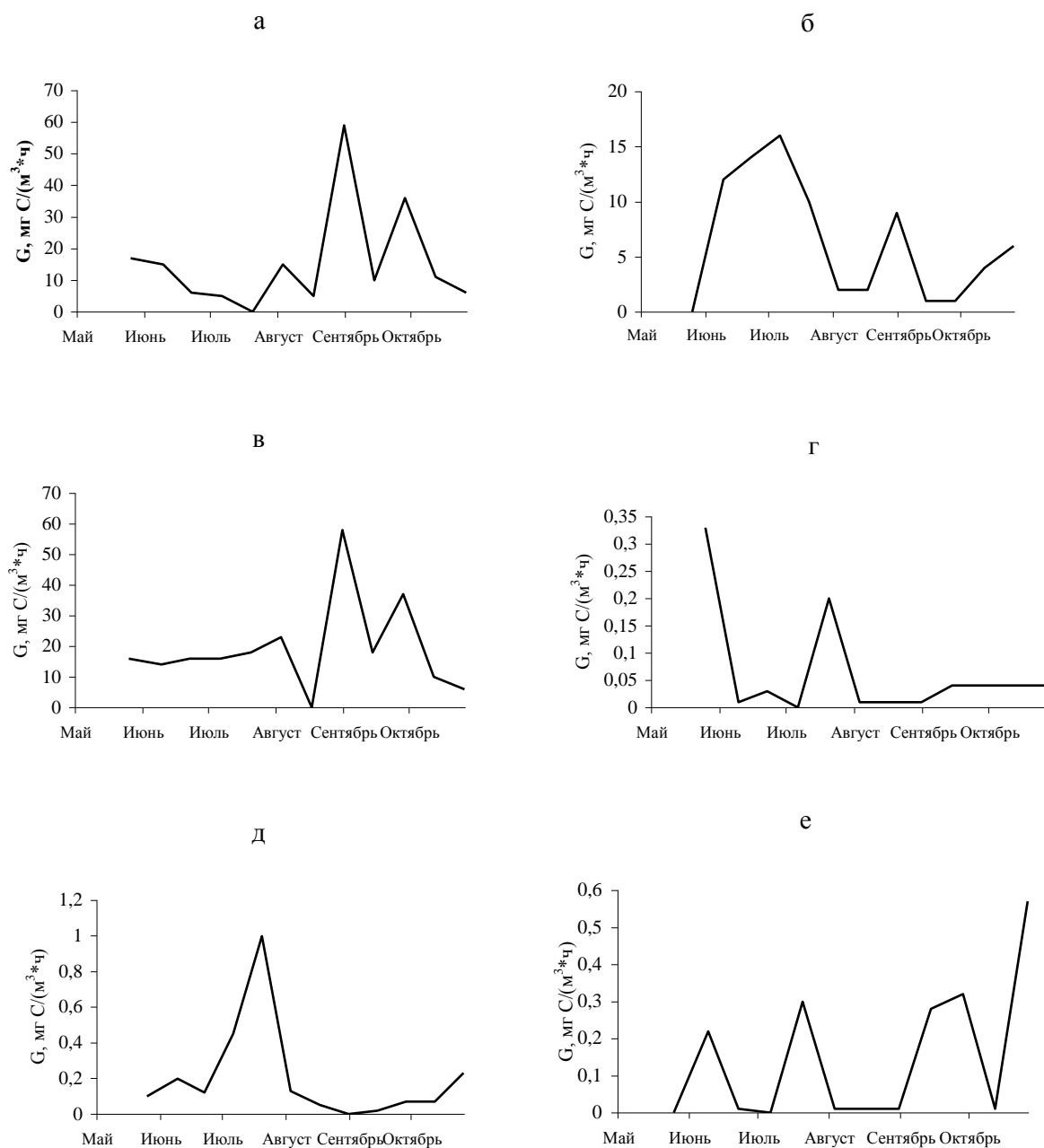


**Рис. 7.14.** Сезонные изменения среднего объема клетки ( $V$ ,  $\mu\text{m}^3$ ) различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г. (а – одиночные < 0.5 мкм; б – одиночные 0.5-1.0 мкм; в – одиночные > 1 мкм; г – на детрите; д – в микроколониях; е – нити).



**Рис. 7.15.** Сезонные изменения продукции (Р, мг C/(м³ ×ч)) различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г. (а – одиночные < 0.5 мкм; б – одиночные 0.5-1.0 мкм; в – одиночные > 1 мкм; г – на детрите; д – в микроколониях; е – нити).





**Рис. 7.16.** Сезонные изменения скорости выедания ( $G$ , мг C/(м³·ч)) различных размерно-морфологических бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г. (а – одиночные < 0.5 мкм; б – одиночные 0.5-1.0 мкм; в – одиночные > 1 мкм; г – на детрите; д – в микроколониях; е – нити).

**Таблица 7.4.** Структурно-функциональные показатели различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в мае-октябре 1998 г.

Показатель	Одиночные			Ассоциированные		Нити
	≤ 0.5 мкм	0.5-1.0 мкм	>1.0 мкм	На детрите	В микроколониях	
Численность, 10 <sup>3</sup> кл/мл	<u>2704-8975</u> 5671±699	<u>491-5089</u> 2466±336	<u>3-25</u> 11±2	<u>35-123</u> 72±9	<u>1-198</u> 42±16	<u>0.5-11.0</u> 5.0±1.0
% от общей	<u>38.9-88.9</u> 67.4±4.3	<u>9.9-58.4</u> 30.9±4.2	<u>0.03-0.28</u> 0.14±0.02	<u>0.33-1.87</u> 0.92±0.12	<u>0.01-2.27</u> 0.53±0.19	<u>0.01-0.11</u> 0.07±0.01
Биомасса, мг/м <sup>3</sup>	<u>103-383</u> 223±29	<u>76-977</u> 376±65	<u>1.5-13.7</u> 6.6±1.1	<u>1.3-7.0</u> 3.6±0.5	<u>0.1-13.3</u> 4.1±1.3	<u>1.1-17.1</u> 8.2±1.5
% от общей	<u>11.1-61.8</u> 38.5±4.6	<u>31.3-86.9</u> 57.4±4.8	<u>0.13-2.70</u> 1.2±0.2	<u>0.23-1.44</u> 0.65±0.10	<u>0.01-2.10</u> 0.66±0.19	<u>0.25-3.56</u> 1.54±0.34
Средний объем клетки, мкм <sup>3</sup>	<u>0.032-0.06</u> 0.039±0.001	<u>0.103-0.192</u> 0.150±0.008	<u>0.404-0.735</u> 0.591±0.029	<u>0.032-0.082</u> 0.053±0.005	<u>0.065-0.173</u> 0.107±0.011	<u>1.204-2.945</u> 1.866±0.144
Продукция, мг С/(м <sup>3</sup> ·х ч)	<u>6.19-30.07</u> 16.11±2.35	<u>0-12.08</u> 4.05±1.10	<u>1.87-25.85</u> 10.92±2.53	<u>0.09-0.84</u> 0.24±0.07	<u>0.01-0.89</u> 0.19±0.07	<u>0.14-1.29</u> 0.28±0.10
% от общей	<u>0-71.6</u> 28.7±7.7	<u>13.1-95.0</u> 63.1±8.4	<u>0.5-5.2</u> 1.8±0.5	<u>0.07-5.30</u> 1.40±0.40	<u>0.03-6.20</u> 1.9±0.07	<u>0.4-7.5</u> 3.1±0.7
Удельная скорость роста, ч <sup>-1</sup>	<u>0-0.047</u> 0.019±0.004	<u>0.006-0.062</u> 0.029±0.005	<u>0.015-0.167</u> 0.043±0.013	<u>0.002-0.146</u> 0.051±0.013	<u>0.026-0.200</u> 0.088±0.014	<u>0.005-0.094</u> 0.054±0.007
Скорость выедания, мг С/(м <sup>3</sup> ·х ч)	<u>4.75-58.51</u> 19.35±4.40	<u>0-16.19</u> 5.51±1.72	<u>0-57.64</u> 13.39±5.01	<u>0-0.31</u> 0.04±0.03	<u>0-0.98</u> 0.19±0.08	<u>0-0.54</u> 0.14±0.05
% от общей	<u>0-97.5</u> 43.7±12.0	<u>0-99.4</u> 52.7±2.7	<u>0-1.90</u> 0.26±0.17	<u>0-5.6</u> 1.5±0.5	<u>0-11.4</u> 1.4±0.9	<u>0-3.60</u> 0.43±0.32
Удельная скорость выедания, ч <sup>-1</sup>	<u>0-0.063</u> 0.021±0.006	<u>0-0.065</u> 0.027±0.007	<u>0-0.178</u> 0.023±0.016	<u>0-0.160</u> 0.046±0.014	<u>0-0.197</u> 0.045±0.018	<u>0-0.048</u> 0.006±0.004

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

Определение удельной скорости роста разных групп бактериопланктона показало, что наиболее интенсивно размножались бактерии, находящиеся в составе микроколоний. Время удвоения их численности изменялось в пределах 3.5 до 26.6 ч и в среднем за вегетационный период составило 8 часов. На значительную метаболическую активность агрегированных микроорганизмов указывают также работы других авторов (Садчиков и др., 1990; Садчиков, 1997; Hadson et al., 1981; Simon, 1985).

Высокой удельной скоростью роста обладали также крупные палочки (длиной более 1 мкм), нити и бактерии, ассоциированных с детритными частицами. Однако из-за низких значений биомасс этих групп их вклад в общую бактериальную продукцию был невелик.

Минимальной скоростью роста характеризовались одиночные клетки длиной менее 1 мкм, но за счет большой биомассы они формировали основную часть продукции бактериопланктона, причем наиболее важную роль играли клетки размером 0.5-1.0 мкм (табл. 7.4). У клеток длиной менее 0.5 мкм максимальные величины продукции регистрировались в конце июня – начале июля и в конце октября, у клеток размером 0.5-1.0 мкм – в мае, в конце июля – августе, у клеток размером более 1.0 мкм – в начале июля, у бактерий на детрите – в конце июля, у бактерий в микроколониях – в августе, а у нитей – в июле и сентябре. Таким образом, чаще всего периоды максимальной продукции разных групп бактериопланктона не совпадали (рис. 7.15).

Продукция бактериопланктона, определенная с учетом численности различных групп, в ряде случаев существенно превышала таковую, рассчитанную по результатам изменении общей численности бактерий (табл. 7.5). Прежде всего, это касается тех ситуаций, когда численность бактерий размером менее 0.5 мкм к концу инкубации изменялась незначительно или даже уменьшалась. В ряде случаев (25 мая, 3 августа, 12 октября) величины бактериальной продукции, рассчитанные с учетом численностей различных групп, оказались значительно выше таковых, полученных общепринятым методом. С другой стороны, более высокие темпы размножения мелких бактерий по сравнению с крупными приводят к завышению результатов определения продукции. Пики продукции бактериопланктона отмечались в начале июня, начале августа и конце сентября и совпадали с периодами спада продукции фитопланктона, что связано с обогащением водной толщи легкоусвояемыми органическими веществами в результате его отмирания. Если в большинстве случаев продукция гетеротрофных бактерий составляла 0.8-10.8% первичной продукции планктона, то в эти периоды она могла превосходить последнюю (табл. 7.5). Интенсивное размножение бактерий в начале лета и осенью, по-видимому, было вызвано поступлением в водоем аллохтонных органических веществ с терригенным стоком.

**Таблица 7.5.** Динамика первичной продукции планктона ( $P_{Ph}$ ), продукции бактериопланктона ( $P_B$ ) и скорости выедания бактерий ( $G$ ) в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в вегетационный период 1998 г.  
(все параметры выражены в мг  $C/(м^3 \cdot ч)$ ).

Дата	T, °C	$P_{Ph}$	$P_B$			G
			$P_B^1$	$P_B^2$	$P_B^2/P_{Ph}, \%$	
25.05	16	-	0	1.79	-	2.57
9.06	20	0.49	2.42	3.67	750.0	2.22
22.06	23	22.9	2.63	2.47	10.8	2.54
06.07	18	62.1	2.46	2.10	3.4	2.53
20.07	21	49.0	2.71	2.71	5.5	2.83
03.08	17	28.4	2.94	4.62	16.3	3.63
17.08	19	128.8	1.05	0.99	0.8	0.32
31.08	15	30.8	2.09	3.31	10.7	9.39
14.09	14	35.3	2.21	2.25	6.4	2.79
28.09	12	13.9	4.20	4.83	34.5	5.97
12.10	6	34.0	0.07	1.18	3.5	1.69
26.10	6	43.0	1.36	1.09	2.5	0.76

*Примечание.*  $P_B^1$  – продукция бактериопланктона, рассчитанная прямым микроскопическим методом по изменению общей численности;  $P_B^2$  – продукция бактериопланктона, рассчитанная по изменению численности различных групп бактериопланктона.

В течение вегетационного сезона наблюдались значительные колебания удельной скорости выедания бактерий всех размерно-морфологических групп (табл. 7.4). С наибольшей скоростью потреблялись крупные палочки и бактерии, ассоциированные с частицами детрита и находящиеся в составе микроколоний. Доля агрегированных клеток в суммарном потреблении бактериопланктона консументами достигала 5.6% и 11.4%, соответственно. С конца июля до середины августа и в конце сентября основную массу выедаемого бактериопланктона (72.5-97.5%) (в 5 экспериментах из 12) составляли мелкие (менее 0.5 мкм) одиночные клетки. С июня до середины июля и в конце октября (в 5 экспериментах из 12) преимущественно потреблялись одиночные клетки размером 0.5-1.0 мкм (рис. 7.16). В начале августа и середине сентября эти группы в сумме составляли 39-59% потребленного бактериопланктона.

Отношение максимальной и минимальной суммарной скорости выедания планктонных бактерий в течение вегетационного периода оказалось равным 29 (табл. 7.5).

Наибольшие величины этого параметра наблюдались в середине августа и октябре, наименьшие – в конце августа. В течение сезона степень потребления бактериальной продукции (отношение скорости выедания к продукции) колебалась от 32% до 284%, т.е. в ряде случаев регистрировалось не только полное потребление только что образовавшейся бактериальной биомассы, но и биомассы, образованной ранее. По литературным данным в пресных водах это отношение в течение года изменяется от 22 до 190% (Михайленко и др., 1983; Инкина, 1989; Sanders et al., 1989). Средняя за май-октябрь 1998 г. величина выедания бактериопланктона, равная 115%, свидетельствует о том, что практически вся бактериальная продукция в прибрежных водах водохранилища использовалась консументами.

Дифференцированный подход позволил детально изучить процесс продуцирования биомассы сообществом планктонных гетеротрофных бактерий. Из шести рассмотренных размерно-морфологических групп бактерий наивысшей удельной скоростью роста в течение вегетационного сезона характеризовались колониальные бактерии, а наибольший вклад в суммарную продукцию бактериопланктона вносили одиночные клетки размером менее 1 мкм. Величины удельной скорости выедания бактерий различных групп существенно варьировали. Основным компонентом бактериопланктона, потребляемого простейшими и фильтраторами зоопланктона, были одиночные клетки размером 0.5-1.0 мкм. Полученные результаты показывают, что пищевой пресс со стороны консументов является важным фактором, регулирующим численность и продукцию бактериопланктона в прибрежных водах Рыбинского водохранилища.

Определение удельной скорости роста различных размерно-морфологических групп бактериопланктона в глубоководной части Рыбинского водохранилища показало, что в первой половине лета наиболее интенсивно размножались бактерии, ассоциированные с частицами взвеси, и крупные одиночные клетки размером более 2 мкм (табл. 7.6). Вклад крупных палочек в формирование суммарной продукции бактериопланктона ( $P_B$ ) составлял в среднем 53%  $P_B$  и оказался гораздо выше такового бактерий на детрите (6%  $P_B$ ). Незначительная роль последних в формировании общей бактериальной продукции обусловлена низкими значениями их биомассы. Доля в  $P_B$  одиночных бактерий размером менее 2 мкм, в среднем, составила 34%. Бактерии, находящиеся в микроколониях, и нитевидные формы имели гораздо меньшее значение в продуцировании бактериальной биомассы. В итоге, в начале лета агрегированные бактерии составляли, в среднем, только 10% суммарной продукции бактериопланктона.

В августе значения удельной скорости роста бактерий различных групп отличались незначительно. Основной вклад в суммарную продукцию вносили мелкие одиночные

клетки. Доля агрегированного бактериопланктона в  $P_B$  (27.2%) в среднем была существенно выше, чем в июне. В октябре скорость роста планктонных бактерий с уменьшением температуры воды заметно понизилась. Основной вклад в  $P_B$  вносили мелкие одиночные бактерии. Доля агрегированного бактериопланктона в  $P_B$  была также высока (в среднем 27.1%). На некоторых участках водохранилища существенным был вклад нитей (до 58%).

**Таблица 7.6.** Удельная скорость роста ( $\mu$ ,  $ч^{-1}$ ), время удвоения численности ( $D$ , ч) и продукция ( $P$ ,  $мг\ C/(м^3 \times ч)$ ) различных размерно-морфологических групп бактериопланктона Волжского и Центрального плесов Рыбинского водохранилища

Параметр	Июнь 1997 г.	Август 2000 г.	Октябрь 1998 г.
Одиночные < 2мкм			
$\mu$	0.002-0.036 (0.018)	0.019-0.029 (0.023)	0.005-0.009 (0.006)
$P$	0.3-7.9 (3.6)	1.5-4.2 (3.1)	0.10-0.71 (0.50)
$P/P_B$ , %	4.0-53.0 (34.5)	50.0-66.7 (57.8)	4.2-59.1 (41.3)
Одиночные > 2 мкм			
$\mu$	0.009-0.088 (0.055)	0.021-0.036 (0.029)	0.007-0.028 (0.016)
$P$	1.1-9.0 (5.5)	0.4-0.9 (0.7)	0.13-0.30 (0.24)
$P/P_B$ , %	36.7-69.7 (52.9)	7.9-16.0 (12.9)	12.5-29.4 (17.7)
На детрите			
$\mu$	0.038-0.122 (0.060)	0.022-0.032 (0.026)	0.008-0.024 (0.015)
$P$	0.3-1.3 (0.6)	0.6-1.2 (0.8)	0.17-0.40 (0.27)
$P/P_B$ , %	0.5-11.8 (5.8)	11.1-20.0 (16.5)	15.6-26.6 (19.4)
В микроколониях			
$\mu$	0-0.090 (0.026)	0.016-0.035 (0.027)	0.007-0.023 (0.015)
$P$	0-1.1 (0.4)	0.1-1.0 (0.5)	0.06-0.20 (0.11)
$P/P_B$ , %	0-6.1 (3.8)	1.6-15.9 (10.7)	4.7-9.8 (7.7)
Нити*			
$\mu$	0-0.044 (0.016)	0-0.042 (0.019)	0-0.015 (0.009)
$P$	0-0.7 (0.3)	0-0.3 (0.1)	0-1.4 (0.31)
$P/P_B$ , %	0-16.7 (3.0)	0-4.8 (2.0)	0-58.3 (13.9)

*Примечание.* \* величины  $\mu$  и  $P$  нитей рассчитаны по увеличению их биомассы.

### 7.5. Скорость роста и продукция бактериопланктона волжских водохранилищ

Сравнительная оценка скорости размножения и продукции планктонных бактерий в волжских водохранилищах проводилась В.М. Кудрявцевым в 1970 г. (Кудрявцев, 1972). На протяжении более 3000 км от Калинина до Астрахани время удвоения общего числа бактериопланктона в поверхностном слое воды Волги в мае-июне находилось в пределах 13.4-51.5 ч (в среднем 26.1 ч), а в сентябре-октябре было примерно в 2 раза выше – в пределах 29.5-76.4 ч (в среднем 49.9 ч). Среднесуточная бактериальная продукция, рассчитанная по величинам гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$ , после весеннего половодья изменялась от 36.7 до 128 мг  $\text{C}/\text{м}^3$  (в среднем 82.2 мг  $\text{C}/\text{м}^3$ ), осенью этот параметр был ниже – от 18.3 до 68.4 мг  $\text{C}/\text{м}^3$  (в среднем 49.3 мг  $\text{C}/\text{м}^3$ ). Наиболее высокая продукция бактериопланктона регистрировалась в Ивановском и Саратовском водохранилищах, а также на участках Волги от г. Рыбинск до пос. Кр. Профинтерн и от г. Балахна до г. Чебоксары (Кудрявцев, 1972).

В августе 1991 г. для определения скорости размножения и продукции бактериопланктона в водохранилищах Волги нами использовалась модификация прямого метода с применением в качестве ингибитора бактериального роста смеси антибиотиков (сернокислого стрептомицина и бензилпенициллина) (Романенко, 1970; Сажин, 1987; Сажин, Копылов, 1988; Marti et al., 1979). Наиболее высокие величины продукции бактериопланктона (в пределах 80-104 мг  $\text{C}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ) регистрировались в Ивановском водохранилище, Волжском плесе Рыбинского водохранилища, Костромском разливе Горьковского водохранилища, Чебоксарском водохранилище и на участке Волгоград – Астрахань (табл. 7.7). Минимальная и максимальная величины бактериальной продукции на различных участках водохранилищ отличались в 3 раза, а средние для исследованных водохранилищ величины – в 1.5 раза. В итоге, в среднем для всего каскада волжских водохранилищ, продукция бактериопланктона в августе 1991 г. составила  $59 \pm 3$  мг  $\text{C}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ , что соизмеримо с таковой, полученной 20 лет назад. Однако если коэффициент вариации ( $C_v$ ) времени удвоения численности бактерий в воде волжских водохранилищ в 1970 г. составил 44-50%, то в наших исследованиях в 1991 г. он оказался значительно ниже – всего 9%.

**Таблица 7.7.** Удельная скорость роста ( $\mu$ ), время удвоения численности (D) и суточная продукция ( $P_B$ ) бактериопланктона водохранилищ Волги в августе 1991 г.

Водоем	$\mu$ , ч <sup>-1</sup>	D, ч	$P_B$	
			мг/м <sup>3</sup>	мг С/м <sup>3</sup>
Иваньковское	<u>0.0165-0.0370</u>	<u>18.7-42.0</u>	<u>168-432</u>	<u>39-80</u>
	0.0246±0.0030	28.2±3.0	266±18	60±3
Угличское	<u>0.0205-0.0300</u>	<u>23.1-33.8</u>	<u>183-280</u>	<u>44-66</u>
	0.0237±0.0012	29.2±1.3	236±10	54±3
Рыбинское (Волжский плес)	<u>0.0265-0.0318</u>	<u>21.8-26.2</u>	<u>218-357</u>	<u>51-80</u>
	0.0278±0.0015	24.9±1.9	298±42	66±9
Горьковское (Рыбинск – Кр. Профинтерн)	<u>0.0207-0.0294</u>	<u>35.4-23.6</u>	<u>222-372</u>	<u>45-60</u>
	0.0260±0.0030	26.6±3.1	286±45	53±4
Горьковское (Костромской разлив)	0.0284	24.4	404	86
Горьковское (Кострома – верхний бьеф Горьковской ГЭС)	<u>0.0180-0.0252</u>	<u>27.5-38.5</u>	<u>189-322</u>	<u>45-74</u>
	0.0228±0.0030	30.4±2.8	264±33	60±6
Чебоксарское	<u>0.0248-0.0488</u>	<u>14.2-27.9</u>	<u>208-429</u>	<u>54-104</u>
	0.0311±0.0031	22.3±1.9	262±28	68±7
Куйбышевское	<u>0.0194-0.0314</u>	<u>22.1-35.7</u>	<u>138-276</u>	<u>36-62</u>
	0.0238±0.0012	29.1±1.3	192±14	48±3
Саратовское	<u>0.0219-0.0316</u>	<u>21.9-31.6</u>	<u>102-302</u>	<u>33-75</u>
	0.0258±0.0012	26.9±1.2	206±24	52±4
Волгоградское	<u>0.0204-0.0309</u>	<u>22.4-34.0</u>	<u>152-240</u>	<u>38-57</u>
	0.0243±0.0015	28.5±1.7	177±14	44±3
Волгоград – Астрахань	<u>0.0225-0.0376</u>	<u>18.4-30.8</u>	<u>138-369</u>	<u>34-86</u>
	0.0282±0.0021	24.6±1.7	234±30	56±5

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.



**Иваньковское водохранилище.** Распределение величин скорости размножения и продукции бактериопланктона по акватории водохранилища характеризовалось средней степенью изменчивости (табл. 7.8). Различия между крайними величинами удельной скорости роста бактерий в разные годы проведения исследований составляли от 2.2 до 6.0 раз, а продукции – от 3.5 до 6.0 раз. Наибольшие значения продукции бактериопланктона были зарегистрированы в Шошинском плесе и у входа в канал им. Москвы. На основании имеющихся в нашем распоряжении материалов трудно судить о направленности многолетних изменений продукционных и деструкционных процессов в Иваньковском водохранилище, поэтому только отметим, что в 2005 г. по сравнению с предыдущими годами продукция бактерий была выше. В тоже время величины скорости фотосинтеза фитопланктона в 2005 г. оказались более низкими (табл. 7.9). Исходя из невысоких августовских отношений  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  в 1997-2000 гг. фитопланктон был основным поставщиком РОВ для гетеротрофного бактериопланктона. В эти годы наблюдалась высокая положительная корреляция между первичной продукцией и продукцией бактериопланктона (табл. 7.8). В августе 2005 г. для обеспечения наблюдаемого в водохранилище роста гетеротрофных бактерий, кроме автотрофного планктона, были необходимы дополнительные источники органического вещества.

**Таблица 7.8.** Коэффициенты корреляции между продукцией бактериопланктона и продукцией фитопланктона в единице объема воды (1) и в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности (2) в Иваньковском водохранилище

Дата	n	1	2
1-8 августа 1997 г.	9	0.94	0.89
15-17 августа 2000 г.	14	0.76	0.40
22-24 августа 2005 г.	14	0.51	0.35

**Угличское водохранилище.** Исследования скорости размножения и продукции бактериопланктона в Угличском водохранилище выполнялись одновременно с таковыми в Иваньковском водохранилище. Распределение функциональных характеристик бактерий по акватории этого водохранилища также характеризовалось средней степенью изменчивости (табл. 7.9), но диапазон их колебаний был меньшим, чем в Иваньковском водохранилище. Минимальные и максимальные значения скорости роста и времени удвоения численности бактериопланктона отличались в 1.4-2.8 раза, продукции – в 1.8-5.0 раза. Наибольшая продукция бактерий в единице объема воды, как правило, регистрировалась

**Таблица 7.9.** Удельная скорость ( $\mu$ ), время удвоения численности ( $D$ ), суточная продукция бактериопланктона ( $P_B$ , 1) и суточная первичная продукция фитопланктона ( $P_{Ph}$ , 2) в Ивановском и Угличском водохранилищах

Водохранилище	Дата	$\mu$ , ч <sup>-1</sup>	$D$ , ч	1		2		$P_B/P_{Ph}$ , %	$\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ , %
				$P_B^*$ , мг C/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_B$ , мг C/м <sup>2</sup>	$P_{Ph}^{**}$ , мг C/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_{Ph}$ , мг C/м <sup>2</sup>		
Иваньковское	1-8 августа 1997 г.	<u>0.011-0.024</u>	<u>22.7-61.9</u>	<u>46-162</u>	<u>276-1616</u>	<u>110-4369</u>	<u>254-4588</u>	<u>4-43</u>	<u>24-120</u>
		0.019±0.003	40.9±6.1	80±20	730±219	1228±652	1716±608	14±6	54±15
	15-17 августа 2000 г.	<u>0.010-0.060</u>	<u>11.5-69.3</u>	<u>24-146</u>	<u>129-1460</u>	<u>119-2621</u>	<u>275-3302</u>	<u>6-50</u>	<u>14-118</u>
		0.033±0.004	26.6±4.7	77±10	647±104	699±187	1311±238	15±3	59±10
	22-24 августа 2005 г.	<u>0.012-0.041</u>	<u>16.8-56.8</u>	<u>86-320</u>	<u>473-3906</u>	<u>372-853</u>	<u>312-2149</u>	<u>9-48</u>	<u>26-335</u>
		0.028±0.003	28.3±3.9	172±27	1348±314	589±52	1202±171	28±4	114±27
Угличское	8-10 августа 1997 г.	<u>0.013-0.018</u>	<u>38.0-52.5</u>	<u>28-51</u>	<u>295-434</u>	<u>68-228</u>	<u>194-670</u>	<u>22-60</u>	<u>61-224</u>
		0.016±0.001	44.8±2.8	39±4	367±28	115±29	348±85	39±6	127±28
	17-19 августа 2000 г.	<u>0.018-0.050</u>	<u>13.4-39.6</u>	<u>34-86</u>	<u>264-1204</u>	<u>137-359</u>	<u>288-754</u>	<u>13-61</u>	<u>35-409</u>
		0.032±0.007	26.4±5.5	57±10	620±172	241±45	507±94	31±11	172±73
	24-26 августа 2005 г.	<u>0.012-0.027</u>	<u>26.0-56.3</u>	<u>32-163</u>	<u>222-1793</u>	<u>332-931</u>	<u>724-1956</u>	<u>6-44</u>	<u>23-167</u>
		0.018±0.001	41.6±3.1	99±14	1025±176	571±76	1305±141	20±4	83±16

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

\* - величины, средние для столба воды, \*\* - величины, средние для фотического слоя.

на участках, прилегающих к устьям рек Нерль, Пукша и Медведица. Средние для водоема величины бактериальной продукции в единице объема воды в Угличском водохранилище были в разные годы в 1.4-2.0 раза ниже, чем в Ивановском. Продукция бактериопланктона, в среднем для Угличского водохранилища, в 2005 г. оказалась выше, чем в предыдущие годы, но в отличие от Ивановского водохранилища, одновременно наблюдалось возрастание первичной продукции фитопланктона. Высокие значения отношения  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  в 1997 и 2000 гг. указывают на то, что значительная доля в рационе бактериопланктона принадлежала органическим веществам аллохтонного происхождения. В 2005 г. отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  было существенно ниже, чем в предыдущие годы, что свидетельствует о возрастании значения фитопланктона как источника субстратов для гетеротрофного бактериопланктона водохранилища. Однако в этот год не обнаружено корреляции между первичной продукцией планктона и бактериальной продукцией (табл. 7.10).

**Таблица 7.10.** Коэффициенты корреляции между продукцией бактериопланктона и продукцией фитопланктона в единице объема воды (1) и в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности (2) Угличского водохранилища

Дата	n	1	2
8-10 августа 1997 г.	9	0.72	0.20
17-19 августа 2000 г.	9	0.95	0.78
24-26 августа 2005 г.	11	нс	0.22

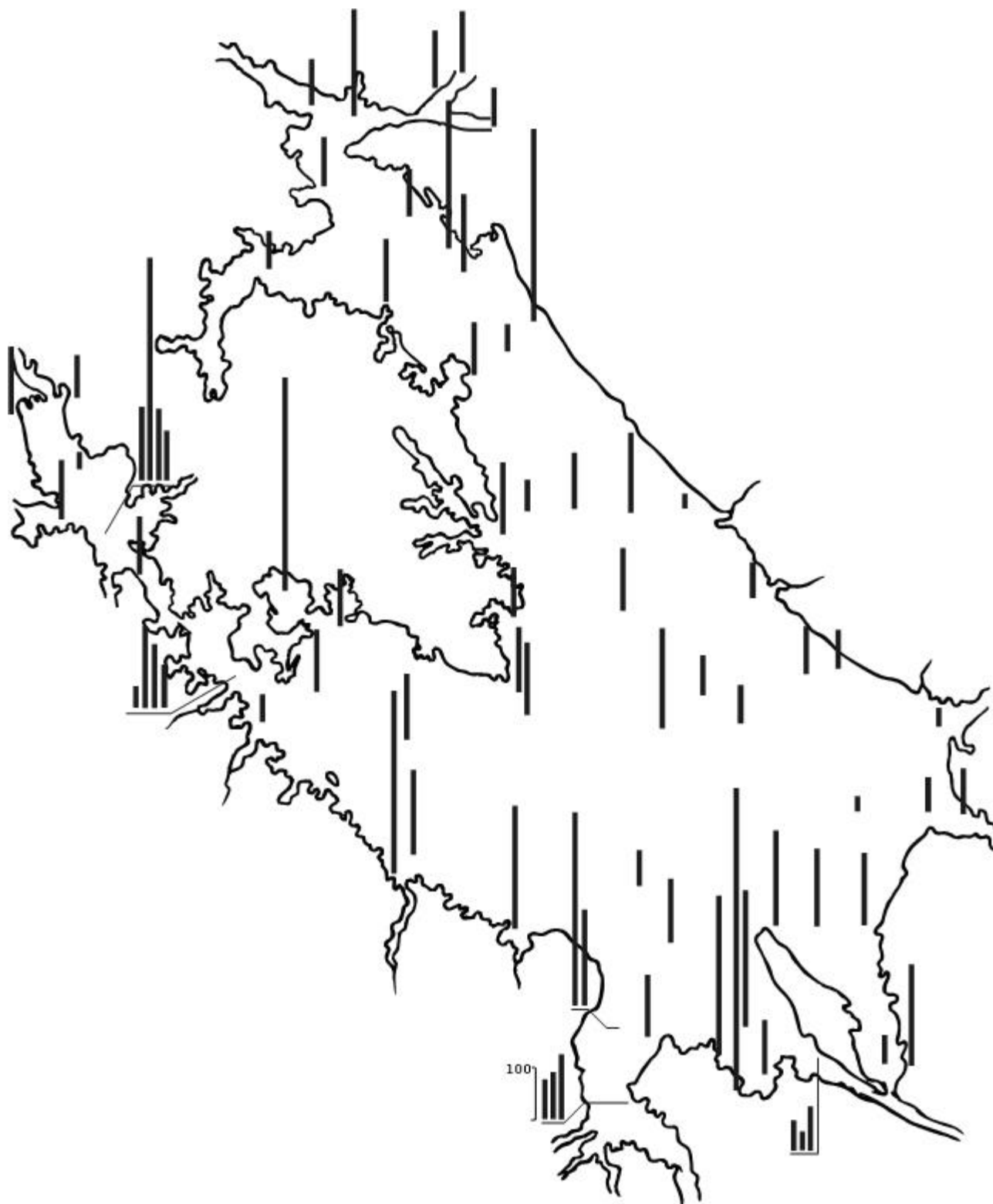
*Примечание.* нс – достоверной связи не обнаружено.

**Рыбинское водохранилище.** Темпы размножения и продукцию бактериопланктона Рыбинского водохранилища начали изучать с середины прошлого века (Новожилова, 1957). Основные работы проводились на стандартной сетке глубоководных станций, где продукция бактериопланктона оценивалась в большинстве случаев по темновой ассимиляции CO<sub>2</sub> (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1985). Продуктивность бактериопланктона в прибрежных районах водохранилища исследовалась в меньшей степени (Марголина, Куклин, 1976). Поэтому одна из задач наших исследований, проводимых с 12 июля по 2 августа 1989 г., состояла в сравнительной оценке скорости размножения и продукции планктонных бактерий в мелководных и глубоководных районах водохранилища. В этот период водохранилище характеризовалось значительным прогревом и маловодностью (Литвинов, Рощупко, 1993). В безоблачную жаркую погоду наиболее прогревались мелководные участки Волжского и Главного плесов с глубиной 0.5-3.0 м (до 24-25°C), менее прогретыми были русловые участки (19-22°C). Скорость размножения бактерий определялась на основе изме-

нения их концентрации в изолированных пробах воды. Активность бактериотрофных организмов подавляли путем добавления к образцам воды антибиотика тирама (Newell et al., 1981).

В исследуемый период продукция бактериопланктона значительно варьировала по акватории водохранилища, достигая наибольших значений в мелководных заливах и устьях рек (рис. 7.17). Максимальная величина бактериальной продукции в единице объема воды превышала минимальную на порядок. Крайние значения удельной скорости роста и времени удвоения численности планктонных бактерий отличались в 5 раз. Общепринятой эколого-физиологической характеристикой фитопланктона, отражающей степень его развития и продукционные возможности, а также трофическое состояние водоема, служит содержанием основного фотосинтетического пигмента – хлорофилла «а». В период исследований воды центральной части водохранилища относились к мезотрофному типу (концентрация хлорофилла около 10 мкг/л), а воды прибрежных мелководий и речных плесов – к слабоэвтрофному или эвтрофному типу (Минеева, 1993). Значения удельной скорости роста бактерий в мезотрофных и слабоэвтрофных водах отличались в 3.8-4.6 раза, в высокоэвтрофных и гипертрофных водах – в 1.4-2.2 раза (табл. 7.11). Однако при сравнении средних значений скорости размножения бактерий в водах разного трофического статуса существенных отличий выявить не удалось. Отсутствие зависимости скорости размножения бактерий от уровня продуктивности водоемов отмечалось также другими авторами (Кожова, 1964; Дракцова, 1981). В то же время продукция бактериопланктона возрастала в водах с высоким содержанием хлорофилла «а» и с высокой первичной продукцией планктона. Отношение продукции бактериопланктона под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности ( $\Sigma P_B$ ) к первичной продукции фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> площади ( $\Sigma P_{Ph}$ ) снижалось по мере увеличения уровня трофии вод различных участков водохранилища. На некоторых станциях в мезотрофных и слабоэвтрофных участках водохранилища отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  было близким или даже превышало 1. Известно, что при поступлении в водоем большого количества аллохтонных органических веществ и значительного развития высшей водной растительности и перифитона, продукция гетеротрофного бактериопланктона может быть равной или превышать первичную продукцию фитопланктона (Pingaiko et al., 1972; Granberg, 1974; Scavia, Laird, 1987; Strayer, 1988). В период проведения исследований в Рыбинском водохранилище высокие значения  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$ , вероятно, явились в прибрежных районах следствием поступления аллохтонного материала, а в открытых районах водохранилища – поступлением в водную толщу субстратов и соединений биогенных элементов из донных осадков и гибели некоторых гидробионтов после сильного ветрового и волнового перемешивания. Следует отметить, что на трассе судового хода водного транспорта также регистрировались высокие величины отношения бактериальной и первичной

продукций. В эвтрофных водах отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  было значительно ниже, т.е. при активной продукции фитопланктона гетеротрофный бактериопланктон не нуждался в дополнительных источниках субстратов и биогенных элементов.



**Рис. 7.17.** Пространственное распределение продукции бактериопланктона ( $\text{мг С}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ) по акватории Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г.

**Таблица 7.11.** Продукция бактерий в единице объема воды ( $P_B$ , мг С/(м<sup>3</sup>·сут)) и в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> ( $\Sigma P_B$ , мг С/(м<sup>2</sup>·сут)), и удельная скорость роста ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) бактерий в водах Рыбинского водохранилища разного уровня трофии в июле-августе 1989 г.

Параметр	Мезотрофные	Слабоэвтрофные	Высокоэвтрофные	Гипертрофные
$P_B$	<u>33-150</u> 81±7	<u>29-318</u> 124±10	<u>66-275</u> 130±24	<u>161-424</u> 252±57
$\Sigma P_B$	<u>55-1498</u> 494±93	<u>109-1562</u> 540±57	<u>275-1740</u> 663±181	<u>81-424</u> 288±80
$\mu$	<u>0.014-0.053</u> 0.029±0.002	<u>0.011-0.051</u> 0.029±0.001	<u>0.017-0.037</u> 0.028±0.002	<u>0.024-0.035</u> 0.030±0.002
$\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$	<u>0.07-1.93</u> 0.47±0.10	<u>0.02-1.07</u> 0.28±0.40	<u>0.06-0.40</u> 0.17±0.04	<u>0.01-0.13</u> 0.06±0.02

*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

С июня по октябрь 1997 г. изучали продукционные характеристики бактериопланктона на 3 станциях, расположенных в защищенном и полузащищенном прибрежном мелководье, 2 станциях в открытом мелководье, 1 глубоководной станции – в пойме водохранилища и 1 глубоководной станции – на русле Волги. Эксперименты проводили 2-7 раз в месяц в трех повторностях. На каждой из исследованных станций в течение месяца наблюдались значительные колебания удельной скорости роста и времени удвоения численности бактерий (табл. 7.12). Подобной изменчивостью характеризовалась также продукция бактериопланктона в единице объема воды. Наибольшие величины удельной скорости роста и продукции бактериопланктона обнаруживались в защищенном мелководье в июле, а в открытом мелководье и глубоководной зоне – в августе. В это же время регистрировалась максимальная первичная продукция планктона. Была установлена положительная связь между продукциями бактерио- и фитопланктона. Таким образом, в вегетационный период изменения продукции бактериопланктона Рыбинского водохранилища в значительной степени определяются развитием фитопланктона.

**Таблица 7.12.** Первичная продукция фитопланктона ( $P_{Ph}$ , мг С/(м<sup>3</sup> × сут)) и продукция бактериопланктона ( $P_B$ , мг С/(м<sup>3</sup>·сут) в единице объема воды, удельная скорость роста ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) и время удвоения численности ( $D$ , ч) бактериопланктона в различных биотопах

Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1997 г.

Месяц	Параметр	Защищенное мелководье	Открытое мелководье	Глубоководная зона
Июнь	$P_{Ph}$	<u>141-330</u> 221±39	<u>26-411</u> 152±89	<u>133-226</u> 191±21
	$P_B$	<u>28-80</u> 52±8	<u>7-78</u> 36±15	<u>22-65</u> 43±12
	$\mu$	<u>0.006-0.018</u> 0.011±0.002	<u>0.003-0.021</u> 0.011±0.004	<u>0.011-0.030</u> 0.019±0.006
	$D$	<u>38.0-116</u> 74.4±12.8	<u>33.3-231.0</u> 108.5±44.4	<u>22.7-48.5</u> 39.8
Июль	$P_{Ph}$	<u>182-583</u> 339±36	<u>32-341</u> 151±29	<u>113-389</u> 181±86
	$P_B$	<u>108-273</u> 200±16	<u>40-200</u> 124±20	<u>37-140</u> 71±13
	$\mu$	<u>0.027-0.077</u> 0.046±0.005	<u>0.010-0.082</u> 0.036±0.008	<u>0.009-0.045</u> 0.022±0.004
	$D$	<u>9.0-25.7</u> 16.8±2.2	<u>8.4-69.3</u> 27.9±5.7	<u>15.4-77.0</u> 42.6±6.9
Август	$P_{Ph}$	<u>54-518</u> 257±55	<u>294-690</u> 418±47	<u>149-752</u> 450±71
	$P_B$	<u>23-317</u> 117±45	<u>22-275</u> 172±32	<u>15-163</u> 89±21
	$\mu$	<u>0.010-0.070</u> 0.033±0.009	<u>0.006-0.062</u> 0.040±0.006	<u>0.006-0.077</u> 0.032±0.009
	$D$	<u>9.9-73.0</u> 35.0±9.9	<u>11.2-115.5</u> 29.1±12.5	<u>9.0-115.5</u> 41.8±13.7
Сентябрь	$P_{Ph}$	<u>30-193</u> 129±18	<u>19-63</u> 42±7	<u>20-52</u> 33±7
	$P_B$	<u>13-48</u> 33±5	<u>12-33</u> 22±4	<u>13-27</u> 21±3
	$\mu$	<u>0.005-0.017</u> 0.010±0.002	<u>0.005-0.012</u> 0.009±0.001	<u>0.003-0.011</u> 0.007±0.001
	$D$	<u>41.5-138.6</u> 86.4±17.0	<u>57.8-138.6</u> 86.1±12.4	<u>61.9-231.0</u> 121.3±27.7
Октябрь	$P_{Ph}$	-	<u>58-73</u> 66	<u>8-17</u> 12
	$P_B$	-	<u>22-55</u> 38	<u>5-48</u> 26
	$\mu$	-	<u>0.008-0.014</u> 0.011	<u>0.002-0.015</u> 0.008
	$D$	-	<u>49.5-86.6</u> 68.0	<u>46.2-231.0</u> 138.6

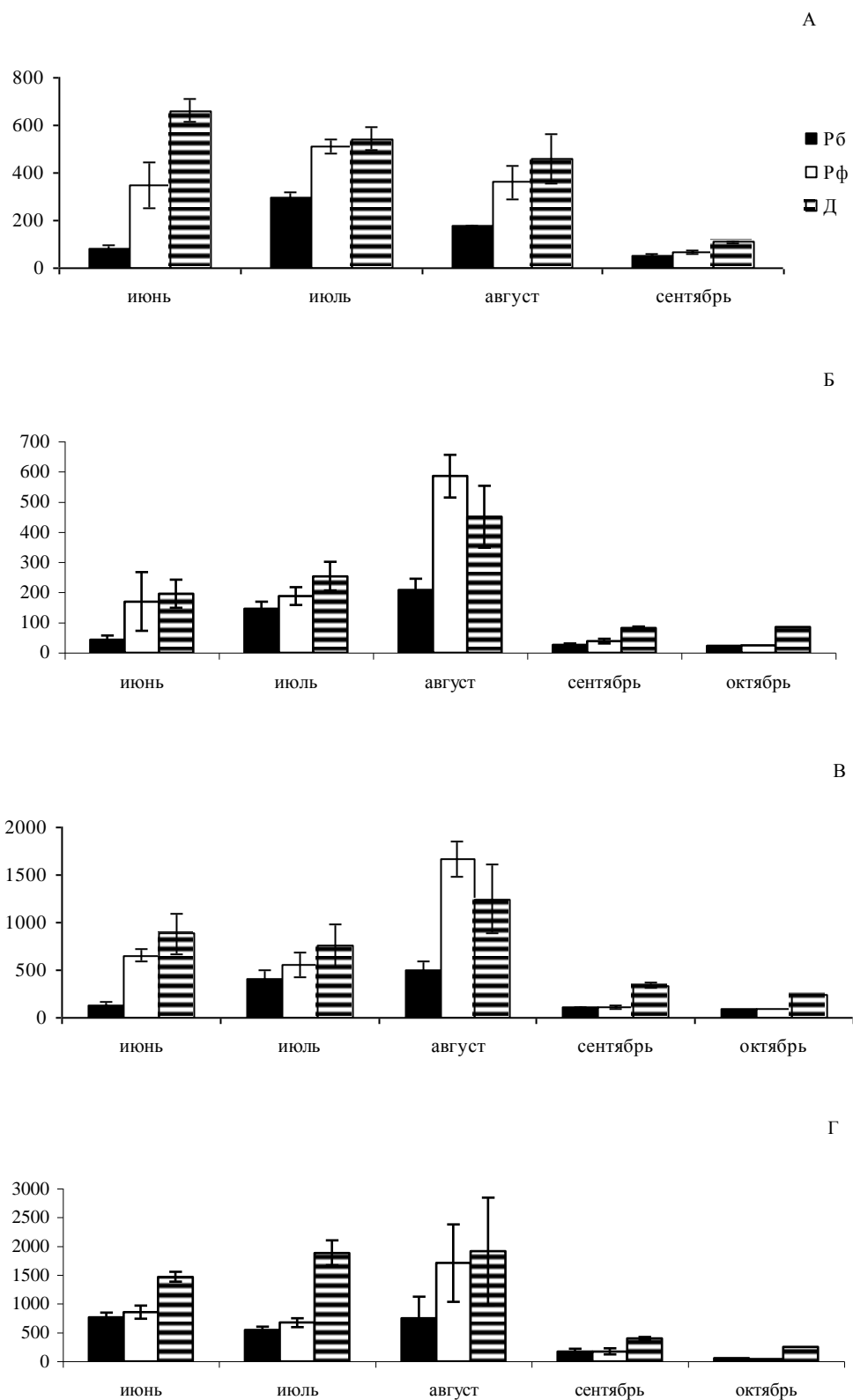
*Примечание.* Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.

Средняя за июнь-сентябрь продукция бактериопланктона в защищенных мелководьях немногим (в 1.1 раза) превышала таковую в открытых мелководьях, но была в 1.8 раза выше, чем на глубоководных участках. При этом средние удельные скорости роста бактерий в прибрежных и открытых участках Волжского плеса водохранилища оказались близкими и находились в пределах  $0.020-0.025 \text{ ч}^{-1}$ .

В прибрежных водах и на глубоководной станции в пойме водохранилища отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  в летние месяцы, как правило, не превышало 70%, составляя в среднем за июнь-август в защищенном мелководье 44%, в открытом мелководье 46%, в пойме 42% (рис. 7.18). Осенью отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$ , как правило, превышало 70%, поэтому в этот сезон бактерии для поддержания своего роста кроме первичной продукции фитопланктона использовали другие источники. На этих участках водохранилища отношение первичной продукции фитопланктона (принимали, что прижизненные выделения РОВ фитопланктоном составляли 20% от  $P_{Ph}$ ) к деструкции органического вещества ( $\Sigma P_{ph} / \Sigma D$ ) под  $1 \text{ м}^2$  поверхности водоема, рассчитанные за июнь-октябрь, составляло 0.84-0.88.

На глубоководной станции, расположенной в южной части Волжского плеса на русле р. Волги, значительное превышение первичной продукции фитопланктона над продукцией бактериопланктона наблюдалось лишь в августе, в остальные месяцы отношение  $\Sigma P_B / \Sigma P_{Ph}$  превышало 80%. В среднем за июнь-октябрь это отношение составило 72%. Первичная продукция планктона превышала деструкцию только в период автотрофной фазы развития планктонного сообщества, в остальные месяцы вегетационного периода отношение  $\Sigma P_{ph} / \Sigma D$  не превышало 0.7. В итоге, на этой станции среднее за июнь-октябрь отношение  $\Sigma P_{ph} / \Sigma D$  составило 0.58. Данный факт указывает на гетеротрофный характер функционирования планктонного сообщества в этом районе водохранилища. Превышение деструкции над первичной продукцией довольно типично для водохранилищ, где часто преобладают окислительные процессы, идущие за счет как автохтонных, так и аллохтонных органических веществ. По расчетам В.И. Романенко (Романенко, 1973, 1985), основанных на результатах определения деструкции и первичной продукции планктона на глубоководных участках, в целом по Рыбинскому водохранилищу разрушается в 1.5-2.0 раза больше органического вещества, чем образуется фитопланктоном при фотосинтезе. Это свидетельствует о важной роли аллохтонных органических веществ в общем балансе водоема.





**Рис. 7.18.** Сезонная динамика продукции бактериопланктона ( $P_b$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ), первичной продукции фитопланктона ( $P_f$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ) и деструкции органического вещества ( $D$ ,  $\text{мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ) в различных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1997 г: А – защищенное мелководье, Б – открытое мелководье, В – глубоководный участок на пойме, Г – глубоководный участок на русле.

В 1997 и 2005 гг. проводилась сравнительная оценка скорости размножения и продукции бактерий в четырех плесах Рыбинского водохранилища, а также изучение сезонных и межгодовых колебаний этих параметров. В результате этих исследований установлено, что средние для каждого плеса величины скорости размножения бактериопланктона отличались незначительно (рис. 7.19 и 7.20). В то же время, наибольшей продукцией бактерий характеризовался Шекснинский плес. Здесь же в большинстве случаев регистрировались самые высокие величины отношения продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона ( $P_B/P_{Ph}$  и  $\sum P_B/\sum P_{Ph}$ ).

Во все исследованные сезоны скорость размножения бактерий значительно варьировала по акватории водохранилища (табл. 7.13). Минимальные и максимальные величины  $\mu$  и  $D$  отличались в 1.5-5.4 раза. Сравнение средних для водохранилища величин скорости размножения не выявило четкой приуроченности их наибольших значений к тому или иному сезону. Так, в 1997 г. удельная скорость роста бактериопланктона была выше в первую половину лета и в начале осени, а в 2000 г. и 2005 г. имела хорошо выраженный максимум во второй половине лета. Средние для водохранилища величины удельной скорости роста в разные годы наблюдений колебались в течение лета в пределах 0.013-0.031 ч<sup>-1</sup> (в среднем 0.024 ч<sup>-1</sup>), в сентябре – 0.012-0.017 ч<sup>-1</sup> (в среднем 0.015 ч<sup>-1</sup>).

Величины продукции бактериопланктона, рассчитанные в среднем для водохранилища, чаще всего достигали максимума в августе – в период наибольшего развития фитопланктона (табл. 7.12). В августе также, как правило, были наименьшими отношения  $P_B/P_{Ph}$  и  $\sum P_B/\sum P_{Ph}$ . В годы с высокой фотосинтетической активностью фитопланктона в конце лета (2000 г. и 2005 г.) средняя за июнь-сентябрь продукция бактериопланктона в единице объема воды была заметно выше, чем в годы с более высокой первичной продукцией фитопланктона в первую половину лета (1997 г.): 51-56 и 35 мг С/(м<sup>3</sup> × сут), соответственно. Средние за июнь-сентябрь отношения  $\sum P_B/\sum P_{Ph}$  были высокими (86-98%), что указывает на большое значение аллохтонной составляющей в общем балансе органического вещества в Рыбинском водохранилище в эти годы. Почти во все периоды проведения исследований в водохранилище наблюдалась слабая или умеренная положительная связь между первичной продукцией фитопланктона и продукцией бактериопланктона (табл. 7.14). Следует отметить, что теснота связи между этими переменными в разных плесах водохранилища существенно отличается. В Волжском, Центральном и Моложском плесах коэффициент детерминации достаточно часто превышал 0.5, что отражает существование тесной связи между продукцией фито- и бактериопланктона. В Шекснинском плесе, напротив, корреляция между этими переменными

**Таблица 7.13.** Удельная скорость роста ( $\mu$ ), время удвоения численности (D) и величины суточных продукций бактерио- (1) и фитопланктона (2) в Рыбинском водохранилище

Дата (Температура воды, °C)	$\mu$ , ч <sup>-1</sup>	D, ч	1		2		P <sub>B</sub> /P <sub>Ph</sub> , %	$\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ , %
			P <sub>B</sub> , мг C/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_B$ , мг C/м <sup>2</sup>	P <sub>Ph</sub> , мг C/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_{Ph}$ , мг C/м <sup>2</sup>		
30 июня – 6 июля 1997 г. (19.6-20.7)	<u>0.012-0.027</u> 0.017±0.002	<u>25.8-59.2</u> 43.9±3.5	<u>23-60</u> 41±3	<u>186-615</u> 352±40	<u>60-810</u> 337±84	<u>198-2126</u> 691±182	<u>4-40</u> 22±4	<u>18-216</u> 94±22
1-10 августа 1997 г. (20.0-21.6)	<u>0.009-0.018</u> 0.013±0.001	<u>37.7-75.3</u> 53.3±2.7	<u>20-53</u> 35±2	<u>103-894</u> 345±34	<u>73-842</u> 251±33	<u>196-2652</u> 937±122	<u>5-84</u> 21±3	<u>10-204</u> 63±10
6-12 сентября 1997 г. (13.8-16.0)	<u>0.013-0.029</u> 0.017±0.001	<u>24.0-54.6</u> 42.9±2.8	<u>14-55</u> 30±3	<u>185-661</u> 322±34	<u>47-160</u> 93±9	<u>189-571</u> 378±38	<u>20-58</u> 34±3	<u>38-194</u> 95±12
27 июня – 2 июля 2000 г. (18.4-22.4)	<u>0.008-0.043</u> 0.029±0.003	<u>16.2-99.0</u> 33.8±6.8	<u>11-128</u> 55±8	<u>110-1040</u> 536±60	<u>42-1148</u> 181±66	<u>115-2893</u> 540±168	<u>9-109</u> 48±7	<u>36-261</u> 146±20
10-13 августа 2000 г. (18.2-20.0)	<u>0.020-0.043</u> 0.031±0.002	<u>16.2-34.6</u> 23.6±1.5	<u>36-149</u> 78±11	<u>166-1053</u> 704±89	<u>103-1174</u> 517±113	<u>216-3451</u> 1441±330	<u>8-93</u> 29±7	<u>22-151</u> 74±12
20-25 сентября 2000 г. (10.2-12.8)	<u>0.005-0.032</u> 0.012±0.003	<u>21.8-128.4</u> 77.9±11.0	<u>4-46</u> 20±4	<u>16-419</u> 212±53	<u>44-474</u> 135±39	<u>92-1394</u> 399±124	<u>2-74</u> 24±6	<u>12-202</u> 75±19
25 июня – 2 июля 2001 г. (17.8-24.0)	<u>0.012-0.040</u> 0.028±0.003	<u>17.3-57.8</u> 29.0±4.0	<u>20-48</u> 26±2	<u>100-350</u> 224±19	<u>41-357</u> 127±21	<u>112-825</u> 313±46	<u>7-95</u> 27±5	<u>24-173</u> 88±10
27 июля – 9 августа 2005 г. (22.0-23.0)	<u>0.014-0.041</u> 0.025±0.002	<u>16.9-49.5</u> 32.5±2.4	<u>27-154</u> 79±9	<u>232-1474</u> 798±75	<u>135-1120</u> 577±68	<u>430-3294</u> 1506±166	<u>4-62</u> 16±3	<u>23-247</u> 64±11

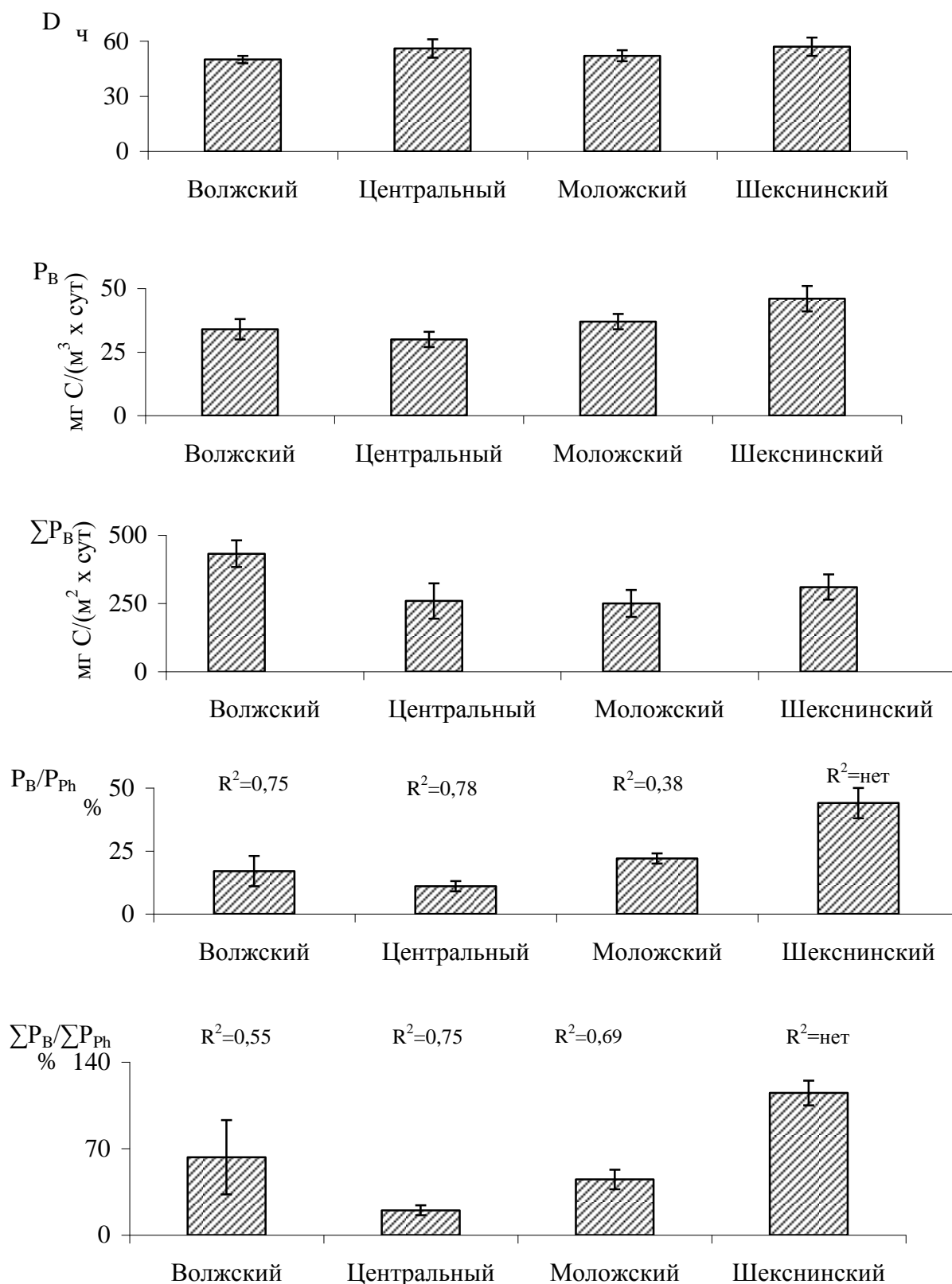
10-11 сентября 2005 г. (14.2-16.6)	<u>0.013-0.020</u> 0.016±0.001	<u>36.7-52.1</u> 43.6±2.5	<u>36-100</u> 64±8	<u>365-830</u> 580±59	<u>57-271</u> 160±26	<u>227-569</u> 384±47	<u>29-64</u> 44±4	<u>111-192</u> 156±12
---------------------------------------	-----------------------------------	------------------------------	-----------------------	--------------------------	-------------------------	--------------------------	----------------------	--------------------------

ми либо была слабой или умеренной, либо отсутствовала вовсе. По-видимому, в этом плесе водохранилища, испытывающем мощное антропогенное воздействие г. Череповца, бактериопланктон в значительной степени зависит от поступления аллохтонных органических веществ. Кроме того, органические субстраты могут поступать в глубоководную зону Шекснинского плеса из мелководий, характеризующихся интенсивной продукцией фитопланктона (Минеева, 1993).

**Таблица 7.14.** Коэффициенты корреляции между продукцией бактериопланктона и первичной продукцией фитопланктона в единице объема воды (1) и в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности (2) Рыбинского водохранилища

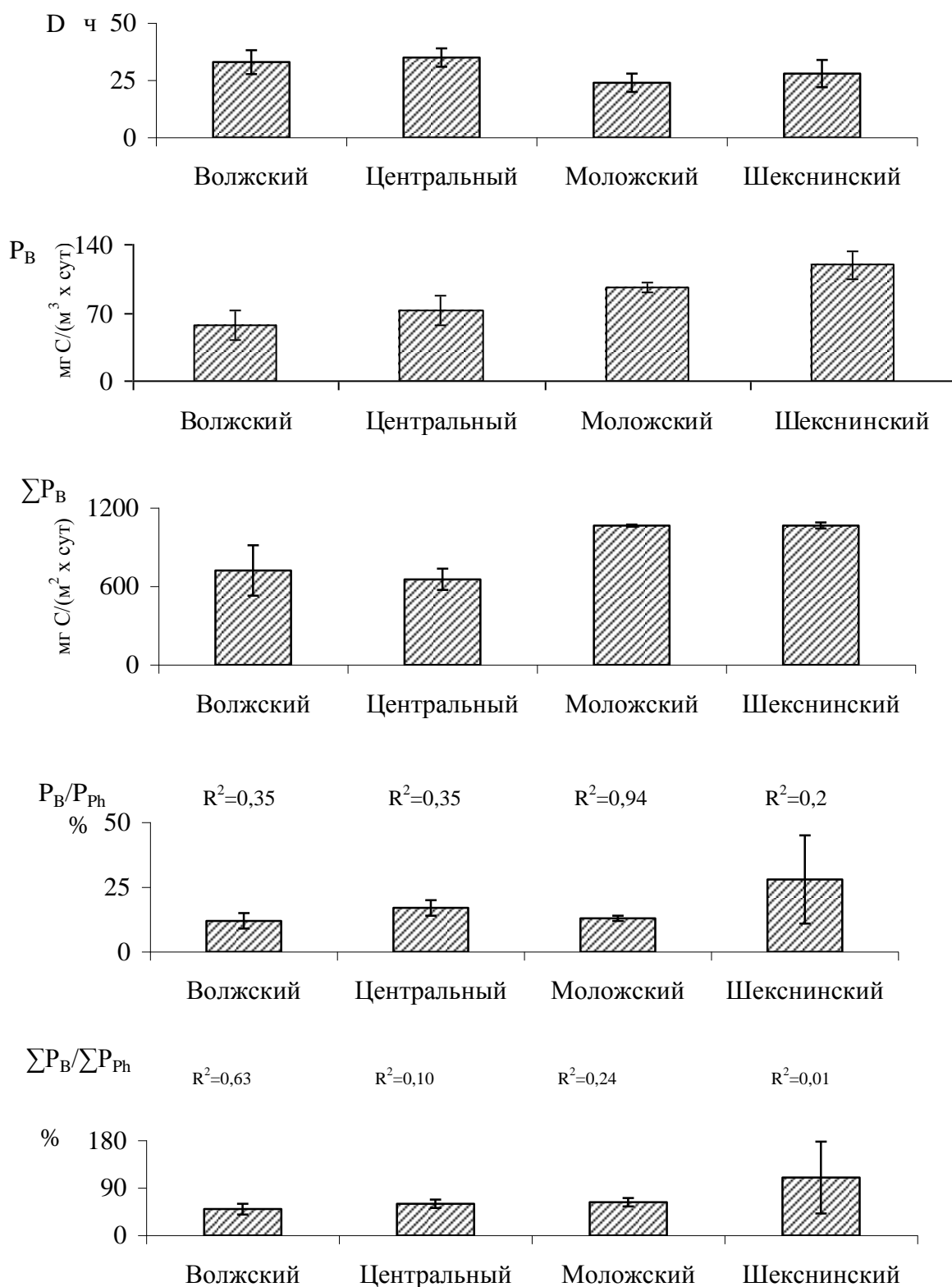
Дата	n	1	2
30.06.-06.07.1997	19	0.29	0.22
01.08.-10.08.1997	22	0.14	0.44
06.09.-12.09.1997	15	0.50	0.18
26.07.-02.07.2000	17	0.53	0.61
10.08.-13.08.2000	15	0.44	0.64
20.09.-25.09.2000	15	нс	0.33
25.06.-02.07.2001	19	0.35	0.29
27.07.-09.08.2005	22	0.49	0.42
10.09.-11.09.2005	17	0.70	0.33

*Примечание.* нс – достоверной связи не обнаружено.



**Рис. 7.19.** Время удвоения численности бактериопланктона ( $D$ , ч), продукция бактерий в единице объема воды ( $P_B$ ) и под  $1 \text{ м}^2$  площади поверхности ( $\Sigma P_B$ ), отношение продукции бактерий к первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_B/P_{Ph}$ ) и под  $1 \text{ м}^2$  площади поверхности ( $\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ ) в различных плесах Рыбинского водохранилища 1-10 августа 1997 г. ( $R^2$  – коэффициент детерминации между продукциями фито- и бактериопланктона).





**Рис. 7.20.** Время удвоения численности бактериопланктона ( $D$ , ч), продукция бактерий в единице объема воды ( $P_B$ ) и под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности ( $\Sigma P_B$ ), отношение продукции бактерий к первичной продукции фитопланктона в единице объема воды ( $P_B/P_{Ph}$ ) и под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности ( $\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ ) в различных плесах Рыбинского водохранилища 27 июля – 9 августа 2005 г. ( $R^2$  – коэффициент детерминации между продукциями фито- и бактериопланктона).



**Горьковское водохранилище.** Скорость размножения бактериопланктона изменялась по акватории Горьковского водохранилища в меньших пределах, чем в Рыбинском водохранилище (табл. 7.15). Минимальные и максимальные величины  $\mu$  и  $D$  отличались в 1.7-3.5 раза. Наиболее высокие удельные скорости роста бактерий и, соответственно, наименьшие величины времени удвоения их численности наблюдались в августе. Средние для водохранилища величины удельной скорости роста в разные годы наблюдений колебались в течение лета в пределах 0.021-0.031 ч<sup>-1</sup> (в среднем за все годы 0.026 ч<sup>-1</sup>), в сентябре – в пределах 0.010-0.022 ч<sup>-1</sup> (в среднем 0.018 ч<sup>-1</sup>). Значения продукции фито- и бактериопланктона, полученные в 2001 и 2005 гг. заметно выше таковых, зарегистрированных в 1997 г. В тоже время коэффициенты корреляции между  $P_B$  и  $P_{Ph}$  в эти годы были существенно ниже (табл. 7.16).

Распределение бактериальной продукции по акватории водохранилища характеризовалось значительной неоднородностью, наиболее выраженной во второй половине лета и осенью (табл. 7.15). Коэффициенты вариации, рассчитанные для средних величин продукции, составили 28-30% в июне-июле, 20-29% в августе и 22-50% в сентябре-октябре. Столь существенная пространственная вариабельность этого параметра в значительной степени определяется большой протяженностью Горьковского водохранилища, которое включает морфометрически различающиеся участки и принимает воды различного генезиса. Исследование макромасштабного распределения суточной бактериальной продукции и первичной продукции фитопланктона, выполненные 2-6 сентября 2005 г., демонстрируют значительные отличия в соотношении этих параметров в речной и озерной части Горьковского водохранилища (табл. 7.17). При достаточно близких средних величинах продукции бактериопланктона в этот период, средняя величина отношения  $\sum P_B / \sum P$  в озеровидной части водохранилища оказалась примерно в 2 раза выше, чем в речной. Однако объяснять эту ситуацию меньшей продуктивностью фитопланктона в озеровидной части водохранилища и поступлением в нее большего количества аллохтонных органических веществ не совсем верно, поскольку, в среднем за вегетационный сезон, как первичная продукция фитопланктона, так и продукция бактериопланктона на этих участках водохранилища представлены достаточно близкими величинами. По-видимому, в период проведения исследований в Горьковском водохранилище, протяженность которого составляет 430 км, планктонные сообщества северной речной части и южной озеровидной находились в разных стадиях развития: первое еще находилось в автотрофной фазе, а во втором уже происходило отмирание летнего фитопланктона, характерное для гетеротрофной фазы развития планктонного сообщества.

**Таблица 7.15.** Удельная скорость роста ( $\mu$ ), время удвоения численности (D), суточная продукция бактериопланктона (1), суточная первичная продукция планктона (2) и их отношения в Горьковском водохранилище

Дата (Температура воды, °C)	$\mu$ , ч <sup>-1</sup>	D, ч	1		2		$P_B/P_{Ph}$ , %	$\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ , %
			$P_B$ , мг C/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_B$ , мг C/м <sup>2</sup>	$P_{Ph}$ , мг C/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_{Ph}$ , мг C/м <sup>2</sup>		
30 июня – 6 июля 1997 г. (20.5-22.0)	<u>0.014-0.029</u> 0.021±0.001	<u>23.6-49.2</u> 33.5±1.9	<u>22-63</u> 42±4	<u>128-564</u> 303±40	<u>50-600</u> 193±42	<u>200-1512</u> 570±104	<u>10-71</u> 30±5	<u>29-156</u> 67±12
8-9 августа 1997 г. (21.0-21.8)	<u>0.018-0.040</u> 0.031±0.003	<u>17.2-38.3</u> 23.9±2.3	<u>32-109</u> 66±8	<u>325-880</u> 471±49	<u>91-454</u> 206±35	<u>306-1335</u> 610±96	<u>19-47</u> 35±2	<u>59-131</u> 82±7
6-12 сентября 1997 г. (13.6-14.2)	<u>0.016-0.029</u> 0.022±0.001	<u>23.6-44.7</u> 33.8±1.6	<u>35-86</u> 52±4	<u>237-600</u> 366±23	<u>67-469</u> 147±19	<u>131-1379</u> 434±50	<u>9-88</u> 44±4	<u>38-193</u> 100±9
16-21 июля 1999 г. (21.6-24.0)	<u>0.016-0.027</u> 0.022±0.002	<u>24.8-43.3</u> 32.9±3.4	<u>24-48</u> 31±4	<u>113-265</u> 172±27	<u>26-259</u> 130±45	<u>85-816</u> 392±132	<u>10-92</u> 42±15	<u>14-151</u> 70±21
27 сентября – 2 октября 2000 г. (10.2-12.2)	<u>0.006-0.017</u> 0.010±0.001	<u>40.0-116.0</u> 76.0±8.8	<u>7-28</u> 14±2	<u>35-414</u> 157±35	<u>91-554</u> 204±42	<u>287-1629</u> 636±121	<u>2-36</u> 11±3	<u>5-87</u> 28±7
9-13 августа 2001 г. (19.7-21.9)	<u>0.018-0.037</u> 0.028±0.002	<u>18.7-38.5</u> 25.8±1.5	<u>38-115</u> 75±6	<u>332-1457</u> 718±94	<u>168-1818</u> 542±108	<u>509-4200</u> 1458±254	<u>4-47</u> 22±4	<u>13-136</u> 68±12
2-9 сентября 2005 г. (15.4-17.4)	<u>0.012-0.042</u> 0.021±0.003	<u>16.5-58.6</u> 36.7±4.0	<u>65-133</u> 93±6	<u>485-1001</u> 730±63	<u>172-989</u> 517±88	<u>362-2076</u> 1136±164	<u>9-48</u> 23±4	<u>33-138</u> 77±12

**Таблица 7.16.** Коэффициенты корреляции между продукцией бактериопланктона и первичной продукцией фитопланктона в единице объема воды (1) и в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> поверхности (2) Горьковского водохранилища

Дата	n	1	2
30.06.-06.07.1997 г.	16	0.59	0.52
01.08.-10.08.1997 г.	10	0.70	0.92
06.09.-12.09.1997 г.	21	нс	0.48
16.07.-21.07.1999 г.	12	нс	нс
27.09.-02.10.2000 г.	10	0.17	0.18
08.08.-13.08.2001 г.	16	0.21	0.14
02.09.-06.09.2005 г.	14	0.58	0.22

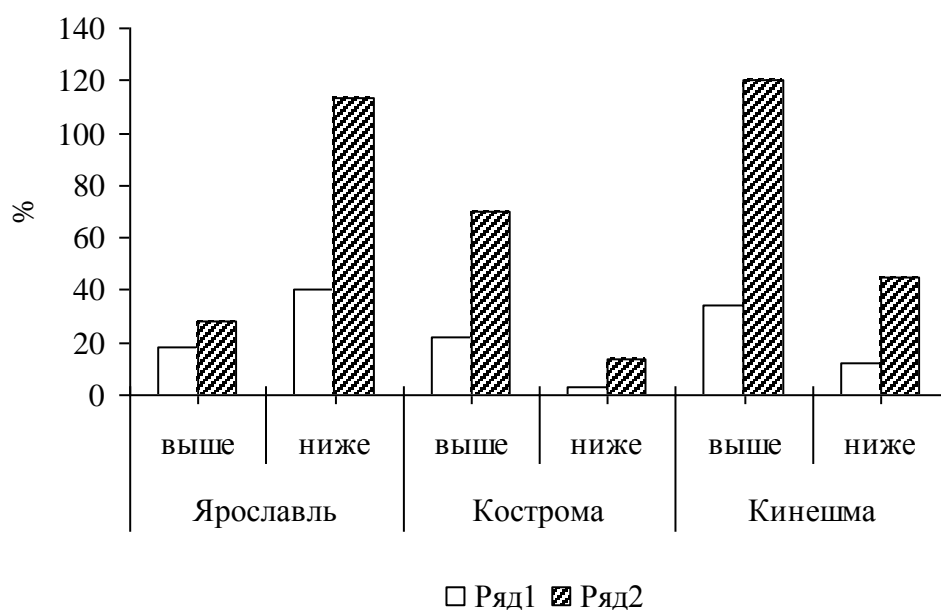
*Примечание.* нс – достоверной связи не обнаружено.

**Таблица 7.17.** Суточная продукция бактерио- и фитопланктона в единице объема воды ( $P_B$  и  $P_{Ph}$ ) и в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> поверхности ( $\Sigma P_B$  и  $\Sigma P_{Ph}$ ) и отношения этих параметров в речной и озеровидной частях Горьковского водохранилища 2-6 сентября 2005 г.

Район водохранилища	$P_B$ , мг С/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_B$ , мг С/м <sup>2</sup>	$P_{Ph}$ , мг С/м <sup>3</sup>	$\Sigma P_{Ph}$ , мг С/м <sup>2</sup>	$P_B/P_{Ph}$ , %	$\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$ , %
Рыбинск –	<u>65-133</u>	<u>485-930</u>	<u>691-989</u>	<u>992-2076</u>	<u>9-21</u>	<u>33-54</u>
Кр. Профинтерн	101±13	662±89	785±130	1578±234	14±2	43±4
Кострома –	<u>71-111</u>	<u>643-1001</u>	<u>281-499</u>	<u>660-1113</u>	<u>14-31</u>	<u>56-136</u>
в/б Горьковской ГЭС	89±6	830±75	388±46	937±298	24±3	93±13

Формирование зон повышенной продуктивности бактериопланктона в Горьковском водохранилище наблюдается в местах поступления городских промышленно-бытовых сточных вод. Значительное возрастание бактериальной продукции наблюдалось в районах, прилегающих к гг. Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма и др. Важно отметить, что величины отношения продукции фито- и бактериопланктона выше и ниже городов существенно различались (рис. 7.21). Так, в образцах воды, отобранных ниже г. Ярославля, отношения  $P_B/P_{Ph}$  и  $\Sigma P_B/\Sigma P_{Ph}$  были в 2.5 и 4 раза выше по сравнению с пробами воды, полученными выше города. Причем в районе поступления сточных вод городских очистных сооружений продукция бактериопланктона увеличивалась в 1.4 раза, а первичная продукция фитопланктона уменьшалась более чем в 2 раза. Вероятной причиной снижения скорости фотосинтеза фитопланктона является загрязнение воды токсичными для него соединениями, к действию которых бактерии более устойчивы. Ниже гг. Кострома и

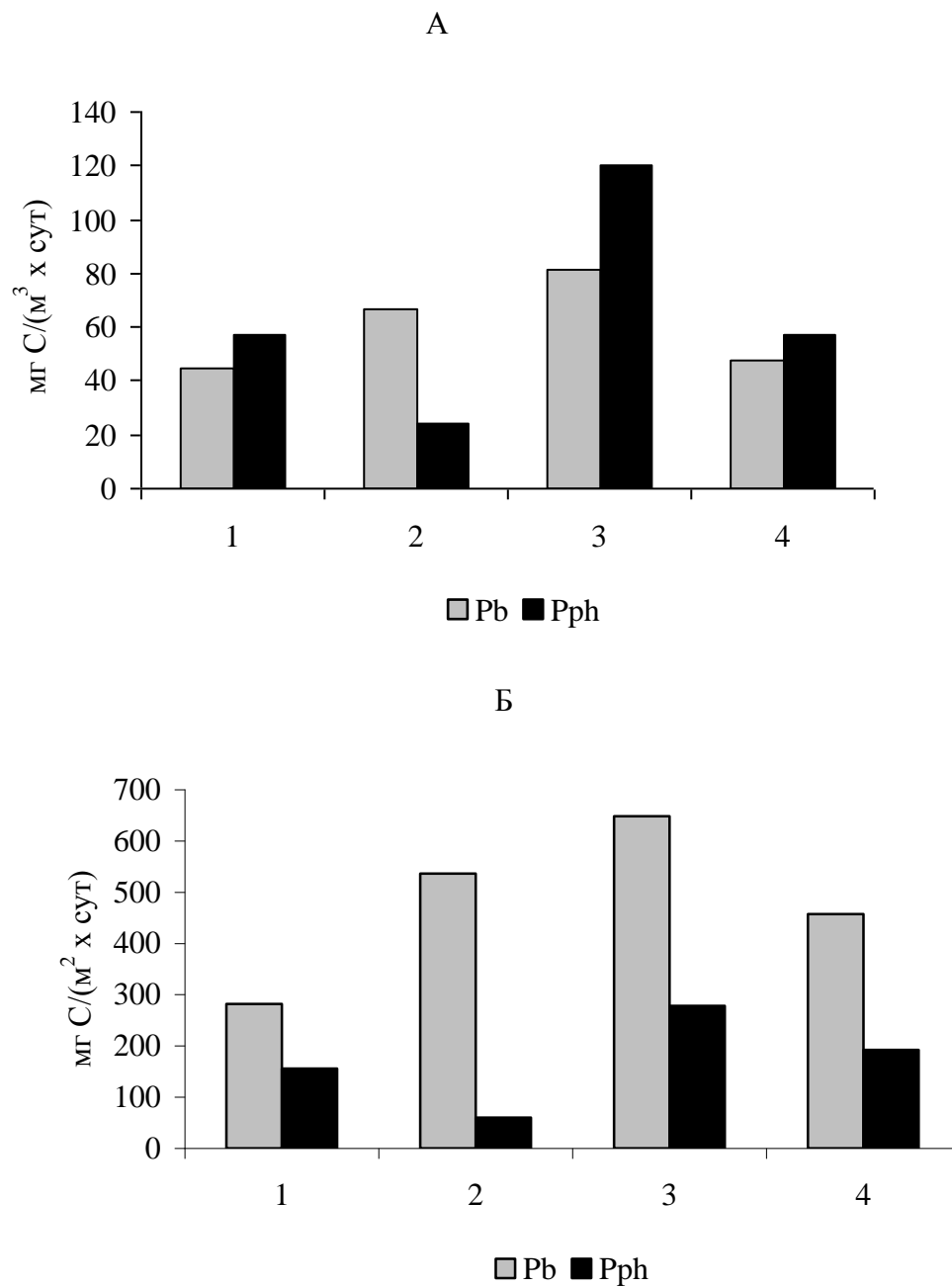
Кинешма, напротив, происходило возрастание первичной продукции фитопланктона, по-видимому, вследствие поступления сточных вод, содержащих высокие концентрации соединений биогенных элементов. В результате, отношение продукций бактерио- и фитопланктона на участках водохранилища ниже этих городов, оказались существенно ниже таковых на участках, расположенных выше.



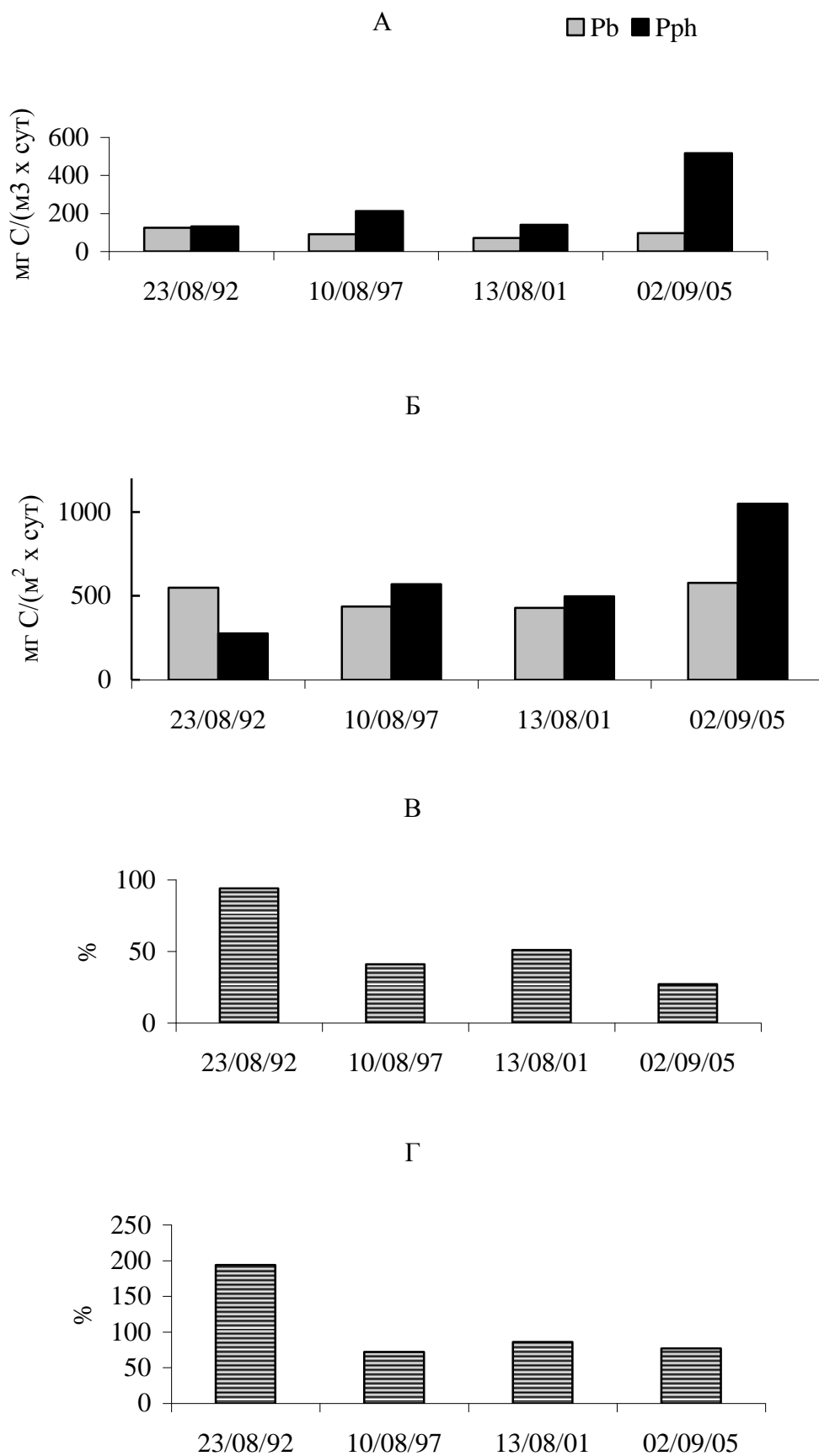
**Рис. 7.21.** Отношение (%) продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона в единице объема воды (1) и под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности (2) на участках Горьковского водохранилища выше и ниже городов в августе 2001 г.

К зонам повышенной продуктивности бактериопланктона относятся также участки волжских водохранилищ, расположенные в нижнем бьефе гидроэлектростанций (рис. 7.22). В образцах воды, отобранных в этих зонах, гетеротрофные процессы существенно преобладают над автотрофными, что не характерно для районов верхнего бьефа водохранилищ. На участках нижнего бьефа водохранилищ продукция бактерий в единице объема воды составляла 70-279% первичной продукции фитопланктона, а под 1 м<sup>2</sup> площади превышение составляло 1.8-8.9 раз. Вероятно, при прохождении водных масс через гидроэлектростанции происходит гибель части гидробионтов, что приводит к снижению скорости фотосинтеза и интенсивности выедания бактериопланктона, но возрастанию в воде концентрации органических субстратов, стимулирующих рост гетеротрофных бактерий. Такие же данные получены Н.М. Минеевой (Отчет ..., 1993), когда в мае 1992 г. в районе нижнего бьефа Рыбинской ГЭС деструкция органического вещества превышала валовую первичную продукцию фитопланктона в 50 раз.

Многолетние измерения первичной продукции планктона и бактериальной продукцией на речном участке Горьковского водохранилища в районе г. Рыбинска позволили выявить изменения соотношения автотрофных и гетеротрофных процессов, происходившие на протяжении последних 20 лет (рис. 7.23). В начале 1990-х годов вследствие поступления в реку большого количества неочищенных сточных вод этот участок характеризовался высокой степенью загрязнения бытовыми и промышленными сточными водами. По данным Ярославской СЭС в августе 1992 г. в поверхностном слое воды в районе г. Рыбинска превышение коли-индекса над допустимым уровнем загрязнения достигало 700 раз (Отчет..., 1993). Высокая концентрация в воде токсичных соединений негативно влияла на скорость фотосинтеза фитопланктона. В итоге, при высоких величинах продукции бактериопланктона (до 218 мг С/(м<sup>3</sup>·сут)), средние для участка отношения  $P_B/P_{Ph}$  и  $\sum P_B/\sum P_{Ph}$  составляли 94% и 194%, соответственно. После проведения ряда природоохранных мероприятий экологическое состояние водохранилища в этом районе существенно улучшилось. В последующие годы регистрировались более низкие величины продукции бактерий и более высокие значения первичной продукции фитопланктона. В 2005 г. при относительно высоких величинах продукции бактерий (до 110 мг С/(м<sup>3</sup>·сут)), средние для участка величины отношений  $P_B/P_{Ph}$  и  $\sum P_B/\sum P_{Ph}$  снизились до 27% и 77%, соответственно. Это свидетельствует о более значительной роли фитопланктона как поставщика субстратов для гетеротрофных бактерий в современный период по сравнению с тем, что наблюдалось 18 лет назад.



**Рис. 7.20.** Продукция бактериопланктона (Pb) и первичная продукция фитопланктона (Pph) в единице объема воды (А) и под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности (Б) в районах нижнего бьефа гидроэлектростанций: 1 - Угличская ГЭС (01.08.97); 2 - Рыбинская ГЭС (23.05.92); 3 - Рыбинская ГЭС (23.08.92); 4 - Рыбинская ГЭС (01.08.97).



**Рис. 7.21.** Продукция бактериопланктона (Pb) и первичная продукция фитопланктона (Pph) в единице объема воды (А) и под 1 м<sup>2</sup> поверхности (Б) и отношения этих параметров в единице объема воды (В) и под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности (Г) на речном участке Горьковского водохранилища в черте г. Рыбинска.

**Шекснинское водохранилище.** Оценка экологического состояния Шекснинского водохранилища по микробиологическим показателям, предпринятая в конце прошлого века показала, что функционирование бактериальных сообществ разных участков водохранилища обеспечивается различными источниками легкоусвояемых органических веществ. Для сообщества озерной части – это продукты фотосинтеза фитопланктона, а для сообщества речного участка – это, в первую очередь, аллохтонные субстраты (Дзюбан, 2002).

В 2001 г. в период фазы «чистой воды» наиболее высокие темпы размножения планктонных бактерий были обнаружены на Ковжинском участке водохранилища, но средние для каждого участка величины продукции в единице объема воды были примерно одинаковыми (табл. 7.18). Как и следовало ожидать, в период уменьшения, после весеннего максимума развития, биомассы водорослей (Корнева, 2002), отношения продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> площади поверхности водохранилища были высокие. В июне не было зарегистрировано достоверной корреляционной связи между этими параметрами. На всех участках водохранилища бактериопланктон, кроме первичной продукции фитопланктона, в значительной степени использовал дополнительные источники субстратов, таких как продукты разложения гидробионтов, аллохтонные органические вещества и т.д.

Многолетние наблюдения сотрудников ИБВВ РАН за изменениями, происходящими в экосистеме Шекснинского водохранилища, показали, что в конце XX века в составе летнего фитопланктона существенно возросла доля цианобактерий, и летней максимум их развития стал превышать весенний (Корнева, 2002; Минеева, 2002). В 2005 г. во время летнего пика первичной продукции планктона скорость размножения планктонных бактерий в оз. Белое превышала таковую в речной части водохранилища (табл. 7.18). Величины продукции бактериопланктона на этих участках отличались в меньшей степени. В начале августа установлена высокая положительная корреляция между скоростью фотосинтеза планктона и бактериальной продукцией как в единице объема воды ( $R = 0.85$ ), так и под 1 м<sup>2</sup> площади водохранилища ( $R=0.62$ ). Относительно низкие значения отношения  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  свидетельствуют, что в этот период первичная продукция фитопланктона являлась основным поставщиком субстратов для бактериопланктона. Это, прежде всего, касается оз. Белое, в котором величины первичной продукции фитопланктона соответствовали уровню эвтрофных вод. В 1990-е годы, в разные сезоны средняя продукция бактерий была выше в речной части (Дзюбан, 2002). В наших исследованиях значительных отличий в скорости продуцирования органического вещества бактериопланктоном на разных участках водохранилища не наблюдалось.



**Таблица 7.18.** Удельная скорость роста( $\mu$ ), время удвоения численности (D), суточные продукции бактерио- (1) и фитопланктона (2) в Шекснинском водохранилище

Участок водохранилища	μ, ч <sup>-1</sup>	D, ч	1		2		P <sub>B</sub> /P <sub>Ph</sub> , %	ΣP <sub>B</sub> /ΣP <sub>Ph</sub> , %
			P <sub>B</sub> , мг C/м <sup>3</sup>	ΣP <sub>B</sub> , мг C/м <sup>2</sup>	P <sub>Ph</sub> , мг C/м <sup>3</sup>	ΣP <sub>Ph</sub> , мг C/м <sup>2</sup>		
22-24 июня 2001 г.								
Речная часть	<u>0.010-0.020</u>	<u>35-69</u>	<u>15-42</u>	<u>103-424</u>	<u>49-335</u>	<u>72-895</u>	<u>6-67</u>	<u>16-182</u>
	0.016±0.002	47±6	30±4	189±48	135±46	328±120	34±9	93±26
Оз. Белое	<u>0.019-0.027</u>	<u>26-38</u>	<u>23-36</u>	<u>100-116</u>	<u>28-206</u>	<u>53-520</u>	<u>13-83</u>	<u>21-219</u>
	0.022±0.002	31±2	30±3	106±4	93±40	261±107	51±15	86±46
У р. Ковжи Белозерской	<u>0.028-0.032</u>	<u>22-25</u>	<u>30-34</u>	<u>136-211</u>	<u>170-206</u>	<u>143-304</u>	<u>16-18</u>	<u>45-148</u>
	0.030	23	32	174	188	223	17	96
4-7 августа 2005 г.								
Речная часть	0.013-0.024	<u>29-53</u>	<u>29-60</u>	<u>137-422</u>	<u>216-672</u>	<u>311-988</u>	<u>11-27</u>	<u>28-65</u>
	0.016±0.002	45±3	50±8	276±48	323±72	630±103	17±2	45±5
Оз. Белое	0.024-0.031	<u>22-29</u>	<u>38-92</u>	<u>152-368</u>	<u>302-739</u>	<u>635-1706</u>	<u>12-16</u>	<u>22-39</u>
	0.027±0.002	26±2	61±16	277±65	453±143	1048±333	14±1	28±5
У р. Ковжи Белозерской	0.015-0.017	<u>41-46</u>	<u>53-55</u>	<u>239-272</u>	<u>254-332</u>	<u>641-767</u>	<u>16-25</u>	<u>31-42</u>
	0.016	44	54	256	293	704	21	37

Исследования скорости размножения планктонных бактерий показали, что в водохранилищах Верхней и Средней Волги средние величины удельной скорости роста в летний период находились в пределах  $0.38\text{--}0.80 \text{ сут}^{-1}$  (в среднем  $0.60 \text{ сут}^{-1}$ ), осенью – в пределах  $0.24\text{--}0.53 \text{ сут}^{-1}$  (в среднем  $0.38 \text{ сут}^{-1}$ ). В литературных обзорах (Cole, Pace, 1995) указывается, что в различных пресноводных и морских экосистемах удельная скорость роста бактерий изменяется от  $0.02$  до  $4.6 \text{ сут}^{-1}$ . По данным Уайта и др. (White et al., 1991) в 10 эвтрофных и 14 мезотрофных озерах удельная скорость роста колебалась в пределах  $0.017\text{--}8.70 \text{ сут}^{-1}$ . Таким образом, полученные нами результаты согласуются с имеющимися в литературе сведениями о темпах размножения бактерий в мезотрофных и эвтрофных водоемах.

Сравнение полученных нами величин продукции бактериопланктона с имеющимися в литературе данными (табл. 7.19) свидетельствует о высокой интенсивности продуцирования бактериальной массы в водохранилищах Верхней Волги. В 2000-е годы наиболее высокие значения  $P_B$ , близкие к таковым в эвтрофных водах, отмечаются в Иваньковском и Чебоксарском водохранилищах. Продукция планктонных бактерий в Угличском, Рыбинском, Горьковском и Шекснинском водохранилищах близка к таковой, характерной для мезотрофных и слабоэвтрофных водоемов.

Г.Г. Винберг с соавт. (Винберг, 1970, 1975; Винберг и др., 1971, 1973; Winberg, 1971) показали, что отношение продукции бактериопланктона к валовой первичной продукции в озерах разного трофического статуса (от олиготрофных до эвтрофных) изменяется от 16 до 80%. По имеющимся в литературе данным, в незагрязненных водных экосистемах гетеротрофный бактериопланктон для своего развития в среднем за вегетационный сезон использует 30-50% первичной продукции фитопланктона (Cole et al., 1989; Pomeroy, Wiebe, 1988). По данным других ученых, валовая продукция бактериопланктона в озерах составляет 20-80% валовой продукции фитопланктона (Scavia, Laird, 1987; Schwaerter et al., 1988). В озерах лесотундровой и лесной зон продукция бактериопланктона за вегетационный период составляла 11-40% продукции фитопланктона и не зависела от уровня биопродуктивности озер (Драбкова, 1981). В озерах лесостепи отношение  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  было выше – 30-166% (Драбкова, 1981). Интенсивное развитие бактериопланктона в этих озерах обусловлено тем, что помимо фитопланктона важными поставщиками органических веществ являются также макрофиты и перифитонные водоросли. В некоторых озерах Европы макрофиты являются основным источником органического углерода для гетеротрофных планктонных бактерий, и продукция бактериопланктона может превышать первичную продукцию планктона на порядок (Reitner, 1999).

По данным Е.Б. Павельевой (Павельева, 2004) в гумифицированном оз. Пионерском прирост бактериальной биомассы массы составлял 0.9-3.7 первичной продукции планктона, в светловодном оз. Придорожном – 0.4-1.7. Низкие отношения этих параметров отмечались в теплую солнечную погоду, высокие – в пасмурную. Несмотря на сильно различающиеся величины первичной продукции фитопланктона в этих озерах, величины общей деструкции за период вегетации были очень близкими. По-видимому, синтезированные и лишь частично использованные в благоприятный для фотосинтеза год органические вещества, подвергались распаду в следующем более прохладном и пасмурном. Наиболее четко это прослеживалось в светловодном озере, где поступление аллохтонного материала незначительно.

В озерах, где аллохтонное органическое вещество играет большую роль в функционировании их экосистем, отношение  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  существенно возрастает и нередко превышает 100% (Гак, 1981; Granberg, 1974; Pedrós-Alliό, Brock, 1982; Børsheim et al., 1988). В водохранилищах, где значительная часть бактериальной продукции обеспечивается за счет аллохтонных субстратов, отношение  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  достигает высоких значений (Марголина, 1967в; Романенко, 1967; Гак, 1975; Pidgaiko et al., 1972).

В верхневолжских водохранилищах, в большинстве случаев, отношение  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  было высоким. Минимальные величины регистрировались в автотрофную фазу развития планктонного сообщества, максимальные в период снижения первичной продукции фитопланктона. При расчетах количества органического вещества, усваиваемого бактериопланктоном, принимали, что коэффициент эффективности использования углерода на рост (коэффициент  $K_2$ ) равен 40%. Допускали также, что прижизненные выделения растворенного органического углерода фитопланктоном составляют 25% суточной первичной продукции. В итоге, количество углерода, ассимилированное бактериопланктоном, в Ивановском водохранилище составляло от первичной продукции фитопланктона 85-95% (август 1997-2000 гг.) и 224% (август 2005); в Угличском – 211-243% (август 1997-2000 гг.) и 157% (август 2005 г.); в Рыбинском –  $115 \pm 29\%$  (июнь-сентябрь 1997 г.),  $134 \pm 32\%$  (июнь-сентябрь 2000 г.) и 106% (август 2005 г.); в Горьковском –  $143 \pm 19\%$  (июнь-сентябрь 1997 г.),  $78 \pm 15\%$  (июнь-октябрь 1999-2001 гг.) и 128% (август 2005); в Шекснинском – 117% (июнь 2001 г.) и 71% (август 2005). Это отношение, равное или превышающее 100%, указывает на то, что в верхневолжских водохранилищах, помимо фотосинтеза фитопланктона, имеются другие важные источники органических веществ.

**Таблица 7.19.** Продукция бактериопланктона в единице объема воды ( $P_B$ , мг C/(м<sup>3</sup>·сут)) в водоемах, определенная разными методами: Thy – по включению тимидина в ДНК, Dil – разбавление водой, DA – темновая ассимиляция CO<sub>2</sub>, Leu – по включению лейцина в белковую фракцию, Sul – по ассимиляции <sup>35</sup>SO<sub>4</sub>, FDC – по частоте делящихся клеток, Am – с использованием смеси <sup>14</sup>C-аминокислот

Водоем (страна)	$P_B$	Метод	Литературный источник
Пресноводные и морские экосистемы	26.3 (0.4-150)*	Thy, Leu	Cole et al., 1988
Пресноводные экосистемы	45.3 (0.5-302)	Thy, Leu	White et al., 1991
Оз. Вехнее (США)	(0.58-1.15)	Dil	Biddanda et al., 2001
Оз. Эркен (Швеция)	(1.2-1.7)	Thy	Bell, Kuparinen, 1984
Оз. Байкал (Россия)	(1.02-6.20)	DA, Leu	Максимов и др., 2007
Оз. Ист Лонг (США)	8.1±5.0	Leu	Cole et al., 2002
Оз. Плюсзи (Германия)	9.6 (0.9-40.6)	Thy	Chrost, Rai, 1994
9 озер (шт. Миннесота, США)	12.6 (2.6-17.0)	Leu	Cole, Pace, 1995
10 озер (шт. Миннесота, США)	20.6 (1.1-47.0)	Dil	Biddanda et al., 2001
7 озер (Владимирская обл., Россия)	6.0-81.4	Am	Романенко, 2006
оз. Мичиган (США)	28.9 (0.2-90.0)	Thy	Scavia, Laird, 1987
Констанцкое озеро (ФРГ)	(0.24-96)	Thy, Leu	Gude, 1990
Оз. Кинерет (Израиль)	56.4 (16.0-151)	Leu	Berman et al., 2004
Оз. Ши́ра (Хакасия, Россия)	132	Am	Kopylov et al., 2002
Вдхр. Со (Испания)	(17-734)	Thy	Comerma et al., 2003
19 озер (Польша)	(46.9-690.7)	Thy	Chrost, Siuda, 2006
2 озера (Дания)	(49-72)	Sul, FDC	Jørgensen, 1983
Оз. Литл Крукт (США)	(11-72)	Thy	Lovell, Konopka, 1985a
Оз. Прээри (США)	19.2 (0.5-76.8)	Thy	Robarts, 1994
Оз. Норвикен (Швеция)	(4.8-170)	Thy	Bell et al., 1983
Оз. Ньюзиэдл (Австрия)	(46.7-126.9)	Thy, Leu	Reitner et al., 1999
3 пресноводные экосистемы (ФРГ)	(105.6-432)	Thy	Schumann et al., 2003
Оз. Фредерксборг Слотссо (Дания)	(124-510)	Thy	Christoffersen et al., 1990
3 озера (Монголия)	348 (28.8-801.6)	Dil	Копылов и др., 2007
Оз. Родо (Уругвай)	(72-1071)	Leu	Sommaruga, 1995
Иваньковское в-ще** Август	124 (24-320)	Dil	Наши данные
Угличское в-ще** Август	78 (34-163)	Dil	Наши данные
Рыбинское в-ще** Август Июнь – сентябрь	78 (27-154) 54 (4-154)	Dil, Am	Наши данные
Горьковское в-ще** Август Июль – октябрь	75 (38-115) 61 (7-133)	Dil	Наши данные
Чебоксарское в-ще** Август – сентябрь	96 (54-246)	Dil, Am	Наши данные
Шекснинское в-ще** Август Июнь – август	55 (29-92) 43 (15-92)	Dil, Am	Наши данные

Примечание. \* - приведены средние значения и в скобках пределы колебаний параметра

\*\* - приведены только данные, полученные в 2000-е годы.

### **8.1. Выедание бактерий протозоопланктоном**

В водных экосистемах уровень количественного развития гетеротрофных бактерий регулируется с одной стороны наличием ресурсов, т.е. органических субстратов, биогенных элементов и микроэлементов (“bottom-up control” – «контроль снизу»), с другой – выеданием консументами (“top-down control” – «контроль сверху») и лизисом вирусами. Степень воздействия на бактериопланктон этих двух контролирующих факторов существенно варьирует во времени и пространстве (Ducklow, 1992).

Фаготрофные простейшие, преимущественно гетеротрофные нанофлагелляты, рассматриваются как основные потребители бактерий в большинстве водных экосистем (Fenchel, 1986; Güde, 1986; Wikner, Hagström, 1988; Gilissen, 1989; Sanders et al., 1989; Simek et al., 1995). В отдельные фазы вегетационного сезона, в ряде водных экосистем, важными потребителями бактериопланктона могут быть другие группы гидробионтов, а именно инфузории (Sherr, Sherr, 1987; Simek, Straskrabova, 1992), миксотрофные водоросли (Porter, 1988; Sanders, 1991), коловратки (Starkweather et al., 1979; Güde, 1988) и кладоцеры (Güde, 1988, Pace et al., 1990; Jürgens et al., 1994).

Анализируя данные по различным водоемам, Сандерс и др. (Sanders et al., 1992) предположили, что в эвтрофных экосистемах биомасса бактерий контролируется в большей степени процессами выедания («контроль сверху»), тогда как запасы ресурсов («контроль снизу») важнее в олиготрофных водах. Другие исследования (Auer et al., 2004) также свидетельствуют, что в высокопродуктивных водоемах бактериопланктон, главным образом, регулируется «сверху» потреблением простейшими, а контроль «снизу» субстратами и биогенами менее важен. С учетом этих утверждений, в водохранилищах Верхней Волги, большая часть которых заполнена мезотрофными и эвтрофными водами, важным биотическим фактором, регулирующим обилие и активность гетеротрофных бактерий, должно быть выедание планктонными фильтраторами. Нами проводились экспериментальные исследования гибели бактерий в водохранилищах, вызванные простейшими и вирусами.

#### **Гетеротрофные флагелляты как потребители бактерий**

Гетеротрофные нанофлагелляты являются многочисленным компонентом планктона водохранилищ Волги (Копылов, Крылова, 1993; Жуков, 2001). В июле-сентябре 1998 г. были проведены полевые эксперименты с использованием флуоресцентно-меченных бак-

терий, целью которых являлось изучение питания природных популяций бесцветных жгутиконосцев в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища (табл. 8.1). При наблюдаемых в период исследования количествах планктонных микроорганизмов, скорость потребления бактерий жгутиконосцами изменялась от 14 до 41 бактерий на 1 жгутиконосца в час и достигала наибольших величин летом (табл. 8.2). При этом скорость осветления воды составила  $2.02-4.78 \text{ нл} \times \text{жгутиконосец}^{-1} \times \text{ч}^{-1}$ . Скорость потребления бактерий бесцветными жгутиконосцами положительно коррелировала с численностью бактерий и температурой воды (коэффициенты корреляции, соответственно, 0.82 и 0.70 при  $p < 0.01$ ). В период проведения исследований продукция бактериопланктона, рассчитанная по частоте делящихся клеток, находилась в пределах  $43521-161893 \text{ кл}/(\text{мл} \times \text{ч})$ , а удельная скорость роста – в пределах  $0.010-0.024 \text{ ч}^{-1}$ . Количество бактерий, потребляемых гетеротрофными нанофлагеллятами, варьировало от 12348 до 129971 кл/(мл × ч), что составляло от 16 до 90% бактериальной продукции (табл. 8.2). На исследованном участке литорали водохранилища флагелляты «очищали» от бактерий 4-36% водной толщи.

**Таблица 8.1.** Численность ( $N$ ,  $10^3$  кл/мл), средний объем клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) и биомасса ( $B$ ,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ) бактерий и гетеротрофных нанофлагеллят в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г.

Дата	Т, °С	Бактерии			Флагелляты		
		N	V	B	N	V	B
3 июля	19.0	6889	0.130	895.6	2.83	66	186.6
21 июля	21.0	7372	0.078	575.0	2.04	46	93.7
6 августа	21.4	8570	0.084	719.9	3.17	39	123.6
27 августа	15.0	5708	0.083	473.8	2.16	31	62.6
3 сентября	12.4	6916	0.096	663.9	0.88	39	34.4
10 сентября	13.2	4352	0.101	439.6	1.51	25	37.7

Среди гетеротрофных нанофлагеллят, при численности бактериопланктона  $(5-7) \times 10^6$  кл/мл, более крупные особи оказались способными поглощать до 50 бактерий в час (табл. 8.3). Причем «голые» бесцветные жгутиконосцы предпочитали питаться более крупными бактериями, а в рационе хоанофлагеллят преобладали бактерии меньших размеров. В клетках фототрофных флагеллят были также обнаружены потребленные бактериальные клетки. По-видимому, миксотрофные флагелляты, наряду с гетеротрофными, также являются важными потребителями бактериопланктона.

**Таблица 8.2.** Скорости потребления бактерий ( $G$ , бактерий  $\times$  жгутиконосец $^{-1} \times$  ч $^{-1}$ ) и осветления воды ( $COB$ , нл  $\times$  жгутиконосец $^{-1} \times$  ч $^{-1}$ ) гетеротрофными флагеллятами в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в 1998 г.

Дата	$G$	$COB$	Очищаемый за 1 сутки объем воды, % от стол- ба воды	$G/P_B$ , %
3 июля	34	4.94	34	59
21 июля	25	3.39	17	69
6 августа	41	4.78	36	90
27 августа	15	2.63	14	50
3 сентября	14	2.02	4	16
10 сентября	16	3.68	13	55

**Таблица 8.3.** Скорости потребления бактерий ( $G$ , бактерий  $\times$  жгутиконосец $^{-1} \times$  ч $^{-1}$ ) и осветления воды ( $COB$ , нл  $\times$  жгутиконосец $^{-1} \times$  ч $^{-1}$ ) флагеллятами в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища в летний период

Таксон	Размер клетки, мкм	$G$	$COB$
<i>Spumella</i>	2-6	4-25	0.6-3.7
<i>Spumella</i>	6-10	7-50	1.1-7.3
<i>Bodonids</i>	4-6	32-43	4.7-6.2
<i>Choanoflagellida</i>	5	14-27	2.1-4.9
Миксотрофные флагелляты	5×4-8	7-36	1.1-5.2

Анализ литературных данных показывает, что большинство гетеротрофных нанофлагеллят предпочитает питаться крупными бактериями, в том числе находящимися в стадии деления. Вероятно, наблюдаемые в природных условиях малые размеры клеток бактерий, сравнительно малая доля делящихся клеток и низкие скорости их роста могут отчасти объясняться селективным выеданием простейшими, и, в первую очередь, гетеротрофными флагеллятами, более крупных и активных бактерий (Gonzales et al., 1990; del Giorgio et al., 1996).

### Инфузории как потребители бактерий

Полевые и экспериментальные исследования экологии инфузорий в верхневолжских водохранилищах свидетельствуют о значительной роли этой группы простейших в

функционировании планктонных сообществ. В некоторых районах водохранилищ в отдельные сезоны биомасса цилиат сопоставима с биомассой коловраточно-рачкового планктона и иногда даже превышает ее. Большая часть массовых видов планктонных инфузорий, населяющих водохранилища Верхней Волги, относится к детрито- и альгофагам с широким спектром питания (Мамаева, 1979; Мыльникова, 1993, 2001). В рационе этих инфузорий (*Stokesia vernalis*, *Strobilidium velox*, *Phascolodon vorticella*, *Marituja pelagica* и др.) бактерии являются дополнительным источником пищи (табл. 8.4). К более активным потребителям бактерий, принадлежащие к трофической группе бактерио-детритофагов, относятся такие виды как *Carchesium pectinatum*, *Vorticella anabaena*, *Vorticella sp.* и *Epi-stylis rotans*. С использованием радиоуглеродного метода установлено, что при численности бактериопланктона  $(5-6) \times 10^6$  кл/мл эти инфузории потребляли за час 3187-8499 крупных бактерий, и их часовой рацион на бактериях при этом составлял 6-16% их сырой биомассы.

С окраской природных бактерий флуорохромами (метод ФМБ), были измерены скорости потребления бактерий мелкими видами инфузорий (табл. 8.5). В одинаковых условиях обитания средняя скорость потребления бактерий инфузориями значительно превышала таковую гетеротрофных флагеллят. Более интенсивно питались бактериопланктоном мелкие виды *Tintinopsis sp.* и *Strobilidium sp.*, их часовой рацион при питании бактериопланктоном достигал 3% объема клетки. Близкие величины скорости потребления бактерий мелкими инфузориями были зарегистрированы в летний период в эвтрофном водохранилище при численности бактериопланктона  $(2.1-4.4) \times 10^6$  кл/мл (Šimek et al., 1995). При более низких концентрациях бактерий  $((0.36-1.82) \times 10^6$  кл/мл) интенсивность питания видов из р. *Strodilidium* оказалась ниже и составляла от 20 до 125 клеток в час (Kisand, Zingel, 2000).

Таким образом, бактериотрофные инфузории могут достигать высокой численности и играть доминирующую роль в потреблении бактериальной продукции и, тем самым, в вовлечении углерода гетеротрофных бактерий в «классическую» пищевую цепь. Подобная ситуация неоднократно наблюдалась в мезотрофных и эвтрофных озерах и водохранилищах (Christoffersen et al., 1990; Šimek, Straskrabova, 1992; Kisand, Zingel, 2000).



**Таблица 8.4.** Потребление разных видов пищи массовыми видами планктонных инфузорий Рыбинского водохранилища (из Мамаева, Копылов, 1978)

Вид инфузории	Сырая масса (W), 10 <sup>-4</sup> мг/экз	Вид пищи	Количество опытов	Число инфузорий в опыте	Часовой рацион, % W
<i>Vorticella anabaena</i>	0.4	бактерии	4	50-60	8-16
<i>Carchesium pectinatum</i>	0.4	бактерии	4	48-70	6-16
		детрит	2	90	15-25
<i>Paramecium caudatum</i>	2.0-4.0	хлорелла	3	60	4-7
		стефанодискус	3	60	3-5
		бактерии	4	30	3-5
<i>Strobilidium velox</i>	2.2	детрит	3	60	22-27
		стефанодискус	3	50	20-30
		сценедесмус	3	60	17-24
		хлорелла	3	60	10-12
		диатома	2	46	9-10
		бактерии	5	60	3-7
		анабена	3	25	2-3
<i>Stokesia vernalis</i>	5.5	стефанодискус	3	50	6-9
		диатома	3	50	3-5
		бактерии	3	43-50	2-4
		анабена	3	28-48	2-5
		синура	3	50	1-2
		флагелляты	3	50	0.3-0.5
<i>Frontonia leucas</i>	40.0	осцилатория	4	30	9-11
		стефанодискус	3	30	0.6
		криptomonас	4	30	1-2
		хлорелла	3	30	3
		навикула	3	30	3-4
		табелярия	3	30	0.1
		бактерии	3	30	0.4-0.7

**Таблица 8.5.** Средний объем клетки ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) планктонных инфузорий и скорости потребления ими бактерий ( $G$ , бактерий  $\cdot$  инфузория $^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) и осветления воды ( $\text{COB}$ , нл  $\cdot$  инфузория $^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) в Рыбинском водохранилище в летний период

Вид инфузории	$V$	$G$	$\text{COB}$
<i>Tintinopsis</i> sp.	1549	70-150	12-25
<i>Strobilidium</i> sp.	3533	325-514	47-75
<i>Urotricha</i> sp.	5233	82-127	15-24

### Потребление бактерий планктонными простейшими

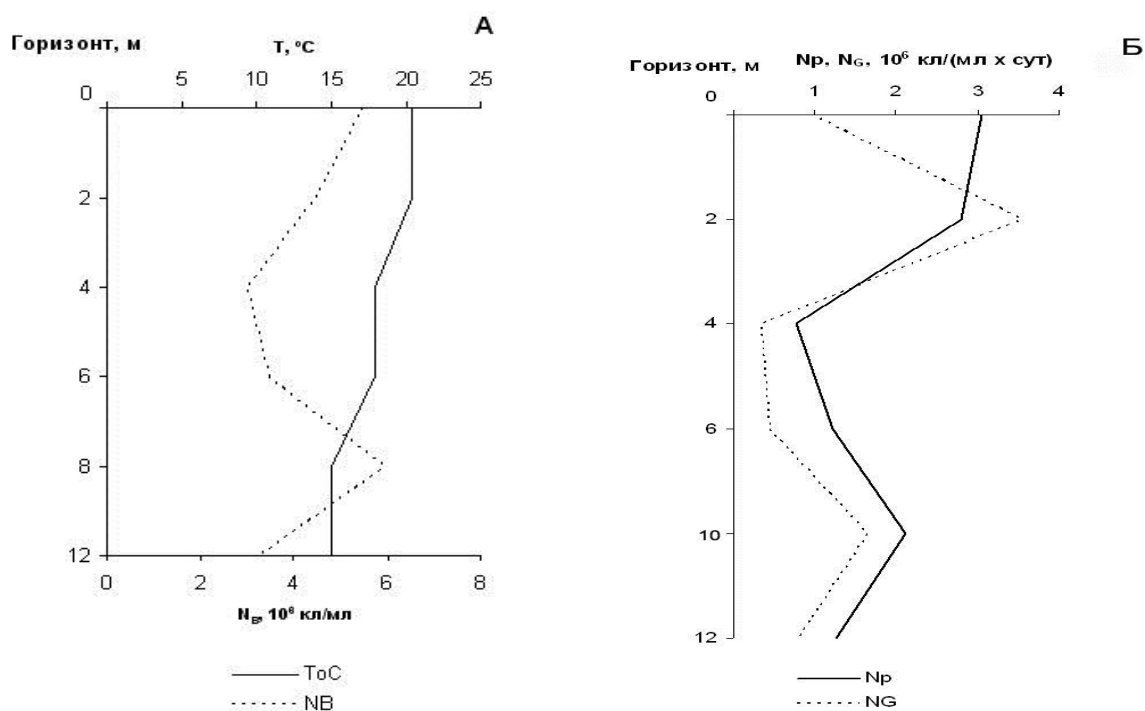
Роль простейших в выедании бактериопланктона исследовалась в Рыбинском водохранилище на 34 станциях, различающихся по содержанию хлорофилла и величинам первичной продукции планктона. Минимальные и максимальные абсолютные величины скорости потребления бактерий различались в 15 раз, а значения их отношения к бактериальной продукции – в 2.8 раз (табл. 8.6). Наиболее высокие темпы потребления бактериопланктона наблюдались на гипертрофных участках водохранилища, но, при этом, отношение этого параметра к бактериальной продукции было наименьшим. Значение гетеротрофных (и миксотрофных) флагеллят и инфузорий в выедании бактериопланктона особенно варьировала в мезотрофных и слабоэвтрофных водах водохранилища. Следует отметить, что на тех участках, где роль простейших в утилизации бактериальной продукции была незначительной, в планктоне присутствовало значительное количество кладоцер, а также, в некоторых случаях, мелких коловраток.

В продуктивном районе Шекснинского плеса изучали участие простейших в потреблении бактериальной продукции на различных горизонтах (рис. 8.1). В вертикальном распределении численности бактериопланктона выделялись два максимума: на поверхности и у дна. Распределение бактериальной продукции носило сходный характер. Гибель бактерий в результате их выедания гетеротрофными флагеллятами и инфузориями существенно отличалась на разных горизонтах водной толщи. Максимальная скорость потребления бактерий была зарегистрирована в подповерхностном слое, минимальная – на средних глубинах. В итоге выедание бактериальной продукции протозоопланктоном в столбе воды было неравномерным и составляло на поверхности 31%, на глубине 2 м – 126%, на глубине 4 м – 44%, на глубине 6 м – 36%, на глубине 9 м – 78%, у дна – 64% суточной продукции бактериопланктона. В среднем для столба воды планктонные простейшие выедали 63%  $P_B$ .

**Таблица 8.6.** Продукция бактериопланктона ( $P_B$ , мг/(м<sup>3</sup>·ч) и скорость потребления бактерий простейшими ( $G$ , мг/(м<sup>3</sup>·ч) на участках Рыбинского водохранилища, различающихся по уровню трофии, в июле-августе 1989 г.

Район	n	$P_B$	$G$	$G/P_B$ , %
Мезотрофный	10	<u>7.1-48.1</u> 22.8±3.5	<u>3.8-19.2</u> 13.4±1.5	<u>30.6-85.9</u> 64.0±6.3
Слабоэвтрофный	17	<u>9.9-63.2</u> 24.3±3.5	<u>5.8-43.6</u> 15.1±2.2	<u>32.8-86.9</u> 59.6±4.4
Высокоэвтрофный	4	<u>22.8-31.2</u> 27.9±2.0	<u>15.7-24.3</u> 20.8±2.1	<u>59.2-82.9</u> 74.5±5.2
Гипертрофный	3	<u>46.5-168.4</u> 93.1±38.0	<u>19.7-58.1</u> 35.8±11.5	<u>34.5-45.8</u> 40.9±3.3

*Примечание.* n – количество определений. Над чертой пределы колебаний параметра, под чертой его среднее значение ± ошибка.



**Рис. 8.1.** Вертикальное распределение в Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища (ст. Мякса, 30.06.1997): (А) – температуры воды ( $T$ , °C) и численности бактериопланктона ( $N_B$ ,  $10^6$  кл/мл) и (Б) – продукции бактериопланктона ( $N_p$ ,  $10^6$  кл/(мл·сут)) и скорости выедания бактерий простейшими ( $N_G$ ,  $10^6$  кл/(мл·сут)).

С помощью метода разбавления в Рыбинском водохранилище определяли скорость выедания планктонными простейшими гетеротрофного и фототрофного пикопланктона (табл. 8.7 и 8.8). Во всех экспериментах удельная скорость роста (или удельная продукция) пикофитопланктона оказалась выше таковой гетеротрофных бактерий, но продукция пикофототрофов была всегда ниже таковой бактерий. В глубоководных районах водохранилища удельная скорость выедания фототрофного пикопланктона была близка или превышала его удельную скорость роста. Вследствие этого, на разных участках простейшими потреблялось от 90 до 137% суточной продукции ФПП (табл. 8.7). В тоже время протозоопланктон потреблял от 32 до 83% бактериальной продукции. При этом удельная продукция гетеротрофных бактерий превышала скорость их выедания в 1.2-3.0 раза (табл. 8.8). В тех экспериментах, где количество ФПП было высоким, потребление бактериальной продукции простейшими было ниже. При высокой численности ФПП доля гетеротрофных бактерий в суммарном рационе планктонных простейших составляла 50-70%, при низкой численности – 88-92%.

В районе речного порта г. Ярославль и прибрежном участке Рыбинского водохранилища в месте поступления сточных вод пос. Борок, в августе 1999 г. наблюдалось интенсивное развитие цианобактерий (табл. 8.9). В этот период в планктоне высокого уровня развития достигали гетеротрофные флагеллаты и инфузории, которые полностью выедали продукцию ФПП и около половины продукции БП. В суммарном рационе протозоопланктона гетеротрофные бактерии составляли 52-53%. Иная ситуация наблюдалась в акватории речного порта г. Углич, загрязненной нефтепродуктами. На этом участке численность ФПП была низкой, а более крупный фитопланктон был представлен единственным массовым видом *Chroomonas* sp. (*Cryptophyta*). Из простейших организмов в планктоне были представлены только гетеротрофные флагеллаты, которые выедали значительную часть как гетеротрофного, так и фототрофного пикопланктона (табл. 8.9). На этом участке воздействие простейших на бактериопланктон было существенно выше, чем на других загрязненных участках.

Таким образом, планктонные простейшие, активно выедавая гетеротрофных бактерий, являются важным фактором, контролирующим их развитие в водохранилищах Волги. Степень участия гетеротрофных флагеллат и инфузорий в утилизации бактериальной продукции определяется уровнем количественного развития этих простейших, присутствием в планктоне кладоцер и коловраток, являющихся конкурентами простейших за бактериальный корм и потребителями мелких флагеллат, а также уровнем развития другого кормового объекта – пикофитопланктона.

**Таблица 8.7.** Продукция фототрофного пикопланктона ( $P$ ,  $\text{мг}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ) и скорость его выедания простейшими ( $G$ ,  $\text{мг}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ) в поверхностном слое воды глубоководной зоны Рыбинского водохранилища в сентябре 1999 г.

Станция (Плес)	N	V	B	$\mu$	P	k	G	G/P
Брейтово (Главный)	29.9	1.363	40.7	0.038	37.1	0.052	50.8	1.37
Волково (Сбросной плес)	169.2	0.873	147.7	0.042	148.9	0.038	134.7	0.90
Любец (Шекснинский)	20.6	0.721	14.8	0.076	27.0	0.068	24.2	0.90
Суда (Шекснинский)	104.6	1.426	149.2	0.047	168.3	0.051	182.6	1.08
Молога (Волжский)	185.2	0.904	167.4	0.027	108.5	0.034	136.6	1.26

*Примечание.* В таблицах 8.7 и 8.8 N – это численность,  $10^3$  кл/мл; V – средний объем клетки,  $\text{мкм}^3$ ; B – биомасса,  $\text{мг}/\text{м}^3$ ;  $\mu$  – удельная скорость роста,  $\text{ч}^{-1}$ ; k – удельная скорость выедания,  $\text{ч}^{-1}$ .

**Таблица 8.8.** Продукция гетеротрофного бактериопланктона ( $P$ ,  $\text{мг}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ) и скорость его выедания простейшими ( $G$ ,  $\text{мг}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ) в поверхностном слое воды глубоководной зоны Рыбинского водохранилища в сентябре 1999 г.

Станция (Плес)	N	V	B	$\mu$	P	k	G	G/P
Брейтово (Главный)	5828.8	0.111	647.0	0.034	528.0	0.025	388.2	0.74
Волково (Сброс- ной плес)	5361.7	0.087	468.1	0.022	247.2	0.014	157.3	0.64
Любец (Шекснинский)	6566.0	0.092	604.1	0.024	348.9	0.020	290.0	0.83
Суда (Шекснинский)	6129.7	0.103	631.4	0.018	272.8	0.012	181.8	0.67
Молога (Волжский)	5416.5	0.109	590.4	0.035	495.9	0.023	325.9	0.66

**Таблица 8.9.** Продукция гетеротрофного и фототрофного пикопланктона ( $P$ , мг/(м<sup>3</sup>·сут)) и скорость его выедания простейшими ( $G$ , мг/(м<sup>3</sup>·сут)) на загрязненных участках литорали водохранилищ в августе 1999 г.

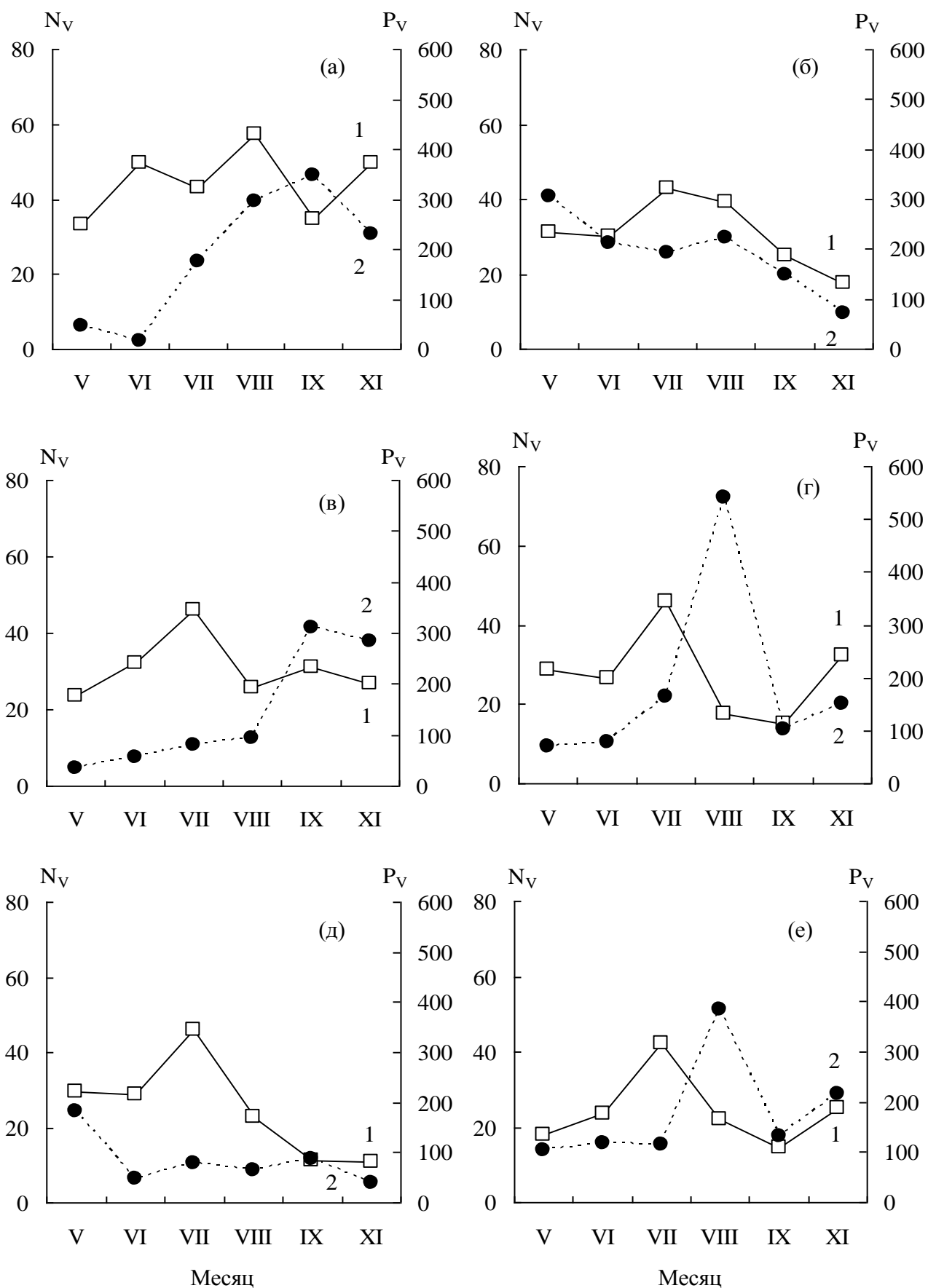
Район исследований	Гетеротрофные бактерии			Пикофототрофы		
	$P$	$G$	$G/P$ , %	$P$	$G$	$G/P$ , %
г. Углич	458	396	86	10.1	14.1	140
г. Ярославль	648	294	45	253.9	271.2	107
пос. Борок	377	184	68	173.2	164.5	95

## 8.2. Вирусы-бактериофаги и их роль в регулировании численности и продукции бактерий

Исследования, начатые в конце 80-х годов прошлого века, показали, что численность планктонных вирусов (вириопланктона) в морях и озерах примерно на порядок выше численности бактерий (Bergh et al., 1989; Maranger, Bird, 1995). Вирусы инфицируют широкий круг гидробионтов, включающий бактерий, цианобактерий, водорослей, простейших, и активно участвуют в круговоротах углерода и других биогенных элементов в водных экосистемах (Bratbak et al., 1994; Fuhrman, 1999; Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004). Вирусы-бактериофаги играют важную роль в регулировании обилия, активности и разнообразия бактериопланктона пресных вод (Proctor, Fuhrman, 1990; Hennes, Simon, 1995; Suttle, 1994; Simek et al., 2001; Fischer, Velimirov, 2002; Bettarel et al., 2003; Choi et al., 2003; Ram et al., 2005; Duhanal, 2006). В определенные периоды гибель бактерий в результате лизиса вирусами может превышать темпы их выедания простейшими и достигать 100% суточной бактериальной продукции (Weinbauer, Höfle, 1998; Fischer, Velimirov, 2002). Результаты этих исследований позволяют рассматривать планктонных вирусов как важный компонент микробных пищевых сетей, играющий существенную роль в регулировании обилия и видового разнообразия своих хозяев.

Изучение распределения и динамики вириопланктона, а также его роли в регулировании продукции бактериопланктона проводили в Рыбинском водохранилище в течение вегетационного периода 2005 г., а в Ивановском и Угличском водохранилищах в августе 2005 г.

Количество вириопланктона в Рыбинском водохранилище изменялось с мая по октябрь в пределах  $(11.0-57.4) \times 10^6$  частиц/мл и составило в среднем  $31.1 \times 10^6$  частиц/мл



**Рис. 8.2.** Сезонные изменения численности (1,  $N_V$ ,  $10^6$  частиц/мл) и продукции (2,  $P_V$ ,  $10^3$  частиц/(мл  $\times$  ч)) вириопланктона на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища: Коприно (а), Молога (б), Наволок (в), Измайлово (г), Средний Двор (д) и Брейтово (е).

(рис. 8.2). Наибольшая численность вирусных частиц регистрировалась на речном участке Волжского плеса (ст. Коприно). Характер сезонной динамики вириопланктона здесь также отличался от других районов водохранилища: максимальное значение количества вирусных частиц отмечалось в августе, тогда как на остальных участках в июле.

Величины численности планктонных вирусов, определенные нами в Рыбинском водохранилище, близки к значениям этого параметра в мезотрофных и мезоэвтрофных пресных водоемах, где они обычно находятся в пределах  $(1.0-5.0) \times 10^7$  частиц/мл (Wommack, Colwell, 2000; Simek et al., 2001; Bettarel et al., 2002), но ниже таковых в эвтрофных озерах  $((11.7-25.0) \times 10^7$  частиц/мл) (Fischer, Velimirov, 2002). Отношение количеств вирусов и бактерий варьировало по акватории Рыбинского водохранилища и в течение вегетационного сезона от 3.0 до 9.4, составляя в среднем 6.0. Эти величины находятся в пределах, регистрируемых в большинстве других водоемов (от 3 до 10) (Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004). Однако в высокоэвтрофных озерах отношение количеств вирио- и бактериопланктона может быть на порядок выше, по-видимому, за счет высокой численности вирусов – циано- и альгофагов (Liu et al., 2006).

Корреляционный анализ выявил тесную связь численности вирусов с продукцией бактерий ( $r = 0.77$ ) и их активностью (темновой ассимиляцией  $\text{CO}_2$ ) ( $r = 0.78$ ). Более слабая корреляция обнаружена с общей численностью бактериопланктона ( $r = 0.49$ ) и первичной продукцией фитопланктона ( $r = 0.42$ ). Установлены также положительные корреляционные связи между количеством планктонных вирусов и абиотическими параметрами: температурой ( $r = 0.51$ ) и прозрачностью воды ( $r = 0.32$ ); и отрицательная связь – с концентрацией взвешенных веществ ( $r = -0.42$ ). Анализ литературных данных свидетельствует, что значимая корреляция между концентрациями вирусов и бактерий в пресных водоемах наблюдается не всегда (Hennes, Simon, 1995; Mathias et al., 1995). Однако более высокие количества вирусных частиц, как правило, регистрируются в более продуктивных водах (Weinbauer et al., 1994; Liu et al., 2006).

Продукция вирусов в Рыбинском водохранилище изменялась в течение вегетационного периода пределах  $(36-542) \times 10^3$  частиц/(мл  $\times$  ч), достигая максимальных значений на разных участках водоема в августе, сентябре или мае (рис. 8.2). Время удвоения численности вириопланктона составляло 1.2-21.1 сут (в среднем 7.6 сут).

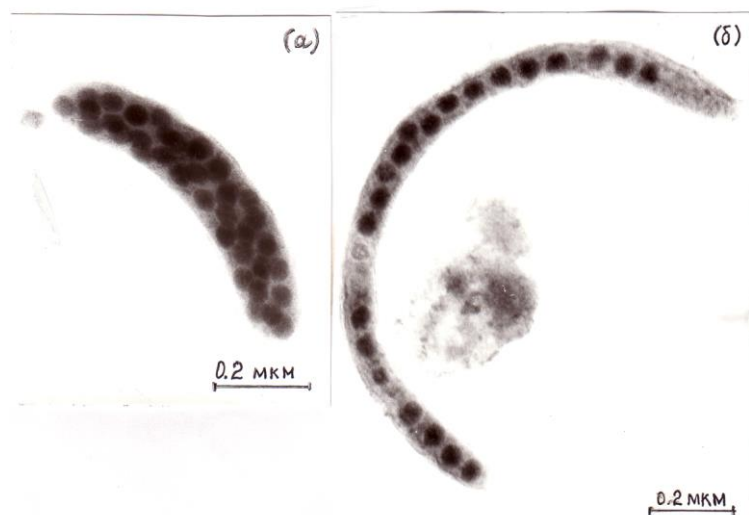
Частота видимых инфицированных вирусами бактерий, т.е. доля бактерий, содержащих в своих клетках зрелые фаговые частицы, составляла 0.9-4.1% общей численности бактериопланктона (табл. 8.10). На основании этих данных рассчитано, что от 4 до 25% (в среднем 16%) всех бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища было инфицировано фагами, причем большинство инфицированных бактерий имело палочковидную форму. Инфицированные бактерии содержали до 80 зрелых фаговых частиц. Средние для пробы воды значения количества



фагов в клетке составляли 7-22 частиц/кл (рис. 8.3). Как правило, доля инфицированных клеток в бактериопланктоне была наибольшей в конце лета – осенью (табл. 8.11).

**Таблица 8.10.** Сезонные изменения частоты видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC, %), скорости лизиса бактерий вирусами (L,  $10^3$  кл/(мл × ч)) и скорости потребления бактерий гетеротрофными флагеллятами (FG,  $10^3$  кл/(мл × ч)) в Рыбинском водохранилище в 2005 г.

Место отбора проб	Параметр	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Среднее
Коприно	FVIC	0.9	-	2.9	2.3	3.7	3.2	2.6
	L	6.6	-	21.9	27.0	24.8	19.1	19.9
	FG	40.9	32.7	56.0	31.1	16.6	43.4	36.8
Молога	FVIC	2.8	3.8	2.9	3.8	2.4	2.0	3.0
	L	21.9	25.9	19.0	32.0	11.4	7.8	19.7
	FG	40.4	13.0	44.1	35.9	7.6	7.8	24.8
Наволоки	FVIC	0.5	1.1	1.7	1.5	3.7	4.0	2.1
	L	2.4	6.2	10.2	9.5	20.7	21.8	11.8
	FG	35.7	11.6	12.3	18.3	6.2	4.1	14.7
Измайлово	FVIC	0.8	0.8	1.0	4.1	4.0	3.0	2.3
	L	4.7	3.6	8.7	27.1	14.7	15.1	12.3
	FG	40.7	10.3	14.0	10.2	5.0	6.8	14.5
Средний Двор	FVIC	3.3	1.1	1.2	1.0	3.1	1.4	1.9
	L	20.4	5.2	11.1	5.0	11.0	2.8	6.3
	FG	37.8	9.7	9.6	8.2	6.4	2.1	12.3
Брейтово	FVIC	2.1	2.3	1.2	3.9	3.5	3.8	2.8
	L	10.4	9.1	11.4	25.9	16.3	16.7	14.9
	FG	37.3	6.9	15.9	14.7	6.7	7.5	14.8

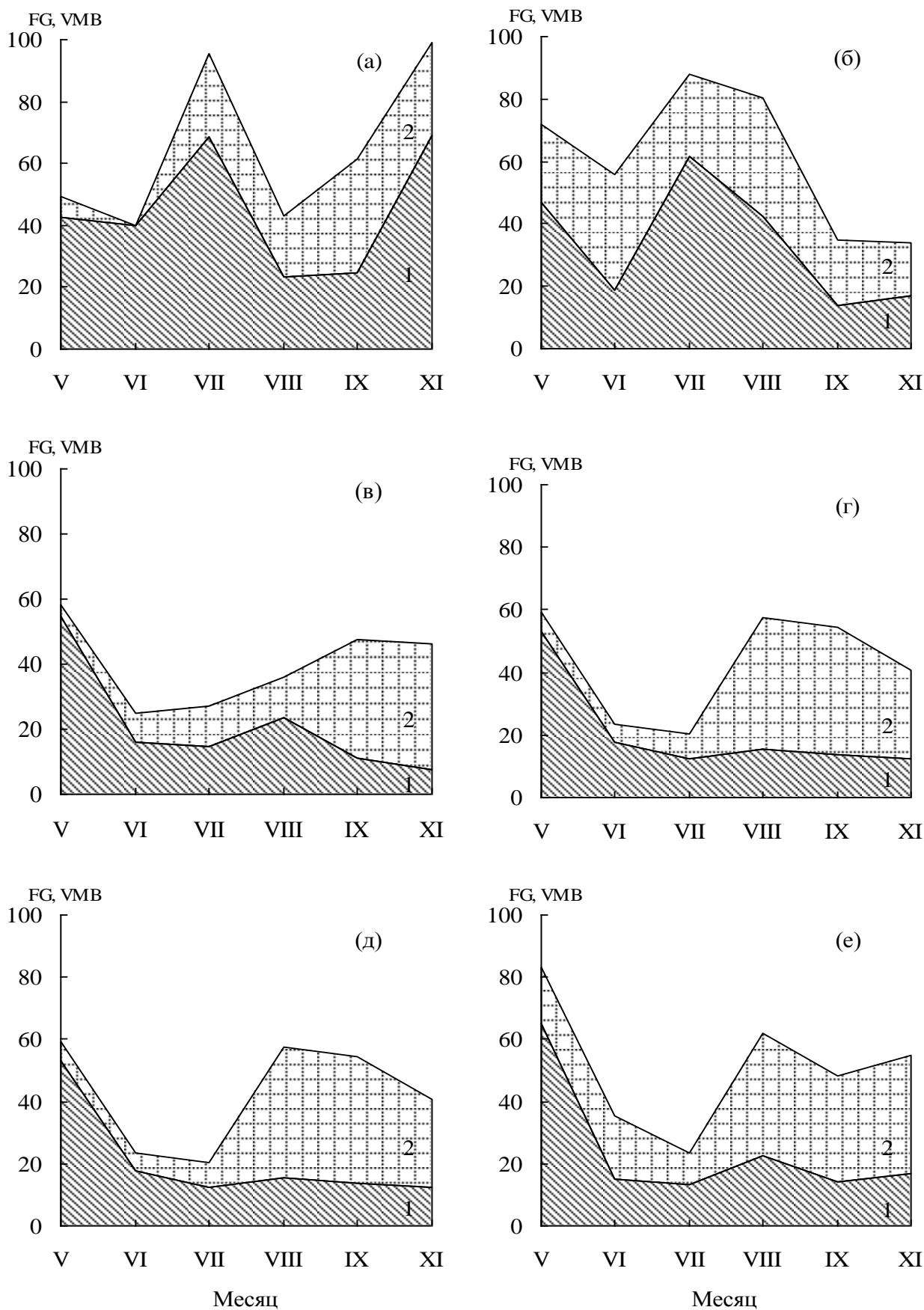


**Рис. 8.3.** Электронно-микроскопические фотографии планктонных бактерий вибриоидной (а) и нитевидной (б) формы, инфицированных вирусами.

**Таблица 8.11.** Среднее количество зрелых фаговых частиц в бактериальных клетках (BS, частиц/кл) в Рыбинском водохранилище в мае – октябре 2005 г.

Место отбора проб	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Среднее
Коприно	7 (19)	-	8 (36)	11 (19)	14 (38)	12 (41)	10.4
Молога	14 (67)	8 (45)	10 (30)	7 (28)	13 (32)	9 (52)	10.2
Наволоки	15 (34)	9 (27)	8 (15)	10 (27)	15 (43)	13 (128)	11.7
Измайлово	15 (49)	22 (21)	19 (24)	20 (57)	7 (20)	10 (43)	15.5
Ср. Двор	9 (26)	9 (28)	7 (40)	13 (21)	8 (48)	14 (41)	10.0
Брейтово	10 (34)	13 (47)	10 (40)	15 (46)	8 (30)	13 (40)	11.5

*Примечание.* В скобках приведены коэффициенты вариации ( $C_v$ , %).



**Рис. 8.4.** Сезонные изменения доли суточной продукции бактериопланктона ( $P_B$ ), выедаемой гетеротрофными флагеллятами (1, FG, % от  $P_B$ ) и лизируемой вирусами (2, VMB, % от  $P_B$ ) на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища: Коприно (а), Молога (б), Наволок (в), Измайлово (г), Средний Двор (д) и Брейтово (е).

**Таблица 8.12.** Средние за вегетационный сезон доли бактериальной продукции (%), лизируемой вирусами (VMB) и выедаемой гетеротрофными флагеллятами (FG) в Рыбинском водохранилище

Место отбора проб	VMB	FG
Коприно	24.1 (42)	45.6 (41)
Молога	27.5 (32)	33.4 (53)
Наволоч	18.7 (74)	21.3 (74)
Измайлово	21.7 (72)	20.9 (70)
Ср. Двор	16.4 (60)	20.2 (81)
Брейтово	26.6 (41)	24.5 (75)
Всё водохранилище	22.5	27.5

*Примечание.* В скобках приведены коэффициенты вариации ( $C_v$ , %).

Вирусы являются важным фактором, контролирующим бактериопланктон Рыбинского водохранилища. Расчеты показывают, что скорость лизиса бактерий вирусами составляла  $(2.4-32.0) \times 10^3$  кл/(мл  $\times$  ч) (табл. 8.10). В течение вегетационного периода вирусы лизировали 3.7-41.8% суточной продукции бактериопланктона (рис. 8.4). Эти величины согласуются с данными, полученными при исследовании других озер и водохранилищ, в которых вирусы утилизируют от 1.0 до 46.8% суточной бактериальной продукции (Hennes, Simon, 1995; Weinbauer, Höfle, 1998; Šimek et al., 2001; Bettarel et al., 2003). Наибольшая гибель бактерий в результате вирусного лизиса наблюдалась в Рыбинском водохранилище в конце лета – осенью, т.е. в период массового развития в водохранилище ветвистоусых ракообразных, снижающих обилие флагеллят и инфузорий. На большей части водохранилища роль вирусов в утилизации бактериальной продукции была сравнима с таковой гетеротрофных флагеллят. Только в речной части Волжского плеса (ст. Коприно) в результате лизиса вирусами элиминировалось бактерий почти в 2 раза меньше, чем выедалось жгутиконосцами (табл. 8.12). В среднем за вегетационный период вирусы лизировали 22.5% бактериальной продукции, что в 1.2 раза ниже того, что потреблялось гетеротрофными флагеллятами. Совместно жгутиконосцы и вирусы в течение вегетационного периода утилизировали от 36.8 до 69.7% бактериальной продукции. Таким образом, гетеротрофные жгутиконосцы и вирусы – это два важнейших биотических фактора, регулирующих развитие бактериопланктона Рыбинского водохранилища. То, какой из этих двух факторов преобладает, чрезвычайно важно для функционирования всего планктонного сообщества. Выедание бактерий простейшими с последующим потреблением последних метазойным планктоном приводит к переносу углерода и других биогенных эле-

ментов на высшие уровни трофических сетей, в то время как вирусный лизис приводит к рециклингу элементов в пределах микробной «петли» (бактерии → бактериофаги → РОВ → бактерии).

В литературе отмечалось стимулирование бактериофагами роста и размножения неинфицированной части бактериопланктона. Это происходит за счет того, что при вирусном лизисе выделяется значительное количество органических субстратов и соединений биогенных элементов, которые утилизируются внутри микробного сообщества и не поступают на более высокие трофические уровни (Weinbauer, 2004). В Рыбинском водохранилище гибель значительной части бактериопланктона в результате вирусного лизиса предполагает поступление в водную среду большого количества органических субстратов, которые становятся доступными для гетеротрофных микроорганизмов. Так, с мая по октябрь бактериофаги лизировали за сутки от  $58 \times 10^3$  до  $768 \times 10^3$  бактериальных клеток в 1 миллилитре воды (в среднем для водохранилища  $346 \times 10^3$  кл/(мл × сут)), или от 1.0 до 13.1 (в среднем 6.2) мкг С/(л × сут). Если допустить, что в одной вирусной частице содержится  $10^{-10}$  мкг С (Gonzalez, Suttle, 1993), то для процессов репликации нуклеиновых кислот и синтеза белков вирусы использовали от 0.1 до 1.7 (в среднем 0.5) мкг С/(л × сут) органических веществ инфицированных бактерий. В результате лизиса вирусами в водную среду поступало 0.9-12.1 (в среднем 5.7) мкг С/(л × сут) органических веществ, что составляло 0.4-50.0% (в среднем 6.6%) суточной первичной продукции планктона.

Исследования количественного распределения вириопланктона и фаг-индуцированной гибели гетеротрофного бактериопланктона в Иваньковском и Угличском водохранилищах проводили в августе 2005 г., когда на большей части акватории наблюдалось интенсивное развитие фитопланктона. Средние величины первичной продукции фитопланктона в единице объема воды и под 1 м<sup>2</sup> поверхности в эвтрофном Иваньковском водохранилище ( $1775 \pm 2068$  мг С/(м<sup>3</sup> × сут) и  $2664 \pm 1961$  мг С/(м<sup>2</sup> × сут), соответственно) были выше, чем в мезотрофном Угличском ( $620 \pm 240$  мг С/(м<sup>3</sup> × сут) и  $1426 \pm 423$  мг С/(м<sup>2</sup> × сут), соответственно). Это позволило охарактеризовать воды большей части Иваньковского водохранилища как эвтрофные, Угличского – как мезотрофные (Бульон, 1994).

Наблюдался значительный размах колебаний численности и биомассы бактериопланктона по акватории водохранилищ. В Иваньковском водохранилище общее количество бактерий находилось в пределах  $(6.2-31.0) \times 10^6$  (в среднем  $12.0 \times 10^6$ ) кл/мл, в Угличском – в пределах  $(5.4-15.3) \times 10^6$  кл/мл (в среднем  $12.0 \times 10^6$ ) кл/мл (табл. 8.13 и 8.14). Количество планктонных вирусов в Иваньковском водохранилище изменялось от  $15.7 \times 10^6$  до  $120.3 \times 10^6$  частиц/мл, составляя в среднем  $(55.2 \pm 32.9) \times 10^6$  частиц/мл (табл. 8.13).

Наибольшая численность вириопланктона была обнаружена в Шошинском плесе у пос. Безбородово, где была зарегистрирована также максимальная численность бактериопланктона. В Иваньковском водохранилище численность планктонных вирусов превышала численность бактерий в 2.5-7.0 раз, в среднем для водоема в 4.6 раза. Количество вириопланктона в Угличском водохранилище изменялось в пределах  $(21.7-73.8) \times 10^6$  (в среднем  $(42.9 \pm 16.9) \times 10^6$ ) частиц/мл (табл. 8.14). Максимальная численность вирусных частиц были зарегистрированы у с. Прилуки в приплотинном глубоководном районе водохранилища. Отношение численности вирусов к численности бактерий составляло 3.1-5.0 (в среднем 4.2). Значения этого параметра, полученные в августе в Иваньковском и Угличском водохранилищах, оказались ниже среднего за вегетационный период значения в Рыбинском водохранилище (6.0), и близки к нижнему пределу величин, сообщаемых в литературе (Wommack, Colwell, 2000).

Корреляционный анализ выявил тесную связь численности вирусов с численностью бактерий как в Иваньковском ( $r = 0.90$ ), так и в Угличском ( $r = 0.93$ ) водохранилищах. Положительные корреляции обнаружены также между количеством вириопланктона и продукцией бактериопланктона в Иваньковском ( $r = 0.74$ ) и Угличском ( $r = 0.69$ ) водохранилищах. Достоверную связь между численностью вирусов и первичной продукцией фитопланктона установить не удалось.

**Таблица 8.13.** Численность бактерио- и вириопланктона в канале им. Москвы и Ивановском водохранилище 22-26 августа 2005 г.

Место отбора проб	$N_B$ , $10^6$ кл/мл	$N_V$ , $10^6$ частиц/мл	$N_V/N_B$
канал им. Москвы	10.03	62.77	6.25
Иваньковское водохранилище			
У с. Юрьевское	6.21	23.78	3.83
У с. Городня	6.67	31.39	4.71
У оз. Вигодоць	10.46	35.67	3.41
5 км выше устья р. Шоша	6.37	15.69	2.46
У пос. Безбородово	31.00	120.32	3.88
У с. Свердлово	7.56	47.41	6.27
У г. Конаково	6.93	31.39	4.53
В Мошковичском заливе	13.99	56.24	4.02
У с. Корчева	16.48	96.78	5.87
У о-ва Уходово	15.69	71.93	4.58
У о-ва Липня	10.86	76.09	7.01

**Таблица 8.14.** Численность бактерио- и вириопланктона в Угличском водохранилище 22-26 августа 2005 г.

Место отбора проб	$N_B$ , $10^6$ кл/мл	$N_V$ , $10^6$ частиц/мл	$N_V/N_B$ , %
У устья р. Дубна	5.86	21.68	3.69
У г. Кимры	8.87	34.40	3.88
У г. Белый Городок	5.40	23.18	4.29
Ниже устья р. Медведица	8.40	40.11	4.78
У устья р. Нерль	10.81	33.65	3.11
У с. Новоокотово	8.36	34.40	4.11
У устья р. Кашинка	10.30	51.59	5.01
У г. Калязин	14.11	57.68	4.09
У с. Прилуки	15.31	73.84	4.82
У Грехова ручья	14.44	58.32	4.04

Частота видимых инфицированных фагами бактерий (FVIC), т.е. доля бактерий, содержащих внутри клеток зрелые фаговые частицы, составляла в Иваньковском водохранилище 1.22-3.56% (в среднем 2.14%), в Угличском – 1.39-5.77% (в среднем 2.68%) и в канале им. Москвы – 1.00% общей численности бактерий (табл. 8.15 и 8.16). В Иваньковском водохранилище большинство инфицированных бактерий имели форму палочек и вибрионов, в Угличском – вибрионов, а в канале им. Москвы – палочек (табл. 8.17). На основании этих данных было рассчитано, что от 8.3 до 22.4% (в среднем 14.0%) планктонных гетеротрофных бактерий были инфицированы фагами в Иваньковском водохранилище, от 9.4 до 33.5 % (в среднем 17.3%) – в Угличском и 6.9% – в канале им. Москвы. В Иваньковском водохранилище вирусы лизировали бактерий со скоростью  $(669-3059) \times 10^3$  кл/(мл  $\times$  сут), что составляло 10.5-34.8% суточной продукции бактериопланктона (табл. 8.15). Наиболее интенсивный вирусный лизис бактериопланктона наблюдался в Иваньковском плесе у с. Свердлово. В среднем для этого водохранилища в результате лизиса вирусами за сутки погибало  $1292 \times 10^3$  бактерий/мл, что составляло 19.1% бактериальной продукции. В канале им. Москвы фаг-индуцированная гибель бактерий составила  $776 \times 10^3$  кл/(мл  $\times$  сут), что соответствовало только 7.8% суточной продукции бактериопланктона. В Угличском водохранилище вирусы лизировали бактерий со скоростью  $(372-2227) \times 10^3$  (в среднем  $1122 \times 10^3$ ) кл/(мл  $\times$  сут), что составляло 13.7-40.2% (в среднем 23.5%) суточной продукции бактериопланктона (табл. 8.16). Наибольшая гибель бактерий в результате вирусного лизиса наблюдалась в районах, прилегающих к устьям рек Нерль и Кашинка.

В Иваньковском водохранилище инфицированные бактерии содержали до 403 зрелых фаговых частиц, а в среднем для пробы воды (BS) – от 17 до 83 частиц/кл (табл. 8.15). Продукция вирусов варьировала в пределах  $(11.4-131.5) \times 10^6$  частиц/(мл  $\times$  сут), достигая наибольших значений у с. Корчева и острова Уходово. В канале им. Москвы на каждую инфицированную бактерию приходилось в среднем 34 вирусных частицы, а продукция вириопланктона составила  $26.4 \times 10^6$  частиц/(мл  $\times$  сут). В Угличском водохранилище количество зрелых фагов в бактериях достигало 312 частиц/кл, а в среднем для пробы – 23-109 частиц/кл (табл. 8.16). Продукция вириопланктона варьировала в пределах  $(12.2-111.4) \times 10^6$  частиц/(мл  $\times$  сут) и была максимальной на участке водохранилища около впадения р. Нерль.

Среднее количество внутриклеточных фагов в инфицированных бактериях было выше в Иваньковском водохранилище, что, по-видимому, связано с более крупными размерами бактериальных клеток: средний объем бактерий составлял  $1.107 \text{ мкм}^3$  в Иваньковском водохранилище и  $0.092 \text{ мкм}^3$  в Угличском. Продукция вирусов в этом эвтрофном во-



доеме также превышала таковую в мезотрофном Угличском водохранилище и в канале им. Москвы в среднем в 1.5 и 2.7 раза, соответственно.

Скорость вирусного лизиса бактерий, выраженная в количестве клеток в единице объема воды за единицу времени ( $L$ ), была также выше в эвтрофном водохранилище по сравнению с мезотрофным (табл. 8.15 и 8.16). Напротив, доля суточной продукции бактериопланктона, лизируемой вирусами (FMVL), оказалась выше в мезотрофном Угличском водохранилище. Не выявлено зависимости фаг-индуцированной гибели бактерий от уровня первичной продукции фитопланктона, но установлены слабая положительная корреляционная связь этого показателя с отношением численностей вирусов и бактерий ( $r = 0.28$ ) и сильная связь с продукцией бактериопланктона ( $r = 0.74$ ).

**Таблица 8.15.** Среднее количество зрелых фагов в клетках бактерий (BS), продукция вирусов ( $P_V$ ), частота видимых инфицированных бактерий (FVIC), частота инфицированных клеток (FIC), скорость вирусного лизиса бактерий ( $L$ ) и вызванная вирусами гибель бактериопланктона (FMVL) в канале им. Москвы и Иваньковском водохранилище

Место отбора проб	BS, частиц/кл	$P_V, 10^6$ частиц/ (мл $\times$ сут)	FVIC, % от $N_B$	FIC, % от $N_B$	L		FMVL, % от $P_V$
					$10^3$ кл/ (мл $\times$ сут)	мг С/ (м <sup>3</sup> $\times$ сут)	
канал им. Москвы	34	26.39	1.00	6.90	776	16.1	7.8
Иваньковское водохранилище							
У с. Юрьевское	79	66.80	1.97	13.11	846	20.5	16.8
У с. Городня	60	40.94	1.22	8.33	682	13.5	10.5
У оз. Вигодошь	73	65.24	2.69	17.48	894	21.0	24.5
5 км выше устья р. Шоша	50	70.03	3.56	22.42	1401	20.3	34.8
У пос. Безбородово	17	11.37	1.32	8.98	669	16.4	10.6
У с. Свердлово	83	123.75	1.58	10.65	1491	36.2	13.0
У г. Конаково	43	131.55	2.63	17.12	3059	76.1	23.8
Среднее	58	72.81	2.14	14.00	1292	29.1	19.1

**Таблица 8.16.** Среднее количество зрелых фагов в клетках бактерий (BS), продукция вирусов ( $P_V$ ), частота видимых инфицированных бактерий (FVIC), частота инфицированных клеток (FIC), скорость вирусного лизиса бактерий (L) и вирус-индуцированная гибель бактериопланктона (FMVL) в Угличском водохранилище

Место отбора проб	BS, частиц/кл	$P_V, 10^6$ частиц/ (мл $\times$ сут)	FVIC, % от $N_B$	FIC, % от $N_B$	L		FMVL, % от $P_V$
					$10^3$ кл/ (мл $\times$ сут)	мг С/ (м <sup>3</sup> $\times$ сут)	
У устья р. Дубна	33	12.26	1.71	11.51	372	10.0	14.2
У г. Кимры	23	22.17	1.93	12.90	964	17.1	16.4
У г. Белый Городок	109	55.47	3.33	21.21	509	9.2	31.9
Ниже устья р. Медведица	71	111.39	3.00	19.29	1569	35.4	28.0
У устья р. Нерль	27	31.58	5.77	33.47	1170	18.5	40.2
У с. Новоокотово	33	73.51	3.06	19.60	2227	39.0	28.7
У устья р. Кашинка	35	49.29	2.26	14.92	1408	30.1	19.8
У г. Калязин	35	36.76	1.39	9.44	1050	22.1	18.8
У с. Прилуки	40	33.04	1.65	11.10	826	22.7	13.7
Среднее	45	47.27	2.68	17.33	1122	22.7	23.5

**Таблица 8.17.** Доля в инфицированном бактериопланктоне клеток различной морфологии  
(% количества инфицированных бактерий)

Место отбора проб	Вибрионы	Палочки	Кокки	Нити
канал им. Москвы	14.3	64.3	14.3	7.1
Иваньковское водохранилище				
У с. Юрьевское	50.0	45.0	5.0	0
У с. Городня	28.5	42.9	28.6	0
У оз. Вигодоць	47.0	47.1	5.90	0
5 км выше устья р. Шоша	25.0	43.8	31.2	0
У пос. Безбородово	28.6	71.4	0	0
У с. Свердлово	60.0	28.0	8.0	4.0
У г. Конаково	47.4	36.8	10.5	5.3
Среднее	40.9	45.0	12.7	1.4
Угличское водохранилище				
У устья р. Дубна	65.2	30.4	4.4	0
У г. Кимры	65.0	25.0	5.0	5.0
У г. Белый Городок	40.0	53.3	6.7	0
Ниже устья р. Медведица	68.2	22.7	9.1	0
У устья р. Нерль	54.2	25.0	12.5	8.3
У с. Новоокотово	63.6	36.4	0	0
У устья р. Кашинка	45.5	31.8	22.7	0
У г. Калязин	50.0	25.0	12.5	12.5
У с. Прилуки	50.0	27.8	11.1	11.1
Среднее	55.8	30.8	9.3	4.1

Количество внеклеточных вирусных частиц и его отношение к численности бактерий выше в более продуктивном Иваньковском водохранилище. Однако инфицированные клетки составляли большую долю в бактериопланктоне Угличского водохранилища. Подобные ситуации, наблюдаемые и в других водоемах, свидетельствуют о том, что большая степень контактов между вирусами и бактериями не всегда приводит к увеличению гибели бактерий (Choi et al., 2003; Bettarel, 2004).

Исследования пресноводных и морских экосистем выявили, что среди факторов, регулирующих численность и активность вириопланктона, находятся концентрация растворенного кислорода, трофический статус водоема, температура, воздействие света, осо-

бенно его ультрафиолетовой области, содержание взвешенных органических веществ, бактериотрофная активность простейших и другие. Во многих водоемах вирусы лизируют от 10 до 40%, а в отдельные периоды до 100% продукции бактериопланктона (Weinbauer, Höfle, 1998; Simek et al., 2001; Vrede et al., 2003; Bettarel et al., 2004). Полученные нами величины фаг-индуцированной гибели бактерий в водохранилищах Верхней Волги близки к таковым, регистрируемым в мезотрофных и эвтрофных водах, где роль вирусов сравнима с ролью простейших, которым до появления количественных данных о распространении вириопланктона отводили роль главного биотического фактора, контролирующего развитие бактериопланктона. Параллельные оценки воздействия вирусов и протистов на бактериопланктон показали, что в мезоэвтрофном водохранилище Римов (Чехия) вирусы лизировали в среднем за сутки 25% бактериальной продукции, в то время как протисты выедали примерно в два раза больше, причем в экспериментах *in situ* было выявлено стимулирование простейшими активности бактериофагов (Simek et al., 2001). В олигомезотрофном водохранилище Сеп (Франция) вирусы лизировали 1-60% (в среднем 21%) бактериальной продукции, что было сопоставимо с воздействием на бактериопланктон гетеротрофных жгутиконосцев (Ram et al., 2005). Совместно бактериофаги и флагелляты элиминировали в среднем 55% бактериальной продукции, причем лизис преобладал ранней весной, а выедание – в конце лета – осенью. По-видимому, остальная часть продукции бактериопланктона потреблялась инфузориями и метазойным зоопланктоном. В весенний период в крупном мезотрофном оз. Женева (Франция) вирусы и гетеротрофные флагелляты вызывали гибель 31-42% образовавшихся за сутки бактерий, причем вклад вирусов не превышал 10% (Duhanel et al., 2006). В мезотрофном оз. Констанс (Германия) бактериофаги были важным фактором, контролирующим обилие и формирующим структуру бактериопланктона, лизируя 24% его продукции (Hennes, Simon, 1995). В олигомезотрофном и эвтрофном озерах (Франция) вирусы лизировали в среднем 16.2% и 9.0% бактериальной продукции, соответственно (Bettarel et al., 2004). Во все сезоны, кроме периода температурной стратификации, вирусы оказывали меньшее воздействие на бактериопланктон, чем простейшие, однако их воздействие было менее вариабельным. Относительная суммарная гибель бактерий от лизиса и выедания была выше в олигомезотрофном озере по сравнению с эвтрофным: она составляла в среднем 56.5% и 36.3% бактериальной продукции, соответственно. В эвтрофной старице р. Дунай бактериофаги были главным фактором, контролирующим развитие бактериопланктона, вызывая лизис 55.7-62.7% суточной продукции бактерий, тогда как гетеротрофные жгутиконосцы выедали не более 5% (Fischer, Velimirov, 2002). В различных слоях водной толщи стратифицированного эвтрофного оз. Плюсци (Германия) вклад этих факторов, регулирующих обилие бактерий, различался.

Если в эпилимнионе главным фактором были простейшие, а вирусы лизировали только 7.7-27.8% бактериальной продукции, то в гипolimнионе вирусы лизировали уже 38.4-97.3% бактериальной продукции (Weinbauer, Höfle, 1998). В результате в анаэробной зоне озера большая часть углерода циклировала в пределах вирусной «петли». Уэйнбауэр с соавт. (Weinbauer et al., 1993) показали, что лизис бактерий вирусами особенно важен в высокопродуктивных экосистемах. Однако позже были получены данные, свидетельствующие о том, что этот процесс играет существенную роль и в олиготрофных водах (Vrede et al., 2003).

Лизис вирусами клеток хозяина способствует высвобождению легкоусвояемого РОВ. Расчеты показывают, что в Иваньковском водохранилище бактериофаги лизировали за сутки от 13.5 до 76.1 (в среднем 27.5) мг  $C/m^3$ , а в Угличском водохранилище – от 10.1 до 30.2 (в среднем 20.1) мг  $C/m^3$  биомассы бактериопланктона. Расчеты показывают, что для процессов репликации нуклеиновых кислот и синтеза белковой оболочки в Иваньковском водохранилище использовалось от 1.1 до 13.1 (в среднем 6.7) мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$  органических веществ инфицированных бактерий, в Угличском – от 1.3 до 9.5 (в среднем 4.2) мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$ . Скорость поступления в водную среду органических соединений бактерий в процессе вирусного лизиса составляла в Иваньковском водохранилище 9.4-63.0 (в среднем 20.8) мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$  или 1.9-74.3% (в среднем 28.5%) суточной первичной продукции планктона под 1  $m^2$  поверхности водоема. В Угличском водохранилище количество органических веществ, поступающих в водную среду в результате вирусного лизиса, колебалось в пределах 4.0-25.3 (в среднем 15.9) мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$ , что составляло 6.9-29.4% (в среднем 16.1%) суточной первичной продукции планктона под 1  $m^2$  поверхности. Таким образом, гибель бактерий в результате вирусного лизиса, приводит к обогащению водной среды исследованных водохранилищ значительным количеством органических субстратов, которые повторно усваиваются гетеротрофными бактериями. Тем самым, существенная часть углерода циркулирует внутри вирусной «петли» (бактерии – бактериофаги – РОВ – бактерии) и не поступает не только на высшие звенья планктонных трофических сетей (зоопланктон и рыбы), но даже на промежуточные стадии (простейшие) (Bettarell et al., 2002; Weinbauer, 2004).

## Глава 9. Бактерии как компонент планктонного сообщества

Для разработки фундаментальных основ управления биологическими ресурсами водных экосистем необходимы точные знания о трофической структуре и закономерностях организации и функционирования планктонных сообществ в водоемах разных биологических типов. Как отмечал Г.Г. Винберг (Винберг, 1969), количественную оценку потоков энергии на всех трофических уровнях можно считать одной из основных задач исследования водоемов. Одним из условий адекватной оценки трофических взаимоотношений в водных сообществах является единовременный отбор проб для изучения структурных и функциональных характеристик различных групп гидробионтов. Такой подход осуществлен в ряде комплексных гидробиологических экспедиций ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН по водохранилищам Верхней Волги, в результате которых получены данные о доле гетеротрофного бактериопланктона в суммарной биомассе планктонных сообществ и его участии в потоках углерода в трофических сетях этих водоемов.

### 9.1. Вклад гетеротрофного бактериопланктона в формирование суммарной биомассы планктона водохранилищ

При проведении вычислений величины биомасс основных компонентов планктона выражались в единицах углерода ( $\text{мг С/м}^3$ ). Биомассу фитопланктона рассчитывали из концентрации хлорофилла *a* ([Chl *a*]) (табл. 9.1). При переходе от сырой биомассы организмов многоклеточного зоопланктона к углероду принимали, что их сухая (беззольная) масса (DW) составляет 10% сырой и в ней содержится 50% углерода (Экологическая система..., 1985; Dumont et al., 1975). Допускали также, что средняя концентрация углерода в 1 планктонной вирусной частице составляет  $10^{-10}$   $\text{мкг С}$  (Gonzalez, Suttle, 1993).

Комплексные гидробиологические исследования, выполненные в 2005 г., позволили изучить структуру планктонных сообществ Иваньковского, Угличского, Рыбинского, Горьковского, Чебоксарского (на участке от нижнего бьефа Горьковской ГЭС до г. Нижний Новгород) и Шекснинского водохранилищ. Эти экспедиции проводились во второй половине лета, т.е. в автотрофную фазу развития планктонных сообществ, когда их биомасса достигает максимальных значений. Кроме того, изучение летнего планктона представляет интерес в связи с тем, что именно в период летней стагнации проявляются негативные изменения, связанные с эвтрофированием водоемов. В исследованных водохранилищах проводились определения численности и биомассы основных компонентов планктонного сообщества, а именно: фитопланктона, бактериопланктона, вирусов, гетеротроф-

ных флагеллят, инфузорий, многоклеточного зоопланктона, что впервые позволило в полной мере оценить величину суммарной биомассы планктона в водохранилищах Волги.

**Таблица 9.1.** Коэффициенты для расчета содержания углерода (C) в биомассе различных групп планктона

Группа	C	Источник
Бактерии	$C = 0.12 \times V^{0.72}$	Norland, 1993
Пикофитопланктон	$C = 0.165 \times V$	Jochem, 1988
Нанофитопланктон	$C = 0.14 \times V$	Rocha, Duncan, 1985
Гетеротрофные флагелляты	$C = 0.22 \times V$	Børsheim, Bratbak, 1987
Инфузории	$C = 0.11 \times V$	Turley et al., 1986
Фитопланктон	$C = 25 \times [\text{Chl a}]$	Peterson, 1978
Мелкие коловратки	$C = 0.085 \times V$	Båmstedt, 1985
Остальной метазоопланктон	$C = 0.5 \times DW$	Latja, Salonen, 1978

**Таблица 9.2.** Суммарная биомасса планктона ( $B_p$ ) и биомасса бактериопланктона ( $B_b$ ) в водохранилищах Волги

Водохранилище	Объем водоема, км <sup>3</sup> *	$B_p$		$B_b$	
		мг C/м <sup>2</sup>	весь водоем, т C	мг C/м <sup>2</sup>	весь водоем, т C
Иваньковское	1.12	7091	1000	2279	321
Угличское	1.24	5582	740	2256	295
Рыбинское	25.42	6429	18400	1325	3388
Горьковское	8.70	6091	6200	1793	1818
Шекснинское	6.50	3322	3900	673	793

*Примечание.* \* - данные взяты из Авакян, Широков, 1990 и Литвинов, 2000.

Полученные с помощью радиоуглеродного метода величины первичной продукции планктона позволили согласно трофической классификации водоемов (Бульон, 1994) охарактеризовать Иваньковское, Рыбинское и Горьковское водохранилища как эвтрофные, а Угличское и Шекснинское как мезоэвтрофные (табл. 9.3). Наиболее высокие значения суммарной биомассы планктона ( $B_p$ ) как в единице объема воды, так и под 1 м<sup>2</sup> были зарегистрированы в Иваньковском водохранилище (табл. 9.2 и 9.3). Высокая биомасса планктонных организмов наблюдалось также в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. В Угличском и Шекснинском водохранилищах величины суммарной биомассы планктона в

единице объема воды оказались близкими, но в более глубоком Угличском водохранилище биомасса планктона под 1 м<sup>2</sup> была в 1.7 раза выше, чем в Шекснинском.

**Таблица 9.3.** Первичная продукция планктона (мг С/(м<sup>2</sup> × сут)), биомасса (мг С/м<sup>3</sup>) планктонного сообщества (V<sub>P</sub>), фитопланктона (V<sub>Ph</sub>), вириопланктона (V<sub>V</sub>), бактериопланктона (V<sub>B</sub>) и протозойного и метазойного планктона (V<sub>Z</sub>) в водохранилищах Верхней и Средней Волги в августе – сентябре 2005 г.

Параметр	Иваньков- ское	Углич- ское	Рыбин- ское	Горьков- ское	Чебокс- сарское	Шекс- нинское
n*	12	10	17	14	3	12
R <sub>P</sub>	1773	1006	1873	1507	-	1021
V <sub>P</sub>	893±186**	594±128	723±76	710±62	627±32	602±97
V <sub>Ph</sub>	333±40	177±44	432±63	438±54	432±32	330±88
V <sub>V</sub>	6±1	6±1	4±0.4	5±0.5	3±0.3	2±0.1
V <sub>B</sub>	287±60	238±33	149±9	209±14	168±12	122±15
V <sub>Z</sub>	267±126	173±90	138±20	58±17	24±5	148±18
V <sub>B</sub> /V <sub>P</sub> , %	32.1	40.1	20.6	29.4	26.8	20.3
V <sub>Ph</sub> /(V <sub>B</sub> +V <sub>Z</sub> ), %	60.1	43.1	150.5	164.0	225.0	122.2

*Примечание.* \* n – количество определений, \*\* – среднее значение для столба воды ± ошибка.

Анализ величин первичной продукции и общей биомассы планктона под 1 м<sup>2</sup> выявил сильную положительную связь между этими показателями ( $R^2 = 0.77$ ,  $P < 0.05$ ). Зная объемы водохранилищ, можно ориентировочно рассчитать запасы «живого» вещества в них. Основная часть этих запасов сосредоточена в Рыбинском водохранилище (табл. 9.2).

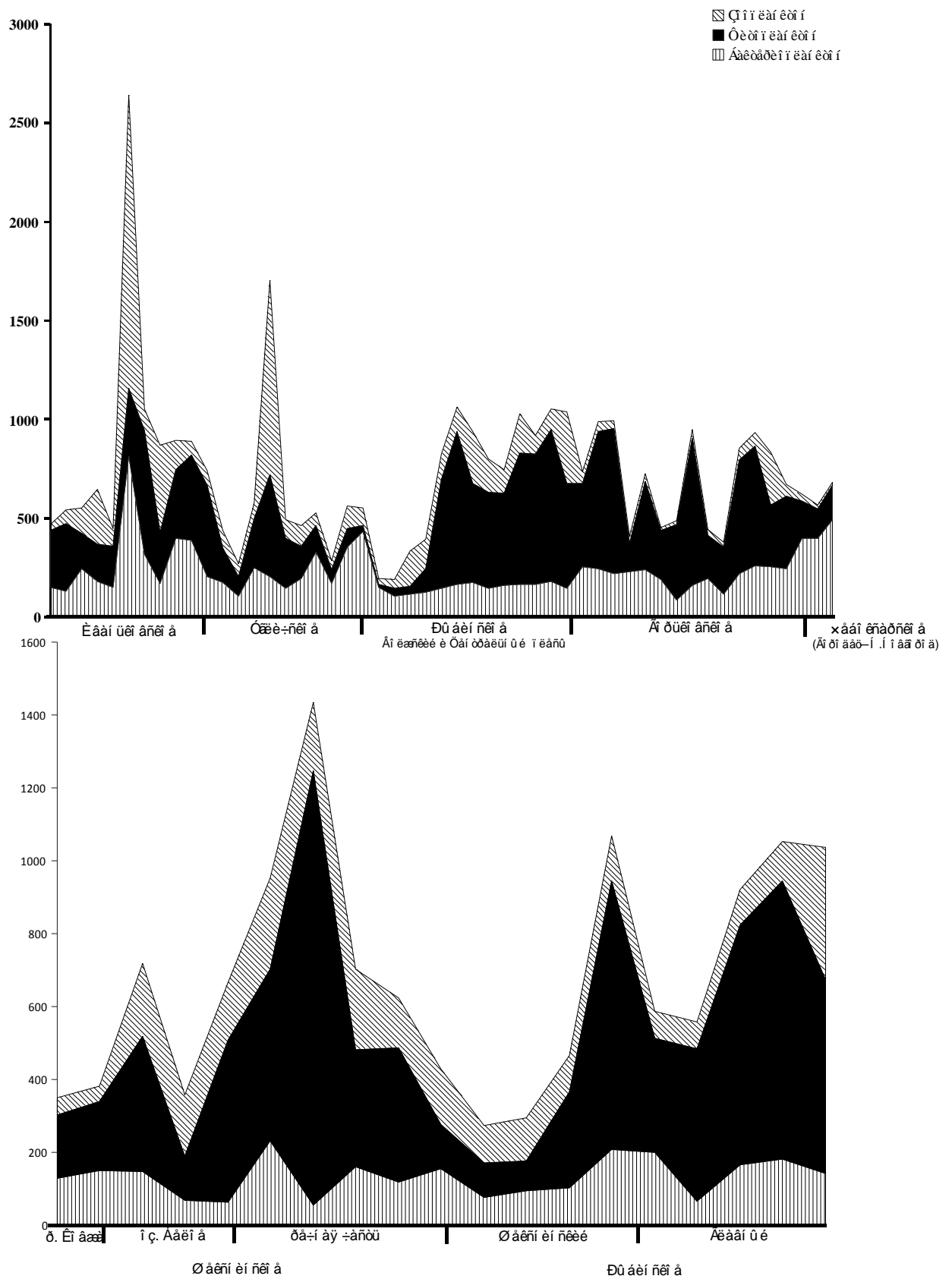
В структуре планктонных сообществ водохранилищ Верхней Волги выявлены значительные различия (9.3).. В большинстве из этих водохранилищ основным компонентом планктона был фитопланктон, который составлял 37-69% суммарной биомассы организмов (V<sub>P</sub>). Только в Угличском водохранилище основной вклад в формирование V<sub>P</sub> вносил бактериопланктон (40% V<sub>P</sub>). Этот факт свидетельствует о том, что в водохранилище для бактерий, кроме продукции фитопланктона, существуют другие важные источники органических субстратов. Учитывая также высокую численность бактерий, ассоциированных с детритом, можно утверждать, что значительное влияние на функционирование планктонного сообщества Угличского водохранилища оказывают аллохтонные органические вещества, поступающие с водосбора. В Иваньковском, Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах биомасса гетеротрофного бактериопланктона составляла 20.6-



32.1%  $V_p$  и превышала биомассу протозойного и метазойного зоопланктона. В Шекснинском водохранилище, напротив, биомасса зоопланктона превышала таковую бактерий, которые занимали 20.3%  $V_p$ . Следует отметить также, что гетеротрофные микроорганизмы (бактерии и простейшие) составляли существенную часть (22-43%) суммарной биомассы планктона всех исследованных водохранилищ.

В водохранилищах Верхней Волги наблюдалось неравномерное распределение планктона (рис. 9.1). В Ивановском водохранилище наибольшие значения  $V_p$  обнаружены в Шошинском плесе и Мошкovichском заливе, но если в первом районе основным компонентом планктона оказался метазоопланктон (56% от  $V_p$ ), то во втором фитопланктон (59% от  $V_p$ ). В Угличском водохранилище высоким содержанием планктонных организмов характеризовался участок, прилегающий к устью р. Нерль, где также доминировал многоклеточный зоопланктон. Это свидетельствует о том, что на этом участке, а также в Шошинском плесе Ивановского водохранилища важную роль в функционировании планктонных сообществ играли детритные пищевые цепи. В Рыбинском водохранилище высокие значения  $V_p$  обнаружены в южной части Моложского плеса, в Главном плесе – у западного побережья (ст. Измайлово) и на северном участке (ст. Центральный мыс) и в Шекснинском плесе – в зоне влияния г. Череповец (рис. 9.1). Основной вклад в формирование суммарной биомассы планктона вносил фитопланктон, который занимал 60-70% от  $V_p$ .

В Горьковском водохранилище максимальные значения  $V_p$  наблюдались в районах, прилегающих к городам Тутаев, Ярославль, Волгореченск и Пучеж. Фитопланктон занимал 65-78% от  $V_p$ . В Шекснинском водохранилище наиболее высокое содержание планктона в единице объема воды зарегистрировано на границе оз. Белое и речной части водохранилища (ст. Крохино). В этом участке фитопланктон составлял более 80% суммарной биомассы планктона.



**Рис. 9.1.** Распределение биомассы планктона (мг С/м³) в водохранилищах Верхней и Средней Волги.

Сопоставление результатов полевых исследований уровня количественного развития и структуры планктонного сообщества на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища, полученных в 1970-1990-х и в современный период, свидетельствует о заметном увеличении суммарной биомассы планктона (табл. 9.4). Важно отметить также, что в настоящее время наблюдается снижение, по сравнению с предыдущими годами, доли фитопланктона и возрастание доли гетеротрофных организмов, включая бактериопланктон, в биомассе планктона.

**Таблица 9.4.** Многолетние изменения суммарной биомассы планктона ( $B_p$ ) в Рыбинском водохранилище в августе (в среднем для 6 стандартных станций).

Годы	$B_p$ , мг $C/m^3$	Доля (%) разных групп в $B_p$			
		Фитопланктон	Бактерии	Простейшие	Зоопланктон
1977	520±43	69	22	3	6
1988	757±139	74	11	1	14
1992-1995	740±75	76±2	14±1	3±1	8±1
2005	801±139	60	19	4	17

Напротив, в Иваньковском водохранилище в августе 2005 г. суммарная биомасса планктона (893 мг  $C/m^3$ ) была примерно в 2 раза меньше, чем в августе 1995 г. (1739 мг  $C/m^3$ ). Причем доля фитопланктона в  $B_p$  снизилась с 90% в 1995 г. до 50% в 2005 г., а доля бактериопланктона возросла, соответственно, с 7% до 30%, т.е. в Иваньковском водохранилище также наблюдается возрастание доли гетеротрофных организмов в суммарной биомассе планктона. Следует отметить, что в последние годы в воде Иваньковского водохранилища наблюдается увеличение значений БПК<sub>5</sub>, превышающих в 2000-е годы предельно допустимые концентрации (Григорьева, 2003).

Для открытой глубоководной части Рыбинского водохранилища оценка вклада бактериопланктона в формирование общей биомассы планктона была выполнена для всего вегетационного периода. В этих расчетах были использованы материалы, полученные в мае – октябре 1977, 1988 и 1990-1995 гг. на шести стандартных станциях. Данные усредняли по четырем сезонам: «весна» (26 апреля – июня); первая половина лета, период «чистой воды» – «лето 1» (7 июня – 15 июля); вторая половина лета – «лето 2» (16 июля – 31 августа) и «осень» (1 сентября – 28 октября).

В эти годы средние минимальные и максимальные значения суммарной биомассы планктона, отличались в 1.8 раз, составляя в среднем для 8 лет 524 мг  $C/m^3$  (табл. 9.5). Средние величины биомассы бактериопланктона отличались в меньшей степени. В сред-

нем за исследуемые годы доля бактерий в планктоне оказалась равной 18.6%. В 1990-е годы по сравнению с 1977 г. регистрировались более высокие значения биомасс всего планктонного сообщества, фито- и бактериопланктона, а отношения  $B_B/B_P$  и  $B_B/B_{Ph}$  заметно уменьшились.

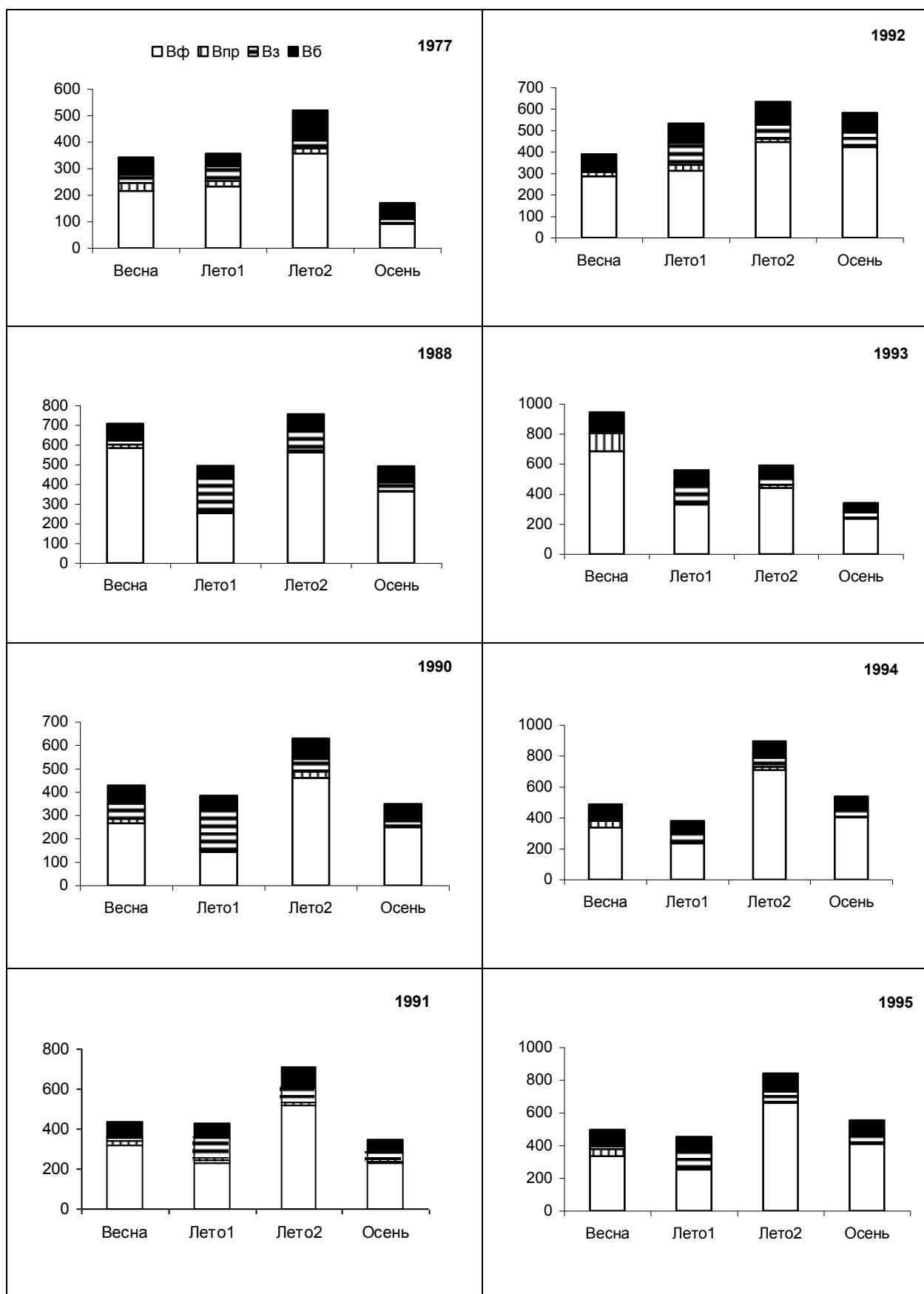
На протяжении всего вегетационного сезона основным компонентом планктонного сообщества был фитопланктон (рис. 9.2 и 9.3). Лишь в 1990 г. в первой половине лета («лето 1») основным компонентом планктона был метазоопланктон (44% от  $B_P$ ). В остальные периоды вторым по биомассе компонентом планктона был бактериопланктон. Наиболее высокая доля бактерий в  $B_P$ , достигавшая 35%, регистрировалась, как правило, осенью. В фазу «чистой воды» («лето 1») биомасса метазоопланктона во все годы проведения исследований, за исключением 1994 г., превышала таковую бактериопланктона в 1.1-2.8 раз.

Дель Джорджио и Гэзол (Del Giorgio, Gasol, 1995) на основании собственных исследований планктонных сообществ озер Канады и анализа литературных данных показали, что с повышением трофического статуса водоемов отношение биомасс гетеротрофных ( $H$ ) и автотрофных ( $A$ ) организмов планктона снижается: с 6.4 в олиготрофных до 0.05 в гипертрофных озерах. В Рыбинском водохранилище в разные годы средние за вегетационный сезон индексы  $H/A$  составляли 0.4-0.6, что указывает на близкий к эвтрофному трофический статус водоема. Вклад простейших в суммарную биомассу протозойного и метазойного планктона также зависит от продуктивности водоема и составляет в мезотрофных озерах около 20%, а в гипертрофных – 50–60% (Mathes, Arndt, 1994). В Рыбинском водохранилище простейшие занимают 18-40% (в среднем 23%) биомассы консументов, что также позволяет характеризовать этот водоем как эвтрофный.

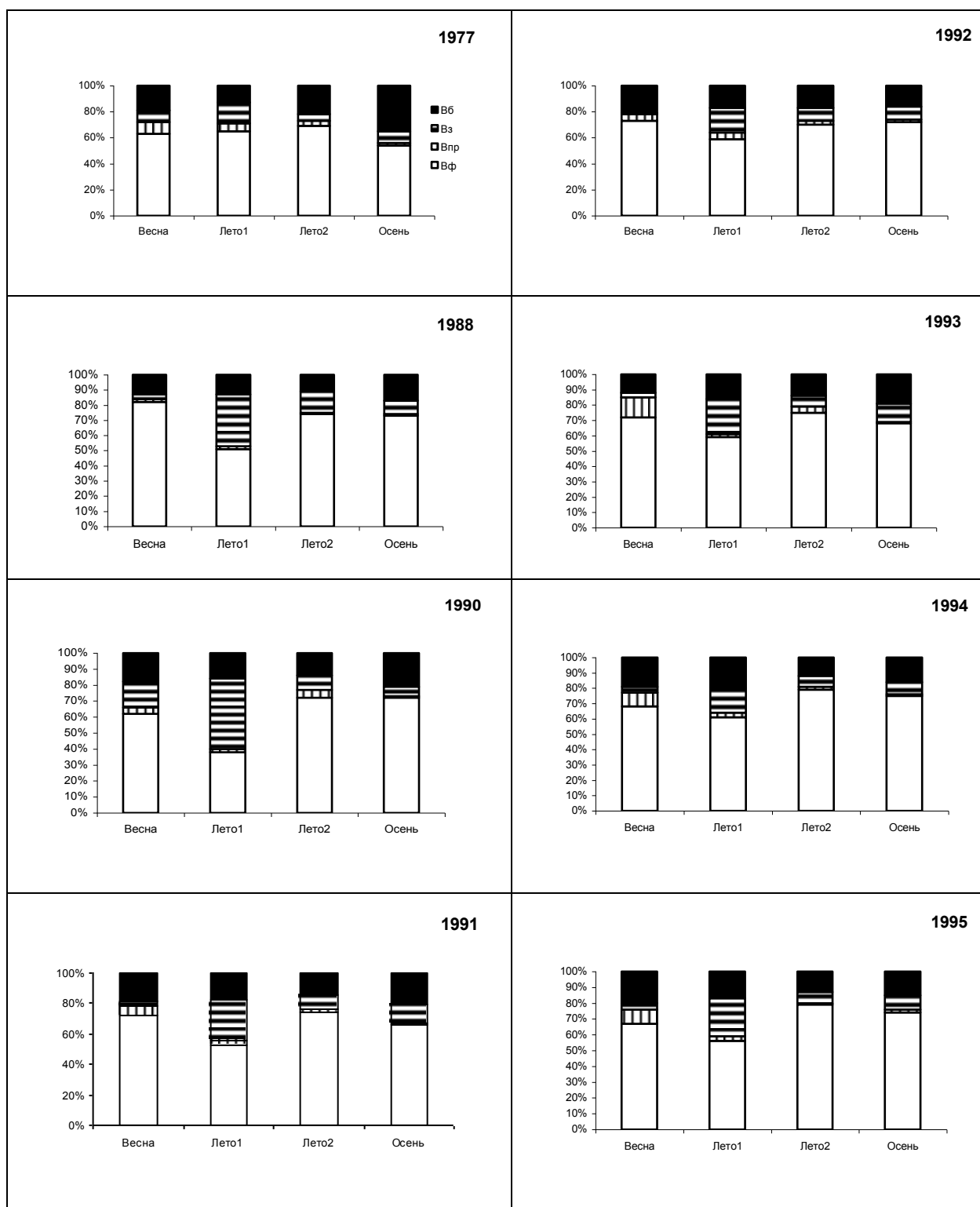
**Таблица 9.5.** Биомасса (мг С/м<sup>3</sup>) планктонного сообщества ( $B_p$ ), фитопланктона ( $B_{ph}$ ) и бактериопланктона ( $B_b$ ), определенная на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища в течение вегетационного сезона в разные годы

Год	n	$B_p$	$B_{ph}$	$B_b$	$B_b/B_p$ , %	$B_b/B_{ph}$ , %
1977	78	347±29 (135-683)*	225±23 (65-525)	71±8 (33-186)	23.4±2.2 (9.1-46.6)	41.4±4.0 (10.6-96.8)
1988	66	613±45 (177-1396)	441±45 (69-1180)	79±3 (49-109)	15.3±1.7 (5.1-45.6)	26.2±4.0 (6.0-116.8)
1990	60	448±36 (108-1010)	281±32 (40-855)	76±3 (49-105)	19.6±1.7 (10.0-55.4)	38.8±4.5 (11.8-138.5)
1991	72	482±35 (118-1110)	325±30 (58-863)	84±4 (42-145)	19.2±1.1 (11.9-36.2)	31.0±2.2 (15.0-73.7)
1992	66	535±32 (272-1085)	365±29 (178-918)	92±5 (61-144)	18.3±0.8 (11.0-26.1)	28.0±1.3 (13.0-45.2)
1993	72	609±50 (106-1546)	422±41 (45-1188)	89±5 (48-157)	16.8±1.4 (10.2-45.2)	27.7±3.2 (13.2-105.6)
1994	66	576±48 (169-1329)	421±43 (80-1142)	92±5 (45-139)	18.0±1.0 (8.0-26.9)	27.3±1.8 (9.3-56.5)
1995	54	585±43 (160-1335)	414±41 (73-1165)	93±4 (57-144)	17.9±1.2 (9.1-35.9)	28.5±2.3 (10.5-79.2)

*Примечание.* \* – среднее значение параметра ± ошибка, в скобках – пределы колебаний параметра.



**Рис. 9.2.** Биомасса фитопланктона (Вф), простейших (Впр), многоклеточного зоопланктона (Вз) и бактериопланктона (Вб) в Рыбинском водохранилище в разные фазы вегетационного сезона. По оси ординат – биомасса, мг С/м³; по оси абсцисс – сезоны.



**Рис. 9.3.** Изменение в течение вегетационного сезона доли (в % по оси ординат) различных групп гидробионтов (бактерий, простейших, фито- и зоопланктона) в суммарной биомассе планктона Рыбинского водохранилища. Обозначения те же, что на рис. 9.2.

В гидробиологических исследованиях прошлого века, доля бактерий, учитываемых методом Разумова, в общей биомассе планктона озер и водохранилищ находилась в пределах 2.8%-50.6% (Винберг, 1969, 1971, 1973; Рыбинское водохранилище ..., 1972; Цееб и др., 1973; Гак, 1975; Сорокин, Павельева, 1976; Волга и ее жизнь, 1978; Драбкова, 1981; Решетников и др., 1982). Однако в большинстве этих исследований не учитывался такой важный компонент сообщества как простейшие, что приводило к завышению роли бактерий в формировании биомассы планктона.

Масштабные исследования бактериопланктона 156 озер Белоруссии было проведено Ю.С. Потаенко в 1980-х годах (Потаенко, 1987), которая провела сопоставление биомасс бактерио-, фито- и зоопланктона по типологическим группам озер (табл. 9.6). В этих исследованиях общая численность бактерий определялась методом Разумова (Разумов, 1932) на мембранных фильтрах с диаметром пор 0.35-0.40 мкм. При расчете биомассы бактерий объем их клетки принимался равным  $0.5 \text{ мкм}^3$ , а удельная масса – 1. При переводе величин сырой биомассы гидробионтов в единицы углерода принимали, что содержание углерода составляет 14.6% сырого вещества бактерий, 10% сырого вещества фитопланктона и 5% сырого вещества зоопланктона (Потаенко, 1987). При выделении озер в разные типологические группы использовалась классификация, разработанная О.Ф. Якушко для озер Белоруссии (Якушко, 1981). Эта классификация базируется на широкой лимнологическо-географической основе, применима для малых озер лесной зоны северного полушария и включает четыре основных типа и три подтипа озер. Анализ структуры планктонных сообществ озер разных генетических типов показал, что в количественном отношении гетеротрофный бактериопланктон наиболее развит в высокоэвтрофных озерах (табл. 9.6). Однако доля бактерий в общей биомассе планктона была наибольшей в мезотрофных озерах с признаками олиготрофии, а таковая в высокородуктивных озерах была существенно ниже. Антропогенное воздействие на озера любого типа сопровождалось увеличением количественного развития бактериопланктона (Потаенко, 1987).

Современные гидробиологические исследования убедительно показали, что с увеличением концентрации хлорофилла, т.е. возрастанием трофического статуса водоема, отношение биомассы бактериопланктона к количеству хлорофилла и сестона в воде снижается (Gasol, Duarte, 2000; Biddanda et al., 2001). Поэтому относительное значение гетеротрофных бактерий в структурной организации планктонных пищевых сетей и их участие в потоках вещества и энергии максимальны в низкопродуктивных (олиготрофных) экосистемах и минимальны в высокопродуктивных (эвтрофных и гипертрофных) экосистемах (Cotner, Biddanda, 2003).



В последние три десятилетия огромное внимание уделяется изучению роли микробных сообществ (микробной «петли») в структуре и функционировании планктонных сообществ, чего не делалось прежде. Однако до сих пор количество литературных источников, в которых оценивается вклад гетеротрофных бактерий в общую биомассу планктона в водных экосистемах относительно невелико, причем подавляющее большинство подобных исследований проводились на озерах (табл. 9.7). Несмотря на значительный разброс данных, полученных разными авторами, прослеживается тенденция снижения доли бактериопланктона в суммарной биомассе планктона с увеличением биомассы планктона. Максимальное отношение  $V_B/V_P$  зарегистрировано в олиготрофном озере, минимальное – в гипертрофном. Относительное значение бактериопланктона в формировании биомассы планктонного сообщества Рыбинского водохранилища близко к таковому в мезотрофно-эвтрофных озерах.

**Таблица 9.6.** Биомассы бактерио- ( $B_B$ ), фито- ( $B_{Ph}$ ) и зоопланктона ( $B_Z$ ) и их доля в суммарной биомассе планктона ( $B_P$ ) в озерах Белоруссии (рассчитано по данным Ю.С. Потаенко (Потаенко, 1987))

Генетический тип, подтип	$B_B$		$B_{Ph}$		$B_Z$		$B_P$
	мг $C/m^3$	% от $B_P$	мг $C/m^3$	% от $B_P$	мг $C/m^3$	% от $B_P$	мг $C/m^3$
I. Мезотрофные с признаками олиготрофии, глубокие	181	45.2	179	44.8	40	10.0	400
Мезотрофные с признаками антропогенными загрязнения	1496	35.5	2658	63.0	64	1.5	4218
II. Мезотрофные среднеглубокие	298	24.6	844	69.8	68	5.6	1210
Мезотрофные с признаками антропогенного загрязнения	1213	90.3	98	7.3	32	2.4	1343
III. Эвтрофные неглубокие и мелководные							
III <sub>1</sub> . Слабоевтрофные, неглубокие	410	35.7	591	51.5	147	12.8	1148
III <sub>2</sub> . Слабоевтрофные, среднеглубокие	366	33.5	639	58.5	88	8.0	1093
III <sub>3</sub> . Высоковэвтрофные, мелководные	466	26.3	1154	65.2	150	8.5	1770
IV. Дистрофные, мелководные	381	43.8	418	48.1	70	8.1	869

**Таблица 9.7.** Суммарная биомасса планктона ( $B_P$ , мг С/м<sup>3</sup>) и биомасса гетеротрофного бактериопланктона ( $B_B$ , мг С/м<sup>3</sup>) в водоемах разного трофического статуса

Водоем (страна)	$B_P$	$B_B$	$B_B/B_P$ , %	Литературный источник
<b>Олиготрофные</b>				
Drugi Staw (Польша)	20.5	-	88.6	Straškrabova, 1999
Nizne Terianske (Словакия)	43.7	-	31.4	Там же
Jörisse (Швейцария)	49.3	-	30.4	Там же
Estany Redo (Испания)	52.4	-	7.0	Там же
La Caldera (Испания)	54.6-71.1	-	3.4-14.4	Medina-Sanchez et al., 1999
Lochnagar (Шотландия)	68.5	-	36.4	Straškrabova, 1999
Raione Superiore (Италия)	92.6	-	23.6	Там же
Gossenköllesee	128.0	-	7.8	Там же
<b>Мезотрофные</b>				
2 озера (Владимирская обл., Россия)	99 (84-114)	41 (40-42)	42 (36-48)	Копылов и др., 2007
4 озера (Север Германии)	207 (135-341)	27 (17-43)	13	Auer et al., 2004
4 озера (Владимирская обл., Россия)	328 (256-398)	82 (50-116)	25 (17-34)	Копылов и др., 2007
Рыбинское водохранилище	539 (448-609)	88 (76-93)	18 (17-20)	Наши данные
<b>Эвтрофные</b>				
15 озер (Север Германии)	529 (391-728)	47 (39-57)	8.9	Auer et al., 2004
оз.Большой Окуненок (Россия)	766.2	86.6	11.3	Казанцева, 2003
2 озера (Владимирская обл., Россия)	662 (555-769)	87 (60-114)	9-20 (14)	Копылов и др., 2007
Starolesnianske pleso (Словакия)	936.0	—	3.5	Straškrabova, 1999
25 озер (Север Германии)	1131 (856-1500)	58 (51-67)	5.1	Auer et al., 2004
<b>Гипертрофные</b>				
11 озер (Север Германии)	2390 (1720-3326)	74 (63-88)	3.1	Auer et al., 2004
Frederiksborg seotssø (Дания)				Christoffersen et al., 1990
Период цветения	4999	-	5.5	
После цветения	3556	-	7.2	Sommaruga, 1995
Rodø (Уругвай)				
Лето	14543	240	1.6	
Зима	5254	151	2.9	

Основные сбросы воды из Рыбинского водохранилища производятся через расположенную на затопленном русле р. Шексны плотину ГЭС и расположенный на р. Волга шлюз, что составляет соответственно 91.3% и 2.4%, а непроизводительные потери (испарение) – 6.3% расходной части водного баланса (Литвинов, 2000). Из этого следует, что в Горьковское водохранилище поступают воды, главным образом, из восточной части Рыбинского водохранилища. В 1992 году мы предприняли попытку выяснить, как изменяется значение бактериопланктона в формировании общей биомассы планктона при прохождении воды через шлюзы и плотину ГЭС, а также через территорию крупного промышленного г. Рыбинска. Следует отметить, что время прохождения водных масс от верхнего бьефа Рыбинской ГЭС до конечной точки исследования (10 км ниже г. Рыбинска) составляло около 20 часов. Необходимо учитывать также, что при прекращении работы ГЭС на речном участке Горьковского водохранилища в черте г. Рыбинска возникают обратные течения (Литвинов, 2000). Общая биомасса планктона на участке Рыбинского водохранилища у верхнего бьефа ГЭС оказалась выше таковой на участках Горьковского водохранилища, прилегающих к шлюзам и ГЭС (табл. 9.8, 9.9). Ниже шлюзов абсолютные величины и доля биомассы бактерий в общей биомассе планктона возросли. В районе нижнего бьефа ГЭС значения этих параметров, наоборот, снизились. При прохождении водных масс через территорию г. Рыбинска средняя для этого участка биомасса бактериопланктона увеличивалась в 1.4-2.3 раза, а доля  $B_v$  в  $B_p$  – в 1.3-1.7 раз по сравнению с таковыми в воде, поступающей через ГЭС (табл. 9.10-9.11). Возрастание роли гетеротрофных бактерий в формировании суммарной биомассы планктона, по-видимому, связано с поступлением на этом участке реки значительного количества промышленно-бытовых сточных вод города. На расстоянии 10 км ниже г. Рыбинска наблюдалось снижение биомассы бактериопланктона и его доли в биомассе планктона. Одной из причин этого является выедание бактерий гетеротрофными флагоеллятами, концентрация которых по сравнению с расположенными выше участками реки возрастала в 1.8-1.9 раз. Таким образом на небольшом участке реки, в один и тот же период, вклад бактериопланктона в  $B_p$ , в зависимости от того или иного антропогенного воздействия, может существенно варьировать.

**Таблица 9.8.** Суммарная биомасса планктона (мг С/м<sup>3</sup>) и его различных компонентов в районах Рыбинского водохранилища, прилегающих к верхним бьефам шлюза и Рыбинской ГЭС в 1992 г.

Компонент планктона	Верхний бьеф шлюза			Верхний бьеф ГЭС	
	май	август	октябрь	май	август
Фитопланктон	500 (57.27)	353 (50.86)	103 (51.00)	300 (62.63)	428 (58.23)
Бактерии	112 (12.83)	257 (37.03)	93 (46.04)	120 (25.05)	244 (33.20)
Гетеротрофные флагелляты	11 (1.26)	48 (6.92)	4 (1.98)	24 (5.01)	27 (3.67)
Инфузории	239 (27.38)	0	1 (0.49)	24 (5.01)	10 (1.36)
Зоопланктон	11 (1.26)	36 (5.19)	1 (0.49)	11 (2.30)	26 (3.54)
Весь планктон	873	694	202	479	735

*Примечание.* В скобках приведены доли (%) отдельных группы гидробионтов в суммарной биомассе планктона (100%).

**Таблица 9.9.** Суммарная биомасса планктона (мг С/м<sup>3</sup>) и его различных компонентов в районах Горьковского водохранилища, прилегающих к нижним бьефам шлюза и Рыбинской ГЭС в 1992 г.

Компонент планктона	Нижний бьеф шлюза		нижний бьеф ГЭС		
	май	август	май	август	октябрь
Фитопланктон	440 (66.1)	220 (36.2)	235 (63.9)	322 (68.8)	148 (52.7)
Бактерии	139 (20.9)	331 (54.5)	85 (23.1)	107 (22.9)	119 (42.3)
Гетеротрофные флагелляты	31 (4.6)	44 (7.3)	21 (5.7)	57 (5.1)	7 (2.5)
Инфузории	47 (7.1)	1 (0.2)	17 (4.6)	2 (0.4)	5 (1.8)
Зоопланктон	9 (1.4)	11 (1.8)	10 (2.7)	13 (2.8)	2 (0.7)
Весь планктон	666	607	368	501	281

*Примечание.* В скобках приведены доли (%) отдельных группы гидробионтов в суммарной биомассе планктона (100%).

**Таблица 9.10.** Суммарная биомасса планктона (мг С/м<sup>3</sup>) и его различных компонентов на участке Горьковского водохранилища в черте г. Рыбинска в 1992 г.

Компонент планктона	май	август	октябрь
Фитопланктон	<u>168-415 (237±46)</u> 32.4-65.0 (48.6±3.9)	<u>190-385 (291±40)</u> 40.5-58.4 (48.±3.7)	<u>103-118 (115±6)</u> 28.6-48.3 (37.5±5.7)
Бактерии	<u>137-308 (193±31)</u> 21.4-59.3 (39.6±5.2)	<u>147-478 (242±79)</u> 30.3-50.3 (39.9±4.9)	<u>111-273 (169±52)</u> 42.9-66.3 (55.0±7.0)
Гетеротрофные флагелляты	<u>19-40 (30±3)</u> 4.7-8.2 (6.1±0.7)	<u>26-68 (42±9)</u> 6.0-8.0 (7.0±0.4)	<u>6-11 (8±1)</u> 2.4-3.1 (2.6±0.2)
Инфузории	<u>4-48 (18±8)</u> 0.8-7.5 (3.7±1.2)	<u>0-6 (4±1)</u> 0-1.2 (0.6±0.2)	<u>2-9 (6±1)</u> 0.8-3.5 (2.0±0.8)
Зоопланктон	<u>5-18 (10±2)</u> 1.0-4.8 (2.0±0.7)	<u>7-75 (27±16)</u> 1.5-12.5 (4.5±2.7)	<u>2-20 (9±5)</u> 0.5-7.9 (2.9±2.2)
Весь планктон	371-639 (488±46)	385-951 (606±123)	254-412 (307±52)
n	5	5	4

*Примечание.* Над чертой биомасса (мг С/м<sup>3</sup>), под чертой доля (%) отдельных группы гидробионтов в суммарной биомассе планктона. Указаны пределы колебаний параметра и в скобках его среднее значение ± ошибка.

**Таблица 9.11.** Суммарная биомасса планктона (мг С/м<sup>3</sup>) и его различных компонентов на участке Горьковского водохранилища в 10 км ниже г. Рыбинска в 1992 г.

Компонент планктона	май	август	октябрь
Фитопланктон	200 (49.6)	402 (60.5)	130 (55.1)
Бактерии	125 (31.0)	169 (25.4)	79 (33.5)
Гетеротрофные флагелляты	58 (14.4)	76 (11.5)	15 (6.4)
Инфузории	16 (4.0)	11 (1.7)	2 (0.8)
Зоопланктон	4 (1.0)	6 (0.9)	10 (4.2)
Весь планктон	403	664	236

*Примечание.* В скобках приведены доли (%) отдельных группы гидробионтов в суммарной биомассе планктона (100%).

## 9.2. Участие бактерий в потоках углерода в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища

Роль гетеротрофных бактерий в функционировании планктонного сообщества наиболее детально исследована нами в Рыбинском водохранилище. При большой изученности видового состава, характера пространственно-временного распределения и продуктивности основных групп организмов, количественная оценка структуры планктонной пищевой сети водохранилища и потоков энергии в ней проводилась только в 1970-х годах (Рыбинское водохранилище..., 1972). Составление энергетического баланса этого крупного равнинного водоема позволило Ю.И. Сорокину (Sorokin, 1972) выявить ряд важных закономерностей функционирования экосистемы водохранилища, в том числе очень большое значение бактерий в деструкции органических веществ и питании планктонных фильтраторов. Накопленные к настоящему времени количественные данные о структурно-функциональных характеристиках основных компонентов планктона, полученные современными методами, позволили осуществить расчет потоков углерода в трофической сети планктонного сообщества и оценить значение гетеротрофного бактериопланктона в экосистеме Рыбинского водохранилища.

В трофической сети водохранилища проанализировано 18 компонентов (табл. 9.12), в т.ч. вирусы, три размерные группы фитопланктона ( $< 2$  мкм,  $2-25$  мкм,  $> 25$  мкм) и две группы бактерий (одиоchnые и агрегированные). В водохранилище идентифицировано более 100 видов гетеротрофных жгутиконосцев, среди которых наибольшим видовым разнообразием характеризуются Choanoflagellida и Kinetoplastida (Жуков, 1990, 2001). Массовыми видами гетеротрофных жгутиконосцев в водохранилище являются *Codonosiga botrytis*, *Bodo designis*, *B. minimus*, *B. saltans*, *Heteromita minima*, *Paraphysomonas imperforata*, *Spumella* sp. и *Salpingoeca minuta*. Большинство из них относятся к активным бактериотрофам. В водохранилище обитает 151 вид планктонных инфузорий (Мамаева, 1979; Мыльникова, 2000), среди которых весной обычно доминируют *Marituja pelagica*, *Astylozoon pyriformis*, *Cyclotrichium viride*, *Stokesia vernalis* и *Carchesium pectinatum*; летом – *Strombidium viride*, *S. velox*, *Tintinnidium fluviatile*, *Tintinnopsis cylindrat*, *Epistylis rotans*, *Paradileptus conicus* и *Codonella crater*; а осенью – *Strombidium viride*, *S. velox* и *Monodinium balbiani*. В наших расчетах также руководствовались опубликованными работами по питанию и распределению по трофическим группам разных видов многоклеточного зоопланктона Рыбинского водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972; Монаков, 1976, 1998; Ривьер, 1993; Крылов, 1989; Лазарева, 2004). Пищевые взаимодействия между компонентами планктонного сообщества анализировали на основании собственных и литера-

**Таблица 9.12.** Трофические связи между компонентами планктонного сообщества  
Рыбинского водохранилища

Компонент	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
1 Фитопланктон < 2 мкм	■																	
2 Фитопланктон 2–25 мкм		■																
3 Фитопланктон > 25 мкм			■															
4 Одиночные бактерии				■														
5 Агрегированные бактерии					■													
6 Вирусы	+	+	+	+	+	■	+											
7 Гетеротрофные флагелляты	+			+		+	■											
8 Мирные инфузории	+	+		+	+		+	■										+
9 Хищные инфузории		+	+				+	+	■	+								
10 Мирные коловратки	+	+	+	+	+		+	+		■								+
11 Мирные клadoцеры	+	+	+	+	+		+	+			■							+
12 Мирные копеподы		+	+	+	+		+	+				■						+
13 Всеядные коловратки		+	+		+		+	+	+	+			■					+
14 Всеядные копеподы		+	+		+		+	+	+	+				■				+
15 Хищные коловратки								+	+	+		+			■			
16 Хищные клadoцеры								+	+	+	+	+	+			■		
17 Хищные копеподы								+	+	+	+	+		+			■	
18 Детрит																		■

*Примечание.* Плюсы означают наличие связи между группами планктона.

турных данных (Мамаева, 1979; Павельева, Мамаева, 1976; Мамаева, Копылов, 1978; Монаков, 1998; Казанцева, 2003; Лазарева, 2004; Gliwich, 1969; Kopylov et al., 2002; Sigee, 2004).

Для каждого компонента планктонного сообщества рассчитывали элементы суточного балансового равенства:  $C = P + R + F$ , где  $C$  – потребленное за сутки количество органического углерода (рацион),  $P$  – суточный прирост биомассы, т.е. продукция;  $R$  – траты на дыхание и  $F$  – неусвоенная часть рациона.



В расчетах допускали, что потери на дыхание фитопланктона составляли 25% его валовой первичной продукции, а прижизненные выделения органических веществ – 22% чистой первичной продукции (Романенко, 1985; Масленникова, Копылов, неопубликованные данные). Продукция бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в 1990-1997 гг. рассчитана на основании данных по темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  (Романенко, Кузнецов, 1974). Коэффициент использования ассимилированного органического углерода на рост ( $K_2$ ) для бактерий в воде водохранилища принимали равным 0.3 (Романенко, 1985).

Потребление пикопланктона гетеротрофными флагеллятами рассчитывали по скорости осветления воды (СОВ), которую получали с использованием флуоресцентно-меченных бактерий (ФМБ). Принимали, что коэффициент использования потребленной пищи на рост ( $K_1$ ) для флагеллят равен 0.35, а коэффициент использования усвоенной пищи на рост ( $K_2$ ) – 0.5 (Hart et al., 2000). Для расчета интенсивности метаболизма мирных инфузорий использовали результаты собственных измерений скорости размножения инфузорий в Рыбинском водохранилище.  $P/B$  – коэффициент принимали равным весной 0.44  $\text{сут}^{-1}$ , летом – 0.67-1.00  $\text{сут}^{-1}$ , осенью – 0.36-0.62  $\text{сут}^{-1}$ . Допускали, что  $K_1 = 0.35$  и  $K_2 = 0.5$  (Simek et al., 1996).

Суточную продукцию метазойного планктона ( $P$ ,  $\text{мг С/м}^3$ ) оценивали ориентировочно на основании биомассы ( $B$ ) трофических групп и среднесуточных значений удельной продукции ( $P/B$ -коэффициентов):  $P = P/B \times B$ . Для мирных кладоцер  $P/B$ -коэффициент принимали равным 0.16-0.20  $\text{сут}^{-1}$ , мирных копепод – 0.10  $\text{сут}^{-1}$ , мирных коловраток – 0.3  $\text{сут}^{-1}$ , хищных циклопид – 0.10  $\text{сут}^{-1}$  (Иванова, 1985; Андроникова, 1996, Тимохина, 2000). Считали, что эффективность использования ассимилированной пищи ( $K_2$ ) у всех организмов метазойного планктона составляет 0.4 (Обозначения, единицы..., 1972; Бульон и др., 1999). Коэффициенты использования потребленной пищи на рост ( $K_1$ ) для мирного зоопланктона принимали равным 0.22-0.24, для хищных копепод – 0.20. Для хищной *Leptodora kindtii* рацион составляет 21.3% биомассы весной и осенью и 40% – летом (Мордухай-Болтовская, 1960),  $K_1 = 0.32$  ( $1/U = 0.8$ ). Для *Asplanchna* принимали  $P/B$ -коэффициент, равный 0.20  $\text{сут}^{-1}$  и  $K_1 = 0.32$  ( $1/U = 0.8$ ).

Суточный рацион ( $C$ ,  $\text{мг С/м}^3$ ) всех консументов рассчитывали по формуле:  $C = P/K_1$ . С учетом коэффициента  $K_2$  и продукции определяли траты на обмен ( $R$ ):  $R = P(1 - K_2)/K_2$ . Неусвоенную часть рациона ( $F$ ), пополняющую детрит, рассчитывали по балансовому уравнению:  $F = C - (P+R)$ .

Для расчета элементов суточного балансового уравнения велигеров и науплиусов ракообразных исходным параметром служили величины трат особи на обмен ( $R$ ), которые для первой группы организмов вычисляли по формуле  $R = 0.6W^{0.75}$  (Hemmingsen, 1960), а

для второй  $R = 0.2W^{0.777}$  (Сушеня, 1972), где  $W$  – сырая масса тела особи. Рацион ( $C$ ) рассчитывали по формуле:  $C = R/U(1 - K_2)$ . Коэффициент  $K_2$  для личинок беспозвоночных принимали равным 0.3.

С учетом приведенных выше значений коэффициентов рассчитывали суточную продукцию, траты на дыхание, неусвоенную пищу и рацион (все параметры выражали в мг  $C/(м^3 \times \text{сут})$ ) основных трофических групп планктона для разных периодов вегетационного сезона, а также их средние суточные значения в столбе воды (мг  $C/(м^2 \times \text{сут})$ ) с учетом сезонных изменений глубины воды. При расчете баланса углерода планктонного сообщества глубоководной части водохранилища за вегетационный период, длившийся 181 сут, принимали, что весна продолжалась 41 сут, лето 1 (период «чистой воды») – 35 сут, Лето 2 – 57 сут и осень – 48 сут. Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассам с учетом избирательности питания. При оценке потребления бактерий, прикрепленных к частицам детрита, принимали во внимание объем детритных частиц, но в рационе учитывали только углерод бактерий. Количество взвешенных детритных частиц размером 2-30 мкм, их размеры и объем определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии на ядерных фильтрах с окраской флуорохромом DAPI.

При расчете функциональных характеристик планктонных организмов вносили температурную поправку  $h(T)$  (Ивлева, 1981):  $h(T) = Q_{10}^{0.10(T-20)}$ , где  $T$  – текущая температура,  $Q_{10}$  – коэффициент Вант-Гоффа, показывающий во сколько раз возрастает скорость процесса при повышении температуры на  $10^\circ\text{C}$ . Значение  $Q_{10}$  считали равным 2.25 (Винберг, 1983).

**Планктонное сообщество водохранилища в период «цветения» воды цианобактериями.** В июле-августе 1989 г. на 33 мелководных и 43 глубоководных станциях, расположенных по всей акватории Рыбинского водохранилища, изучали структурные и функциональные характеристики основных компонентов планктонной трофической сети. Мелководная зона в Рыбинском водохранилище ограничивается 2-х метровой изобатой (Рыбинское водохранилище..., 1972). Исследования проводили 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 побережья и речные плесы – как эвтрофные или гипертрофные (табл. 9.13). Это в равной мере прослеживалось по рас-

пределению хлорофилла в верхнем 2-х метровом слое и во всем столбе воды (Минеева, 1993) и соответствует принятой трофической типологии водоемов (Винберг, 1960). В период проведения исследований по всему водохранилищу численно преобладали цианобактерии, представленные тремя видами: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Microcystis holsatica* (Корнева, 1993).

**Таблица 9.13.** Содержание хлорофилла «а» (мг/м<sup>3</sup>), биомасса планктона (В<sub>р</sub>) и его основных групп (мг С/м<sup>3</sup>) на разных участках Рыбинского водохранилища в июле-августе 1989 г. (n – количество станций)

Компоненты	Мезотрофные	Слабозвтрофные	Высокозвтрофные	Гипертрофные
Хлорофилл «а»	10±1* (5-15)	25±1 (16-40)	55±3 (46-73)	112±5 (103-122)
Фитопланктон	181±16 (85-300)	571±42 (239-1246)	788±67 (491-1002)	2134±334 (1321-2852)
Бактерии	121±8 (77-201)	175±11 (98-426)	192±21 (106-310)	355±70 (221-484)
Гетеротрофные флагелляты	13±2 (2-31)	21±3 (1-71)	25±7 (2-51)	45±17 (12-78)
Инфузории	8±2 (0-16)	10±2 (0-81)	18±4 (4-45)	11±2 (6-15)
Зоопланктон, в т.ч.:	156±25 (10-453)	156±27 (25-1049)	270±77 (60-633)	228±38 (159-314)
Мирный	97±23 (7-366)	92±24 (3-853)	149±51 (26-316)	106±46
Хищный	56±11 (3-91)	64±12 (6-274)	121±54 (17-357)	-
В <sub>р</sub>	479±27 (279-697)	933±45 (448-1579)	1293±99 (856-1716)	2773±349 (1931-3524)
n	20	44	8	4

*Примечание.* \* – среднее значение параметра ± ошибка, в скобках – пределы колебаний параметра.

С увеличением уровня трофии вод водохранилища биомасса фитопланктона возрастала быстрее, чем биомасса бактерий (табл. 9.13). Вклад фитопланктона в суммарную биомассу планктона составлял 37.8% в мезотрофных водах и 77.0% в гипертрофных. В то

же время отношение биомасс бактерио- и фитопланктона существенно снижалось в гипертрофных водах (16.6%) по сравнению с мезотрофными (66.8%). Доля бактериопланктона в суммарной биомассе планктонного сообщества на мезотрофных участках изменялась в пределах 13.3-41.8% (в среднем  $25.3 \pm 1.6\%$ ), в слабоэвтрофных – 7.4-43.5% (в среднем  $18.6 \pm 1.2\%$ ), в высокоэвтрофных – 6.2-24.5% (в среднем  $14.8 \pm 2.4\%$ ) и в гипертрофных – 9.9-14.9% (в среднем  $12.8 \pm 1.1\%$ ).

Биомасса гетеротрофных флагеллят также повышалась от мезотрофных к гипертрофным участкам водохранилища, тогда как изменения биомассы инфузорий и многоклеточного зоопланктона были выражены менее четко (табл. 9.13). Более того, биомасса этих организмов в гипертрофных водах снижалась. Это может объясняться подавлением развития простейших и зоопланктона токсичными соединениями, выделяемыми цианобактерий из родов *Microcystis* и *Aphanizomenon* (Collins, 1978; Christoffersen, 1996; Paerl, Pinckney, 1996).

Исследования, проведенные на разнотипных водоемах, позволяют утверждать, что относительное значение гетеротрофных бактерий в формировании биомассы планктона и потоках вещества и энергии максимально в низкопродуктивных (олиготрофных) экосистемах и снижается в высокопродуктивных (эвтрофных) экосистемах (Cotner, Biddanda, 2002). Исследования 55 озер Северной Германии показали, что хотя биомасса бактериопланктона возрастает с увеличением трофического статуса водоема, его вклад в суммарную биомассу планктона в мезотрофных озерах (13.0%) значительно выше, чем в гипертрофных (3.1%) (Auer et al., 2004). Одним из аргументов, объясняющих относительно низкие соотношения биомасс бактерио- и фитопланктона в эвтрофных системах, является более интенсивное выедание бактерий простейшими (Sanders et al, 1992) и большая смертность бактерий в результате лизиса вирусами (Weinbauer et al., 1993; Weinbauer, Peduzzi, 1995). Кроме того, предполагается, что в эвтрофных экосистемах органический углерод менее пригоден для бактериопланктона (в эвтрофных водах отношение растворенного органического вещества к оформленному органическому веществу ниже), а также большей седиментацией (Gasol, Duarte, 2000). Таким образом, в крупном равнинном Рыбинском водохранилище подтверждается вывод о снижении относительного значения гетеротрофных бактерий в структурной организации планктонного сообщества при увеличении концентрации хлорофилла, т.е. при возрастании трофического статуса водных масс.

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 пищу, в основном, гетеротрофными фла-

геллятами (табл. 9.14). Скорость потребления бактерий протозойным и метазойным зоопланктоном ( $G_{\Sigma}$ ) возрастала с увеличением трофического статуса вод, но отношение  $G_{\Sigma}$  к бактериальной продукции изменялось незначительно.

Роль бактериопланктона в потоках углерода была количественно оценена для всего водохранилища в августе-июле 1989 г. (табл. 9.15). Площадь зеркала водохранилища при среднем уровне за период наблюдения 100.37 м БС составила 3848 км<sup>2</sup> (Литвинов, Рошупко, 1993; Минеева, 1993). Руководствуясь пространственным распределением хлорофилла «а» по акватории водохранилища, мы установили, что мезотрофные воды занимали 58.0% площади водохранилища (средняя глубина воды 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). Расчет, выполненный для всего водохранилища, показал, что в этот период в водоеме идет значительное накопление органических веществ автохтонного происхождения (табл. 9.15). Беспозвоночные животные потребляли только 18% чистой суточной первичной продукции фитопланктона. Суммарную биомассу фитопланктона создавали, главным образом, некормовые крупные цианобактерии (*Microcystis*, *Aphanisomenon*, *Melosira*, *Anabaena*), образующие крупные

**Таблица 9.14.** Потребление ( $G$ , мг С/(м<sup>3</sup> × 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		
	$G$	% $G_{\Sigma}$	% $P_B$	$G$	% $G_{\Sigma}$	% $P_B$	$G$	% $G_{\Sigma}$	% $P_B$	$G$	% $G_{\Sigma}$	% $P_B$
Гетеротрофные флагелляты	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 клагоцеры	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 ( $G_{\Sigma}$ )	53.5	100	66.0	67.8	100	54.6	94.4	100	72.5	162.4	100	64.4

**Таблица 9.15.** Элементы суточного энергетического баланса, рассчитанные в среднем для Рыбинского водохранилища, в июле-августе 1989 г.

Компонент	В	Р	R	F	С	G
	кал/м <sup>2</sup>			кал/(м <sup>2</sup> ·сут)		
Фитопланктон	20016	17149	5718	3430	26297	3094
Бактериопланктон	7984	5211	12159	0	17370	3931
Вирусы	171	35	-	462	497	-
Гетеротрофные флагелляты	917	770	770	385	1925	548
Инфузории	529	529	52.9	456	1514	456
Мирный зоопланктон, в т.ч.:	3846	748	978	1268	3138	672
Коловратки	358	107	16.0	179	446	59
Кладоцеры	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	-
Кладоцеры	979	116	174	72	362	-
Копеподы	1508	151	226	378	755	-

*Примечание.* Прочерки означают отсутствие данных.

ценобии и комки, которые могут потребляться зоопланктоном лишь частично в виде обрывков нитей или мелких комочков (Рыбинское одохранилище..., 1972; Минеева, 1993). Основная биомасса этих цианобактерий становится доступной для фильтратов через промежуточное бактериальное звено или осаждается на дно. Общая биомасса планктона ( $B_p$ ) равнялась 35978 кал/м<sup>2</sup>, причем 55.6% ее принадлежала фитопланктону. Бактериопланктон был вторым по биомассе компонентом планктонного сообщества, занимая 22.2%  $B_p$ .

Суммарное количество органических веществ (23883 кал/(м<sup>2</sup>·сут)), включающее прижизненное выделение растворимых веществ фитопланктоном, неусвоенную животными пищу, а также отмерших бактерий, цианобактерий, водорослей и беспозвоночных, свидетельствует о том, что рацион бактериопланктона, в период цветения воды цианобактериями, может быть обеспечен энергетическими ресурсами экосистемы. Следует отметить, что цианобактерии выделяют в окружающую водную среду до 43% органического углерода своих клеток в виде РОВ в течение первых суток после отмирания (Hansen et al., 1986).

Рассчитанные нами траты энергии на дыхание в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища составили 20707 кал/(м<sup>2</sup>·сут), что оказалась 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 и в рассеивании энергии принадлежала бактериопланктону – 58.7%, доля фитопланктона в этих процессах составила 27.6%.

В период проведения исследований в водохранилище в питании гидробионтов значительную роль играли бактерии, и существенная часть бактериальной продукции поступала в «классическую» пищевую цепь. Протозойный и метазойный зоопланктон выедал 75.4% суточной продукции бактериопланктона. Мирный зоопланктон непосредственно потреблял 1245 кал/(м<sup>2</sup>·сут) или 23.9% суточной бактериальной продукции, что составляло 37.1% их суточного рациона. Внутри микробного сообщества гетеротрофные флелляты и инфузории потребляли бактерий со скоростью 218.9 кал/(м<sup>2</sup>·сут) и потребляли 42.0% суточной бактериальной продукции. Полагая, что распределение продукции трофической группы по источникам углерода соответствует распределению ее рациона, было рассчитано, что 84.7 кал/(м<sup>2</sup>·сут) или 68.9% суммарной продукции простейших создавалось за счет бактерий. В свою очередь, 34.3 кал/(м<sup>2</sup>·сут) или 27.9% продукции простейших использовалось в пищу мирным зоопланктоном, что составило 10.2% его суточного рациона. В итоге, мирный зоопланктон 34.1% своих пищевых потребностей удовлетворял за счет бактерий, и 40.9% суточной продукции бактериопланктона поступило в «классическую» пищевую цепь, остальная часть утилизировалась в пределах микробной «петли».

**Планктонные сообщества различных биотопов Волжского плеса Рыбинского водохранилища.** Структуру трофической сети планктонного сообщества и потоки углерода в ней изучали в течение июня-октября 1997 г. в различных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища: на 3 станциях, расположенных в мелководной зоне защищенного и полужащищенного типа (далее защищенное мелководье), отделенной от водохранилища островом и зарастающей высшей водной растительностью; на 2 станциях в открытом прибрежье; на глубоководной станции в пойме водохранилища и на глубоководной станции, расположенной на русле Волги (Мордухай-Болтовской, 1976). Средняя за период исследования суммарная биомасса планктона в защищенном мелководье была, соответственно, в 1.9 и 2.1 раза выше, чем в открытом мелководье и на глубоководных участках (табл. 9.16). Биомасса бактериопланктона была выше в 1.4 и 1.6 раза, соответственно. Однако вклад бактериопланктона в формирование суммарной биомассы планк-

тона, в среднем за период исследования, в защищенном мелководье оказался ниже (25.7%  $V_p$ ), чем на других исследованных участках (33.3-35.6%  $V_p$ ) (табл. 9.16). Основным компонентом планктона во всех исследованных биотопах был фитопланктон, который занимал 40.5-44.0%  $V_p$ . Отношение биомасс бактерио- и фитопланктона в защищенном мелководье составило 58.5%, что существенно ниже, чем в других районах водохранилища (71.2-81.2%).

В течение вегетационного сезона изменчивость биомассы бактериопланктона была невелика: в защищенном мелководье этот параметр колебался в пределах 165-215 мг  $C/m^3$  ( $C_v = 10\%$ ), в открытом мелководье – в пределах 105-178 мг  $C/m^3$  ( $C_v = 19\%$ ), в глубоководной зоне в пойме водохранилища – в пределах 110-151 мг  $C/m^3$  ( $C_v = 13\%$ ), на русле Волги – в пределах 99-164 мг  $C/m^3$  ( $C_v = 21\%$ ). Однако доля гетеротрофных бактерий в суммарной биомассе планктона в разные месяцы отличалась в 2.2-3.7 раза (рис. 9.4). Вклад бактериопланктона в формирование суммарной биомассы планктона оказался высоким в июне после весеннего пика в развитии фитопланктона (29-36%  $V_p$ ). В период «цветения» воды цианобактериями доля бактерий в  $V_p$  снижалась до 16-25%. Осенью основным компонентом планктона исследованных участков водохранилища был гетеротрофный бактериопланктон (38-73%  $V_p$ ).

Отношение чистой первичной продукции фитопланктона к деструкции органического вещества под 1  $m^2$  ( $\sum P_{ph}/\sum D$ ) было наибольшим в защищенном мелководье в июле (0.9), а в остальных районах – в августе (0.9-1.3) (рис. 9.5). В эти месяцы наблюдалось либо преобладание продукционных процессов над деструкционными, либо они были сбалансированы. В сентябре-октябре в воде Волжского плеса доминировали окислительные процессы и величина  $\sum P_{ph}/\sum D$  оказалась равной 0.2-0.4.

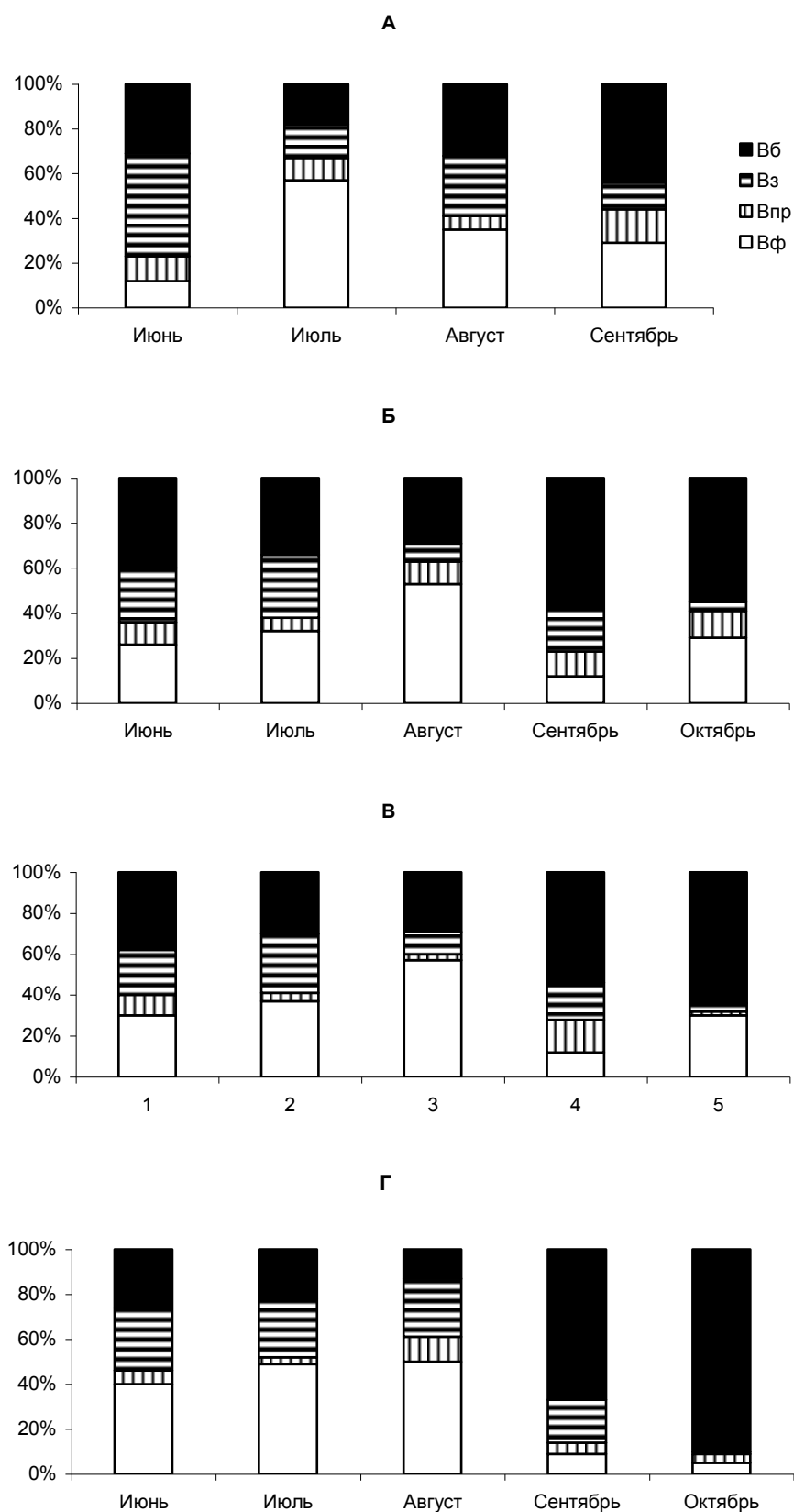
Отношение продукции бактериопланктона к чистой первичной продукции фитопланктона также существенно варьировало, достигая максимальных значений во всех исследованных биотопах осенью, когда оно составляло 78-134%. В прибрежных районах и на пойменном участке плеса наибольшее превышение первичной продукции над бактериальной наблюдалось в июне ( $\sum P_B/\sum P_{ph} = 21-25\%$ ), а на русловом участке в августе ( $\sum P_B/\sum P_{ph} = 44\%$ ).



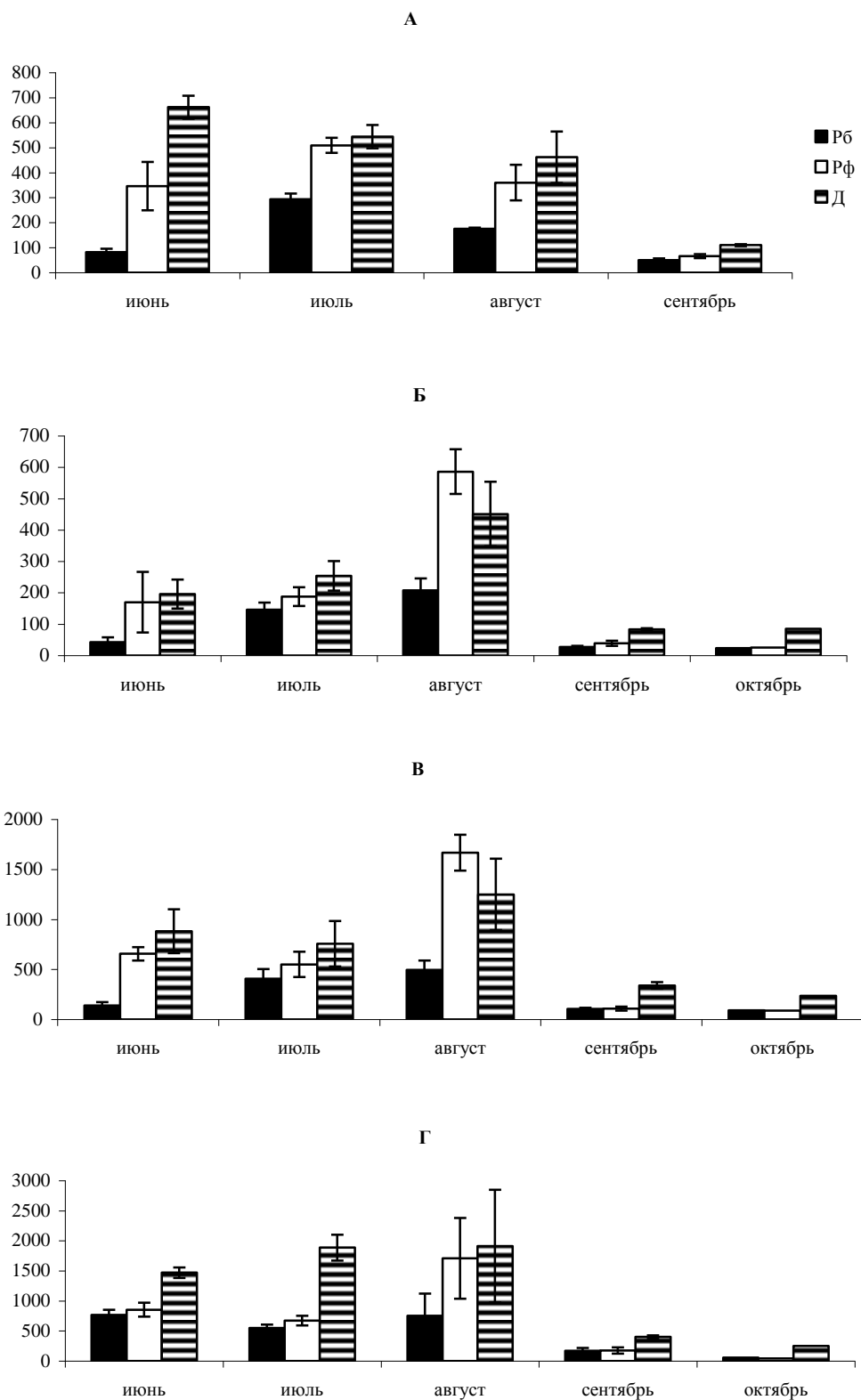
**Таблица 9.16.** Биомасса планктонного сообщества ( $B_p$ ) и его основных групп ( $\text{мг С/м}^3$ ) на мелководных и глубоководных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища в июне-октябре 1997 г. (n – количество проб)

Компоненты	Мелководье		Глубоководная зона	
	защищенное	открытое	в пойме	на русле р. Волга
Фитопланктон, в т.ч.:	340.3±152.5 (127.9-786.6)*	171.6±69.0 (31.6-434.6)	141.2±43.6 (23.8-258.0)	171.1±75.7 (10.1-395.2)
< 2 мкм	14.3±5.9 (5.4-30.9)	6.5±3.8 (0.4-20.8)	3.0±0.8 (0.2-5.8)	2.0±0.9 (0.2-4.3)
2-20 мкм	56.0±5.8 (41.6-68.9)	17.5±2.8 (12.1-28.1)	14.1±3.4 (2.7-34.9)	60.2±18.6 (3.5-131.0)
> 20 мкм	270.9±153.4 (61.5-724.9)	147.6±62.8 (17.3-385.7)	124.1±25.0 (18.6-217.3)	108.9±56.2 (10.1-395.2)
Бактериопланктон, в т.ч.:	199.1±11.2 (165.2-214.7)	141.8±12.4 (105.0-178.4)	124.6±8.7 (98.1-170.9)	121.9±11.4 (99.2-163.5)
Одиночные бактерии	185.6±12.9 (156.8-209.4)	131.4±2.8 (100.6-154.4)	116.8±6.4 (94.7-164.5)	116.9±10.0 (46.8-157.7)
Агрегированные бактерии	13.5±6.3 (5.3-32.4)	10.4±3.5 (4.4-24.0)	7.8±3.8 (0.9-32.3)	5.0±0.5 (1.7-8.1)
Гетеротрофные флагелляты	35.8±9.1 (20.8-61.0)	15.2±3.3 (3.7-23.9)	15.5±5.2 (3.0-33.3)	8.9±2.9 (4.1-20.1)
Инфузории	19.7±7.0 (7.8-39.5)	9.3±5.5 (0.8-25.3)	3.8±1.9 (0-8.8)	19.8±15.5 (0.3-81.3)
Мирный зоопланктон, в т.ч.:	96.5±29.2 (31.4-162.8)	38.9±12.6 (9.7-84.7)	40.7±15.0 (7.4-97.8)	75.3±33.4 (8.8-189.1)
Науплии	11.7±2.8 (4.4-16.8)	4.4±1.6 (0.2-9.3)	4.2±1.8 (0.1-9.1)	7.2±3.1 (0.2-17.2)
Велигеры	0.7±0.5 (0.2-2.3)	1.1±0.5 (0.2-2.4)	2.2±1.7 (0-8.8)	3.2±1.8 (0.01-8.3)
Коловратки	29.4±11.8 (11.0-63.4)	6.7±2.2 (1.0-15.8)	3.2±1.3 (0.2-6.0)	6.1±2.4 (0.05-10.7)
Кладоцеры	51.5±24.5 (4.2-120.5)	19.0±8.1 (2.2-47.9)	19.9±10.1 (0.6-58.1)	52.3±27.9 (1.2-151.3)
Копеподы	3.2±0.9 (2.1-5.9)	7.7±1.6 (2.6-11.6)	11.2±3.5 (5.0-17.9)	6.5±1.4 (1.1-9.8)
Хищный зоопланктон, в т.ч.:	81.6±58.4 (13.0-255.4)	20.8±8.4 (0.7-43.1)	18.2±8.4 (0.4-47.6)	25.5±10.0 (0.1-45.0)
Коловратки	42.1±35.3 (2.9-147.3)	2.0±1.3 (0-6.5)	1.8±1.2 (0-6.3)	0.6±0.6 (0-3.1)
Кладоцеры	9.7±7.4 (0-31.3)	4.5±2.4 (0-10.4)	5.0±3.2 (0-6.3)	12.9±6.8 (0-36.1)
Копеподы	29.8±15.8 (11.2-76.8)	14.3±5.0 (0.6-29.4)	11.4±4.7 (0.4-27.3)	12.0±4.1 (0.1-25.4)
Зоопланктон	178.1±57.0 (45.5-324.4)	59.7±20.1 (10.4-127.8)	58.9±23.0 (7.8-145.4)	100.8±37.8 (0.9-205.3)
$B_p$	773.0±150.2 (695.5-1109.8)	397.6±80.3 (164.6-621.4)	344.0±63.9 (199.9-503.5)	422.5±120.9 (165.2-796.2)
n	30	30	15	15

Примечание. \* – среднее значение параметра ± ошибка, в скобках – пределы колебаний параметра.



**Рис. 9.4.** Сезонные изменения отношения (%) биомассы бактерий (Вб), фитопланктона (Вф), простейших (Впр) и зоопланктона (Вз) к суммарной биомассе планктона в различных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1997 г. (А – защищенное мелководье, Б – открытое мелководье, В – глубоководный участок на пойме, Г – глубоководный участок на русле).



**Рис. 9.5.** Сезонная динамика продукции бактериопланктона (Рб, мг С/(м<sup>2</sup>·сут)), первичной продукции фитопланктона (Рф, мг С/(м<sup>2</sup>·сут)) и деструкции (Д, мг С/(м<sup>2</sup>·сут)) в различных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1997 г. (А – защищенное мелководье, Б – открытое мелководье, В – глубоководный участок на пойме, Г – глубоководный участок на русле).

Степень участия тех или иных планктонных животных в выедании продукции бактериопланктона в разные периоды вегетационного сезона и разных участках водохранилища отличалась (табл. 9.17). В начале лета, как в мелководной, так и глубоководной зонах, основным консументом бактериопланктона являлись гетеротрофные флагелляты. В защищенном мелководье доминирующая роль бесцветных жгутиконосцев и инфузорий в потреблении бактерий сохранялась и в другие месяцы. В целом за весь период, в этом участке водохранилища доля многоклеточных животных в общей биомассе бактерий утилизированной животными ( $G_{\Sigma}$ ) составила 31%, т.е. основными потребителями бактериопланктона были простейшие. На других станциях метазоопланктон вовлекал в трофическую сеть несколько большее количество бактерий, в среднем за исследованный период, - 45-46%  $G_{\Sigma}$ . На глубоководных станциях, в июле-августе, биомасса бактерий потребленная многоклеточным зоопланктоном, в большинстве случаев, превышала таковую поглощенную протопланктоном, в среднем, в 1.3-1.7 раз. Причем основными потребителями микроорганизмов в июле были клadoцеры и велигеры, в августе – клadoцеры. В сентябре, бактериопланктон, в основном, использовался в пищу гетеротрофными флагеллятами и клadoцерами, а в октябре – гетеротрофными флагеллятами и копеподами.

В абсолютных величинах, наибольшее количество бактериопланктона вовлекалось в трофическую планктонную сеть в защищенном мелководье и глубоководной станции в пойме водохранилища в июле, в открытом мелководье и глубоководной станции на русле Волги – в августе.

Анализ потоков углерода в планктонном сообществе Волжского плеса Рыбинского водохранилища выявил некоторые различия между мелководными и глубоководными участками (табл. 9.18-9.21). Количество потребленного животными фитопланктона существенно отличалось и составляло в защищенном мелководье – 20% суточной первичной продукции, в открытом мелководье - 8%, в пойме водохранилища – 28.7%, на русле Волги – 54.2%.

Отношение валовой первичной продукции к деструкции органического вещества, в среднем за исследуемый период, в открытом мелководье и пойме Волжского плеса оказалось равным 1.0, что свидетельствует об относительной сбалансированности продукционно-деструкционных процессов на этих участках водохранилища. В тоже время в защищенном мелководье и на русловой станции обнаружена отрицательная направленность баланса органического вещества, и величина  $\Sigma P_{Ph}/\Sigma D$  составила 0.87 и 0.57, соответственно.

В исследуемый период коэффициент бактериальной деструкции ( $D_b/\Sigma D$ ), отражающий вклад бактерий в суммарную деструкцию, в защищенном мелководье оказался

**Таблица 9.17.** Потребление бактериопланктона ( $G$ , мг  $C/(m^3 \times \text{сут})$ ) разными группами протозойного и метазойного зоопланктона на мелководных и глубоководных участках Рыбинского водохранилища в 1997 г.

Группа	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %
Защищенное мелководье										
Флагелляты	39.4	75.7	41.5	20.7	32.7	27.9	7.7	23.3	-	-
Инфузории	5.2	10.0	57.5	28.7	12.2	10.4	10.0	30.3	-	-
Науплии	3.5	6.7	10.3	5.1	4.8	4.1	0.6	1.8	-	-
Велигеры	0.2	0.4	4.6	2.3	0.5	0.4	0	0	-	-
Копеподы	0.2	0.4	0.4	0.2	2.2	1.9	0.1	0.3	-	-
Коловратки	1.2	2.3	27.2	13.6	9.3	8.0	2.6	7.9	-	-
Кладоцеры	4.4	8.5	11.9	6.0	28.3	24.2	0.8	2.4	-	-
Сумма	54.1	104.0	153.4	76.7	90.0	76.9	21.8	66.0		
Открытое мелководье										
Флагелляты	22.4	62.2	23.6	19.0	33.3	19.4	2.0	9.1	2.1	5.5
Инфузории	3.0	8.3	10.2	8.2	23.9	13.9	1.5	6.8	0	0
Науплии	1.6	4.4	8.0	6.4	4.4	2.6	0.5	2.3	0.2	0.5
Велигеры	0.2	0.6	4.8	3.9	5.1	3.0	0.5	2.3	0	0
Копеподы	0.3	0.8	1.6	1.3	2.0	1.1	1.0	4.5	0.7	1.8
Коловратки	1.1	3.0	9.4	7.6	7.4	4.3	0.4	1.8	0.5	1.3
Кладоцеры	3.8	10.6	19.31	15.6	3.0	1.7	2.4	10.9	0.4	1.1
Сумма	32.4	90.0	76.9	62.0	79.1	46.0	8.3	37.7	3.9	10.2
Глубоководная станция в пойме водохранилища										
Флагелляты	20.0	62.5	18.4	19.4	14.1	12.3	22.3	49.6	4.3	20.5
Инфузории	4.5	14.1	9.0	9.5	3.1	2.7	0	0	0	0
Науплии	1.4	4.4	5.5	5.8	3.9	3.4	0.5	1.1	0.1	0.5
Велигеры	0.1	0.3	17.6	18.5	3.5	3.0	0.6	1.3	0	0
Копеподы	0.5	1.6	2.4	2.5	2.4	2.1	1.8	4.0	0.9	4.3
Коловратки	1.9	5.9	2.3	2.4	1.7	1.5	0.1	0.2	0.2	1.0
Кладоцеры	4.1	12.8	16.4	17.3	2.0	1.7	14.6	32.4	0.9	4.3
Сумма	33.0	103.1	73.9	77.8	33.1	28.8	41.7	92.6	7.3	34.9
Глубоководная станция на русле р. Волга										
Флагелляты	21.7	33.4	8.1	17.2	7.0	11.1	5.6	40.0	2.6	23.6
Инфузории	1.7	2.6	5.3	11.3	15.9	25.2	0.3	2.1	0.7	6.4
Науплии	2.7	4.2	2.5	5.3	4.9	7.8	0.4	2.9	0.1	0.9
Велигеры	8.6	13.2	6.2	13.2	0.3	0.5	0.3	2.1	0	0
Копеподы	0.1	0.1	0.5	1.1	0.6	1.0	0.6	4.3	0.6	5.5
Коловратки	2.0	3.1	2.1	4.5	2.1	3.3	0.2	1.4	0.1	0.9
Кладоцеры	2.1	3.2	9.7	20.6	20.1	31.9	1.8	12.9	0.2	1.8
Сумма	38.9	59.8	34.4	73.2	50.9	80.8	9.2	65.7	4.3	39.1

*Примечание.* Прочерки означают отсутствие данных.

**Таблица 9.18.** Элементы суточного баланса органического вещества (мг C/(м<sup>2</sup>·сут))  
в защищенном мелководье Рыбинского водохранилища в июне-сентябре 1997 г.

Компонент	P	R	F	C	G
Фитопланктон	320.2	106.7	70.4	497.3	64.7
Бактериопланктон	150.3	350.7	0	501.0	111.8
Гетеротрофные флагелляты	18.1	18.1	9.0	45.2	19.3
Инфузории	23.8	23.8	20.4	68.0	17.6
Мирный зоопланктон, т.ч.:					
Науплии	5.0	11.6	11.0	27.6	4.0
Велигеры	1.4	2.0	2.2	5.6	0.2
Коловратки	11.6	17.4	19.3	48.3	7.5
Кладоцеры	14.4	21.6	24.0	60.0	12.0
Копеподы	0.4	0.6	0.8	1.8	0.3
Хищный зоопланктон, т.ч.:					
Коловратки	8.3	12.5	5.1	25.9	-
Кладоцеры	1.0	1.6	0.6	3.2	-
Копеподы	4.1	6.2	10.2	20.5	-

*Примечание.* Прочерки означают, что определения не проводились.

**Таблица 9.19.** Элементы суточного баланса органического вещества (мг C/(м<sup>2</sup>·сут))  
в открытом мелководье Рыбинского водохранилища в июне-сентябре 1997 г.

Компонент	P	R	F	C	G
Фитопланктон	203.6	67.9	44.8	316.3	16.1
Бактериопланктон	94.1	219.6	0	313.7	48.1
Гетеротрофные флагелляты	8.6	8.6	4.3	21.5	5.2
Инфузории	9.0	9.0	7.7	25.7	7.5
Мирный зоопланктон, т.ч.:					
Науплии	1.7	4.0	3.8	9.5	1.5
Велигеры	1.4	2.0	2.2	5.6	0.4
Коловратки	2.4	3.6	4.0	10.0	1.9
Кладоцеры	4.4	6.6	7.3	18.3	4.1
Копеподы	0.9	1.4	1.8	4.1	1.0
Хищный зоопланктон, т.ч.:					
Коловратки	0.4	0.6	0.2	1.2	-
Кладоцеры	0.5	0.8	0.3	1.6	-
Копеподы	1.7	2.6	4.9	8.5	-

*Примечание.* Прочерки означают, что определения не проводились.

**Таблица 9.20.** Элементы суточного баланса органического вещества (мг C/(м<sup>2</sup>·сут))  
на глубоководной станции в пойме Рыбинского водохранилища в июне-сентябре 1997 г.

Компонент	P	R	F	C	G
Фитопланктон	613.6	204.5	135.0	953.1	176.4
Бактериопланктон	247.4	577.3	0	824.7	155.7
Гетеротрофные флагелляты	27.5	27.5	13.8	68.8	18.8
Инфузории	15.0	15.0	12.8	42.8	9.0
Мирный зоопланктон, т.ч.:					
Науплии	5.6	13.1	12.5	31.2	4.9
Велигеры	16.8	25.2	28.0	70.0	2.6
Коловратки	4.3	6.4	7.2	17.9	4.0
Кладоцеры	17.2	25.8	28.7	71.7	17.7
Копеподы	4.8	7.2	9.8	21.8	3.3
Хищный зоопланктон, т.ч.:					
Коловратки	1.6	2.4	1.0	5.0	-
Кладоцеры	2.9	4.5	1.8	9.2	-
Копеподы	4.9	7.4	12.2	24.5	-

*Примечание.* Прочерки означают, что определения не проводились.

**Таблица 9.21.** Элементы суточного баланса органического вещества (мг C/(м<sup>2</sup>·сут))  
на глубоководной русловой станции (р. Волга) в Рыбинском водохранилище  
в июне-октябре 1997 г.

Компонент	P	R	F	C	G
Фитопланктон	691.0	230.3	152.0	1073.3	374.5
Бактериопланктон	472.2	1101.8	0	1574.0	325.0
Гетеротрофные флагелляты	37.8	37.8	18.9	94.5	21.7
Инфузории	96.8	96.8	83.0	276.6	65.0
Мирный зоопланктон, т.ч.:					
Науплии	27.1	63.2	60.2	150.5	6.2
Велигеры	51.9	77.8	86.5	216.2	12.4
Коловратки	21.8	32.7	36.3	90.8	11.2
Кладоцеры	123.4	185.1	205.7	514.2	71.4
Копеподы	7.7	11.6	15.7	35.0	5.4
Хищный зоопланктон, т.ч.:					
Коловратки	1.4	2.1	0.9	4.4	-
Кладоцеры	17.3	26.1	10.8	54.2	-
Копеподы	14.2	21.3	35.5	71.0	-

*Примечание.* Прочерки означают, что определения не проводились.

равным 0.63, в открытом мелководье 0.70, на глубоководном пойменном участке – 0.62, на глубоководном русловом – 0.57. Следует также отметить, что рассчитанные нами траты углерода на дыхание в планктонных сообществах оказались на 10-18% выше величин суммарной деструкции органического вещества, полученных скляночным кислородным методом.

Суммарное количество органических веществ, включающее прижизненное выделение растворенных соединений фитопланктоном, неусвоенную животными пищу и органические вещества отмерших бактерий, растений и животных, в защищенном мелководье ( $488 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ) и на глубоководной станции на русле Волги ( $1342 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ) не обеспечивало энергетические затраты гетеротрофных бактерий. По-видимому, функционирование бактериопланктона в этих участках водохранилища зависит от поступления РОВ от других источников, таких как высшая водная растительность, перифитон, аллохтонный материал. В тоже время в открытой литорали и пойме водохранилища количество органического вещества, ассимилированного бактериями, было примерно равно количеству органического вещества, поступившего в течение вегетационного сезона от различных компонентов планктонного сообщества.

Таким образом, в планктонную трофическую сеть поступало значительное количество органического вещества бактерий. Так, в защищенном мелководье консументы потребляли 74.0%, в открытом мелководье 51.1%, в пойме водохранилища 62.9% и на русле Волги 68.8% бактериальной продукции. За исследуемый период простейшие использовали 31.1-48.0% бактериальной продукции, что составляло 49.1-64.0% суммарного потребления всеми консументами. Мирный метазоопланктон непосредственно потреблял бактерий в защищенном мелководье со средней скоростью  $406 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ , что составляло 27.9% его суточного рациона; в открытом мелководье –  $202 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$  (39.7% С); в пойме водохранилища –  $802 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$  (33.9% С) и на русле Волги –  $1683 \text{ кал}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$  (16.2% С). Одновременно многоклеточный зоопланктон использовал в пищу часть продукции простейших, созданной за счет органического вещества бактерий. С учетом этого количества, мирный зоопланктон на исследованных станциях удовлетворял свои пищевые потребности за счет бактерий на 40.0%, 48.7%, 41.4% и 20.8%, соответственно. В итоге, на высшие трофические уровни, т.е. в «классическую» пищевую цепь, поступало в открытом мелководье 26.4% и в остальных биотопах 39.0-45.6% средней за вегетационный сезон продукции бактериопланктона. Остальная часть продукции осталась в пределах микробной «петли».

Для оценки эффективности передачи энергии бактериопланктона 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 ( $P_k$ ):  $CET(s,k) = P_{s(k)}/P_k$  (Казанцева, 2003). Допускали, что распределение продукции отдельной трофической группы по источникам энергии соответствует распределению ее рациона. Коэффициент трансформации энергии гетеротрофных бактерий в продукцию планктонных простейших был наибольшим в защищенном мелководье, существенно превышая таковые в других исследованных районах (табл. 9.22). В расчетах не учитывали гибель бактерий в результате их потребления миксотрофными флагоеллятами. Коэффициенты CET (фитопланктон – простейшие) были существенно ниже коэффициентов CET (бактерии – простейшие).

**Таблица 9.22.** Значения сезонных коэффициентов трансформации энергии в планктонных сообществах различных биотопов Рыбинского водохранилища

Группа	Номер	$P_{s(k)}/P_k$	1	2	3	4
Фитопланктон	1	$P_{3(1)}/P_1$	0.028	0.013	0.005	0.042
		$P_{4(1)}/P_1$	0.033	0.012	0.013	0.110
Бактериопланктон	2	$P_{3(2)}/P_2$	0.184	0.129	0.116	0.104
		$P_{4(2)}/P_2$	0.089	0.066	0.073	0.095
Протозоопланктон	3	НР	НР	НР	НР	НР
Мирный зоопланктон	4	НР	НР	НР	НР	НР

*Примечание.* 1 – защищенная литораль; 2 – открытая литораль; 3 – пойма и 4 – русло. НР – не рассчитывали.

Эффективность трансформации энергии фитопланктона в органическое вещество мирного метазоопланктона на глубоководной станции, расположенной на русле Волги (4) оказалась значительно выше таковых на других участках Волжского плеса и была соизмерима с эффективностью трансформации энергии бактериопланктона зоопланктоном. На других участках водохранилища (1-3) коэффициенты CET (зоопланктон – бактериопланктон) были выше коэффициентов CET (зоопланктон – фитопланктон) в 2.7-5.6.

Проведенные расчеты свидетельствуют о важной роли бактерий в питании нехищного зоопланктона глубоководной части Рыбинского водохранилища. Среди исследованных биотопов Волжского плеса водохранилища значение бактериопланктона в потоках энергии в планктонных пищевых сетях оказалась наименее значимым в открытом мелководье и пойме. На остальных участках продукция гетеротрофных бактерий, выполняющих важную функцию связующего звена между «мертвым» органическим веществом и планк-

тонными животными, в большей степени используется в пищу многоклеточным зоопланктоном. Значительное количество органического вещества бактерий попадает к метазойному планктону через промежуточную ступень – гетеротрофных флагеллят и инфузорий.

**Планктонное сообщество центральной глубоководной части водохранилища.**

Количественная оценка потоков углерода в планктонном сообществе центральных районов Рыбинского водохранилища проведена на основе осредненных данных, полученных в 1990-1995 гг. (табл. 9.23). Биомасса бактериопланктона была наибольшей весной и во второй половине лета. За исключением первой половины лета (Лето 1), в остальные фазы вегетационного периода биомасса бактериопланктона превышала таковую многоклеточных гетеротрофных организмов в 1.2-1.6 раз. В среднем за шесть сезонов исследований бактериальная биомасса составила 16.2% суммарной биомассы планктона. Фитопланктон, протозойный и метазойный планктон занимали 68.3%, 3.8% и 11.1%  $V_p$ , соответственно.

Скорость продуцирования органического вещества фитопланктоном ( $P_{ph}$ ) существенно варьировала в течение вегетационного сезона (табл. 9.25). Минимальное ее значение регистрировалось осенью, максимальное – во второй половине лета. Количество фитопланктона, потребляемое планктонными гидробионтами, также испытывало заметные сезонные колебания (табл. 9.24), достигая максимального значения осенью (83.3%  $P_{ph}$ ) и минимального значения в период массового развития цианобактерий (16.4%  $P_{ph}$ ). В среднем за вегетационный период консументы потребляли 31% первичной продукции планктона. Остальная часть этой продукции после отмирания метаболизировалась гетеротрофными бактериями и осаждалась на дно. Ранее Ю.И. Сорокин (Рыбинское водохранилище..., 1972; Sorokin, 1972), основываясь на материалах, полученных в 1964-1967 гг., рассчитал, что в Рыбинском водохранилище в пищу животным идет всего 25% органического вещества фитопланктона. В других водоемах выедание беспозвоночными планктонных водорослей и цианобактерий составляло 13-54% продукции фитопланктона (Примаиченко, 1978; Казанцева, 2003; Stone et al., 1993).

**Таблица 9.23.** Биомасса планктонного сообщества и его основных групп (мг С/м<sup>3</sup>) в Рыбинском водохранилище (средние величины за 1990-1995 гг.)

Компоненты	Весна	Лето 1	Лето 2	Осень	Среднее
Фитопланктон	373.1±36.1	250.4±16.3	526.2±46.2	322.6±29.4	368.0
< 2 мкм	7.8±0.6	7.5±0.5	13.7±1.4	12.9±1.2	10.4
2–25 мкм	295.1±27.7	28.6±2.0	59.5±6.5	191.3±18.9	143.6
> 25 мкм	70.2	214.3	453.0	118.4	214.0
Бактериопланктон, в т.ч.:	92.6±4.2	79.3±2.9	100.0±3.3	77.9±2.6	87.5
Одиночные бактерии	86.8±3.9	73.9±2.5	92.6±2.7	68.7±2.3	80.5
Агрегированные бактерии	5.8±0.3	5.4±0.4	7.4±0.6	9.2±0.3	7.0
Вирусы	2.7±0.2	3.2±0.4	3.8±0.4	2.4±0.3	3.0
Гетеротрофные флагелляты	17.2±1.5	6.4±0.6	10.8±0.8	2.8±0.3	9.3
Инфузории	28.1±6.4	7.1±1.9	6.2±1.0	3.0±0.7	11.1
Мирный зоопланктон, в т.ч.:	18.1±3.0	87.2±9.4	40.7±3.8	41.3±4.4	46.8
Кладоцеры	11.2±2.0	73.8±7.5	26.8±2.5	36.1±3.2	36.9
Копеподы	3.1±0.5	6.4±0.7	10.2±0.8	4.2±1.1	6.0
Коловратки	3.8±0.5	7.0±1.2	3.7±0.5	1.0±0.1	3.9
Всеядный зоопланктон, в т.ч.:	3.6±0.7	5.4±0.7	5.6±0.4	1.2±0.1	9.1
Коловратки	0.5±0.2	1.4±0.3	0.3±0.1	0.02±0.01	2.3
Копеподы	3.1±0.6	4.0±0.4	5.3±0.4	1.15±0.14	6.8
Хищный зоопланктон, в т.ч.:	6.8±1.2	15.2±1.6	12.7±1.1	1.7±0.2	4.0
Кладоцеры	0.1±0.03	4.2±0.8	4.9±0.9	0.2±0.1	0.6
Копеподы	6.7±1.2	11.0±1.0	7.8±0.6	1.5±0.1	3.4
Весь зоопланктон	28.5±4.9	107.8±9.3	59.0±5.0	44.1±3.2	59.9
Весь планктон	542.2±45.0	454.2±21.3	706.0±42.2	452.8±33.8	538.8

**Таблица 9.24.** Потребление фитопланктона ( $G$ , мг  $C/(м^2 \cdot \text{сут})$ ) разными группами зоопланктона в Рыбинском водохранилище в 1990-1995 гг. ( $P_{Ph}$  – продукция фитопланктона)

Группа животных	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	$G$	$G/P_{Ph}$ , %	$G$	$G/P_{Ph}$ , %	$G$	$G/P_{Ph}$ , %	$G$	$G/P_{Ph}$ , %
Гетеротрофные флагелляты	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
Мирный зоопланктон, в т.ч.:								
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
Всеядный зоопланктон, в т.ч.:								
Коловратки	0.4	0.1	5.3	0.9	2.8	0.3	< 0.1	< 0.1
Копеподы	4.7	1.0	7.9	1.3	18.9	1.7	2.3	1.5
Сумма	288.7	62.6	188.9	31.3	174.7	15.7	121.6	82.3

Скорость продуцирования бактериальной биомассы изменялась по сезонам (табл. 9.25): весной продуцировалось 15.6% продукции за весь вегетационный сезон, в период «чистой воды» (Лето 1) – 16.4%, в период летнего развития фитопланктона (Лето 2) – более половины и осенью – 15.2%. Продукция бактериальной биомассы за вегетационный сезон составила 638.5 ккал/м<sup>2</sup>,  $P/B$  – 73. Отношение продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона ( $\sum P_B / \sum P_{Ph}$ ) было высоким осенью, в остальные периоды величина  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  варьировал в пределах 35-75%. В среднем за вегетационный период отношение  $\sum P_B / \sum P_{Ph}$  составило 58%.

Траты энергии на дыхание всего планктонного сообщества, определенные как суммы траты углерода на обмен фито-, бактерио-, протозоо- и метазоопланктона, за вегетационный период равнялись 2227.6 ккал/м<sup>2</sup> и оказались близкими к величине общей деструкции, измеренной скляночным методом. За исследуемый период вклад в общую деструкцию фитопланктона составил 16.5%, бактерий – 66.9%, простейших – 7.1% и метазоопланктона – 9.5%. При этом на протяжении всего вегетационного периода главную роль в деструкции играли гетеротрофные бактерии (56.5-77.8% в разные сезоны), далее следовал фитопланктон (8.1-18.9%).

Отношение валовой первичной продукции фитопланктона к суммарной деструкции планктона составило 0.76. Отсюда следует, что аллохтонное органическое вещество может являться существенным источником энергии для бактериопланктона и, через него, в целом для экосистемы водохранилища.

Рацион бактерий за вегетационный период при допущении, что он равен ассимилированной пище, составил 2128.5 ккал/м<sup>2</sup>. Кроме фитопланктона, дополнительным источником энергии для бактериопланктона является органическое вещество макрофитов. В Рыбинском водохранилище годовая продукция высшей водной растительности составляет около 10% суммарной продукции фитопланктона и макрофитов (Ляшенко, 2001), что составляет, по нашим ориентировочным расчетам, 123 ккал. В рацион бактерий следует включить неусвоенную зоопланктоном пищу (F) и массу отмершего зоопланктона (M). Бактериопланктон может использовать также органическое вещество отмерших (M) и лизированных (F) бактерий. Итак, если включить в рацион бактерий прижизненные выделения РОВ фитопланктона, отмершую и неусвоенную части биомассы растений, животных и бактерий, а также лизированных бактерий, его можно представить следующим образом:

С бактерий (ккал/м <sup>2</sup> ) = М + F фитопланктона	939
М макрофиты	123
М зоопланктон	154
М бактерии	147
Ф зоопланктон	275
(водоросли, животные, детрит)	
Ф зоопланктон (бактерии)	158
Ф вирусы	98
<hr/>	
Итого	1894

Таким образом, рассчитанный выше рацион бактериопланктона может быть обеспечен энергетическими ресурсами планктонной трофической сети на 89%. При этом только 56% рациона обеспечивается органическим веществом первичных продуцентов. Доля органического вещества, неусвоенного консументами, и отмерших бактерий, повторно используемого бактериопланктоном, достигала 21% рациона. Вклад аллохтонного органического вещества составлял, как минимум, 40% рациона.

**Таблица 9.25.** Элементы суточного баланса вещества (кал/м<sup>3</sup>) в Рыбинском водохранилище (в среднем для 6 стандартных станций за 1990-1995 гг.)

Трофическая группа	P	R	F	C	G
Весна					
Фитопланктон	4612	1537	922	7071	2887
Бактериопланктон	2424	5656	0	8080	2466
Вирусы	30	-	505	535	-
Гетеротрофные флагелляты	475	475	407	1357	169
Инфузории	1262	1262	1082	3606	295
Мирные коловратки	71	101	151	323	53
Мирные клadoцеры	111	166	228	505	123
Мирные копеподы	30	45	61	136	34
Всеядные коловратки	10	15	20	45	-
Всеядные копеподы	40	60	82	182	-
Хищные клadoцеры	<1	<1	<1	< 1	-
Хищные копеподы	68	102	170	340	-
Лето 1					
Фитопланктон	6032	2011	1206	9249	1889
Бактериопланктон	2991	6779	0	9970	3277
Вирусы	20	-	450	470	-
Гетеротрофные флагелляты	250	250	220	720	193
Инфузории	480	480	411	1371	414
Мирные коловратки	210	315	429	954	141
Мирные клadoцеры	1180	1770	2414	5364	378
Мирные копеподы	100	150	204	454	38
Всеядные коловратки	30	45	61	136	-
Всеядные копеподы	80	120	164	364	-
Хищные клadoцеры	40	60	60	160	-
Хищные копеподы	110	165	275	550	-
Лето 2					
Фитопланктон	11125	3708	2225	17058	1833
Бактериопланктон	5923	13820	0	19743	3026
Вирусы	47	-	660	707	-
Гетеротрофные флагелляты	456	456	390	1302	179
Инфузории	391	391	335	1117	166

Трофическая группа	P	R	F	C	G
Мирные коловратки	102	153	209	464	49
Мирные кладоцеры	400	600	818	1818	250
Мирные копеподы	93	140	190	423	96
Всеядные коловратки	9	14	18	41	-
Всеядные копеподы	102	153	209	464	-
Хищные кладоцеры	37	65	65	167	-
Хищные копеподы	72	108	180	360	-

## Осень

Фитопланктон	1477	492	295	2264	1216
Бактериопланктон	2018	4709	0	6727	1081
Вирусы	34	-	495	529	-
Гетеротрофные флагелляты	126	126	101	353	29
Инфузории	160	160	137	457	20
Мирные коловратки	17	26	34	77	2
Мирные кладоцеры	294	441	601	1336	46
Мирные копеподы	34	51	69	154	5
Всеядные коловратки	<1	<1	<1	< 1	-
Всеядные копеподы	17	26	34	77	-
Хищные кладоцеры	<1	<1	<1	<1	-
Хищные копеподы	12	18	30	60	-

## Среднее за вегетационный период

Фитопланктон	6106	2035	1211	9362	1919
Бактериопланктон	3528	8232	0	11760	2432
Вирусы	34	-	541	575	-
Гетеротрофные флагелляты	333	333	285	951	140
Инфузории	544	544	466	1554	204
Мирные коловратки	93	140	190	423	55
Мирные кладоцеры	457	686	934	2077	193
Мирные копеподы	64	96	131	291	47
Всеядные коловратки	11	16	23	50	-
Всеядные копеподы	61	92	124	277	-
Хищные кладоцеры	25	38	16	79	-
Хищные копеподы	62	93	155	310	-

*Примечание.* Прочерк означает, что данный параметр не рассчитывали.

В 1960-1970-х гг. в ряде водохранилищ проводилась оценка потока энергии через бактерий (табл. 9.26). В водохранилищах Волги бактериопланктон за вегетационный период трансформировал от 1400 ккал/м<sup>2</sup> органического вещества в Рыбинском водохранилище до 3512 ккал/м<sup>2</sup> в Волгоградском водохранилище. Среди исследованных водохранилищ бактерии наиболее интенсивно ассимилировали органическое вещество в Запорожском водохранилище: 3800 ккал/м<sup>2</sup> за вегетационный период.

Д.З. Гак, используя собственные и литературные данные (Гак, 1975; Alimov, Boulion et al., 1972; Andronikova, et al., 1972; Sorokin, 1972; Winberg, et al., 1972) показала, что несмотря на невысокую точность методов определения численности и продукции бактерий, полученные к тому времени данные давали четкую картину возрастания интенсивности потока энергии через бактериопланктон: от 100-120 ккал/(м<sup>2</sup> × год) в приполярных озерах до 2000-4000 ккал/(м<sup>2</sup> × год) в эвтрофных водохранилищах Днепра. Таким образом, биомасса и продукция бактериопланктона, а также поток энергии через него хорошо отражают трофический статус водоема и могут служить классификационными признаками (Гак, 1975). Иное заключение сделано Д.З. Гак при анализе удельных величин продукции, дыхания и ассимиляции, рассчитанных на единицу биомассы бактериопланктона (P/B, R/B, A/B). Их значения изменялись в гораздо более узких пределах и не показывали зависимости от типа водоема. Суточный P/B-коэффициент изменялся от 0.30 до 0.65, R/B – от 0.3 до 1.2, A/B – от 0.6 до 1.5. По мнению этого автора, узкие пределы рассматриваемых параметров закономерны, так как эти коэффициенты отражают скорость конструктивного и энергетического обмена организмов и поэтому близки даже в очень различных водоемах.

В наших исследованиях продукция бактерий и поток углерода через них в Рыбинском водохранилище за вегетационный период в 1990-х гг. (табл. 9.28) существенно превышали таковые, рассчитанные Ю.И. Сорокиным по данным 1960-х гг. (Рыбинское водохранилище..., 1972; Sorokin, 1972), и оказались близки к величинам, зарегистрированным в эвтрофных водохранилищах (табл. 9.26). Однако, если учитывать, что в работе Ю.И. Сорокина (Sorokin, 1972) содержание органического углерода принималось равным 10% от сырого веса бактерий, то разница в анализируемых величинах будет менее значительной.

Наиболее интенсивное выедание бактерий, превышающее суточную бактериальную продукцию, наблюдалось в первую половину вегетационного сезона. При этом если весной основными потребителями бактерий были гетеротрофные флагеллаты, то в период «чистой воды» (Лето 1) – кладоцеры (табл. 9.27). Во вторую половину вегетационного сезона активность бактериотрофных организмов уменьшилась примерно вдвое. В период «цветения» воды цианобактериями (Лето 2) наиболее активными потребителями бактерий



**Таблица 9.26.** Поток энергии через бактериопланктон водохранилищ Волги и Днепра (ккал/м<sup>2</sup> за вегетационный сезон)

Водохранилище (источник)	B	P	B/P	K <sub>2</sub>	R	R/B	A	A/B	P/B	R/B	A/B
									сут <sup>-1</sup>		
Рыбинское (Sorokin, 1972)	5.5	350	64	0.25	1050	190	1400	250	0.35	1.05	1.40
Саратовское (Ярушек, 1979)	11.0	1567	142	0.56	1572	146	3139	291	-	-	-
Волгоградское (Донецкая, 1985)	14.2	1155	83	0.30	2356	214	3512	249	0.58	1.40	1.6
Цимлянское (Гак, 1975)	7.8	1343	174	0.40	2119	272	3502	-	-	-	-
Киевское (Гак, 1975)	13.4	725	54	0.40	1090	90	1800	138	0.30	0.50	0.80
Кременчугское (Гак, 1975)	12.6	960	69	0.40	1400	110	2400	180	0.38	0.55	0.93
Каховское (Гак, 1975)	12.5	930	65	0.40	1400	110	2330	180	0.33	0.55	0.90
Днепродзержинское (Гак, 1975)	9.3	1260	135	0.50	1260	135	2520	260	0.65	0.65	1.30
Запорожское (Гак, 1975)	15.0	1900	125	0.50	1900	125	3800	250	0.60	0.60	1.20

**Таблица 9.27.** Потребление бактериопланктона (G, мг C/(м<sup>2</sup>·сут)) разными группами гидробионтов в Рыбинском водохранилище в 1990-1995 гг.

Группа организмов	Весна		Лето 1		Лето 2		Осень	
	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %	G	G/P <sub>B</sub> , %
Вирусы	53.5	22.1	47.0	15.7	70.7	11.9	52.9	26.2
Гетеротрофные флагелляты	123.2	50.8	64.8	21.7	113.5	19.2	29.4	14.6
Инфузории	57.0	23.5	45.5	15.2	35.8	6.1	6.4	3.2
Мирные коловратки	4.1	1.7	22.9	7.6	11.5	2.0	0.9	0.5
Мирные копеподы	1.8	0.7	11.3	3.8	11.2	1.9	1.8	0.9
Мирные кладоцеры	6.5	2.7	134.5	45.0	48.2	8.1	16.2	8.0
Всеядные копеподы	0.5	0.2	1.7	0.6	2.6	0.4	0.5	0.2
Сумма	246.6	101.7	327.7	109.6	393.5	49.6	108.1	53.6

были гетеротрофные флагелляты. Осенью элиминация бактериопланктона происходила, главным образом, в результате вирусного лизиса (табл. 9.27).

Таким образом, в трофической сети водохранилища в разные фазы вегетационного периода планктонными беспозвоночными использовалось значительное количество биомассы бактериопланктона ( $55.2-208.7 \text{ мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ ). Причем летом потребление бактерий зоопланктоном превышало потребление водорослей и цианобактерий в 1.3-1.5 раз, а весной и осенью, напротив, было в 1.5-2.2 раза ниже. Значительное количество органического вещества планктонных гетеротрофных бактерий, лизированных бактериофагами, не поступало на высшие трофические уровни «классической» пищевой цепи, а оставалось внутри микробной «петли».

В итоге, за вегетационный период в пищевую сеть Рыбинского водохранилища попадало 77.0% продукции бактериопланктона (табл. 9.28), из которых 60.7% потреблялось животными, 16.3% лизировалось вирусами, а остальная часть бактериальной продукции элиминировалась, по-видимому, в результате выедания миксотрофными флагеллятами и естественной гибели. Подобные высокие уровни выедания бактерий, сравнимые с продукцией бактерий, регистрировались в ряде других водных экосистем (Christoffersen et al., 1990; Sommaruga, 1995; Simon et al., 1998; Comerma et al., 2003; Chrost, Siuda, 2006).

**Таблица 9.28.** Элементы энергетического баланса ( $\text{ккал}/\text{м}^2$  за вегетационный сезон\*) в планктонном сообществе Рыбинского водохранилища

Трофическая группа	P	R	F	C	G
Фитопланктон	1105.2**	368.4	221.0	1694.6	342.4
Бактериопланктон	638.5	1489.9	0	2128.5	492.0
Вирусы	6.2	-	97.8	104.1	-
Гетеротрофные флагелляты	60.3	60.3	51.6	172.2	25.3
Инфузории	98.5	98.5	84.4	281.4	37.0
Мирные коловратки	16.9	25.3	34.6	76.8	10.0
Мирные клadoцеры	82.8	124.1	169.3	376.2	34.9
Мирные копеподы	11.7	17.5	35.5	53.0	8.5
Всеядные коловратки	2.0	3.0	4.0	9.0	-
Всеядные копеподы	11.1	16.6	22.6	50.3	-
Хищные клadoцеры	4.7	7.0	2.9	14.6	-
Хищные копеподы	11.3	17.0	28.3	56.6	-

*Примечание.* \* – Средняя продолжительность вегетационного периода составляет 181 сут.

\*\* – Средние данные за 1990-1995 гг.

Для оценки эффективности передачи энергии бактериопланктона с одного трофического уровня на следующий мы воспользовались коэффициентом трансформации энергии (СЕТ) (Казанцева, 2003). Внутри микробного сообщества гетеротрофные флагелляты и инфузории потребляли в среднем за вегетационный сезон 33.6% продукции бактериопланктона, что составляло 47.4% их суммарного рациона. Планктонные простейшие переводили в свою продукцию около 12% продукции гетеротрофных бактерий. Необходимо отметить, что в этих расчетах не учитывалось питание миксотрофных флагеллят. Мирный метазойный планктон непосредственно в пищу использовал 18.5% продукции бактериопланктона. Кроме того часть продукции простейших ( $2536 \text{ ккал/м}^2$  за сезон или 4.0% продукции бактерий) формировалась за счет энергии гетеротрофных бактерий. Тем самым, в классическую трофическую сеть вовлекалось 22.5% бактериальной продукции, что равнялось 27.6% суммарного рациона мирных планктонных коловраток, кладоцер и копепод. В итоге, около 5% бактериальной продукции аккумулировалось мирным зоопланктоном. Эффективность трансформации энергии, созданной фитопланктоном, в органическое вещество мирного метазоопланктона также составило приблизительно 5%. Проведенные расчеты свидетельствуют о значительной роли бактерий в питании нехищного зоопланктона центральной части Рыбинского водохранилища. Вместе с тем, большая часть продукции бактериопланктона не поступала на высшие трофические уровни, а оставалась в пределах планктонного микробного сообщества (микробной «петли»).

Таким образом, гетеротрофный бактериопланктон вносит значительный вклад в формирование общей биомассы планктона водохранилищ Верхней Волги. В конце вегетационного сезона его биомасса даже превышает биомассу других компонентов планктона. Вместе с тем, из-за большой площади Рыбинского водохранилища, его сложной морфометрии, особенностей гидрологического режима, поступления вод притоков, наличия разнородных водных масс, доля бактерий в общей биомассе планктона на разных участках этого водоема может существенно отличаться. На протяжении всего вегетационного периода преобладающее значение в деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище принадлежит гетеротрофным бактериям. В водохранилище бактериопланктон выполняет важную функцию трансформации органического вещества и энергии от автотрофных организмов к метазойному планктону. На разных участках водохранилища в линейную трофическую цепь поступало от 22 до 46% бактериальной продукции. При этом большое количество органического вещества бактерий передается к метазоопланктону через промежуточную ступень, каковой являются простейшие, главным образом, гетеротрофные флагелляты и инфузории. В результате, проведенные нами расчеты показали, что бактерии играют значительную роль в питании мирного метазоопланктона Рыбинского

водохранилища. В наших расчетах не учитывалась выедание микроорганизмов миксо-трофными флагеллятами, численность которых в Рыбинском водохранилище может быть достаточно высокой. Вследствие этого, полученные нами величины потребления бактериальной продукции в водохранилище, несколько занижены. Тем не менее, большая часть бактериальной продукции недоступна для консументов высших трофических уровней и остается в пределах планктонной микробной пищевой сети, включающей вирусы, бактерии и простейшие. Эта часть продукции циркулирует в микробной «петле» (РОВ – бактерии – простейшие – РОВ) и вирусной «петле» (РОВ – бактерии – вирусы – РОВ).

### Заключение

Преобразование главной реки России – Волги в каскад зарегулированных водохранилищ привело к возникновению экосистем нового типа, отличных от озер, рек и других водоемов. На данный момент, среди водохранилищ Волги наиболее изученным является Рыбинское, на котором постоянный гидробиологический мониторинг проводится с первых лет его существования. Другие волжские водохранилища исследованы в меньшей степени.

В настоящей монографии обсуждаются результаты, полученные при исследовании структуры и функций гетеротрофного бактериопланктона водохранилищ Верхней и Средней Волги спустя 50-60 лет после их заполнения. Анализ данных по численности и продукции бактериопланктона в конце XX века – начале XXI века и сравнение их с материалами предыдущих лет позволили установить изменения, произошедшие в пространственном распределении и динамике бактериопланктона, выявить тенденции их многолетних колебаний.

В целом, в современный период характер пространственного распределения бактериопланктона по акватории водохранилищ не претерпел существенных изменений по сравнению с предшествующим периодом. Как и прежде, возрастание численности бактериопланктона наблюдается на участках, расположенных в зонах влияния крупных промышленных центров, и связано с их локальным антропогенным загрязнением. В тоже время сезонная динамика структурных и функциональных характеристик бактерий за последние годы изменилась. Ранее летний максимум численности и продукции гетеротрофных бактерий в Рыбинском водохранилище был или ниже весеннего, или соизмерим с ним, а с конца 1980-х годов стал устойчиво выше. Аналогичные изменения произошли с характером сезонных изменений концентрации хлорофилла в воде.

В водохранилищах Верхней и Средней Волги, где плотностная стратификация водной толщи в безледный период является непродолжительной, вертикальное распределение бактерий носит преимущественно равномерный характер, который может нарушаться при штилевой погоде в летние периоды массового развития цианобактерий. Зимой максимумы обилия бактерий приурочены к слоям воды, прилегающим к нижней кромке льда и ко дну. Причем численность и биомасса бактерий на границе вода-лед превышали эти параметры на соседних горизонтах до 10 и 40 раз, соответственно.

Анализ с помощью метода эпифлуоресцентной микроскопии размерного состава бактериопланктона водохранилищ выявил, что минимальные и максимальные объемы гетеротрофных планктонных бактерий различаются на 4-5 порядков. Однако величины объ-

емов бактериальных клеток, рассчитанные в среднем для водохранилищ, в большинстве случаев находились в пределах 0.065-0.120 мкм<sup>3</sup>. Следуют отметить, что средние объемы бактерий, полученных методом эпифлуоресцентной микроскопии, оказались значительно ниже значений среднего объема клеток, используемых для расчета биомассы бактериопланктона водохранилищ в предыдущие годы. Распределение численности и биомассы планктонных бактерий не всегда совпадают как в пространстве, так и во времени, вследствие значительной вариабельности среднего объема их клеток.

Результаты многолетних наблюдений (1965-1995 гг.) на стандартных станциях в Рыбинском водохранилище указывают, что при существенных межгодовых колебаниях численности гетеротрофного бактериопланктона прослеживается тенденция возрастания этого показателя. Причем наблюдаемые темпы увеличения количества и продукции бактерий оказались гораздо выше прогнозируемых ранее (Романенко, 1985). Возрастание численности и биомассы бактериопланктона регистрируется также в Иваньковском и Горьковском водохранилищах. В тоже время сравнение результатов микробиологических исследований Шекснинского водохранилища в начале XXI века с таковыми, полученными в прошлом веке, свидетельствует, что уровень количественного развития бактериопланктона в этом водоеме существенно не изменился.

Оценки баланса органического вещества в верхневолжских водохранилищах, чаще всего, отмечали превышение деструкции над первичной продукцией фитопланктона, рассчитанных под 1 м<sup>2</sup> площади водоемов (Кузнецов, Безлер, 1971; Рыбинское водохранилище, 1972; Романенко, 1985; Минеева, 2001). Другой источник автохтонного органического вещества – высшая водная растительность – имеет существенное значение только в Иваньковском и Угличском водохранилищах (Романенко, 1985). Однако основной причиной превалирования деструкционных процессов над продукционными в водохранилищах является, по мнению В.И. Романенко (Романенко, 1985), проявление «одной из связей между водоемами и водосборной площадью, т.е. сказывается влияние аллохтонных поступлений органического вещества на живое население водоемов». Отношение первичной продукции фитопланктона и деструкции в водной толще водохранилищ Верхней Волги характеризуется значительной пространственной изменчивостью и существенными межгодовыми различиями (Романенко, 1985; Минеева, 2001).

Полученные в наших исследованиях отношения продукции бактериопланктона к первичной продукции фитопланктона также являются важной функциональной характеристикой планктонного сообщества водохранилищ. По величинам этих отношений можно судить о значении аллохтонного составляющей в общем балансе органического вещества. Высокие величины отношения бактериальной продукции к первичной продукции фито-

планктона свидетельствуют, что в метаболизм планктонных сообществ водохранилищ включается не только вновь синтезированное, но и аллохтонное органическое вещество. В водохранилищах Верхней Волги наблюдается тесная связь между первичной продукцией планктона и продукцией гетеротрофных планктонных бактерий.

Прогресс в методах исследования микроскопических организмов дал возможность получить для бактериопланктона водохранилищ Волги ряд новых структурных характеристик. Использование флуоресцентного метода определения количества гетеротрофных бактерий, помимо адекватного подсчета их численности, позволило оценить вклад разных размерных групп (мелких и крупных одиночных бактерий, бактерий, ассоциированных с частицами детрита и находящихся в составе микроколоний, а также нитей) в формировании общей биомассы и продуктивности бактериального сообщества. Эта информация необходима при количественном анализе трофических связей между бактериопланктоном и его потребителями – тонкими и грубыми фильтраторами.

В составе бактериопланктона постоянно присутствуют как активные, так и находящиеся в состоянии покоя бактерии. Доля активных клеток в бактериопланктоне волжских водохранилищ, определенная с помощью различных подходов в разные сезоны года, как правило, не превышает 50% общей численности бактерий. Другими словами, более половины сообщества представлено мертвыми, поврежденными или покоящимися клетками. Покоящиеся бактерии могут переходить в активное состояние при изменении условий окружающей среды, и это необходимо учитывать при количественных оценках потоков вещества и энергии в планктоне волжских водохранилищ. Среди различных размерно-морфологических групп агрегированные и нитевидные бактерии отличаются большей активностью, чем одиночные клетки.

В результате ежедневных наблюдений в прибрежных водах обнаружены циклические колебания обилия гетеротрофных бактерий и флагеллят с близкой периодичностью и запаздыванием в несколько суток между пиками их численности. По-видимому, наблюдаемые в природных условиях циклические изменения концентрации этих микроорганизмов – это, главным образом, результат взаимодействия по типу «хищник – жертва». Таким образом, в водохранилищах кроме суточных и сезонных изменений наблюдаются краткосрочные колебания обилия бактериопланктона.

Количественная оценка биомассы основных компонентов планктонного сообщества (фитопланктон, бактерии, гетеротрофные флагелляты, инфузории, многоклеточный зоопланктон и вирусы) выявила значительный вклад гетеротрофного бактериопланктона в формировании суммарной биомассы планктона водохранилищ. В результате анализа потоков энергии в трофической сети планктонного сообщества Рыбинского водохранилища

показано, что в питании планктонных гидробионтов этого водоема роль бактерий чрезвычайно велика. Причем большая часть бактериальной продукции поступает в «классическую» пищевую цепь. В разные фазы вегетационного периода основная роль в использовании продукции бактериопланктона принадлежит гетеротрофным флагеллятам, кладоцерам или вирусам. В тоже время, поскольку значительная доля биомассы фитопланктона принадлежала «некормовым» видам, естественная гибель фитопланктона существенно превосходит его выедание зоопланктоном. В связи с этим в экосистеме Рыбинского водохранилища значительная часть потока направлена через детритный цикл, основным участником которого являются бактерии.

Приводимые в монографии материалы и их обсуждение свидетельствуют об огромной роли гетеротрофного бактериопланктона в структуре и функционировании экосистем водохранилищ. Многие вопросы, рассматриваемые в монографии, безусловно, требуют дальнейшего исследования. Прежде всего, необходимо применение молекулярно-генетических методов для исследования таксономического состава бактериопланктона и установления физических, химических и биотических факторов, которые определяют структуру бактериальных сообществ. Очень актуальным представляется выяснение связи структуры бактериопланктона с его экологическими функциями. В частности, необходимо искать ответ на основной вопрос, напрямую связанный с функциями бактериопланктона в круговоротах элементов и потоках энергии в водохранилищах и требующий дальнейшего углубленного исследования, а именно: какие факторы контролируют количество, структуру и активность бактериальных сообществ. В теоретическом плане необходимо развитие новых экологических теорий, учитывающих уникальные характеристики бактерий и других микроорганизмов, отличающих их от более крупных гидробионтов. Остро требуется построение экологических моделей, основанных на изучении основных биотопов водохранилищ в различном масштабе для понимания и прогноза изменений структуры и функций планктонных микробных сообществ. Изучение этих вопросов поможет решить проблемы, связанные с охраной окружающей среды и улучшить качество вод Волги.

Авторы надеются, что проведенное в этой монографии обобщение результатов многолетнего изучения бактериопланктона водохранилищ Верхней и Средней Волги окажется полезным и будет способствовать дальнейшему развитию экосистемных гидробиологических исследований водоемов этого региона.



## Conclusion

Transformation of the Volga, the major Russian river, into the cascade of regulated reservoirs made the beginning of the ecosystems of a new type different from lakes, rivers and other waterbodies. At present the Rybinsk reservoir is the most extensively studied among all Volga reservoirs. Its hydrobiological monitoring has been conducting constantly since the first years of its existence. The other Volga reservoirs are investigated to a lesser degree.

The present monograph deals with the results of the studies on structure and functioning of heterotrophic bacteria plankton in the Upper and Middle Volga reservoirs after 50-60 years of their filling. The analysis of the data on abundance and production of bacteria plankton at the end of the 20th and at the beginning of the 21th century and their comparison with the previous results allowed us to determine changes in spatial distribution and dynamics of bacteria plankton and to reveal a tendency of their long-term fluctuations.

On the whole, at present the spatial distribution of bacterial plankton in the area of reservoirs have not undergone any sufficient changes as compared to the previous period. As before an increase in bacterial plankton abundance is recorded in sites subjected to the impact of large industrial centers and is caused by local anthropogenic pollution. At the same time the seasonal dynamics of structural and functional characteristics has changed markedly during the last years. Earlier the summer peak of abundance and production of heterotrophic bacteria in the Rybinsk reservoir was either lower or comparable with the spring maximum but since the end of the 1980s it has become stably higher. Similar changes have occurred in a character of seasonal changes of chlorophyll concentration in water.

In reservoir of the Upper and Middle Volga where water density stratification during the ice-free period is short-lived the vertical distribution of bacteria is mainly uniform but can be disturbed in a calm weather during summer mass development of cianobacteria. In winter the maxima of bacteria abundance are recorded in water layers adjacent to an inferior edge of the ice and to the bottom. At this the abundance and biomass of bacteria at the water-ice boundary exceeded such parameters in adjoining horizons 10 and 40 times, correspondingly. The analysis of dimensional structure of bacterial plankton in reservoirs by the method of epifluorescent microscopy has shown the difference in minimal and maximal volumes of heterotrophic planktonic bacteria by an order of 4-5. However the values of volumes of bacterial cells calculated on average for reservoirs ranged from 0.065 up to 0.120  $\mu\text{m}^3$ . It should be noted that average volumes of bacteria obtained by the method of epifluorescent microscopy were lower than values of the average cell volumes used for calculation of bacterial plankton biomass in the previous years. The distri-

bution of planktonic bacteria abundance and biomass do not always show concurrence in space and time because of variability of an average volume of their cells.

The results of long-term observations (1965-1995) on standard stations in the Rybinsk reservoir evidence a tendency to the increase in the abundance of heterotrophic bacterial plankton that in spite of its significant annual fluctuations. And the recorded rates of the increase in abundance and production of bacteria were much higher than predicted values (Romanenko, 1985). An increase in the abundance and biomass of bacterial plankton is recorded also in the Ivankovo and Gorky reservoirs. At the same time the comparison of the results of microbiological studies conducted in the Sheksna reservoir at the beginning of the 21st century with the data obtained in the past century testify to the fact that the degree of quantitative development of bacterial plankton in the reservoir has not changed appreciably.

Estimations of the balance of organic matter in the Upper Volga reservoirs more frequently indicated exceeding the destruction as compared to primary production of phytoplankton calculated per 1 m<sup>2</sup> of the area of reservoirs (Kuznetsov, Bezler, 1971; Rybinsk reservoir, 1972; Romanenko, 1985; Mineeva, 2001). The other source of autochthonous organic matter – higher aquatic vegetation – is of significant importance only in the Ivankovo and Uglich reservoirs (Romanenko, 1985). However the main motive of the prevalence of destruction processes over production ones in reservoirs is in the opinion of V.I. Romanenko (Romanenko, 1985) manifestation of “one of the relations between waterbodies and their catchment area i.e. the effect of input of allochthonous organic matter on living inhabitants of waterbodies”. The relationship between the primary phytoplankton production and destruction in water of the Upper Volga reservoirs is characterized by significant spatial variability and essential annual differences (Romanenko, 1985; Mineeva, 2001).

The obtained ratio of bacterioplankton production to the primary production of phytoplankton is an important functional characteristic of the planktonic community in reservoirs. Using values of this ratio we can judge of the significance of an allochthonous component in the total balance of the organic matter. High values of the ratio of bacterial production to the primary production of phytoplankton indicate that not only newly synthesized but allochthonous organic matter as well participate in metabolism of planktonic communities in reservoirs. In the Upper Volga reservoirs a close relationship is observed between the plankton primary production and the production of heterotrophic planktonic bacteria.

Advanced methods used for the study of microscopical organisms have given an opportunity to obtain some new structural characteristics for bacterial plankton in the reservoirs. The use of fluorescent method for determination of the number of heterotrophic bacteria allowed us in addition to an appropriate calculation of their abundance to estimate the contribution of differ-

ent size groups (small and large single (isolated) bacteria, bacteria associated with detritus particles and existing in microcolonies as well as filaments) to formation of the total biomass and productivity of a bacterial community. This information is essential for quantitative analysis of trophical interactions between bacterioplankton and its consumers – fine and coarse filtrators.

In the composition of bacterioplankton both active and resting bacteria are constantly present. The portion of active cells in bacterial plankton from the Volga reservoirs determined using different approaches in different seasons of the year, as a rule, does not exceed 50% of the total bacterial abundance. In other words more than a half of the community is represented by dead, damaged or resting cells. Resting cells can become active under changes in the environment and it should be taken into account when making quantitative estimation of matter and energy fluxes in plankton of the Volga reservoirs. Among groups of different size and morphology aggregated and filamentous bacteria demonstrate more activity than single cells.

As a result of daily observations in littoral waters cyclic fluctuations in the abundance of heterotrophic bacteria and flagellates were found with similar periodicity and a delay of several days between peaks of their abundance. Apparently, cyclic changes in concentration of these microorganisms observed in natural conditions are the result of “predatory – prey” interaction. Thus, in addition to daily and seasonal changes short-term fluctuations of the bacterial plankton abundance are observed in the reservoirs.

Quantitative assessment of the biomass of the main components of the planktonic community (phytoplankton, bacteria, heterotrophic flagellates, ciliates, metazoan plankton and viruses) has shown a significant contribution of heterotrophic bacterial plankton to formation of the total plankton biomass in the reservoirs. As a result of analysis of energy fluxes in a trophic web of the planktonic community of the Rybinsk reservoir it is shown that the role of bacteria in feeding of planktonic hydrobionts is extremely high. It is known, that the major part of bacterial production enters a “classical” food chain. During different stages of a vegetative period heterotrophic flagellates, cladocerans and viruses play the main part in use of the bacterial plankton production. At the same time as a significant portion of the phytoplankton biomass consists of “unfodder” species a natural death of phytoplankton surpasses its grazing by zooplankton. In this connection a significant part of the flux goes through a detritus cycle where the main part belongs to bacteria.

The materials presented in the monograph and their discussion testify to a stupendous role of heterotrophic bacterial plankton in structure and functioning of ecosystems in the Upper and Middle Volga reservoirs. Many issues considered in the monograph need further investigations. First of all, it is necessary to apply molecular and genetic methods for studies of taxonomical structure of bacterial plankton and for determination of physical, chemical and biotic factors

responsible for the structure of the bacterial community. Of current importance is examination of the relationship between bacterial plankton and its ecological functions. In particular, it is necessary to find an answer to the question concerning the bacterial plankton functions in cycles of elements and energy fluxes in the reservoirs and demanding further in-depth study, namely, what factors are responsible for the number, structure and activity of bacterial communities. It is also important to develop new ecological theories taking into consideration unique characteristics of bacteria and other microorganisms that make them different from larger hydrobionts. There exists an acute demand in construction of ecological models based on the study of the main habitats in the reservoirs on a different scale for understanding and forecast of changes in structure and functioning of planktonic microbial communities. The study of these issues will be of great importance for solving the problems of the environment protection and improvement of water quality in the Volga.

The authors expect the results of the long-term study of bacterioplankton in reservoirs of the Upper and Middle Volga presented in the monograph will be useful and contribute to a further development of biological studies of aquatic environments of the region.

## Литература

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.
- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат. 1973. 269 с.
- Александрова Д.Н. Численность и биомасса бактериопланктона // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1981. ч.2. с. 5-14.
- Афиногенова А.В. *Bdellovibrio*: физиология, метаболизм, экология // Успехи микробиологии. 1992. № 25. С. 99-126.
- Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука, 1994. 222 с.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 319 с.
- Буторин А.Н., Монаков А.В. Современные представления о биологических ресурсах и качестве воды Волги и ее водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. с. 20-25.
- Былинкина А.А. Гидрохимическая характеристика // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. с. 26-36.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.
- Винберг Г.Г. Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера // ДАН СССР. 1969. Т. 186. № 1. С. 198-201.
- Винберг Г.Г., Алимов А.Ф., Бульон В.В. и др. Биологическая продуктивность двух субарктических озер // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск: Изд-во БГУ, 1973. С. 125-147.
- Винберг Г.Г., Бабицкий В.А., Гаврилов С.И. и др. Биологическая продуктивность озер разного типа // Биологическая продуктивность озер Белоруссии. Минск: Изд-во БГУ, 1971. С. 5-33.
- Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общей биол. Т. 44. № 1. С. 31-42.
- Витюк Д.М. Взвешенное вещество и его биогенные элементы. Киев, 1983. 210 с.
- Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М.: Наука, 1975. 251 с.

- Гуренович Т.Г. Роль размерной структуры бактериопланктона при определении его времени генерации // Биологические ресурсы водоемов бассейна Балтийского моря. Вильнюс, 1987. С. 44.
- Гусева К.А. «Цветение воды», его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Труды Всесоюзн. гидробиол. о-ва, 1952. Т. 4. С. 1-92.
- Григорьева И.Л. Изменение качества воды водоема под воздействием антропогенных факторов (на примере Иваньковского водохранилища) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Материалы II междунар. науч. конф. 2003. Минск-Нарочь. – Мн.: БГУ, 2003. С. 118-120.
- Девяткин В.Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ. 2003. 44 с.
- Дзюбан А.Н. Бактериопланктон // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. С. 76-89.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Горбенко А.Ю., Минеева Н.М. Микробиологическая характеристика речной части Горьковского водохранилища // Современное экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 111-132.
- Доклад о состоянии окружающей природной среды Ярославской области в 1996 году. Государственный комитет по охране окружающей среды Ярославской области. Ярославль, 1997. 156 с.
- Доклад о состоянии окружающей природной среды Ярославской области в 1998 году. Государственный комитет по охране окружающей среды Ярославской области. Ярославль, 1999. 134 с.
- Донецкая В.В. Бактериопланктон Волгоградского водохранилища // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 141-143.
- Донецкая В.В. Роль бактериопланктона в деструкции органического вещества в Волгоградском водохранилище // Микроорганизмы в экосистемах озер и водохранилищ. Новосибирск: Наука, 1985, С. 93-101.
- Драчев С.М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.: Наука, 1964. 274 с.
- Ефимова Т.А. Угличское водохранилище // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 102. С. 26-32.
- Иванов М.В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме // Микробиология. 1955. Т. 24. № 1. С. 79-89.

- Иваньковское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1978. 304 с.
- Иваньковское водохранилище: современное состояние и проблемы охраны. М.: Наука, 2000. 344 с.
- Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наукова думка, 1981.
- Инкина Г.А. Бактерии, ассоциированные с частицами взвеси, и бактериальные микроколонии в воде озер // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука. 1987. С. 126-135.
- Инкина Г.А. Бактериопланктон как звено пищевой цепи в озерах Нарочанской группы // Трофические связи и продуктивность водных сообществ. Оперативн. Инф. Матер. К 3-му симп. Чита, 25-28 сент. 1989. Чита, 1989. С. 50-51.
- Казанцева Т.И. Балансовая модель экосистемы мелководного высокоэвтрофного озера // Журн. общей биол. 2003. Т. 64. № 2. С. 128-145.
- Казанцева Т.И. Балансовый подход к изучению потоков энергии в экосистеме пресноводных водоемов // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 190-208.
- Казаровец Н.М. Санитарно-бактериологическая характеристика вод Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 1-9.
- Капустина Л.Л., Каурова З.Г. Современные тенденции развития бактериопланктона // Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. С.180-190.
- Квасников Е.И., Ключникова Т.М. Микроорганизмы – деструкторы нефти в водных бассейнах. Киев: Наукова думка, 1981. 131 с.
- Кибальчич И.А. Санитарные вопросы сооружения и эксплуатации каскада волжских водохранилищ // Волга – I. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Материалы первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971. С. 82-85.
- Кожова О.М. Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые годы после заполнения // Тр. Лимнол. Ин-та., 1964. вып. 11 (31). С. 115-134.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Характеристика различных биотопов Рыбинского водохранилища по общей численности и количеству бактерий, содержащих нуклеоиды // Микробиология. 1998. Т. 67. № 6. С. 859-864.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник материалов международной конференции. СПб.: Изд-во «Лема», 2007, С. 176-181.

- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Вирусы в планктоне Рыбинского водохранилища // Микробиология. 2007. Т. 76. № 6. С. 879-887.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Романенко А.В. и др. Микробная «петля» в планктонных сообществах озер разного трофического статуса // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68. № 5. С. 350-360.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. К оценке скорости размножения планктонных бактерий Рыбинского водохранилища в зимний период // Микробиология. 1990. Т. 59. № 4. С. 682-687.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Сравнение методов определения численности планктонных микроорганизмов, ассоциированных с частицами взвеси // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1990. № 85. С. 71-75.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. 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: Гидрометеоиздат, 1993. 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: Гидрометеоиздат, 1993. С. 183-190.
- Копылов А.И., Крылова И.Н., Косолапов Д.Б., Масленникова Т.С. Микробиологическая характеристика воды Иваньковского водохранилища // Водные ресурсы. 2000. Т. 27. № 6. С. 728-734.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. С. 50-113.
- Косолапов Д.Б., Копылов А.И. Определение содержания активных клеток в бактериопланктоне Рыбинского водохранилища с помощью 5-циано-2,3-дитолилтетразолия: сравнение с другими методами // Микробиология. 2001. 70. № 5. С. 687-693.
- Крашенинникова С.А. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища во второй год его существования // Труды Института водохранилищ. 1960. Вып. 3 (6). С. 9-20.
- Кудрявцев В.М. Численность, время генерации и продукция бактерий в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. // Микробиология. 1973. Т. 42. № 1. С. 141-146.
- Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1952. 300 с.



- Кузнецов С.И. Микробиологическая характеристика Волжских водохранилищ // Труды Института водохранилищ. 1959. Вып. 1 (4). С. 69-81.
- Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 439 с.
- Кузнецов С.И., Безлер Ф.И. Опыт составления баланса органического вещества в Рыбинском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л. 1971. С. 66-74.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966. С. 123-132.
- Кузнецова М.А., Орлова О.В., Савинова А.Б. Потенциальная роль агрегатов органических веществ в питании ракообразных фильтраторов в литорали озер // Круговорот вещества и энергии в водоемах. 1981. Вып. 2. С. 91-92.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1968. 284 с.
- Лаптева Н.А., Косолапов Д.Б. Микрофлора и микробиологические процессы в Ивановском и Углическом водохранилищах // ИБВВ им. И.Д. Папанина АН СССР, Борок, 1990, 16 с.: 7 табл., библиогр. 9 (Рукопись деп. ВИНТИ 11.01.90 № 204-В90).
- Литвинов А.С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. 83 с.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Гидрометеорологические условия на Рыбинском водохранилище в 1989 г. // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. С. 3-19.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Особенности термического режима // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 18-21.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Матер. второй науч.-практич. конф. «Актуальные проблемы экологии Ярославской области». Ярославль. 2002. С. 33-39.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологическая характеристика водохранилищ // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения. Отв. Ред. Минеева Н.М., Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2000. С. 5-25.

- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Рощупко В.Ф. Сопряженность межгодовой изменчивости характеристик гидрометеорологического режима и продуктивности фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Материалы II международ. науч. конф. Минск-Нарочь. 2003. С. 302-304.
- Локк С. Изменение микробных клеток при обработке их для прямого счета методом ультрафильтрации // Гидробиология и рыбное хозяйство внутренних водоемов Прибалтики. Таллин, 1969. С. 130-138.
- Лукьяненко В.И., Ривьер И.К., Литвинов А.С., Копылов А.И. Экология Верхней Волги: современное состояние, проблемы и пути их решения. Ярославль, 1994. 45 с.
- Лукьяненко В.И., Меркулова Л.К., Бехтер А.К. и др. Санитарно-гигиеническая оценка качества воды основных источников питьевого водоснабжения городского и сельского населения Ярославской области по данным экспедиционного обследования в 1996 году // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Материалы общего собрания ВВО РЭА. Ярославль. 1998а. С. 94-100.
- Лукьяненко В.И., Меркулова Л.К., Бехтер А.К. и др. Санитарно-гигиеническая оценка качества воды основных источников питьевого водоснабжения городского и сельского населения Ярославской области по данным экспедиционного обследования в 1997 году // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Материалы общего собрания ВВО РЭА. Ярославль. 1998б. С. 101-112.
- Ляшенко Г.Ф. Высшая водная растительность Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 157-163.
- Ляшенко О.А. Фитопланктон и содержание хлорофилла как показатели трофического статуса Иваньковского водохранилища // Водные ресурсы. 1999. Т. 2. № 1. С. 81-89.
- Ляшенко О.А. Сезонная динамика и многолетние изменения фитопланктона и содержания хлорофилла в Угличском водохранилище // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 52-61.
- Мамаева Н.В. Инфузории бассейна р. Волга. Экологический очерк. Л.: Наука, 1979. 150 с.
- Мамаева Н.В., Копылов А.И. К изучению питания пресноводных инфузорий // Цитология. 1978. Т. 20. № 4. С. 472-475.
- Марголина Г.Л. Результаты обследования санитарного состояния Волги, от Калинина до Ярославля в октябре 1962 г. // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966. С. 187-194.

- Марголина Г.Л. Процессы образования и распада органического вещества в воде Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Микрофлора, фитопланктон и растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967а. С. 32-38.
- Марголина Г.Л. Распространение бактерий, окисляющих углеводороды нефтяных загрязнений, в водохранилищах Волги и Дона // Микрофлора, фитопланктон и растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967б. С. 39-44.
- Марголина Г.Л. Интенсивность процессов распада органического вещества в водохранилищах Волги и Дона летом 1965 г. // Микрофлора, фитопланктон и растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967в. С. 45-53.
- Марголина Г.Л. Интенсивность процессов бактериального разрушения органических веществ в водохранилищах. Автореф. канд. дисс. М. 1969. 22 с.
- Марголина Г.А. Исследования процессов разрушения нефтяных остатков в водохранилищах // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Л., 1974. С. 28-34.
- Марголина Г.Л. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М.: Наука, 1989. 120 с.
- Марголина Г.Л., Куклин В.В. Микробиологические процессы в зарослях высших водных растений // Тр. ИБВВ АН СССР. 1976. Вып. 33 (36). С. 74-83.
- Методика изучения биоценозов внутренних водоемов / Под ред. Мордухай-Болтовского Ф.Д. М.: Наука, 1975. 239 с.
- Минеева Н.М. Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 114-140.
- Минеева Н.М. Формирование первичной продукции водохранилищ Волжского каскада в современных условиях. Пигменты фитопланктона // Вод. ресурсы. 1995. Т. 22. № 6. С. 746-756.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- Минеева Н.М., Ляшенко О.А., Метелева Н.Ю. Пигменты фитопланктона Иваньковского, Угличского и Горьковского водохранилищ // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль. Изд-во ЯГТУ. 2001. С. 96-101.
- Минеева Н.М., Андреева А.М., Лаптева Н.А. и др. Гидробиологическая и биохимическая индикация состояния пресноводных экосистем на примере водохранилищ Верхней Волги // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник материалов международной конференции. СПб.: Изд-во «Лема», 2007. С. 57-61.

- Мишустина И.Е., Батурина М.В. Ультрамикрорганизмы и органическое вещество океана. М. 1984. 93 с.
- Михайленко Л.Е., Головкин Т.В., Духовная Э.И. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19. № 2. С. 29-40.
- Михеева Т.М. Пико- и нанофитопланктон пресноводных экосистем. Минск: Изд-во БГУ, 1998. 196 с.
- Михеева Т.М., Лукьянова Е.В. Количественное развитие фототрофного пикопланктона в пресноводных экосистемах // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34. № 3. С. 3-17.
- Монаков А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л.: «Наука», 1976. 170 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 1998. 319 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Исследование мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Труды ИБВВ АН СССР. вып. 33 (36). Ярославль, 1976. С. 3-12.
- Мыльникова З.М. Качественный состав и распределение планктонных инфузорий // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеоиздат, 1993. С. 191-204.
- Мыльникова З.М. Планктонные инфузории Рыбинского водохранилища // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: Из-во ЯГТУ, 2000. С. 195-201.
- Наумов В.Л., Красавин В.А., Карасев М.В., Балакин В.Н. Оценка состояния водоснабжения и водоотведения в населенных пунктах Ярославской области и комплекс мероприятий по их улучшению // Питьевая вода Ярославской области: экологические, санитарно-гигиенические и технологические аспекты. Российская Экологическая Академия. Верхневолжское Отделение. Ярославль, 1996. С. 25-29.
- Новожилова М.И. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1955. Т. 24. № 6. С. 710-717.
- Новожилова М.И. Время генерации бактерий и продукция бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища // Микробиология. 1957. Т. 26. № 2. С. 202-209.
- Оксиюк О.П., Жукин В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29. № 4. С. 62-76.

- Остапеня А.П. Детрит и его роль в водных экосистемах // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 257-271.
- Отчет «Влияние сточных вод промышленных предприятий Рыбинского промузла на качество воды в районах Рыбинского водохранилища и р. Волги, прилегающих к водозаборам». Борок: ИБВВ РАН, 1993. 107 с.
- Павельева Е.Б. Структура и функционирование микрофлоры в эпи- и гипolimниионе разнотипных озер // Структурно-функциональная организация пресноводных экосистем разного типа. СПб. 1999. Труды ЗИН РАН. Т. 279. С. 168-178.
- Павельева Е.Б. Продуцирование органического вещества и его трансформация микробным сообществом // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 23-35.
- Павельева Е.Б., Мамаева Н.В. Участие инфузорий в использовании продукции фитопланктона Рыбинского водохранилища // Экология. 1976. Т. 3. С. 76-80.
- Павельева Е.Б., Сорокин Ю.И. Изучение питания пелагического зоопланктона озера Дальнего на Камчатке // Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971. С. 56-63.
- Потаенко Ю.С. Численность, биомасса и продукция бактериопланктона // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Наука, 1979. С. 80-102.
- Потаенко Ю.С. Основные итоги микробиологических исследований на озерах Белоруссии // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 116-126.
- Примайченко 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.
- Пырина И.Л. Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность растительного планктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль, 1991. С. 253-259.
- Пырина И.Л. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2000а. № 1. С. 37-44.
- Пырина И.Л. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат.международ. науч. конф. 20-25 сентября 1999 г., Минск-Нарочь / Сост. и общ. ред. Т.М. Михеевой. - Мн.: БГУ, 2000б. С. 375-380.

- Пырина И.Л. Пигменты фитопланктона Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 94-96.
- Пырина И.Л., Ляшенко Г.Ф. Многолетняя динамика продуктивности фитопланктона и высшей водной растительности и их роль в продуцировании органического вещества в зарастающем Иваньковском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2005. N 3. С. 48-56.
- Разумов А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. 1. № 2. С. 131-146.
- Раскатов В.М., Филиппов Е.К. Обеспечение города Ярославля питьевой водой: современное состояние, проблемы и перспективы // Питьевая вода Ярославской области: экологические, санитарно-гигиенические и технологические аспекты. Российская Экологическая Академия. Верхневолжское Отделение. Ярославль. 1996. С. 15-21.
- Решетников Ю.С., Попова О.А., Стерлигова О.П. и др. Изменение структуры рыбного населения эвтрофируемого водоема. М.: Наука, 1982. 248 с.
- Ривьер И.К. Современное состояние зоопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 205-232.
- Родина А.Г. Кормовое значение детрита // Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования: Матер. первого Съезда ВГБО. М. 1966. С. 35-42.
- Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л. 1966. С. 133-153.
- Романенко В.И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах // Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967. С. 61-74.
- Романенко В.И. Экспериментальное исследование продукции бактерий в воде и выедания их дафниями // Микробиология. 1970. Т. 39. № 4. С. 711-715.
- Романенко В.И. Микрофлора Волги и некоторых водоемов ее бассейна // Волга – I. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов. Материалы первой конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев. 1971а. С. 89-94.
- Романенко В.И. Общая численность бактерий в Рыбинском водохранилище // Микробиология. 1971б. Т. 11. № 4. С. 707-713.

- Романенко В.И. Первичная продукция и бактериальные процессы деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных водоемов. Минск. 1973. С. 110-125.
- Романенко В.И. Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой // Докл. АН СССР. 1979а. Т. 249. № 6. С. 1505-1507.
- Романенко В.И. Микробиологические показатели качества воды и методы их определения // Вод. ресурсы. 1979б. № 6. С. 139-153.
- Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Романенко В.И., Захарова Л.И., Романенко В.А. и др. Оценка качества воды по микробиологическим показателям в Рыбинском водохранилище у г. Череповец // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 24-41.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 194 с.
- Романенко В.Д., Оксик О.П., Жукинский В.Н. и др. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев: Наукова думка, 1990. 256 с.
- Рыбакова И.В. Оценка качества воды верховья Волги по микробиологическим показателям // Экологическое состояние малых рек Верховья Поволжья. М.: Наука, 2003. С. 308-310.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Садчиков А.П., Куликов А.С., Максимов В.Н. Структура бактериопланктона в двух разных по трофности водоемах // Биол. науки. 1990. № 3. С. 79-85.
- Садчиков А.П. Продуцирование и трансформация органического вещества размерными группами бактериопланктона (на примере водоемов Подмосковья): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1997. 53 с.
- Сажин А.Ф., Копылов А.И. Экологическая роль бактерий на детрите и в агрегатах в водах Юго-западной части Тихого океана // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. № 5. С. 682-692.
- 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.

- Скородумова Л.В., Меркулова Л.К., Дружинина Т.А. и др. Качество питьевой воды и здоровье населения Ярославской области // Питьевая вода Ярославской области: экологические, санитарно-гигиенические и технологические аспекты. Российская Экологическая Академия. Верхневолжское Отделение. Ярославль. 1996. С. 21-25.
- Смирнов Н.П., Вайновский П.А., Титов Ю.Э. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 20-27.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. 368 с.
- Сорокин Ю.И. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах // Гидробиол. журн. 1967. Т. 3. № 5. С. 32-42.
- Сорокин Ю.И. Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1969. № 3. с. 7-10.
- Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б. Энергетика экосистемы лососевого озера // Журн. общ. биол. 1976. Т. 38. № 5. С. 512-527.
- Спиглазов Л.П. Агрегированность бактерий в воде Байкала // Микроорганизмы в экосистемах озер и водохранилищ. Новосибирск: Наука, 1985. С. 3-23.
- Столбунов А.К. Продукция и деструкция органического вещества и бактериопланктона в условиях евтрофирования // Вод. ресурсы. 1981. № 1. С. 140-155.
- Столбунова В.Н., Столбунов А.К. Природный комплекс литорали водохранилища и его влияние на пелагиаль (на примере бактерио- и зоопланктона Иваньковского водохранилища) // Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 1. С. 3-9.
- Суржко Л.Ф., Хорькова Т.П., Шулякова Н.Л. и др. Мониторинг нефтезагрязненного побережья Ладожского озера в районе бухты Владимирской // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник материалов международной конференции. СПб.: Изд-во «Лема», 2007. С. 198-201.
- Тарасова Т.Н. Роль бактерий в круговороте органического вещества в р. Волга на трассе строительства Чебоксарского водохранилища. Автореф. дис...канд. биол. наук. Горький, 1974. 24 с.
- Уманская М.В. Экологические особенности развития бактериопланктона малых озер Самарской Луки. Автореф. дис...канд. биол. наук., Тольятти. 2004. 19 с.
- Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. IV. Микробиологические методы. М. 1985. 200 с.



- Фахрутдинов А.И. Динамика нефтеокисляющей микрофлоры внутригородского водоема // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек и водохранилищ: Материалы 2-го Байкальского Микробиологического Симпозиума. Иркутск: Изд-во Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2007. С. 237-238.
- Фортунатов М.А. Цветность и прозрачность вод Рыбинского водохранилища как показатель его режима // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. Вып. 2(5). С. 246-357.
- Цееб Я.Я., Денисова А.И., Приймаченко А.Д. и др. Продуктивность сообществ водных организмов Киевского водохранилища // Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск: Изд-во БГУ, 1973. С. 60-70.
- Чуйко Г.М., Копылов А.И., Литвинов А.С. и др. Оценка загрязнения коммунально-промышленными сточными водами р. Волги на территории г. Рыбинска // Современное экологическое состояние Верхней Волги. Тезисы докладов. Ярославль, 1994. С. 13-16.
- Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Якушко О.Ф. Озероведение: География озер Белоруссии. Минск, 1981. 203 с.
- Ярушек Н.Е. Продуктивность бактериопланктона Саратовского водохранилища // Тр. Саратов. Отд. ГосНИОРХ. 1979. Т. 18. С. 32-37.
- Aizaki M., Otsuki A., Fukushima T. et al. Application of Carlson's trophic state index and other parameters // Verh. Int. Verein. Limnol. 1981. V. 21. P. 675-681.
- Alimov A., Boullion V., Finigenova N et al. Biological productivity of lakes Krivoe and Krugloe // Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakow, 1972, p. 39-57.
- Allredge A.L. The carbon, nitrogen and mass content of marine snow as function of aggregate size // Deep Sea Res. 1998. V. 45. P. 529-541.
- Allredge A.L., Cole J.J., Caron D.A. Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic marine aggregates (marine snow) from surface waters // Limnol. Oceanogr. 1986. V. 31. P. 68-78.
- Allredge A.L., Cotschalk 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.
- Allredge A.L., Passow U., Logan B.E. The abundance and significance of a class of large transparent organic particles in the ocean // Deep Sea Res. 1993. V. 40. P. 1131-1140.
- Alonso-Saez L. Gasol J.M., Arstegui 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 // Microbiol. Rev. 1995. V. 59. P. 143–169.
- Andronicova I.N., Drabkova V.G., Kuzmenko K.N. et al. Biological productivity of the main communities of the Red Lake // Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakow, 1972.
- Andersen P., Sorensen H.M. Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 33. P. 99-109.
- Andersson A., Larsson U., Hagstrom A. Size-selective grazing by a microflagellate on pelagic bacteria // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 33. P. 51-57.
- Anton J., Rossello-Mora R., Rodriguez-Valera F., Amann R. Extremely halophilic bacteria in crystallizer ponds from solar salterns // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. P. 3052–3057.
- 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.
- Autio R. Temperature regulation of brackish water bacterioplankton // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1992. V. 37. P. 253-263.
- Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 477-488.
- Azam F., Fenchel T., Field J.G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. V. 10. P. 257-263.
- Azam F., Hodson R.E. Multiphasic kinetics for D-glucose uptake by assemblages of natural marine bacteria // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1981. V. 6. P. 213-222.
- Azam F., Smith D.C., Carlucci A.F. Bacterial transformation and transport of organic matter in the Southern California Bight // Prog. Oceanogr. 1992. V. 30. P. 151-166.
- Bailey-Watts A.E., Bindloss M.E., Belcher G.H. Freshwater primary production by a blue-green algal of bacterial size // Nature. 1968. V. 220. P. 1344-1345.
- 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.
- Baker B., Banfield J. Microbial communities in acid mine drainage // FEMS Microbiol. Ecol. 2003. V. 44. P. 139–152.
- Bamstedt U. Chemical composition and energy content // The Biological Chemistry of Marine Copepods. Oxford: Oxford Scientific Publication, 1986. P. 1-58.

- Barer M.R., Harwood C.R. Bacterial viability and culturability // *Adv. Microb. Physiol.* 1999. V. 41. P. 93-137.
- Bell C.R., Albright L.J. Attached and free-living bacteria in the Frazer River estuary, British Columbia, Canada // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1981. V. 6. P. 317-327.
- Bell R.T., Ahigren G.M., Ahigren I. Estimating bacterioplankton production by measuring [ $^3\text{H}$ ]thymidine incorporation in a eutrophic Swedish lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 45. P. 1709-1721.
- Bell R.T., Kuparinen J. Assessing phytoplankton and bacterioplankton production during early spring in Lake Erken, Sweden // *Appl. Environ. Microbiol.* 1984. V. 48. P. 1221-1230.
- 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.
- Bent E.J., Goulder R. Planctonic bacteria in the Humber estuary: seasonal variation in population density and heterotrophic activity // *Mar. Biol.* 1981. V. 62. P. 35-45.
- Berger B., Hoch B., Kavka G., Herndl G.J. Bacterial colonization of suspended particles in the River Danube // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. P. 37-44.
- Bergh O., Børsheim K.Y., Bratbak G., Heldal M. High abundance of viruses found in aquatic environments // *Nature.* 1989. V. 340. P. 467-468.
- Berman T., Kaplan B., Chava S. et al. Metabolically active bacteria in Lake Kinneret // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. V. 23. P. 213-224.
- Berman T., Parparov A., Yacobi Y.Z. Planctonic community production and respiration and impact of bacteria on carbon cycling in the photic zone of Lake Kinneret // *Aquat. Microb. Ecol.* 2004. V. 34. P. 43-55.
- 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 L., Schäfer Y., Joux F. et al. Genetic diversity of total, active and culturable marine bacteria in coastal seawater // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V. 23. P. 1-11.
- Bettarel Y., Amblard C., Sime-Ngando T. et al. Viral lysis, flagellate grazing potential, and bacterial production in Lake Pavin // *Microb. Ecol.* 2003. V. 45. N 1. P. 119-127.
- Bettarel Y., Sime-Ngando T., Amblard C. et al. The functional importance of bacteriophages in the microbial loop of an oligomesotrophic lake over a diel cycle // *Ann. Limnol.* 2002. V. 38. N 4. P. 263-269.
- Bettarel Y., Sime-Ngando T., Amblard C., Dolan J. Viral activity in two contrasting lake ecosystems // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. V. 70. N 5. P. 2941-2951.

- Bhupathiraju V.K., Hernandez M., Landfear D., Alvarez-Cohen L. Application of a tetrazolium dye as an indicator of viability in anaerobic bacteria // J. Microbiol. Meth. 1999. V. 37. P. 231-243.
- Biddanda B., Cotner J.B. Love handles in aquatic ecosystems: the role of dissolved organic drawdown, resuspended sediments? And terrigenous inputs in the carbon balance of Lake Michigan // Ecosystems. 2002. N 5. P. 431-445.
- 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.
- Biddanda B.A., Pomeroy L.R. Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial succession. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1988. V. 42. P. 79-88.
- Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 18. N 3. P. 207-215.
- Bird D.F., Kalff J. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentrations 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.
- Billen G., Servais P., Becquevort S. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: Bottom-up and top-down control? // Hydrobiologia. 1990. V. 207. P. 37-42.
- Borsheim K.Y., Andersen S., Johnsen G.H. et al. Primary and bacterial production compared to growth and food requirements of *Daphnia longispina* in Lake Kvernvatnet, west Norway // J. Plankton Res. 1988. V. 10. N 5. P. 921-939.
- Boulos L., Prevost M., Barbeau B. et al. LIVE/DEAD BacLight: application of a new rapid staining method for direct enumeration of viable and total bacteria in drinking water // J. Microbiol. Methods. 1999. V. 37. P. 77-86.
- Brachvogel T., Schweitzer B., Simon M. Dynamics and bacterial colonization of microaggregates in a large mesotrophic lake // Aquat. Microb. Ecol. 2001. V. 26. P. 23-35.
- Bratbak G., Thingstad T.F. Phytoplankton-bacteria interactions: an apparent paradox? Analysis of a model system with both competition and commensalism // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. V. 25. P. 23-30.
- Bratbak G., Thingstad T.F., Heldal M. Viruses and the microbial loop // Microb. Ecol. 1994. V. 28. P. 209-221.

- Brock T.D. Microbial growth rates in nature // *Bacterial Rev.* 1971. V. 35. P. 39-58.
- Brock T.D. Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. New York: Springer, 1978.
- Buck C.R., Chavez F.P., Campbell L. Basin-wide distribution of living carbon components and the inverted trophic pyramide of the central gyre of the north Atlantic Ocean, summer 1993 // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. P. 283-298.
- Burns C.W., Stockner J.G. Picoplankton in six New Zealand Lakes: abundance in relation to season and trophic state. // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N 4. P. 523-536.
- Callieri C., Amicucci E., Berton R., Vörös L. Fluorometric characterization of two pycocyanobacteria strains from lakes of different underwater light quality // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1996. V. 81. N 1. P. 13-23.
- 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.
- Carrick H.J., Fahnenstiel G.L., Stoermer E.F., Wetzel R.G. The importance of zooplankton-protozoan trophic couplings in Lake Michigan // *Limnol. Oceanogr.* 1991. V. 36. P. 1335-1345.
- 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.
- 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.
- 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 euphotic zone // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990. V. 63. P. 253-259.
- Choi D.H., Hwang C.Y., Cho B.C. Comparison of virus- and bacterivory-induced bacterial mortality in the eutrophic Masan Bay, Korea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003. V. 30. N 2. P. 117-125.
- Choi J.W., Sherr E.B., Sherr B.F. Relation between presence-absence of a visible nucleoid and metabolic activity in bacterioplankton cells // *Limnol. Oceanogr.* 1996. V. 41. N 6. P. 1161-1168.
- 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.

- Christoffersen K., Riemann B., Hansen L.R. et al. 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.
- Chrost R.J., Rai H. Microbial enzymatic degradation and utilization of organic matter // *Microbial ecology of Lake Plussee*. Berlin: Springer-Verlag, 1994. P. 118-174.
- Chrost 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 an eutrophication gradient // *Limnol. Oceanogr.* 2006. V. 51. N 1. Part 2. P. 749-762.
- Chrzanowski T.H., Simek K. Prey-size selection by freshwater flagellated protozoa // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. P. 1429-1436.
- 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.
- Cole J.J. Aquatic microbiology for ecosystem scientists: new and recycled paradigms in ecological microbiology // *Ecosystems*. 1999. V. 2. P. 215-225.
- Cole J.J., Carpenter S.R., Kitchell J.F., Pace M. Pathways of organic carbon utilization in small lakes: results from a whole-lake  $^{13}\text{C}$  addition and coupled model // *Limnol. Oceanogr.* 2002. N. 45. P. 1718-1675.
- 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.
- 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., Pace M. Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. P. 1019-1027.
- Collins M. Algal toxins // *Microbiol. Rev.* 1978. V. 42. P. 725-746.
- Comerma M., Garsia J.C., Romero M. et al. Carbon flow dynamics in the pelagic community of the Sau Reservoir (Catalonia, NE Spain) // *Hydrobiologia*. 2003. V. 504. P. 87-89.
- Conan P., Turley C., Stutt E. et al. Relationship between phytoplankton efficiency and proportion of bacterial production to primary production in the Mediterranean Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. V. 17. P. 131-144.
- Cotner J.B., Biddanda B.A. Small players, large role: microbial influence on biogeochemical processes in pelagic aquatic ecosystems // *Ecosystems*. 2002. V. 5. P. 105-121.
- 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. F., Wetzel R.G. Biomass, production, and specific growth rate of bacterioplankton and coupling to primary production in an oligotrophic lake // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. P. 1187-1200.
- Crump B.C., Baross J.A. Particle-attached bacteria and heterotrophic plankton associated with the Columbia River estuarine turbidity maxima // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. V. 138. P. 265-272.
- 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., 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.
- Currie D.J. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorous // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. P. 1437-1455.
- Currie D.J., Kalff J. A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus // *Limnol. Oceanogr.* 1984. P. 29. P. 298-310.
- 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.
- 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.
- 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., Cole J.J. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1998. V. 29. P. 503-541.
- del Giorgio P.A., Gasol J.M. Biomass distribution in freshwater plankton communities // *Am. Nat.* 1995. V. 146. 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., Prairie Y.T., Bird D.F. Coupling between rates of bacterial production and the abundance of metabolically active bacteria in lakes, counting using CTC reduction and flow cytometry // *Microb. Ecol.* 1997. V. 34. P. 144-154.
- 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 esti-

- mates of bacterial growth and production rates // *J. Plankton Res.* 1995. V. 17. P. 1905-1924.
- 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.
- Douglas D.J., Novitsky J.A., Fournier R.O. Microautoradiography-based enumeration of bacteria with estimates of thymidine-specific growth and production rates // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1987. V. 36. P. 91-99.
- Ducklow H.W., Carlson C.A. Oceanic 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.
- Dufour P., Colon M. The tetrazolium reduction method for assessing the viability of individual bacterial cells in aquatic environments: improvements, performance and applications // *Hydrobiologia*. 1992. V. 232. N 3. P. 211-218.
- Dufour P., Torreton 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., Torreton J.P., Colon M. Advantages of distinguishing the active fraction in bacterioplankton assemblages: some examples // *Hydrobiologia*. 1990. V. 207. P. 295-301.
- Duhanel S., Domaizon-Pialat I., Personnic S., Jacquet S. Assessing the microbial community dynamics and the role of bacteriophages in bacterial mortality in Lake Geneva // *Revue des Sciences de l'Eau*. 2006. V. 19. N 2. P. 115-126.
- Dumont H.J. Vasn de Velde I., Dumont S. The dry weight estimate of biomass in selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // *Oecologia*. 1975. V. 19. N 1. P. 75-97.
- Dutton R.Y., Bitton G., Koopman B. Malachite green-INT (MINT) method for the determination of active bacteria in sewage // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 46. N. 6. P. 1263-1267.
- Dykhuizen D. E. Santa Rosalia revisited: why are there so many species of bacteria? // *Antonie van Leeuwenhoek*. 1998. V. 73. P. 25-33.
- Eiler A., Langenheder S., Bertilsson S. L.J. Tranvik. Heterotrophic bacterial growth efficiency and community structure at different natural organic carbon concentrations // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 3701-3709.



- Engel A. The role of transparent exopolymer particles (TEP) in the increase in apparent particles stickness ( $\alpha$ ) during the decline of a diatom bloom // J. Plankton Res. 2000. V. 22. P. 485-497.
- Epstein S.S., Shiaris M. Size-selective grazing of coastal bacterioplankton by natural assemblages of pigmented flagellates, colorless flagellates, and ciliates // Microb. Ecol. 1992. V. 23. P. 211-225.
- Fahnenstiel G.L., Carrick H.J., Iturriaga R. Physiological characteristics and food-web dynamics of *Synechococcus* in lakes Huron and Michigan // Limnol. Oceanogr. 1991. V. 36. N. 2. P. 219-234.
- Feachem R.G., Bradley D.J., Garelick H., Mara D.D. (ed.) Sanitation and disease: health aspects of excreta and wastewater management. New York: John Wiley and Sons, 1983.
- Felip M., Pace M.L., Cole J.J. Regulation of planktonic bacterial growth rates: the effects of temperature and resources // Microb. Ecol. 1996. V. 31. N 1. P. 15-28.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982a. V. 8. P. 225-231.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982b. V. 9. P. 35-42.
- Ferguson R.L., Rublee P. Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton // Limnol. Oceanogr. 1976. V. 21. P. 141-145.
- Field C.B., Behrenfeld M.J., Randerson J.T., Falkowski P.G. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial 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 U.R., Velimirov B. High control of bacterial production by viruses in a eutrophic oxbow lake // Aquat. Microb. Ecol. 2002. V. 27. N 1. P. 1-12.
- 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.
- Fuhrman J.A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects // Nature. 1999. V. 399. P. 541-548.
- Fuhrman L.A., Noble R.T. Viruses and protists cause similar mortality in coastal seawater // Limnol. Oceanogr. 1995. V.40. P. 1230-1242.

- 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.
- Gasol J.M., del Giorgio P.A., Massana R., Duarte C.M. Active versus inactive bacteria: size-dependence in a coastal marine plankton community // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 128. P. 91-97.
- Gasol J.M., Duarte C.M. Comparative analyses in aquatic microbial ecology: how far do they go // *FEMS Microbiol. 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.
- Geller W., Berberovic R., Gaedke U. et al. Relations among the autotrophic and heterotrophic plankton during the seasonal cycle 1987 in Lake Constance // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1991. V. 24. P. 831-836.
- Gilpin M.E. Enriched predator prey systems: theoretical stability // *Science*. 1982. N 1977. P. 902-904.
- Glockner F.O., Fuchs B.M., Amann R. (1999) Bacterioplankton compositions of lakes and oceans: a first comparison based on fluorescence in situ hybridization // *Appl. Environ. Microbiol.* 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.
- González H.E. Distribution and abundance of minipellets around the Antarctic peninsula. Implications for protistan feeding behaviour. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 90. P. 223-236.
- Gonzalez 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.
- Gonzalez J.M., Sherr E.B., Sherr B.F. (1993) Differential feeding by marine flagellates on growing versus starving, and on motile versus nonmotile, bacterial prey // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 102. P. 257-267.
- Gonzalez J.M., Suttle C.A. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and viral-sized particles ingestion and digestion // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1993. V. 94. P. 1-10.
- Gowing M.M., Silver M.W. Minipellets: a new and abundant size class of marine faecal pellets // *J. Mar. Res.* 1985. V. 43. P. 395-418.
- Granberg K. On the relations between primary production and bacterial production in Lake Päljanne // *Aqua Fennica*. 1974. P. 67-54.

- Grossart H.P., Berman T., Simon M., Pohlmann K. Occurrence and microbial dynamics of microscopic organic aggregates (lake snow) in Lake Kinneret, Israel, in fall // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 14. P. 59-67.
- Grossart H.P., Simon M. Bacterial colonization and microbial decomposition of limnetic organic aggregates (lake snow) // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 15. P. 127-140.
- Grossart H. P., Simon M., Logan B.T. Formation of macroscopic organic aggregates (lake snow) in a large lake: the significance of transparent exopolymer particles (TEP), phyto- and zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. P. 1651-1659.
- Grossart H.P., Ploug H. Bacterial production and growth efficiencies: direct measurement on riverine aggregates // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. P. 436-445.
- Gude H. Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance // *Hydrobiologia.* 1988. V. 159. P. 63-73.
- Gude H. Bacterial production and the flow of organic matter in Lake Constance // *Large lakes, ecological structure and function.* Berlin: Springer-Verlag, 1990. P. 489-502.
- Guixa-Boixereu N., Lysnes K., Pedros-Alio C. Viral lysis and bacterivory during a phytoplankton bloom in a coastal water microcosm // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. N 5. P. 1949-1958.
- Hadson R.E., Maccubbin A.E., Pomeroy L.P. Adenosine triphosphate utilization by free-living and attached bacteria // *Mar. Biol.* 1981. V. 64. P. 43-51.
- Hagström Å., Larsson U., Hörstedt P., Normark S. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1979. V. 37. P. 805-812.
- Haglund A.-L., Tornblom E., Bostrom B., Tranvik L. Large differences in the fraction of active bacteria in plankton, sediments, and biofilms // *Microb. Ecol.* 2002. V. 43. P. 232-241.
- 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., Hofle M.G. Flagellate predation on a bacterial model community: interplay of size-selective grazing, specific bacterial cell size and bacterial community composition // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. P. 4863-4872.
- 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.

- 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.
- Hansen L., Krogh G.F., Søndergaard M. Decomposition of lake phytoplankton. 1. Dynamics of short-term decomposition // *Oikos*. 1986. V. 46. P. 37-44.
- 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.
- 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.
- Hawley G.R.W., Whitton B.A. Seasonal changes in chlorophyll-containing picoplankton population of ten lakes in Northern England // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N 4. P. 545-554.
- Heinonen A., Salonen K. Inorganic carbon dark uptake as a measure of heterotrophic activity // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergen. Limnol.* 1984. V. 19. P. 37-41.
- Hennes K.P., Simon M. Significance of bacteriophages for controlling bacterioplankton growth in a mesotrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. Vol. 61. N 1. P. 333-340.
- Herndl G.J. Ecology of amorphous aggregations (marine snow) in the northern Adriatic Sea: II. Microbial density and activity in marine snow and its implication to overall pelagic processes // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. V. 48. P. 265-275.
- Hewson I., Fuhrman J.A. Viral impacts upon marine bacterioplankton assemblage structure // *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 2006. V. 86. P. 577-589.
- Hiorns W.D., Methe B.A., Nierwicki-Bauer S.A., Zehr J.P. Bacterial diversity in Adirondack mountain lakes as revealed by 16S rRNA gene sequences // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 2957-2960.
- Hobbie J.E. A comparison of the ecology of planktonic bacteria in fresh and salt water // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. N 4. Part 2. P. 750-764.
- Hobbie J.E., Daley R.J., Jasper S. Use of nuclepore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* 1977. V. 33. 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 a eutrophic lake as determined by 5S rRNA analysis // *Appl. Environ. Microbiol.* 1999. V. 65. N 7. P. 3164-3174.
- 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.

- Humayoun S.B., Bano N., Hollibaugh J.T. Depth distribution of microbial diversity in Mono Lake, a meromictic soda lake in California // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 1030-1042.
- Hygum B.H., Petersen J.W., Sondergaard M. Dissolved organic carbon released by zooplankton grazing activity – a high quality substrate pool for bacteria // *J. Plankton Res.* 1997. V. 19. P. 97–111.
- 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.
- Jezbera J., Hornak K., Simek K. Food selection by bacterivorous protists: insight from the analysis of the food vacuole content by means of fluorescence *in situ* hybridization // *FEMS Microb. Ecol.* 2005. V. 52. P. 351-363.
- 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. Plankton Res.* 1988. V. 10. N 5. P. 1009-1022.
- Jørgensen N.O.G., Søndergaard M., Hansen H.J. et al. Diel variation in concentration, assimilation and respiration of dissolved free amino acids in relation to planktonic primary and secondary production in two eutrophic lakes // *Hydrobiologia.* 1983. V. 107. P. 107-122.
- Joux F., LeBaron P. Ecological implications of an improved direct viable count method for aquatic bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 3643-3647.
- Jugnia L. B., Richardot M., Debroyas D. et al. Variations in the number of active bacteria in the euphotic zone of a recently flooded reservoir // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V. 22. P. 251–259.
- 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 systems // *Microbiol. Monogr. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag*, 2007. V. 4. P. 57-92.
- Jurgens K., Gude H. The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 112. P. 169–188.
- Jurgens K., Matz C. Predation as a shaping force for the phenotypic and genotypic composition of planktonic bacteria // *Antonie van Leeuwenhoek.* 2002. V. 81. P. 413–434.

- 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., Stolpe G. Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow eutrophic lake // *Freshwat. Biol.* 1995. V. 33. P. 27–38.
- 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 // *Ergebn. Limnol.* 1994. Bd. 43. S. 31-69.
- 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.
- 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.
- Kato K. Bacteria – a link among ecosystem constituents // *Res. Popul. Ecol.* 1996. V. 38. N 2. 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.
- Kent A.D., Jones S.E., Lauster G.H. et al. Experimental manipulation of microbial food web interactions in a humic lake: shifting biological drivers of bacterial community structure // *Environ. Microbiol.* 2006. V. 8. P. 1448-1459.
- Kepkay P.E., Johnson B.D. Coagulation on bubbles allows microbial respiration of oceanic dissolved organic carbon // *Nature.* 1989. V. 338. P. 63-65.
- Kilham P., Hecky R.E. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. P. 776-795.
- 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., 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.
- 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.
- Kjelleberg S., Hermansson M., Marden P., Jones G.W. The transient phase between growth and nongrowth of heterotrophic bacteria, with emphases on the marine environment // *Annu. Rev. Microbiol.* 1987. V. 41. P. 25-30.

- Knoll S., Zwister W., Simon M. Bacterial colonization of early stages of limnetic diatom microaggregates // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. V. 25. P. 141-150.
- Konopka A., Bercot T., Nakatsu C. Bacterioplankton community diversity in a series of thermally stratified lakes // *Microb. Ecol.* 1999. V. 38. P. 126-135.
- Kogure K., Simidu U., Taga N. A tentative direct microscopic method for counting living marine bacteria // *Can. J. Microbiol.* 1979. V. 25. N 3. P. 415-420.
- Koike I., Shigemitsu H., Kazuki T., Kogure K. Role of submicrometer particles in the ocean // *Nature*. 1990. V. 345. P. 242-244.
- Kristiansen K., Nielsen H., Riemann B., Fuhrman J.A. Growth efficiencies of freshwater bacterioplankton // *Microb. Ecol.* 1992. V. 24. P. 145-160.
- 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.
- Larsson U., Hagstrom A. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria // *Mar. Biol.* 1979. V. 52. P. 199-206.
- 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.
- Lebaron P., Catala P., Parthuisot N. Effectiveness of SYTOX Green stain for bacterial viability assessment // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. V. 64. P. 2697-2700.
- Lebaron P., Servais P., Agogue H. et al. Does the high nucleic acid content of individual bacterial cells allow us to discriminate between active cells and inactive cells in aquatic systems? // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. V. 67. P. 1775-1782.
- Legendre L., LeFèvre J. Microbial food webs and the export of biogenic carbon in the oceans // *Aquat. Microb. Ecol.* 1995. 9. P. 69-77.
- 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.
- Lehman J.T., Sandgren C.D. Phosphorus dynamics of the prokaryotic nanoplankton in a Michigan lake // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. P. 828-838.
- Lee N., Nielsen P.H., Andreasen K.H. et al. (1999) Combination of fluorescent *in situ* hybridization and microautoradiography—a new tool for structure-function analyses in microbial ecology // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 65. P. 1289-1297.

- Li W.K.W., Dickie P.M. Temperature characteristics of photosynthetic and heterotrophic activities: seasonal variations in temperate microbial plankton // *Appl. Environ. Microbiol.* 1987. V. 53. P. 2282-2295.
- Li W.K.W., Wood A.M. Vertical distribution of North Atlantic ultraplankton: analysis by flow cytometry and epifluorescence microscopy // *Deep-Sea Res.* V. 35. P. 1615-1638.
- Likens J.E. Primary production of inland aquatic ecosystems // *Primary productivity of the biosphere*. Berlin: Springer, 1975. P. 185-202.
- 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.
- Lindstrom E.S. Bacterioplankton community composition in five lakes differing 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 of 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 groups 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., Field J.G. The nature and ecological significance of bacterial aggregation in a near-shore upwelling ecosystem // *Est. Coast. Shelf Sci.* 1982. V. 14. P. 1-11.
- Liu Y.-M., Zhang Q.-Y., Yuan X.-P. et al. Seasonal variation of virioplankton in a eutrophic shallow lake // *Hydrobiologia.* 2006. V. 560. P. 323-334.
- Logan B.E., Grossart H.P., Simon M. Direct observation of phytoplankton, TEP and aggregates on polycarbonate filters using brightfield microscopy // *J. Plankton Res.* 1994. V. 16. P. 1811-1815.
- Long R.A., Azam F. Abundant protein-containing particles in the sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. P. 213-221.
- Lopez-Amoros R., Comas J., Vives-Rego J. Flow cytometric assessment of *Escherichia coli* and *Salmonella typhimurium* starvation-survival in seawater using rhodamine 123, propidium iodide, and oxonol // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. V. 61. P. 2521-2526.
- Lovell C.R., Konopka A. Primary and bacterial production in two dimictic Indiana Lakes // *Appl. Environ. Microbiol.* 1985a. V. 49. N 3. P. 485-491.



- Lovell C.R., Konopka A. Seasonal bacterial production in a dimictic lake measured by increase in cell numbers and thymidine incorporation // *Appl. Environ. Microbiol.* 1985b. V. 49. N 3. P. 492-500.
- 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.
- Lund J.W.G. The periodicity of  $\mu$ -algae in three English lakes // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1961. V. 14. P. 147-154.
- MacIsaac E.A., Stockner J.G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. Boca Raton: Lewes Publishers, 1993. P. 187-197.
- Maranger R., Bird D. Viral abundance in aquatic systems, a comparison between marine and freshwater // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 121. P. 217-226.
- 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.
- Mineeva N. M., Litvinov A.S. Long-term variation of chlorophyll content in Rybinsk Reservoir (Russia) in relation to its hydrological regime // *Management of lakes and reservoir during global climate change*. Dordrecht etc.: Kluwer, 1998. P. 159-183.
- Maurin N., Amblard C., Bourdier G. Phytoplankton excretion and bacterial reassimilation in an oligomesotrophic lake: molecular weight fractionation // *J. Plankton Res.* 1997. V. 19. P. 1045-1068.
- McCallister S.L., Bauer J.E., Cherrier J.E., Ducklow H.W. Assessing sources and ages of organic matter supporting river and estuarine bacterial production: A multiple isotope ( $^{14}\text{C}$ ,  $^{13}\text{C}$ , and  $^{15}\text{N}$ ) approach // *Limnol. Oceanogr.* 2004. V. 49. P. 1687-1702.
- 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.
- Methe B.A., Zehr J.P. Diversity of bacterial communities in Adirondack lakes: do species assemblages reflect lake water chemistry? // *Hydrobiologia*. 1999. V. 401. P. 77-96.
- Meyer-Reil L.A. Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters // *Appl. Environ. Microbiol.* 1978. V. 36. P. 506-512.
- Mopper K., Zhou X., Kieber R.J. et al. Photochemical degradation of dissolved organic carbon and its impact on the oceanic carbon 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.

- 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.
- Morris D.P., Lewis W.M. Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado // *Limnol. Oceanogr.* 1992. V. 37. P. 1179-1192.
- Mostajir B., Dolan J.R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus: DAPI Yellow Particles (DYP) // *Aquat. Microb. Ecol.* 1995a. V. 9. P. 259-266.
- Mostajir B., Dolan J.R., Rassoulzadegan F. Seasonal variations of pico- and nano-detrital particles (DAPI Yellow Particles, DYP) in the Ligurian Sea (NW Mediterranean) // *Aquat. Microb. Ecol.* 1995b. V. 9. P. 267-277.
- Muller A. K., Westergaard K., Christensen S., Sorensen S.J. The effect of long-term mercury pollution on the soil microbial community // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2001. V. 36. P. 11–19.
- Nagata T., Kirchman D.L. Release of macromolecular organic complexes by heterotrophic marine flagellates // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 83. P. 233-240.
- 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.
- Newell S.Y., Sherr B.F., Sherr E.B., Hallon R.D. Bacterial response to presence of eukaryote inhibitors in water from a coastal marine environment // *Mar. Environ. Res.* 1983. V. 10. P. 147-157.
- 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.
- Noble R.T., Fuhrman J.A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 14. N 2. P. 113-118.
- Noble R. T., Steward G. Estimating viral proliferation in aquatic samples // *Methods in Microbiology*. San Diego: Academic Press, 2001. V. 30. P. 67-84.
- Nold S.C., Zwart G. Patterns and governing forces in aquatic microbial communities // *Aquat. Ecol.* 1998. V. 32. P. 17–35.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Boca Raton, Ann Arbor: Lewis Publishers, 1993. P. 303-308.

- Obernosterer I., Herndle G.J. Phytoplankton extracellular release and bacterial growth: dependence on the inorganic N:P ratio // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V. 116. P. 247–257.
- OECD. Eutrophication of waters: Monitoring, assessment and control. P., 1982. 155 p.
- Overbeck J. Dark CO<sub>2</sub> uptake – biochemical background and its relevance to in situ bacterial production // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergen. Limnol.* 1979. V. 12. P. 38-47.
- 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., McManus G.B., Findlay S.E.G. Plankton community structure determines the fate of bacterial production in temperate lake // *Limnol. Oceanogr.* 1990. V. 35. P. 795-808.
- Pace M.L., Porter K.G., Feig Y.S. Species and agespecific differences in bacterial resource utilization by two co-occurring cladocerans // *Ecology.* 1983. V. 64. P. 1145-1156.
- Pace N.R. A molecular view of microbial diversity and the biosphere // *Science.* 1997. V. 276. P. 734-740.
- Packard T.T. Measurements of electron transport activity in microplankton // *Adv. Aquat. Microbiol.* 1985. V. 3. P. 207-261.
- 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.
- 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.
- Paoli A., Karuza A., de Vittor C. et al. Daily variations of highly active bacteria in the Northern Adriatic Sea // *J. Plankton Res.* 2006. V. 28. N 3. P. 325-335.
- Passow U., Alldredge A.L. Distribution, size and bacterial colonization of transparent exopolymer particles (TEP) in the ocean // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1994. V. 113. P.185-198.
- 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., 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.
- Pedros-Alio C., Brock T.D. The importance of attachment to particles for plankton bacteria // *Arch. Hydrobiol.* 1983. V. 98. N 3. P. 354-379.
- Pernthaler J.B., Sattler B., Simek K. et al. Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. P. 255-263.
- Peterson B.J., Hobbie J.E., Haney J.F. Daphnia grazing on natural bacteria // *Limnol. Oceanogr.* 1978. V. 23. P. 1039-1044.

- Pick F.R., Agbeti M. The seasonal dynamics and composition of photosynthetic picoplankton communities in temperate lakes in Ontario Canada // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N 4. P. 565-580.
- Pidgaiko M.L., Grin V.G., Kititsina L.A. et al. Biological productivity of Kurakhov's Power Station cooling reservoir // *Productivity problems of freshwaters.* Warszawa, Krakow, 1972. P. 477-492.
- Pinhassi J., Hagstrom A. Seasonal succession in marine bacterioplankton // *Aquat. Microb. Ecol.* 2000. V. 21. P. 245-256.
- Ploug H., Grossart H.P., Azam F., Jorgensen B.B. Photosynthesis, respiration and carbon turnover in sinking marine snow from surface waters of southern California Bight: implication for the carbon cycling in the ocean // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1999. V. 178. P. 1-11.
- Ploug H., Grossart H.P. Bacterial growth and grazing on diatom aggregates: respiratory carbon turnover as a function of aggregate size and sinking velocity // *Limnol. Oceanogr.* 2000. V. 45. P. 1467-1475.
- Pomeroy L.R. The ocean's food web, a changing paradigm // *Bioscience.* 1974. V. 24. P. 499-504.
- 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., 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 in Resolute Passage // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. V. 61. P. 31-40.
- Pomeroy L.R., Wiebe W.Y. Energetics of microbial food webs // *Hydrobiologia.* 1988. V. 159. N 1. 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.
- 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.* Chapman & Hall, 1996. P. 51-59.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. N 5. P. 943-948.
- Porter K.G., Feig Y.S., Vetter E.F. Morphology, flow regims, 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: 2nd Eur. Congr. Protistol. And 8<sup>th</sup> Eur. Conf. Ciliate Biol., Clermont-Ferrand, July 21-26, 1995 // *Eur. J. Protistol.* 1995. V. 31. N 4. P. 455.

- Posch T., Pernthaler J., Alfreider A., Psenner R. Cell-specific respiratory activity of aquatic bacteria studied with the tetrazolium reduction method, cyto-clear slides, and image analysis // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. N 3. P. 867-873.
- Price P. A habitat for psychrophiles in deep Antarctic ice // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. P. 1247–1251.
- Proctor L.M., Fuhrman J.A. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria // *Nature.* 1990. V. 343. P. 60-62.
- Proctor L.M., Okubo A., Fuhrman J.A. Calibrating estimates of phage-induced mortality in marine bacteria: ultrastructural studies of marine bacteriophage development from one-step growth experiments // *Microb. Ecol.* 1993. V. 25. № 2. P. 161–182.
- Pyle B.H., Broadaway S.C., McFeters G.A. Factors affecting the determination of respiratory activity on the basis of cyanoditolyl tetrazolium chloride reduction with membrane filtration // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. V. 61. № 12. P. 4304-4309.
- Ram A.S.P., Boucher D., Sime-Ngando T. et al. Phage bacteriolysis, protistan bacterivory potential, and bacterial production in a freshwater reservoir: coupling with temperature // *Microb. Ecol.* 2005. V. 50. N 1. P. 64-72.
- 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.
- 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.
- Reitner B., Herzig A., Herndl J. Dynamics in bacterioplankton production in a shallow, temperate lake (Lake Neusiedl, Austria): evidence for dependence on macrophyte production rather than on phytoplankton // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. V. 19. P. 245-254.
- Riemann B., Sandergaard M., Schierup H.H. et al. Carbon metabolism during a spring diatom bloom in the eutrophic Lake Mossa // *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 1982. V. 67. P. 145-185.
- Riley G.A. Particulate organic matter in sea-water // *Mar. Biol.* 1970. V. 8. P. 1-18.
- 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., Arts M.T., Evans M.S., Waiser M.J. The coupling of heterotrophic bacterial and phytoplankton production in hypertrophic, shallow Prairie Lake // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1994. V. 51. P. 2219-2226.

- Robarts R.D., Wicks R.J. Heterotrophic bacterial production and its dependence on autotrophic production in a hypertrophic African reservoir // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1995. V. 47. P. 1027-1037.
- Robertson B.R., Button D.K. Characterizing aquatic bacteria according to population, cell size, and apparent DNA content by flow cytometry // *Cytometry*. 1989. V.10. P. 70-76.
- Rodhe W. Can plankton production proceed during winter darkness in subarctic lakes? // *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 1955. V. 12. P. 117-121.
- Rodriguez G.G., Phipps D., Ishiguro K., Ridgway H.F. Use of a fluorescent redox probe for direct visualization of actively respiring bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 58. N 6. P. 1801-1808.
- Rosenzweig M.L. Species diversity in space and time. Cambridge University Press, 1995. 460 p.
- Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // *Arch. Hydrobiol.* 1966. V. 62. N 1. P. 1-28.
- Sanders R.W., Caron D.A., Berninger U.G. Relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: An inter-ecosystem comparison // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. V. 86. P. 1-14.
- Sanders R.W., Wickham S.A. Planktonic protozoa and metazoan: predation, food quality and population control // *Mar. Microb. Food Webs.* 1993. V. 7. N. 2. P. 121-256.
- Scavia D., Laird G.A. Bacterioplankton in Lake Michigan: dynamics, controls, and significance to carbon flux // *Limnol. Oceanogr.* 1987. V. 32. N 5. P. 1017-1033.
- Schaule G., Flemming H.-C., Ridgway H.F. Use of 5-cyano-2,3-ditolyl tetrazolium chloride for quantifying planktonic and sessile respiring bacteria in drinking water // *Appl. Environ. Microbiol.* 1993. V. 59. N 11. P. 3850-3857.
- Schumann R., Rieling T., Görs S. et al. Viability of bacteria from different aquatic habitats. I. Environmental conditions and productivity // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003a. V. 32. P. 121-135.
- Schumann R., Schiewer U., Karsten U., Rieling T. Viability of bacteria from different aquatic habitats. II. Cellular fluorescent markers for membrane integrity and metabolic activity // *Aquat. Microb. Ecol.* 2003b. V. 32. P. 137-150.
- Schwaerter S., Søndergaard M., Riemann B., Møller-Jensen I. Respiration in eutrophic lakes: the contribution of bacterioplankton and bacterial growth yield // *J. Plankton Res.* 1988. V. 10. 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.

- Sheldon R.W., Prakash A., Sutcliffe W.H.Jr. The size distribution of particles in the ocean // *Limnol. Oceanogr.* 1972. V. 17. N 3. P. 327-340.
- Servais P., Agogue H., Courties C. et al. Are the actively respiring cells (CTC+) those responsible for bacterial production in aquatic environments? // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2001. V. 35. P. 171-179.
- Sherr B.F., del Giorgio P.A., Sherr E.B. Estimating the abundance and single-cell characteristics of respiring bacteria via the redox dye CTC // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. V. 18. P. 117-131.
- 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 B.F., Sherr E.B., McDaniel J. Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 58. N 8. P. 2381-2385.
- 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 E.B., Sherr B.F. High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates // *Nature.* 1987. V. 325. P. 710-711.
- Shiah 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 compartments 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 dynamics interactions of microorganisms in the freshwater environment. Chichester, UK: John Wiley and Sons Ltd, 2005. 544 p.
- Simek K., Bodkova J., Macek M. et al. Ciliate grazing on picoplankton in a eutrophic reservoir during the summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level // *Limnol. Oceanogr.* 1995. V. 40. P. 1077-1090.
- Simek K., Chrzanowski T.H. Direct and indirect evidence of size-selective grazing on pelagic bacteria by freshwater nanoflagellates // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 58. P. 3715-3720.
- Simek K., Hartman P., Nedoma J. et al. 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.

- Simek K., Hornak K., Jezbera J. et al. Influence of top-down and bottom-up manipulations on the R-BT065 subcluster of  $\beta$ -*Proteobacteria*, an abundant group in bacterioplankton of a freshwater reservoir // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. N 5. P. 2381-2390.
- Simek K., Kojecka P., Nedoma J., Hartman P., Vrba J., Dolan J.R. Shifts in bacterial community composition associated with different microzooplankton size fractions in a eutrophic reservoir // *Limnol. Oceanogr.* 1999. V. 44. P. 7. P. 1634-1644.
- Simek 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 mesoeutrophic reservoir // *Appl. Environ. Microbiol.* 2001. V. 67. N 6. P. 2723-2733.
- Simek K., Straskrbova V. Bacterioplankton production and protozoan bacterivory in a mesotrophic reservoir // *J. Plankton Res.* 1992. V. 14. P. 773-787.
- Simek K., Vrba J., Hartman P. Size selective feeding by *Cyclidium* sp. on bacterioplankton and various sizes of cultured bacteria // *FEMS Microbiol. Ecol.* 1994. V. 14. P. 157-168.
- Simon M. Specific uptake rates of aminoacids by attached and free-living bacteria in mesotrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1985. V. 49. N. 5. P. 1254-1359.
- Simon M. Biomass and production of small and large free-living and attached bacteria in Lake Constance // *Limnol. Oceanogr.* 1987. V. 32. P. 591-607.
- Simon M. Growth characteristics of small and large free-living and attached bacteria in lake Constance // *Microb. Ecol.* 1988. V. 15. P. 151-163.
- Simon M., Alldredge A.L., Azam F. Bacterial carbon dynamics on marine snow // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1990. V. 65. P. 205-211.
- Simon M., Azam F. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1989. V. 51. P. 201-213.
- Simon M., Bunte C., Schulz M. et al. Bacterioplankton dynamics in Lake Constance (Bodensee): substrate utilization, growth control, and long-term trends // *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 1998a. V. 53. P. 195-221.
- 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.* 1992. V. 86. P. 103-110.
- 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.
- 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., Tilzer M.M., Muller H. Bacterioplankton dynamics in a large mesotrophic lake: 1. Abundance, growth, and relationships to phytoplankton growth // Arch. Hydrobiol. 1998b. V. 143. P. 385-407.
- Simon M., Wunsch C. Temperature control of bacterioplankton growth in a temperate large lake // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 16. P. 119-130.
- Smith E.M. Coherence of microbial respiration rate and cell-specific bacterial activity in a coastal plankton community // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 16. P. 27-35.
- Smith E.M., del Giorgio P.A. Low fractions of active bacteria in natural aquatic communities? // Aquat. Microb. Ecol. 2003. V. 31. P. 203-208.
- 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.
- Smith J.J., McFeters G.A. Effects of substrates and phosphate on INT (2-(4-iodophenyl-3-(4-nitrophenyl)-5-phenyl tetrazolium chloride) and CTC (5-cyano-2,3-ditolyl tetrazolium chloride) reduction in *Escherichia coli* // J. Appl. Bacteriol. 1996. V. 80. P. 209-215.
- Sommaruga R. Microbial and classical food webs: A visit to a hypertrophic lake // FEMS Microbiol. Ecol. 1995. V. 17. P. 257-270.
- Sommaruga R., Conde D. Seasonal variability of metabolically active bacterioplankton in the euphotic zone of a hypertrophic lake // Aquat. Microb. Ecol. 1997. V. 13. P. 241-248.
- Sommaruga R., Psenner R. Permanent presence of grazing-resistant bacteria in a hypertrophic lake // Appl. Environ. Microbiol. 1995. V. 61. P. 3457-3459.
- Søndergaard M. Phototrophic picoplankton in temperate lakes: seasonal abundance and importance along a trophic gradient // Int. Revue Ges. Hydrobiol. 1991. V. 76. N 4. P. 505-522.
- Søndergaard M., Danielsen M. Active bacteria (CTC+) in temperate lakes: temporal and cross-system variations // J. Plankton Res. 2001. V. 23. N 11. P. 1195-1206.
- Sorokin J.I. Biological productivity of the Rybinsk Reservoir // Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakow, 1972. P. 493-504.
- 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 ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring primary production in the sea // J. Con. Inter. Explor. Mer. 1952. V. 18. P. 117-140.
- Steward G.F., Wikner J., Cochlan W.P. et al. Estimation of virus production in the sea: 2. Field results // Mar. Microb. Food Webs. 1992. V. 6. P. 79-90.

- Stockner J.G. Autotrophic picoplankton in freshwater ecosystem: the review from the summit // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N. 4. P. 483-492.
- Stockner J.G., Shortreed K.S. Autotrophic picoplankton: community composition, abundance and distribution across a gradient of oligotrophic British Columbia and Yukon Territory lakes // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N. 4. P. 581-601.
- Stone L., Berman T., Bonner R. et al. Lake Kinneret: a seasonal model for carbon flux through the planktonic biota // *Limnol. Oceanogr.* 1993. V. 38. N. 8. P. 1680-1695.
- Straskrabova V., Komarkova J. Seasonal changes of bacterioplankton in a reservoir related to algae. i. Numbers and biomass // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1979. V. 64. N 3. P. 285-302.
- Strathmann R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume // *Limnol. Oceanogr.* 1967. V. 12. P. 411-418.
- Strayer D. On the limits to secondary production // *Limnol. Oceanogr.* V. 33. P. 1217-1220.
- Suttle C.A. The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities // *Microb. Ecol.* 1994. V. 28. N 3. P. 237-243.
- Suttle C.A., Fuchrman J.A., Capone D.G. Rapid ammonium turnover times and concentration dependent resource partitioning in planktonic communities measured using  $^{13}\text{N}$  // *Eos.* 1987. V. 68. P. 1760-1769.
- 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. V. 43. N 1. P. 21-29.
- 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 foodwebs, and 'biological C-pumps': Suggested interactions in a P-limited Mediterranean // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. 117. P. 299-306.
- Thom S.M., Horobin R.W., Seidler E., Barer M.R. Factors affecting the selection and use of tetrazolium salts as cytochemical indicators of microbial viability and activity // *J. Appl. Bacteriol.* 1993. V. 74. P. 433-443.
- Tibbles B.J. Effects of temperature on the relative incorporation of leucine and thymidine by bacterioplankton and bacterial isolates // *Aquat. Microb. Ecol.* 1997. V. 11. P. 239-250.
- Torsvik V., Daae F.L., 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.

- Tuomi P., Kuuppo P. Viral lysis and grazing loss of bacteria in nutrient- and carbon-manipulated brackish water enclosures // *J. Plankton Res.* 1999. V. 21. N 5. P. 535-552.
- Turley C.M., Newell R.C., Robins D.B. Survival strategies of two small marine ciliates and their role in regulating bacterial community structure under experimental conditions // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1986. V. 33. P. 59-70.
- 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.
- Ullrich S., Karrasch B., Hoppe H.G. et al. Toxic effects on bacterial metabolism of the redox dye 5-cyano-2,3-ditolyl tetrazolium chloride // *Appl. Environ. Microbiol.* 1996. V. 62. N 12. P. 4587-4593.
- Ullrich S., Karrasch B., Hoppe H.G. Is the CTC dye technique an adequate approach for estimating active bacterial cells? // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. V. 17. P. 2. P. 207-209.
- Vadstein O., Jensen A., Olsen Y., Reinertsen H. Growth and phosphorous status of limnetic phytoplankton and bacteria // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33. N 4. P. 489-503.
- Valentine A.F., Chapman G.B. Fine structure and host-virus relationship of a marine bacterium and its bacteriophage // *J. Bacteriol.* 1966. V. 92. P. 1535-1554.
- van Hannen E.J., Zwart G., van Agterveld M.P. 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 L.M. Grazing on bacteria by flagellates and cladocerans in lakes of contrasting food-web structure // *J. Plankton Res.* 1992. V. 14. P. 307-321.
- Vojan J.H., van Noort G.J. Enumerating nucleoid-visible marine bacterioplankton; bacterial abundance determined after storage of formalin fixed samples agrees with isopropanol rinsing method // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 14. N 2. P. 149-154.
- Vollenweider R.A. Das Nährstoffbelastungsconzept als Grundlage für den eutrophierungsprozess stehender Gewässer und Talsperren // *Ztschr. Wasserund Abwasser Forsch.* 1979. Bd. 12. N 2. S. 46-56.
- Voros L., Gulyas P., Nemeth J. Occurrence, dynamics and production of picoplankton in Hungarian shallow lakes // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N 4. P. 617-629.
- Vrede K., Stensdotter U., Lindström E.S. Viral and bacterioplankton dynamics in two lakes with different humic contents // *Microb. Ecol.* 2003. V. 46. N 3. P. 406-415.
- 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.

- Ward D., Weller R., Bateson M.M. 16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in a natural community // *Nature*. 1990. V. 345. P. 63-65.
- Warnecke F., Sommaruga R., Sekar R. et al. Abundances, identity, and growth state of *Actinobacteria* in mountain lakes of different UV transparency // *Appl. Environ. Microbiol.* 2005. V. 71. P. 5551-5559.
- Wehr G.D. Nutrient and grazer-mediated effects on picoplankton and size structure in phytoplankton communities // *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. N 4. P. 634-656.
- Weinbauer M.G. Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiol. Rev.* 2004. V. 28. P. 127-181.
- Weinbauer M.G., Fuks D., Peduzzi P. Distribution of viruses and dissolved DNA along a coastal trophic gradient in the northern Adriatic Sea // *Appl. Environ. Microbiol.* 1993. V. 59. P. 4074-4082.
- Weinbauer M.G., Höfle M.G. Significance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton in a eutrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. V. 64. N 10. P. 431-438.
- Weinbauer M.G., Peduzzi P. Significance of viruses versus heterotrophic nanjflagellates for controlling bacterial abundance in the northern Adriatic Sea // *J. Plankton Res.* 1995. V. 17. P. 1851-1856.
- Weisse T. The microbial food web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: A cross-system overview. // *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 1991. V. 76. P. 327-337.
- Wells M.L., Goldberg E.D. Colloid aggregation in sea water // *Mar. Chem.* 1993. V. 41. P. 353-358.
- Wells M.L., Goldberg E.D. The distribution of colloids in the North Atlantic and Southern Oceans // *Limnol. Oceanogr.* 1994. V. 39. N 2. P. 286-302.
- Wetzel R.G. *Limnology: lake and river ecosystems*, 3rd edition. San Diego, California: Academic Press, 2001.
- 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 systems // *Limnol. Oceanogr.* 1986. V. 31. P. 998-1009.
- White P.A., Kalff J., Rasmussen B., Gasol J.M. The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate and marine habitats // *Microb. Ecol.* 1991. V. 21. P. 99-118.

- Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J. Prokaryotes: the unseen majority // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* // 1998. V. 95. P. 6578–6583.
- Wikner J., Hagstrom A. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. V. 50. P. 137-145.
- Williams P.J.leB. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web // *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 1981. Bd. 5. S. 1-28.
- Williams S.C., Hong Y., Danavall D.C.A. et al. Distinguishing between living and nonliving bacteria: evaluation of the vital stain propidium iodide and its combined use with molecular probes in aquatic samples // *J. Microbiol. Methods.* 1998. V. 32. P. 225-236.
- Winberg G.G., Babitsky V.A., Gavrilov S.I. et al. Biological productivity of different types of lakes // *Productivity problems of freshwaters.* Warszawa; Krakow, 1972. P. 383-404.
- Winding A., Binnerup S.J., Sorensen J. Viability of indigenous soil bacteria assayed by respiratory activity and growth // *Appl. Environ. Microbiol.* 1994. V. 60. N 8. P. 2869-2875.
- Wommack K.E., Colwell R.R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microb. Mol. Biol. Rev.* 2000. V. 64. N 1. P. 69-114.
- Woese, C.R., Fox G.E. Phylogenetic structure of the Prokaryotic domain: The primary kingdoms // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1977. V. 74. P. 5088–5098.
- Worm J., Søndergaard M. Alcian Blue-stained particles in a eutrophic lake // *J. Plankton Res.* 1998. V. 20. P. 179-186.
- Wright R.T., Coffin R.B. Measuring microzooplankton grazing on planktonic marine bacteria by its impact on bacterial production // *Microb. Ecol.* 1984. V. 10. P. 137-149.
- Wright R.T., Hobbie J.E. The uptake of organic solutes in lake water // *Ecology.* 1965. V. 47. P. 447-464.
- Xenopoulos M.A., Bird D.F. Virus a` la sauce Yo-Pro: microwave-enhanced staining for counting viruses by epifluorescence microscopy // *Limnol. Oceanogr.* 1997. V. 42. N 7. P. 1648-1650.
- Yamaguchi N., Nasu M. Flow cytometric analysis of bacterial respiratory and enzymatic activity in the natural aquatic environment // *J. Appl. Microbiol.* 1997. V. 83. P. 43-52.
- 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.

- Yokomaku D., Yamaguchi N., Nasu M. Improved direct viable count procedure for quantitative estimation of bacterial viability in freshwater environments // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. V. 66. N 12. P. 5544-5548.
- Yu F.P., McFeters G.A. Rapid in situ assessment of physiological activities in bacterial biofilms using fluorescent probes // *J. Microbiol. Meth.* 1994. V. 20. P. 1-10.
- Zimmerman B., Iturriaga R., Becker-Birck J. Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number thereof involved in respiration // *Appl. Environ. Microbiol.* 1978. V. 36. N 6. P. 926-935.
- Zimmerman H. The microbial community on aggregates in the Elbe Estuary // *Aquat. Microb. Ecol.* 1997. V. 13. P. 37-46.
- Zimmerman H., Kausch H. Microaggregates in the Elbe Estuary: structure and colonization during spring // *Arch. Hydrobiol. Spec. Iss. Adv. Limnol.* 1996. V. 48. P. 85-92.
- Zimmerman R., Meyer-Reil L.A. A new method for fluorescence staining of bacteria populations on membrane filters // *Kiel. Meeresforsch.* 1974. S. 24-27.
- ZoBell C. Microbiological activities at low temperatures with particular reference to marine bacteria // *Q Rev. Biol.* 1934. V. 9. P. 460-466.
- 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.L., 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.
- Zweifel U.L., Hagstrom A. Total counts of marine bacteria include a large fraction of non-nucleoid-containing bacteria (ghosts) // *Appl. Environ. Microbiol.* 1995. V. 61. N 6. P. 2180-2185.
- 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.

**Введение****Список сокращений****Глава 1. Экологическая и биогеохимическая роль гетеротрофного бактериопланктона****Глава 2. Объекты и методы исследования**

## 2.1. Материалы и методы

## 2.2. Общая характеристика исследованных водоемов

**Глава 3. Пространственное распределение и временная динамика бактериопланктона в водохранилищах**

## 3.1. Закономерности горизонтального распределения бактериопланктона

## 3.2. Особенности вертикального распределения бактериопланктона

## 3.3. Кратковременные колебания численности и биомассы микроорганизмов

## 3.4. Сезонная динамика бактериопланктона

## 3.5. Многолетние изменения бактериопланктона

**Глава 4. Гетеротрофные бактерии как компонент пикопланктона водохранилищ****Глава 5. Структура сообщества планктонных гетеротрофных бактерий**

## 5.1. Размерно-морфологическая структура бактериопланктона

## 5.2. Активная фракция бактериопланктона

**Глава 6. Распространение различных физиологических групп бактерий и оценка качества воды водохранилищ****Глава 7. Скорость размножения и продукция бактериопланктона**

## 7.1. Сезонная динамика продукции бактериопланктона Рыбинского водохранилища

## 7.2. Многолетние изменения продукции бактериопланктона Рыбинского водохранилища

## 7.3. Скорость размножения активнофункционирующих бактерий

## 7.4. Скорость размножения одиночных и агрегированных бактерий

## 7.5. Скорость роста и продукция бактериопланктона волжских водохранилищ

**Глава 8. Простейшие и вирусы как факторы элиминации бактериопланктона**

## 8.1. Выедание бактерий протозоопланктоном

## 8.2. Вирусы-бактериофаги и их роль в регулировании численности и продукции бактериопланктона

**Глава 9. Бактерии как компонент планктонного сообщества**

## 9.1. Вклад гетеротрофного бактериопланктона в формирование суммарной биомассы планктона водохранилищ

9.2. Участие бактерий в потоках углерода в планктонном сообществе Рыбинского  
водохранилища

**Заключение**

**Conclusion**

**Литература**