

УДК 579.68(282.247.41)

ОЦЕНКА ЧИСЛЕННОСТИ, БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ ГЕТЕРОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ¹

© 2019 г. А. И. Копылов^{1,*}, Д. Б. Косолапов¹, И. В. Рыбакова¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

пос. Борок Ярославской области 152742 Россия

*E-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 01.09.2015 г.

После доработки 15.02.2016 г.

Принята к публикации 12.05.2016 г.

В двух водохранилищах Верхней Волги определены численность, биомасса и продукция планктонных, эпифитных и бентосных бактериальных сообществ и оценен их вклад в формирование общего количества и продуктивности бактерий. Количество и продукция гетеротрофных бактерий в 1 см³ донных отложений превышали таковые в обрастаниях высших водных растений в 10¹–10² раз, в водной толще – в 10³–10⁴ раз. В мезоэвтрофном Рыбинском и эвтрофном Иваньковском водохранилищах на долю бактериобентоса приходилось соответственно 90.4 и 98.8% общей биомассы и 95.8 и 99.5% общей продукции гетеротрофных бактерий, на долю бактериопланктона – 9.55 и 1.19% биомассы и 4.12 и 0.45% продукции, на долю бактериоэпифитона – 0.05 и 0.03% биомассы и 0.03 и 0.02% продукции. Полученные данные свидетельствуют о важной роли бентосных бактериальных сообществ в водохранилищах Верхней Волги.

Ключевые слова: бактериопланктон, бактериоэпифитон, бактериобентос, водохранилища Верхней Волги.

DOI: 10.31857/S0321-059646135-42

Гетеротрофные бактерии – важный компонент водных экосистем, где они играют главную роль в деструкции органических веществ и рециклинге биогенных элементов [8]. Значительная часть (≥50%) общего потока углерода в планктонных трофических сетях проходит через гетеротрофных бактерий [15]. Очевидно, что для познания закономерностей функционирования и оценки способности к самоочищению пресноводных экосистем необходимы данные о количественном развитии и функциональной активности бактерий во всех местообитаниях этих экосистем.

В водохранилищах Волги, как и в большинстве других водоемов, сообщества гетеротрофных бактерий в водной толще изучены значительно лучше [4] по сравнению с обрастаниями высшей водной растительности [10] и донными отложениями

(ДО) [1, 6]. Сравнения структурно-функциональных характеристик планктонных, перифитонных и бентосных бактериальных сообществ водохранилищ Волги, полученных современными методами, до сих пор не проводились. Не оценена роль сообществ, населяющих разные местообитания, в формировании общего количества и продукции гетеротрофных бактерий водохранилищ. В других водных экосистемах подобные сравнительные исследования проводились редко [17].

Цель настоящей работы – определить структурно-функциональные характеристики планктонных, эпифитонных и бентосных бактериальных сообществ и оценить вклад этих сообществ в формирование общего количества и продукции гетеротрофных бактерий в эвтрофном Иваньковском и мезоэвтрофном Рыбинском водохранилищах.

¹ Работа выполнена в рамках государственного задания (№ АААА-А18-118012690098-5) при частичной финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН “Рациональное использование биологических ресурсов России: фундаментальные основы управления”.

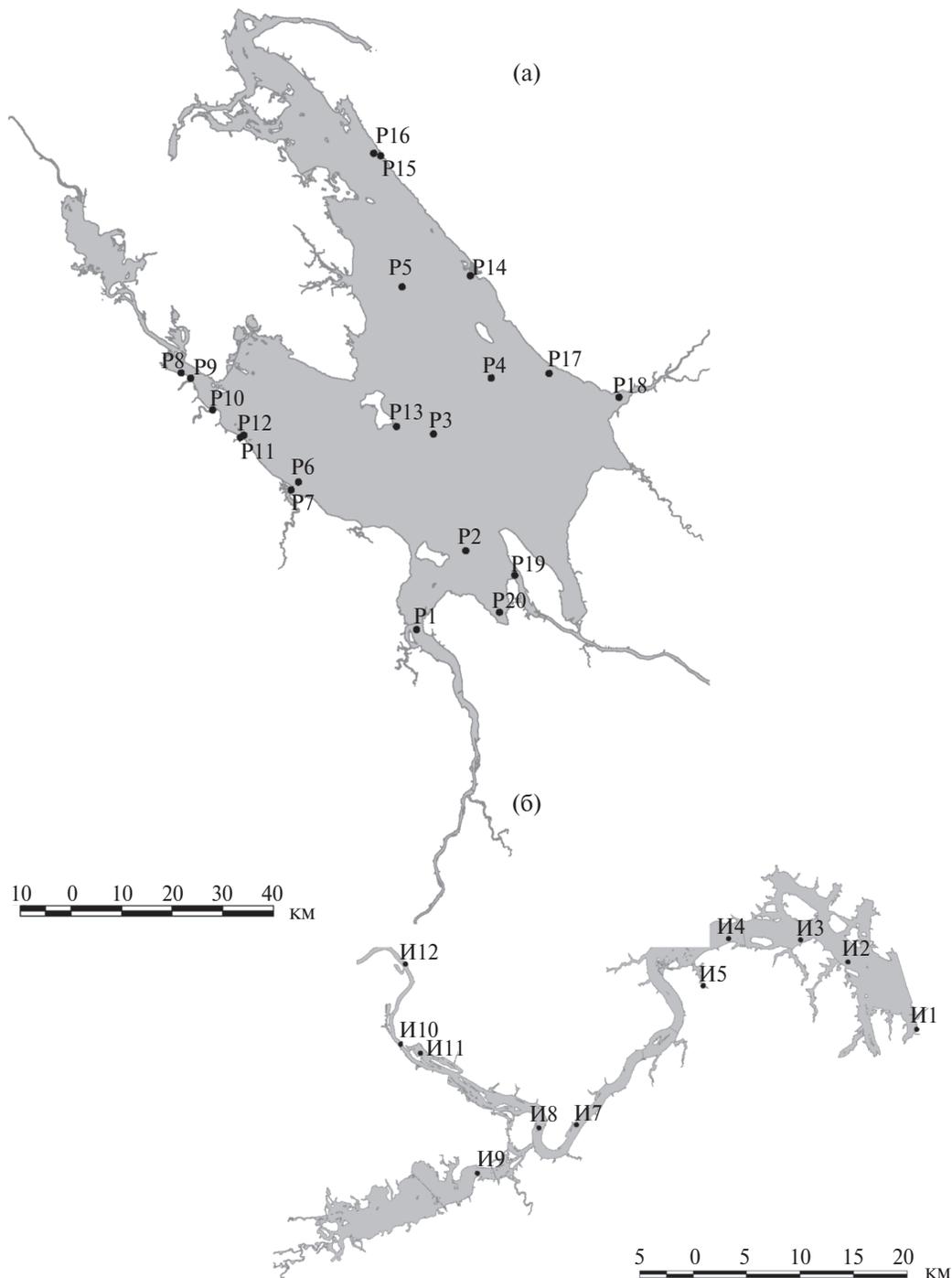
МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Иваньковское (площадь водного зеркала – 327 км², объем – 1.2 км³, средняя глубина – 3.4 м,

коэффициент водообмена — 10.6 год^{-1}) и Рыбинское (площадь зеркала — 4550 км^2 , объем — 25.4 км^3 , средняя глубина — 5.6 м , коэффициент водообмена — 1.9 год^{-1}) водохранилища расположены в регионе Верхней Волги [11]. Эти морфометрические характеристики соответствуют нормальному подпорному уровню (НПУ), который для Иваньковского водохранилища составляет 124 м , для Рыбинского — 102 м . По последним оценкам, степень зарастания высшей водной растительностью Рыбинского и Иваньковского

водохранилищ составляет соответственно 4.1 и 29.2% площади водного зеркала [7].

Исследования бактериальных сообществ водохранилищ проводили в июле—августе 2005—2007 и 2012 гг. Структурно-функциональные параметры бактериопланктона и бактериобентоса (в верхнем 2-сантиметровом слое ДО) Рыбинского водохранилища определяли на 20-ти станциях 17—18 июля 2012 г., Иваньковского — на 12-ти станциях 10—11 августа 2012 г. (рисунок). Изучение



Карта-схема станций отбора проб в Рыбинском (а) и Иваньковском (б) водохранилищах.

бактериоэпифитона Иваньковского и Рыбинского водохранилищ проводили в августе 2005 г. и в июле–августе 2005–2007 гг. соответственно. При этом исследовали обрастания разных групп макрофитов: воздушно-водных видов (осока острая (*Carex acuta*)); полупогруженных (камыш озерный (*Scirpus lacustris*), камыш укореняющийся (*Scirpus radicans*), манник большой (*Glyceria maxima*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*), рогоз широколистный (*Typha latifolia*), хвощ приречный (*Equisetum fluviatile*)); погруженных с плавающими листьями (стрелолист стреловидный (*Sagittaria sagittifolia*), кувшинка чисто-белая (*Nymphaea candida*), горец земноводный (*Persicaria amphibia*), кубышка желтая (*Nuphar lutea*)); полностью погруженных (уруть колосистая (*Mugiohyllum spicatum*), рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*), телорез обыкновенный (*Stratiotes aloides*)).

Численность и размеры гетеротрофных бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм [20]. При приготовлении микроскопических препаратов пробы донных отложений и обрастаний макрофитов разбавляли дистиллированной водой, предварительно профильтрованной через мембранные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм, добавляли в качестве детергента пирофосфат натрия и подвергали действию ультразвука [23]. Препараты просматривали при увеличении в 1000 раз под эпифлуоресцентным микроскопом “Olympus BX51” (Япония) с системой анализа изображений. Биомассу бактерий рассчитывали как произведение общей численности и среднего объема бактериальной клетки. Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали согласно уравнению, связывающему объем и содержание углерода в клетке [19].

Производство гетеротрофного бактериопланктона и бактериобентоса измеряли по включению ^3H -тимидина в ДНК клеток бактерий [14]. Производство бактериоэпифитона в Рыбинском водохранилище определяли радиоуглеродным методом по темновой ассимиляции CO_2 [9]. Для расчета продукции бактериоэпифитона и бактериобентоса в Иваньковском водохранилище использовали средние значения удельной скорости роста, полученные в Рыбинском водохранилище. Первичную продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом в фотическом слое воды от поверхности до глубины тройной прозрачности [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В Иваньковском водохранилище температура поверхностного слоя воды в период проведения исследований колебалась в пределах 21.9–28.2°C (в среднем 23.7±0.5°C), придонного слоя – 20.8–27.0°C (в среднем 22.3±0.6°C). Прозрачность воды составляла 0.7–1.1 м (в среднем 0.8±0.04 м). Первичная продукция фитопланктона в единице объема воды изменялась от 218 до 1814 мг С/(м³ × сут) (в среднем 923±151 мг С/(м³ × сут)), а под единицей площади поверхности – от 321 до 4191 мг С/(м² × сут) (в среднем 1689±318 мг С/(м² × сут)).

В Рыбинском водохранилище температура воды на поверхности колебалась в пределах 20.4–22.0°C (в среднем 21.1±0.1°C), у дна – в пределах 20.2–21.3°C (в среднем 20.8±0.1°C). Прозрачность воды составляла 0.8–1.2 м (в среднем 0.9±0.3 м). Первичная продукция фитопланктона в единице объема воды менялась от 153 до 973 (в среднем 569±53) мг С/(м³ × сут), а под единицей площади поверхности – от 289 до 1850 мг С/(м² × сут).

Бактериопланктон. Средние значения численности бактериопланктона в двух водохранилищах оказались близки, но объемы и биомасса бактерий в Иваньковском водохранилище превышали таковые в Рыбинском в 1.7 и 1.6 раз (мг/м³) соответственно (табл. 1). Удельная скорость роста планктонных бактерий в Иваньковском водохранилище находилась в пределах 0.334–2.030 (в среднем 0.679±0.432) сут⁻¹, в Рыбинском – в пределах 0.274–1.250 (в среднем 0.691±0.290) сут⁻¹. Продукция бактериопланктона в Иваньковском водохранилище была в 1.4 раза выше по сравнению с Рыбинским.

Бактериоэпифитон. Средняя численность бактериоэпифитона полупогруженных и погруженных видов растений в Иваньковском водохранилище оказалась выше таковой в Рыбинском в 1.4–2.4 раза (табл. 2). Средний объем клеток эпифитных бактерий в Иваньковском водохранилище был ниже, чем в Рыбинском. В результате биомассы бактериоэпифитона разных групп растений в Иваньковском водохранилище превышали таковые в Рыбинском в 1.2–1.8 раза (в мкг/см²) или в 1.1–2.0 раза (в мкг С/см²). В обоих водохранилищах значения численности и биомассы эпифитонных бактерий снижались в ряду групп растений: воздушно-водные – полупогруженные – погруженные с плавающими листьями – полностью погруженные. В Рыбинском водохранилище

Таблица 1. Численность (N), средний объем клетки (V), биомасса (B) и продукция (P) бактериопланктона в Ивановском и Рыбинском водохранилищах

Параметр	Иваньковское водохранилище		Рыбинское водохранилище	
	минимум–максимум	среднее \pm ошибка	минимум–максимум	среднее \pm ошибка
N , 10^6 кл/см ³	4.58–11.32	7.59 \pm 0.45	5.10–12.81	7.62 \pm 0.42
V , мкм ³	0.045–0.163	0.087 \pm 0.009	0.036–0.067	0.051 \pm 0.002
B , мг/м ³	338–902	624 \pm 46	243–578	381 \pm 19
B , мг С/м ³	87.4–199.7	148.6 \pm 7.8	70.0–165.1	105.6 \pm 5.3
P , мг С/(м ³ \times сут)	51.1–228.7	95.9 \pm 1.3	24.2–110.4	70.6 \pm 5.8

Таблица 2. Численность (N), средний объем клетки (V), биомасса (B) и продукция (P) бактериоэпифитона (Здесь и в табл. 4: ВВ – воздушно-водные, ПП – полупогруженные, ППЛ – погруженные с плавающими листьями, ППО – полностью погруженные растения; над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение \pm ошибка средней)

Растения	N , 10^6 кл/см ²	V , мкм ³	B , мг/м ²	B , мг С/м ²	P , мкг С/(см ² \times сут)
Иваньковское водохранилище					
ПП	<u>36–513</u>	<u>0.066–0.257</u>	<u>3.3–60.5</u>	<u>0.8–13.2</u>	<u>0.77–12.68</u>
	203 \pm 23	0.124 \pm 0.007	22.9 \pm 2.5	5.0 \pm 0.5	4.78 \pm 0.52
ППЛ	<u>27–454</u>	<u>0.065–0.259</u>	<u>2.5–44.0</u>	<u>0.6–10.1</u>	<u>0.51–8.66</u>
	137 \pm 53	0.122 \pm 0.021	17.0 \pm 4.9	3.2 \pm 1.1	2.63 \pm 1.11
ПО	<u>22–155</u>	<u>0.092–0.149</u>	<u>2.8–15.5</u>	<u>0.7–3.5</u>	<u>0.63–3.13</u>
	64 \pm 17	0.115 \pm 0.008	7.0 \pm 1.6	1.6 \pm 0.4	1.39 \pm 0.33
Рыбинское водохранилище					
ВВ	<u>134–282</u>	<u>0.082–0.148</u>	<u>16.8–23.1</u>	<u>3.7–6.6</u>	<u>2.11–4.12</u>
	175 \pm 36	0.123 \pm 0.015	20.0 \pm 1.3	4.4 \pm 0.4	2.99 \pm 0.51
ПП	<u>2–232</u>	<u>0.082–0.273</u>	<u>0.5–24.0</u>	<u>0.1–5.6</u>	<u>0.05–9.44</u>
	142 \pm 24	0.139 \pm 0.018	16.4 \pm 2.2	3.6 \pm 0.5	3.52 \pm 0.74
ППЛ	<u>8–176</u>	<u>0.074–0.402</u>	<u>3.3–45.0</u>	<u>0.5–7.8</u>	<u>0.15–4.77</u>
	94 \pm 18	0.165 \pm 0.029	13.5 \pm 4.0	2.9 \pm 0.7	2.14 \pm 0.40
ППО	<u>2–51</u>	<u>0.111–0.403</u>	<u>0.8–6.8</u>	<u>0.1–1.2</u>	<u>0.05–2.50</u>
	26 \pm 6	0.200 \pm 0.044	4.0 \pm 0.8	0.8 \pm 0.2	0.85 \pm 0.33

удельная скорость роста бактериоэпифитона воздушно-водных растений колебалась в пределах 0.490–0.890 (в среднем 0.678 \pm 0.088) сут⁻¹, полупогруженных растений – в пределах 0.490–1.750 (в среднем 0.961 \pm 0.126) сут⁻¹, погруженных растений с плавающими листьями – 0.298–1.960 (в среднем 0.857 \pm 0.126) сут⁻¹, полностью погруженных растений – 0.159–2.020 (в среднем 0.894 \pm 0.259) сут⁻¹. В итоге, величины продукции гетеротрофных бактерий в обрастающих разных групп высших водных растений в Ивановском водохранилище оказались выше таковых в Рыбинском в 1.2–1.6 раза.

Бактериобентос. Численность, средний объем клетки и биомасса бактериобентоса в Ивановском водохранилище были выше по сравнению

с Рыбинским в 5.8, 1.6 и 8.7 (мг/см³) (7.8 (мгС/см³)) раз соответственно (табл. 3). Удельная скорость роста бактериобентоса в Рыбинском водохранилище была в пределах 0.528–4.224 (в среднем 1.642 \pm 0.216) сут⁻¹. Продукция бактериобентоса в Ивановском водохранилище также оказалась существенно выше, чем в Рыбинском.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона (за исключением его количества) в эвтрофном Ивановском водохранилище были выше, чем в мезоэвтрофном Рыбинском. Значения численности, биомассы и продукции бактериопланктона, полученные

Таблица 3. Численность (N), средний объем клетки (V), биомасса (B) и продукция (P) бактериобентоса

Параметр	Иваньковское водохранилище		Рыбинское водохранилище	
	минимум–максимум	среднее \pm ошибка	минимум–максимум	среднее \pm ошибка
N , 10^9 кл/см ³	19.6–93.5	44.9 \pm 5.7	3.71–14.98	7.73 \pm 0.71
V , мкм ³	0.109–0.665	0.334 \pm 0.038	0.120–0.278	0.205 \pm 0.012
B , мг/см ³	7.3–19.7	13.2 \pm 0.9	0.47–2.53	1.51 \pm 0.14
B , мг С/см ³	1.19–3.07	2.20 \pm 0.14	0.10–0.46	0.28 \pm 0.02
P , мг С/(см ³ \times сут)	1.95–5.04	3.61 \pm 0.23	0.19–1.06	0.46 \pm 0.05

в этих водоемах, характеризуют их как эвтрофные [5].

Численность гетеротрофных бактерий в эпифитоне макрофитов в различных водоемах колеблется в пределах 10^5 – 10^7 кл/см² [13, 16]. Значения этого параметра в водохранилищах Верхней Волги находятся в верхней части этого диапазона.

Численность бактериобентоса в большинстве водных экосистем находится в пределах 10^8 – 10^{10} кл/см³ [21, 22]. Следует отметить, что в Рыбинском водохранилище численность бентосных бактерий в 2012 г. была близка к данным, полученным в прежние годы [6]. Большое количество бактерий, обнаруженное в ДО Иваньковского водохранилища, характерно для эвтрофных и гипертрофных озер [24].

Средние численность (и биомасса) гетеротрофных бактерий в водной толще, эпифитоне (толщину обрастаний принимали равной 1 мм) и ДО (верхний 2-сантиметровый слой), рассчитанные на 1 см³, составили в Иваньковском водохранилище $(7.59 \pm 0.45) \times 10^6$ кл/см³ (0.148 ± 0.008 мкг С/см³), $(1.35 \pm 0.30) \times 10^9$ кл/см³ (32.7 ± 9.8 мкг С/см³) и $(44.9 \pm 5.7) \times 10^9$ кл/см³ (2.20 ± 0.14 мг С/см³) соответственно; в Рыбинском водохранилище – $(7.62 \pm 0.42) \times 10^6$ кл/см³ (0.106 ± 0.005 мкг С/см³), $(1.09 \pm 0.32) \times 10^9$ кл/см³ (29.3 ± 7.7 мкг С/см³) и $(7.73 \pm 0.71) \times 10^9$ кл/см³ (0.28 ± 0.02 мг С/см³) соответственно.

Удельная скорость роста планктонных, эпифитонных и бентосных бактерий в период проведения исследований составляла в среднем 0.657, 0.848 и 1.642 сут⁻¹ соответственно. Одна из возможных причин более медленного прироста численности планктонных бактерий – низкая доля активных бактерий в сообществе. Так, в мезотрофном оз. Эркен (Швеция) численность активных клеток составляла 4, 37 и 46% численности бактериопланктона, бактериоэпифитона и бактериобентоса соответственно [18]. Удельная скорость роста бактериобентоса

в верхневолжских водохранилищах находилась в диапазоне этого параметра в пресноводных ДО, превышая средние значения для озерных (0.8 сут⁻¹) и речных (1.3 сут⁻¹) грунтов [21]. По-видимому, это связано с тем, что настоящие исследования проводились в середине – конце лета при наибольшем прогреве грунтов. Гетеротрофная бактериальная продукция в водной толще, обрастаниях высших водных растений и ДО в Иваньковском водохранилище составляла в среднем 0.096 ± 0.013 мкг С/(см³ \times сут), 29.3 ± 9.9 мкг С/(см³ \times сут) и 3.61 ± 0.23 мг С/(см³ \times сут) соответственно; в Рыбинском водохранилище – 0.071 ± 0.025 мкг С/(см³ \times сут), 23.8 ± 5.8 мкг С/(см³ \times сут) и 0.46 ± 0.05 мг С/(см³ \times сут) соответственно. Итак, в исследованных водоемах структурно-функциональные параметры бактериобентоса значительно превышали таковые бактериоэпифитона и бактериопланктона.

По данным [7], площадь водной поверхности Иваньковского водохранилища, заросшая высшими водными растениями, в 2005 г. составляла 19 830 га (198 км²), из которых на долю гигрогелофитов (воздушно-водных растений) приходилось 66.8, гелофитов (полупогруженных растений) – 6818, гидрофитов (погруженных растений) с плавающими листьями – 985, полностью погруженных гидрофитов – 11 961 га. В Рыбинском водохранилище площадь поверхности высших водных растений в 2009 г. была равной 86 166 га (862 км²), при этом площадь поверхности гигрогелофитов составляла 466, гелофитов – 34 865, гидрофитов с плавающими листьями – 1969, гидрофитов погруженных – 48 865 га. С использованием этих данных рассчитаны численность, биомасса и продукция эпифитных бактерий в обрастаниях разных групп высших водных растений в Иваньковском и Рыбинском водохранилищах. Оказалось, что основной вклад в формирование суммарного количества, биомассы и продукции бактериоэпифитона в обоих водохранилищах вносят бактерии, развивающиеся в обрастаниях полупогруженных,

полностью погруженных растений и в меньшей степени – погруженных растений с плавающими листьями (табл. 4).

С использованием морфометрических характеристик водохранилищ и данных настоящих исследований рассчитаны количество и продукция всех гетеротрофных бактерий в водохранилищах (табл. 5). Как в эвтрофном Иваньковском, так и в мезоэвтрофном Рыбинском водохранилищах основное количество бактерий находилось в ДО. Эти бактерии вносили главный вклад в общую гетеротрофную бактериальную продукцию в водохранилищах. Численность, биомасса и продукция бактериобентоса превышали таковые у бактериопланктона в 4–35, 9–83 и 23–221 раз соответственно. Суммарная численность, биомасса и продукция бактериоэпифитона составляли соответственно 0.3–2.4, 0.6–2.3 и 0.8–3.7% таковых бактериопланктона.

Если допустить, что коэффициент использования усвоенных субстратов на бактериальный рост равен 0.3 [8], можно рассчитать, что в Иваньковском водохранилище в период проведения настоящих исследований все гетеротрофные бактерии потребляли за сутки 7907×10^{10} мг С. Их траты на энергетический обмен составили 5535×10^{10} мг С/сут, 99.5% из которых приходилось на долю бентосных бактерий. В Рыбинском водохранилище гетеротрофные бактерии потребляли за сутки $14\,558 \times 10^{10}$ мг С. При этом траты на энергетический обмен составили $10\,191 \times 10^{10}$ мг С/сут, 95.9% которых принадлежало бентосным бактериям.

Полученные авторами статьи результаты согласуются с данными по другим водным экосистемам. Так, в р. Шпрее (Германия), 40% площади дна которой занимали макрофиты, биомасса и продукция гетеротрофных бактерий в поверхностном слое ДО превышали таковые

Таблица 4. Численность (N , 10^{17} кл), биомасса (B , 10^{11} мкг С) и продукция (P , 10^{11} мкг С/сут) гетеротрофных бактерий в обрастаниях разных групп высших водных растений

Растения	Иваньковское водохранилище			Рыбинское водохранилище		
	N	B	P	N	B	P
ВВ	5.9	0.2	0.1	40.8	1.0	0.7
ПП	1112.2	27.3	26.2	3972.9	100.8	98.8
ППЛ	135.9	3.2	2.6	185.1	5.7	4.2
ППО	765.5	19.1	16.6	1271.0	39.1	41.5

Таблица 5. Численность (N , 10^{20} кл), биомасса (B , 10^{10} мг С) и суточная продукция (P , 10^{10} мг С) гетеротрофных бактерий в водной толще, обрастаниях высших водных растений и ДО водохранилищ (в скобках указана доля, % суммарного значения)

Параметры	Водная толща	Обрастания	ДО	Сумма
Иваньковское водохранилище				
N	84.4 (2.79)	2.0 (0.07)	2933.2 (97.14)	3019.6
B	17.4 (1.19)	0.5 (0.03)	1438.8 (98.78)	1456.7
P	10.7 (0.45)	0.5 (0.02)	2360.9 (99.53)	2372.1
Рыбинское водохранилище				
N	1942.8 (21.63)	5.5 (0.06)	7034.3 (78.31)	8982.6
B	269.1 (9.55)	1.5 (0.05)	2548.0 (90.40)	2818.6
P	179.9 (4.12)	1.5 (0.03)	4186.0 (95.85)	4367.4

в воде соответственно в 6 и 17 раз. Бентосные бактерии были крупнее и активнее планктонных. Продукция бактериоэпифитона составляла 14–67% продукции бактериопланктона. Общая продукция гетеротрофных бактерий превышала первичную продукцию. Можно считать, что эта равнинная река представляет собой гетеротрофную систему с доминированием бентосных процессов [17]. Сообщества донных организмов вносят основной вклад в метаболизм экосистем субарктических озер, расположенных в северной части Швеции. Доля фито- и бактериобентоса в общей продуктивности этих озер составляла $86 \pm 4\%$, при этом на гетеротрофные бактерии отвечали за 19% общей продукции в ДО и 51% – в водной толще [12].

По данным [2], в водохранилищах Волго-Камского каскада и Дона деструкция в воде превышает деструкцию в ДО, и это превышение увеличивается с севера на юг. Такая географическая закономерность объясняется тем, что в северных водоемах значительная часть органических веществ, не успев разложиться в воде, оседает на дно, где активно разлагается бентосными бактериями, протистами и беспозвоночными. В южных водохранилищах, особенно в эвтрофных, большая часть органических веществ, образуемых фотосинтезирующими организмами и поступающих с водосбора, разлагается в хорошо прогреваемой водной толще, и только малая часть легкоокисляемых органических соединений поступает в грунты. Иловые процессы определяют в северных водохранилищах 30–35% суммарной деструкции в воде и ДО, на Средней Волге ~20%, а в южных водохранилищах — 10–12%. Кроме того, вклад бентосных процессов в суммарную деструкцию возрастает в градиенте трофии водных экосистем от олиготрофных к гипертрофным. Наибольшую роль бентосные процессы играют в дистрофных озерах. Однако позже установлено [3], что интенсивность деструкции в ДО недооценивалась на 30–60% из-за недостатков использованных методов. Кроме того, необходимо учитывать, что хотя бактерии играют главную роль в деструкции органических веществ в воде и грунтах, в этих процессах принимают участие и другие гидробионты.

ВЫВОДЫ

Уровень количественного развития гетеротрофных бактерий в эвтрофном Ивановском водохранилище выше по сравнению с мезоэвтрофным Рыбинским водохранили-

щем. В этих мелководных экосистемах основной вклад в формирование общей численности, биомассы и продукции гетеротрофных бактерий вносит бактериобентос. Бактериопланктон и бактериоэпифитон играют существенно меньшую роль. Основную часть биомассы и продукции бактериоэпифитона формируют бактерии, развивающиеся на поверхности полупогруженных водных растений. Полученные данные свидетельствуют об огромном метаболическом потенциале бентосных бактерий и их ведущей роли в минерализации органических веществ в водохранилищах Верхней Волги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Дзюбан А.Н. Бактериобентос водохранилищ Верхней Волги как показатель экологического состояния водоемов // Вод. ресурсы. 2003. Т. 30. № 6. С. 741–749.
2. Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус, 2010. 192 с.
3. Дзюбан А.Н. Определение полной валовой деструкции органического вещества в грунтах водоемов // Биол. внутр. вод. 2014. № 3. С. 101–105.
4. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.
5. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Микробная “петля” в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.
6. Косолапов Д.Б., Крылова И.Н., Копылов А.И. Распределение и активность бактериобентоса в водохранилищах Верхней Волги // Вод. ресурсы. 2005. Т. 32. № 4. С. 489–499.
7. Папченков В.Г. Степень зарастания Рыбинского водохранилища и продуктивность его растительного покрова // Биология внутр. вод. 2013. № 1. С. 24–31.
8. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
9. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л.: Наука, 1974. 194 с.
10. Рыбакова И.В. Численность, биомасса и активность бактерий в воде зарослей и обрастаниях высших водных растений // Биология внутр. вод. 2010. № 4. С. 15–21.
11. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с.
12. Ask J., Karlsson J., Persson L. et al. Whole-lake estimates of carbon flux through algae and bacteria in benthic and pelagic habitats of clear-water lakes // Ecology. 2009. V. 90. № 7. P. 1923–1932.

13. Baker J.H., Orr D.R. Distribution of the epiphytic bacteria on freshwater plants // *J. Ecol.* 1986. V. 74. № 1. P. 155–165.
14. Bell R.T. Estimating production of heterotrophic bacterioplankton via incorporation of tritiated thymidine // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / Eds. Kemp P. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 495–503.
15. Cole J.J., Findley 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.
16. Farnell-Jackson E.A., Ward A.K. Seasonal patterns of viruses, bacteria and dissolved organic carbon in a riverine wetland // *Freshwater Biol.* 2003. V. 48. P. 841–851.
17. Fischer H., Pusch M. Comparison of bacterial production in sediment, epiphyton and the pelagic zone of a lowland river // *Freshwater Biol.* 2001. V. 46. P. 1335–1348.
18. Haglund A.L., Tornblom E., Bostrom B., Tranvik L. Large differences in the fraction of active bacteria in plankton, sediments and biofilm // *Microb. Ecol.* 2002. V. 43. P. 232–241.
19. Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / Eds Kemp P. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 303–308.
20. Porter K.G., Feig Y.S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. № 5. P. 943–948.
21. Sander B.C., Kalff J. Factors controlling bacterial production in marine and freshwater sediments // *Microb. Ecol.* 1993. V. 26. P. 79–99.
22. Schallenger M., Kalff J. The ecology of sediment bacteria in lakes and comparisons with other ecosystems // *Ecology.* 1993. V. 74. № 2. P. 919–934.
23. Velju M.I., Albright L.J. Microscopic enumeration of attached marine bacteria of seawater, marine sediment, fecal matter, and kelp samples following pyrophosphate and ultrasound treatments // *Can. J. Microbiol.* 1986. V. 32. № 2. P. 121–126.
24. Ye W., Liu X., Lin S. et al. The vertical distribution of bacterial and archaeal communities in the water and sediment of Lake Taihu // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2009. V. 70. № 2. P. 107–120.

POPULATION, BIOMASS, AND PRODUCTION OF HETEROTROPHIC BACTERIA IN RESERVOIRS OF THE UPPER VOLGA

A. I. Kopylov^{1,*}, D. B. Kosolapov¹, I. V. Rybakova¹

¹ Papanin Institute of Inland Water Biology, Russian Academy of Sciences
Borok Settl., Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia

*E-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru

Received: 01.09.2015

Received version received: 15.02.2016

Accepted: 12.05.2016

Populations, biomasses, and production rates of planktonic, epiphytic, and benthic bacterial communities were defined in two reservoirs of the upper Volga, and their contributions to total numbers of bacteria and productivity were estimated. Populations and production rates of heterotrophic bacteria in 1-cm³ samples of bottom sediments exceed fouling of higher aquatic plants by a factor of 10¹–10², and in the water layers by a factor of 10³–10⁴. In mesotrophic Rybinsk and eutrophic Ivankovskoye reservoirs, benthic bacteria account for 90.4% and 98.8% of the total biomass, and 99.5% and 95.8% of total heterotrophic bacterial products, respectively. In these reservoirs, dissolved organic carbon accounts for 9.55% and 1.19% of the biomass and 4.12% and 0.45% of production, and epiphytic bacteria account for 0.05% and 0.03% of the biomass and 0.03% and 0.02% of production. These findings suggest important roles of benthic bacterial populations in reservoirs of the upper Volga.

Key words: bacterial plankton, epiphytic bacteria, benthic bacteria, reservoir of the upper Volga.

DOI: 10.31857/S0321-059646135-42