

Продукция гетеротрофного бактериопланктона в крупном мезоэвтрофном водохранилище: значение прижизненных выделений фитопланктона

А. И. КОПЫЛОВ, Д. Б. КОСОЛАПОВ, Т. С. МАСЛЕННИКОВА, З. М. МЫЛЬНИКОВА

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, пос. Борок Некоузского р-на Ярославской обл.
E-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru*

Статья поступила 22.05.2017

Принята к печати 20.07.2017

АННОТАЦИЯ

В пелагиали мезоэвтрофного Рыбинского водохранилища (Верх. Волга) исследовано пространственное распределение и сезонная динамика продукции гетеротрофного бактериопланктона и оценено значение автохтонных источников субстратов для бактерий. Бактериальная продукция в вегетационный период изменялась в пределах 32–1352 (в среднем 444 ± 44) мг С/(м² · сут). Суммарное поступление в водную толщу органических веществ, выделяемых в процессах внеклеточной продукции фитопланктона, вирусного лизиса клеток прокариот и питания протистов, обеспечивало 9–64 % (в среднем 32 ± 3 %) суточных потребностей гетеротрофного бактериопланктона в углеводе.

Ключевые слова: продукция гетеротрофного бактериопланктона, первичная продукция планктона, прижизненные выделения фитопланктона, равнинное водохранилище.

Гетеротрофные бактерии являются важным компонентом планктонных трофических сетей, играют главные роли в минерализации органических веществ, круговоротах биогенных элементов и процессах биотического самоочищения водных экосистем. В пресных водоемах умеренных широт кроме запасов растворенных (РОВ) и взвешенных (ВОВ) органических веществ источниками субстратов для гетеротрофных бактерий являются прижизненные выделения фитопланктона, высших водных растений, эпифитона и фитобентоса, лизированные вирусами клетки прокариот, остатки не усвоенной консументами пищи, экскреция зоопланктона, отмер-

шие гидробионты, а также поступление аллохтонных органических веществ.

В процессе функционирования планктонного микробного сообщества (микробной “петли”) гетеротрофные бактерии получают субстраты в виде внеклеточной продукции РОВ фитопланктоном, лизированных вирусами клеток микроорганизмов и неусвоенной протистами пищи. Вероятно, запасы РОВ пополняются также в результате автолиза клеток водорослей и цианобактерий, что может являться особенно важным в период летнего максимума в развитии фитопланктона.

Внеклеточная продукция РОВ (ЕР) может представлять значительную часть общей пер-

вичной продукции фитопланктона (ТРР) [Vaines, Pace, 1991; Nagata, 2000] и играть важную роль в планктонной трофической сети как источник легкоусвояемых органических веществ для бактерий [Cole et al., 1982; Morana et al., 2014]. В некоторых водоемах более 50 % потребностей бактерий в органическом углеводе удовлетворяются за счет прижизненных выделений фитопланктона [Søndergaard et al., 1985; Sundh, Bell, 1992; Sarmiento et al., 2016]. Это не относится к водным экосистемам со значительным поступлением аллохтонных веществ [Tranvik, 1989; Sundh, Bell, 1992].

Вирусы – важный фактор, контролирующий количество, активность и разнообразие прокариотных микроорганизмов в водоемах [Weinbauer, 2004]. В Рыбинском водохранилище в вегетационный период вирус-индуцированная смертность гетеротрофного бактериопланктона достигает 40 % его суточной продукции, а смертность пикоцианобактерий – 42 % их продукции [Копылов и др., 2007, 2010а]. В результате лизиса хозяйских клеток вместе с вирусами в окружающую водную среду поступают легкоусвояемые органические вещества и соединения биогенных элементов, которые активно потребляются гетеротрофными бактериями. В процессе питания гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий автотрофным и гетеротрофным пико- и нанопланктоном в воду выделяется существенное количество неусвоенных органических веществ, также представляющих собой важный источник субстратов для бактерий [Копылов и др., 2010б].

Знание о том, в какой мере органические вещества, прижизненно выделяемые фитопланктоном и поступающие в водную толщу в результате функционирования микробного сообщества, обеспечивают рост гетеротрофного бактериопланктона (второго по вкладу в общую биомассу планктона компонента), необходимо при изучении потоков углерода в трофической сети Рыбинского водохранилища.

Цель работы – изучение пространственного распределения и сезонных изменений первичной продукции фитопланктона, продукции гетеротрофного бактериопланктона и оценка значения растворимых органических веществ, выделяемых в процессах жизнедея-

тельности фитопланктона, лизиса вирусами клеток прокариот и питания протистов, для обеспечения потребностей бактерий в углеводе в Рыбинском водохранилище в вегетационный период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в июне – сентябре 2009 г. в пелагиали Рыбинского водохранилища на шести стандартных станциях, две из которых (ст. 1 и 2) расположены в Волжском плесе (ВР) (координаты: 58°04' с. ш., 38°18' в. д. и 58°13' с. ш., 38°07' в. д.), принимающем воды р. Волга, три (ст. 3–5) – в центральной части водоема (ЦР) (координаты: 58°22' с. ш., 38°23' в. д.; 58°31' с. ш., 38°19' в. д. и 58°27' с. ш., 38°30' в. д.), и ст. 6 – у западного побережья водохранилища вблизи впадения р. Сить (ПР) (координаты 58°19' с. ш., 37°57' в. д.).

Внеклеточную (ЕР) и клеточную (оформленную) (РР) первичную продукцию фитопланктона измеряли радиоуглеродным методом [Кузнецов, Дубинина, 1989]. Скорость фотосинтеза фитопланктона определяли в поверхностном и фотическом (до глубины тройной прозрачности по диску Секки) слоях воды. Расчет скорости фотосинтеза под 1 м² водоема (ΣP_{PH} , мг С/(м² · сут)) производили по формуле: $\Sigma P_{PH} = P_{PH} \cdot 0,7 \cdot L$, где P_{PH} – скорость фотосинтеза в фотическом слое воды, мг С/(м³ · сут); 0,7 – коэффициент, характеризующий влияние на фотосинтез ослабления проникновения света с глубиной; L – толщина фотического слоя воды, м [Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко, 1985]. Продукцию бактериопланктона определяли радиоуглеродным методом в интегральном (от поверхности до дна) слое воды [Романенко, Кузнецов, 1974]. Допускали, что коэффициент использования потребленной пищи на рост бактериопланктона Рыбинского водохранилища равен 0,3 [Романенко, 1985].

Численность и размеры бактерий, вирусов, гетеротрофных нанофлагеллят, фототрофного пико- и нанопланктона определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии [Porter, Feig, 1980; Caron, 1983; MacIsaac, Stockner, 1993; Noble, Fuhrman, 1998]. Сырую биомассу микроорганизмов получали, умножая

их численность на средний объем клеток (V , $\mu\text{м}^3$). Содержание углерода в клетках гетеротрофных бактерий (C , фг C/кл) рассчитывали с использованием аллометрического уравнения: $C = 120 \cdot V^{0,72}$ [Norland, 1993]. Концентрацию углерода в одной вирусной частице принимали равным 0,055 фг C [Steward et al., 2007]. Допускали, что углерод составляет 20, 14, 22 и 13 % сырой биомассы фототрофного пикопланктона, нанопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий соответственно [Копылов и др., 2010б].

В работе использовали данные определенных вирус-индуцированной смертности гетеротрофных бактерий и пикоцианобактерий, скорости осветления воды гетеротрофными нанофлагеллятами, полученные в экспериментах, проведенных в Рыбинском водохранилище ранее [Копылов и др., 2007, 2010б]. Допускали, что инфузория за 1 ч осветляет объем воды, равный 10^5 объема ее тела [Fenchel, 1982]. Усвояемость пищи протистами принимали равной 0,7.

При установлении зависимостей между определяемыми параметрами применяли ран-

говый коэффициент корреляции Спирмена для уровня значимости 0,05. В качестве показателя разброса средних значений рассчитывали ошибку среднего.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В вегетационный период в Рыбинском водохранилище прозрачность воды изменялась в пределах 100–210 см, температура поверхностного горизонта – в пределах 12,8–22,8 °C (табл. 1). Средние значения этих параметров в разных районах водохранилища отличались незначительно.

В поверхностном слое воды во второй половине лета в период максимального развития фитопланктона, он выделял РОВ со скоростью 7–498 (в среднем 153 ± 25) $\text{мг C}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$, что составляло 7,4–46,6 % (в среднем $27,0 \pm 1,9$ %) ТРР (табл. 2). Средние для исследованных районов водоема значения отношения ЕР/ТРР отличались незначительно. Обнаружены положительные корреляционные связи ЕР с ТРР ($r = 0,72$; $p = 0,05$) и с клеточной продукцией фитопланктона (РР) ($r = 0,67$).

Т а б л и ц а 1

Глубина, прозрачность воды и температура поверхностного слоя воды в пелагиали Рыбинского водохранилища в июне – сентябре 2009 г.

Район	Глубина, м	Прозрачность, м	Температура, °C
Волжский	11–15	1,0–2,1	12,9–21,9
	$12,7 \pm 0,4$	$1,4 \pm 0,1$	$18,3 \pm 0,7$
Центральный	5–12	1,0–1,6	12,8–21,9
	$8,4 \pm 0,4$	$1,3 \pm 0,05$	$18,0 \pm 0,6$
Прибрежный	10–14	1,0–1,4	13,2–22,8
	$12,1 \pm 0,5$	$1,2 \pm 0,1$	$18,3 \pm 1,2$

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2, 5 и 6 над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение \pm стандартное отклонение.

Т а б л и ц а 2

Общая первичная продукция (ТРР) и внеклеточная продукция (ЕР) фитопланктона в поверхностном горизонте воды водохранилища в период с 22 июля по 2 августа 2009 г.

Район	ТРР	ЕР	ЕР/ТРР, %
	мг C/($\text{м}^3 \cdot \text{сут}$)		
Волжский	64–1150	12–498	12,0–46,6
	474 ± 125	148 ± 53	$28,4 \pm 4,1$
Центральный	46–1164	7–466	7,4–46,5
	548 ± 74	165 ± 39	$26,0 \pm 2,8$
Прибрежный	389–594	84–207	17,5–34,9
	467 ± 37	128 ± 21	$27,2 \pm 3,0$

Т а б л и ц а 3

**Первичная продукция фитопланктона в 1 м³ воды в слое тройной прозрачности и под 1 м²
и доля внеклеточной продукции органического углерода в общей продукции фитопланктона (EP/TPP)**

Номер станции	Дата	мг С/(м ³ · сут)			мг С/(м ² · сут)			EP/TPP, %
		PP	EP	TPP	PP	EP	TPP	
Волжский район								
1	01.06	264	127	391	610	293	903	32,5
	22.06	124	16	140	313	40	353	11,3
	22.07	291	51	342	672	118	790	14,9
	04.08	77	22	99	259	74	333	22,2
	19.08	65	23	88	177	63	240	26,1
	02.09	51	6	57	161	19	180	10,5
	28.09	2	–	2	9	–	9	–
2	01.06	290	119	409	609	250	859	29,1
	22.06	166	46	212	488	135	623	21,7
	22.07	375	51	426	1023	140	1163	12,0
	04.08	244	58	302	717	171	888	19,2
	19.08	439	68	507	1198	186	1384	13,4
	02.09	487	41	528	1329	112	1441	7,8
	28.09	39	6	45	147	23	170	13,3
Центральный район								
3	01.06	118	54	172	297	136	433	31,4
	22.06	763	107	870	1602	225	1827	12,3
	22.07	607	193	800	1913	607	2520	24,1
	04.08	360	41	401	1210	137	1347	10,2
	19.08	352	99	451	886	250	1136	22,0
	02.09	376	65	441	1185	204	1389	14,7
	28.09	24	3	27	60	8	68	11,1
4	01.06	111	31	142	233	65	298	21,8
	22.06	320	35	355	673	73	746	9,8
	22.07	446	193	639	1499	648	2147	30,2
	04.08	297	116	413	1060	414	1474	28,1
	19.08	229	65	294	481	136	617	22,0
	02.09	401	42	443	1094	115	1209	9,5
	28.09	179	16	195	413	37	450	8,2
5	01.06	124	44	168	365	129	494	26,2
	22.06	572	97	669	1201	204	1405	14,5
	22.07	224	72	296	612	196	808	24,3
	04.08	283	78	361	832	229	1061	21,6
	19.08	236	66	302	538	150	688	21,8
	02.09	358	70	428	901	177	1078	16,4
	28.09	112	7	119	376	24	400	5,9
Прибрежный район								
6	01.06	283	83	366	594	175	769	22,7
	22.06	100	32	132	292	93	385	24,2
	22.07	167	42	209	455	115	570	20,1
	04.08	288	54	342	846	159	1005	15,8
	19.08	252	94	346	740	277	1017	27,2
	02.09	178	52	230	487	141	628	22,5
	28.09	173	29	202	363	61	424	14,4

П р и м е ч а н и е. PP – клеточная продукция фитопланктона, EP – внеклеточная продукция фитопланктона, TPP – общая первичная продукция фитопланктона. Прочерки означают, что определения не проводились.

Т а б л и ц а 4

**Численность (N_B), биомасса (B_B), суточные продукция (P_B) и потребности
в органическом углероде (C_B) бактериопланктона**

Номер станции	Дата	N_B , 10^6 кл./мл	B_B	P_B		C_B
				мг C/m^3		
Волжский район						
1	01.06	4,23	104	18	212	707
	22.06	5,11	126	34	410	1367
	22.07	6,54	161	61	737	2457
	04.08	4,61	91	23	302	1007
	19.08	5,42	134	18	220	733
	02.09	4,72	116	22	238	793
	28.09	4,42	109	17	108	360
2	01.06	5,18	128	44	654	2180
	22.06	5,26	130	31	434	1447
	22.07	7,68	189	90	1352	4507
	04.08	6,81	167	71	928	3093
	19.08	6,53	161	61	909	3030
	02.09	6,33	156	82	899	2997
	28.09	5,53	136	62	743	2477
Центральный район						
3	01.06	5,98	147	42	460	1533
	22.06	4,68	115	38	340	1133
	22.07	7,09	175	66	460	1533
	04.08	5,68	125	33	266	887
	19.08	5,25	112	32	292	973
	02.09	4,91	61	46	324	1080
	28.09	3,67	90	13	90	300
4	01.06	5,99	148	31	186	620
	22.06	5,87	145	30	180	600
	22.07	8,61	212	90	630	2100
	04.08	5,95	159	80	558	1860
	19.08	5,75	142	29	235	783
	02.09	4,72	116	22	108	360
	28.09	4,16	102	6	32	107
5	01.06	4,91	121	29	353	1177
	22.06	4,85	120	28	388	1000
	22.07	7,16	176	53	530	1767
	04.08	5,07	124	48	505	1683
	19.08	5,44	134	36	210	700
	02.09	5,62	138	62	604	2013
	28.09	4,28	105	26	288	960
Прибрежный район						
6	01.06	5,22	121	40	480	1600
	22.06	4,44	110	28	388	1293
	22.07	7,52	185	73	948	3160
	04.08	6,73	185	56	733	2443
	19.08	5,50	136	32	384	1280
	02.09	5,80	143	36	390	1300
	28.09	4,90	121	13	129	430

Внеклеточная продукция органического вещества фитопланктона (EP) и суточные потребности в углероде гетеротрофного бактериопланктона (C_B) в разных районах водохранилища

Район	EP	C _B	EP/C _B , %
	мг С/(м ² · сут)		
Волжский	18–243	360–4507	0,9–41,4
	15 ± 23	2061 ± 32	8,3 ± 2,0
Центральный	8–648	107–2100	2,5–39,6
	197 ± 37	1143 ± 12	18,1 ± 2,3
	61–277	430–3160	3,6–21,6
Прибрежный	146 ± 26	1644 ± 338	10,7 ± 2,2

Значения ТРР существенно колебались, составляя в среднем 318 ± 31 мг С/(м³ · сут) и 851 ± 85 мг С/(м² · сут) (табл. 3). Среди исследованных участков водохранилища Центральный плес (380 ± 48 мг С/(м³ · сут) и 1028 ± 138 мг С/(м² · сут)) оказался более продуктивным, чем Волжский (253 ± 49 мг С/(м³ · сут) и 667 ± 125 мг С/(м² · сут)) и участок у западного побережья (261 ± 34 мг С/(м³ · сут) и 685 ± 97 мг С/(м² · сут)).

Минимальное и максимальное значения внеклеточной продукции фитопланктона в 1 м³ и под 1 м² различались в 32 и 34 раза соответственно, составляя в среднем $61,4 \pm 7,0$ мг С/(м³ · сут) и 166 ± 21 мг С/(м² · сут) (табл. 3). Средние значения EP в центральной части водохранилища ($71,1 \pm 11,1$ мг С/(м³ · сут) и $198,3 \pm 36,9$ мг С/(м² · сут)) оказались выше таковых в Волжском плесе ($48,8 \pm 10,6$ мг С/(м³ · сут) и $124,9 \pm 23,4$ мг С/(м² · сут)) и у западного побережья ($51,6 \pm 10,2$ мг С/(м³ · сут) и $145,8 \pm 26,4$ мг С/(м² · сут)).

Доля внеклеточной продукции в общей продукции фитопланктона (EP/ТРР) изменялась в пределах 5,9–32,5 %, составляя в среднем $18,7 \pm 1,1$ % (см. табл. 3). Средние значения EP/ТРР в Волжском плесе, в центральном районе и у западного берега оказались равными $18,0 \pm 2,2$, $18,4 \pm 1,7$ и $20,9 \pm 1,8$ % соответственно.

В период проведения исследований численность бактериопланктона (N_B) колебалась в меньшей степени, чем его биомасса (B_B): минимальные и максимальные значения этих параметров отличались в 2,3 и 3,5 раза соответственно (табл. 4). Средние для водохранилища N_B и B_B – $(5,58 \pm 0,16) \cdot 10^6$ кл./мл и 135 ± 5 мг С/м³.

Гетеротрофная продукция бактериопланктона варьировала в широких пределах, составляя в среднем для водохранилища $41,7 \pm 3,4$ мг С/(м³ · сут) и 444 ± 44 мг С/(м² · сут), для Волжского плеса – 45 ± 7 мг С/(м³ · сут) и 582 ± 94 мг С/(м² · сут), для центральной части – 40 ± 4 мг С/(м³ · сут) и 335 ± 38 мг С/(м² · сут) и у западного побережья – 40 ± 7 мг С/(м³ · сут) и 493 ± 101 мг С/(м² · сут). Средние интегральные значения общей первичной продукции фитопланктона превышали таковые продукции гетеротрофных бактерий в 1,9 раза, причем в ВР – в 1,1 раза, в ЦР – в 3,1 раза, а в ПР – в 1,4 раза. Таким образом, фитопланктон мог полностью обеспечить потребности бактериопланктона в органическом углероде только в центральной части водохранилища. Между интегральными значениями продукции фито- и бактериопланктона наблюдалась умеренная положительная связь ($r = 0,34$).

Под 1 м² площади поверхности водохранилища внеклеточная продукция фитопланктона составляла от 3,1 до 138,0 % (в среднем $45,4 \pm 5,5$ %) продукции бактериопланктона. Для всего водоема между интегральными значениями EP и P_B выявлена слабая положительная корреляция ($r = 0,16$). Однако коэффициенты корреляции между этими параметрами в разных районах водохранилища существенно отличались: в ВР $r = 0,17$, в ЦР $r = 0,66$ и в ПР $r = 0,10$. Эти данные свидетельствуют о том, что продукция планктонных бактерий в большей степени зависела от прижизненных выделений растворенных органических веществ фитопланктоном в центральной части водоема по сравнению с другими районами.

Как показали расчеты, внеклеточная продукция фитопланктона в вегетационный период обеспечивала от 0,9 до 41,4 % (в среднем $14,0 \pm 1,7$ %) суточных потребностей гетеротрофного бактериопланктона в органическом углероде (C_B) (табл. 5). Отношение EP/C_B в центре водохранилища была в 1,8–2,3 раза выше, чем в других районах.

ОБСУЖДЕНИЕ

В июне – сентябре 2009 г. в водной толще Рыбинского водохранилища среднемесячная для шести стандартных станций концентрация РОВ находилась в пределах 12,4–13,7 мг С/л, а содержание в воде лабильного органического вещества (ЛОВ), определенное по пятисуточному биологическому потреблению кислорода (BPK_5) – в пределах 0,78–2,02 мг О/л или 292–758 мг С/м³ [Степанова, 2015]. Среднемесячные значения EP (31–100 мг С/(м³ · сут)) составляли 0,25–0,78 % (в среднем $0,50 \pm 0,14$ %) РОВ и 8,7–23,4 % (в среднем $14,4 \pm 3,3$ %) ЛОВ. Из этого можно сделать вывод, что выделяемые в процессе фотосинтеза фитопланктона органические вещества играли заметную роль в пополнении запасов ЛОВ в водохранилище.

Внеклеточные выделения РОВ фитопланктоном составляли 5,9–32,5 % (в среднем $18,9 \pm 1,1$ %) общей первичной продукции планктона в Рыбинском водохранилище. Между внеклеточной и клеточной продукцией фитопланктона обнаружена положительная корреляция. В водных экосистемах доля фиксированного фитопланктоном углерода, которая выделяется в окружающую водную среду, варьирует в широких пределах (3–82 %) в зависимости от физиологического состояния фитопланктона и условий окружающей среды, таких как доступность биогенных элементов, свет и температура. EP пополняет запасы РОВ и активно используется в качестве источников углерода и энергии гетеротрофными микроорганизмами главным образом бактериями.

В результате анализа большого массива данных, полученных при исследовании морских и пресноводных экосистем, установлено, что на долю прижизненных внеклеточных выделений приходится в среднем 13 %

продукции фитопланктона [Baines, Pace, 1991]. В соответствии с регрессионной моделью, предложенной авторами этой работы, EP нелинейно увеличивается в градиенте продуктивности озер, но ее доля в общей первичной продукции планктона уменьшается, и в высокопродуктивных озерах они составляют незначительную часть первичной продукции. В Женевском озере (Швейцария) фитопланктон выделял в виде РОВ от 1,6 до 17 % углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза. От 33 до 100 % этого углерода потреблялось бактериями [Feuillade et al., 1988]. В поверхностном горизонте водной толщи гипертрофного озера (Южная Африка) внеклеточные выделения РОВ фитопланктоном составляли 1–63 % (в среднем 8,1 %) его продукции, а в пересчете на 1 м² поверхности водоема – 0,6–32,4 % (в среднем 4,5 %). Хотя фитопланктон выделял незначительную часть углерода, фиксированного в процессе фотосинтеза, она вносила существенный вклад в пополнение пула легкоокисляемых органических соединений в озере [Robarts, Sephton, 1989]. В р. Меус (Бельгия) прижизненные выделения фитопланктона составляли в среднем 7 % клеточной первичной продукции. Большая их часть (77 %) потреблялась бактериями, причем 30 % – бактериями, прикрепленными к частицам. Расчеты показали, что в этой реке EP в среднем могла обеспечить 22 % потребностей бактерий в углероде [Descy et al., 2002]. В четырех крупных африканских озерах различного трофического статуса прижизненные выделения составляли 5–64 % первичной продукции фитопланктона. Их доля уменьшалась с возрастанием продуктивности, являлась наибольшей в олиготрофном озере (в среднем 53 %) и наименьшей – в эвтрофном (5 %). Лабильные органические вещества, выделяемые фитопланктоном, быстро ассимилировались гетеротрофными прокариотами, между этими процессами установлена тесная корреляционная связь [Morana et al., 2014]. Однако в эвтрофных водах внеклеточные выделения органических веществ фитопланктоном могут составлять значительную часть его первичной продукции. В одном из эвтрофных озер (Германия) они составляли 30,5–99,9 % (в среднем 65,9 %) первичной продукции фитопланктона. Состав прижизненных выделений

Численность (*N*) и биомасса (*B*) вирусов, гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий и скорости потребления ими пищевых объектов (*C*) и выделения неусвоенной пищи (*F*)

Параметр	Вирусы	Флагелляты	Инфузории
<i>N</i> , экз./мл	$\frac{(11,4-57,4) \cdot 10^6}{(31,2 \pm 0,2) \cdot 10^6}$	$\frac{801-2571}{1507 \pm 59}$	$\frac{0,1-5,4}{0,9 \pm 0,2}$
<i>B</i> , мг С/м ³	$\frac{0,6-2,9}{1,6 \pm 0,1}$	$\frac{5,4-30,6}{15,3 \pm 1,0}$	$\frac{0,1-260,6}{34,2 \pm 10,7}$
<i>C</i> , мг С/(м ³ · сут)	$\frac{0,9-22,8}{6,1 \pm 0,9}$	$\frac{4,5-78,1}{26,2 \pm 2,6}$	$\frac{0,05-202,8}{36,2 \pm 6,9}$
<i>F</i> , мг С/(м ³ · сут)	$\frac{0,8-22,6}{5,9 \pm 0,9}$	$\frac{1,4-23,4}{7,8 \pm 0,8}$	$\frac{0,015-60,8}{10,8 \pm 2,0}$

изменялся по сезонам, и от этого зависело их использование бактериями. Так, в начале лета ЕР быстро потреблялась и вносила существенный вклад в продукцию бактериопланктона. Напротив, в конце лета – начале осени значительную часть прижизненных выделений составляли высокомолекулярные соединения, которые медленно ассимилировались бактериями [Sell, Overbeck, 1992].

Легкоокисляемые органические вещества, прижизненно выделяемые фитопланктоном, обычно быстро потребляются бактериями [Cole et al., 1982]. Однако составленная с использованием большого массива данных регрессионная модель показала, что углерод растворимых органических веществ, выделяемых фитопланктоном, составляет от 4 до > 100 %, но в среднем менее половины количества углерода, необходимого для роста гетеротрофного бактериопланктона [Baines, Pace, 1991]. Остальную часть своих потребностей в субстратах бактерии восполняют из других источников, в частности за счет органических веществ, выделяющихся из лизированных клеток. Так, в эвтрофном озере в процессе вирусного лизиса бактериальных клеток в водную среду поступало в среднем 15,2 мкг С/(л · сут), что составляло 46 % суточной продукции бактерий в столбе воды [Fischer, Velimirov, 2002].

Гетеротрофные бактерии, являясь основным компонентом планктонной микробной трофической сети Рыбинского водохранилища (в среднем за период исследования они составляли 87 % суммарной биомассы гетеротрофных микроорганизмов), активно потребляются протистами и лизируются виру-

сами-бактериофагами. Кроме бактерий важными пищевыми объектами для гетеротрофных нанофлагеллят служит фототрофный пикопланктон, для инфузорий – фототрофный пико- и нанопланктон, а также гетеротрофные нанофлагелляты. В смертности пикоцианобактерий существенную роль играют вирусы-цианофаги. В период проведения исследований количество прокариот, подвергшихся вирусному лизису, оказалось ниже количества пищевых объектов, потребленных гетеротрофными нанофлагеллятами и инфузориями (табл. 6). В среднем протисты и вирусы использовали 360 мг С/(м² · сут) гетеротрофных бактерий или 81 % их суточной продукции (вирусы – 14, жгутиконосцы – 52 и инфузории – 15 %) и 284 мг С/(м² · сут) фотосинтезирующих организмов, или 33 % суточной первичной продукции (вирусы – 4, ГНФ – 5 и инфузории – 24 %).

Скорость поступления в водную среду органического углерода, выделяемого гетеротрофными бактериями и пикоцианобактериями, лизированными вирусами, и в виде остатков пищи, неусвоенной жгутиконосцами и инфузориями (*F*), варьировала в пределах 66–913 (в среднем 332 ± 47) мг С/(м² · сут) (см. табл. 6). Суммарное количество органического углерода, поступающее в воду в виде прижизненных выделений фитопланктона, лизированных клеток и остатков пищевых объектов протистов (*EP* + *F*), изменялось в пределах 96–1042 (в среднем 491 ± 41) мг С/(м² · сут). В Волжском плесе и в прибрежном районе значения *F* всегда превышали значения *EP*, в центральной части водохранилища летом *EP* превышала *F* (рис. 1). Сред-

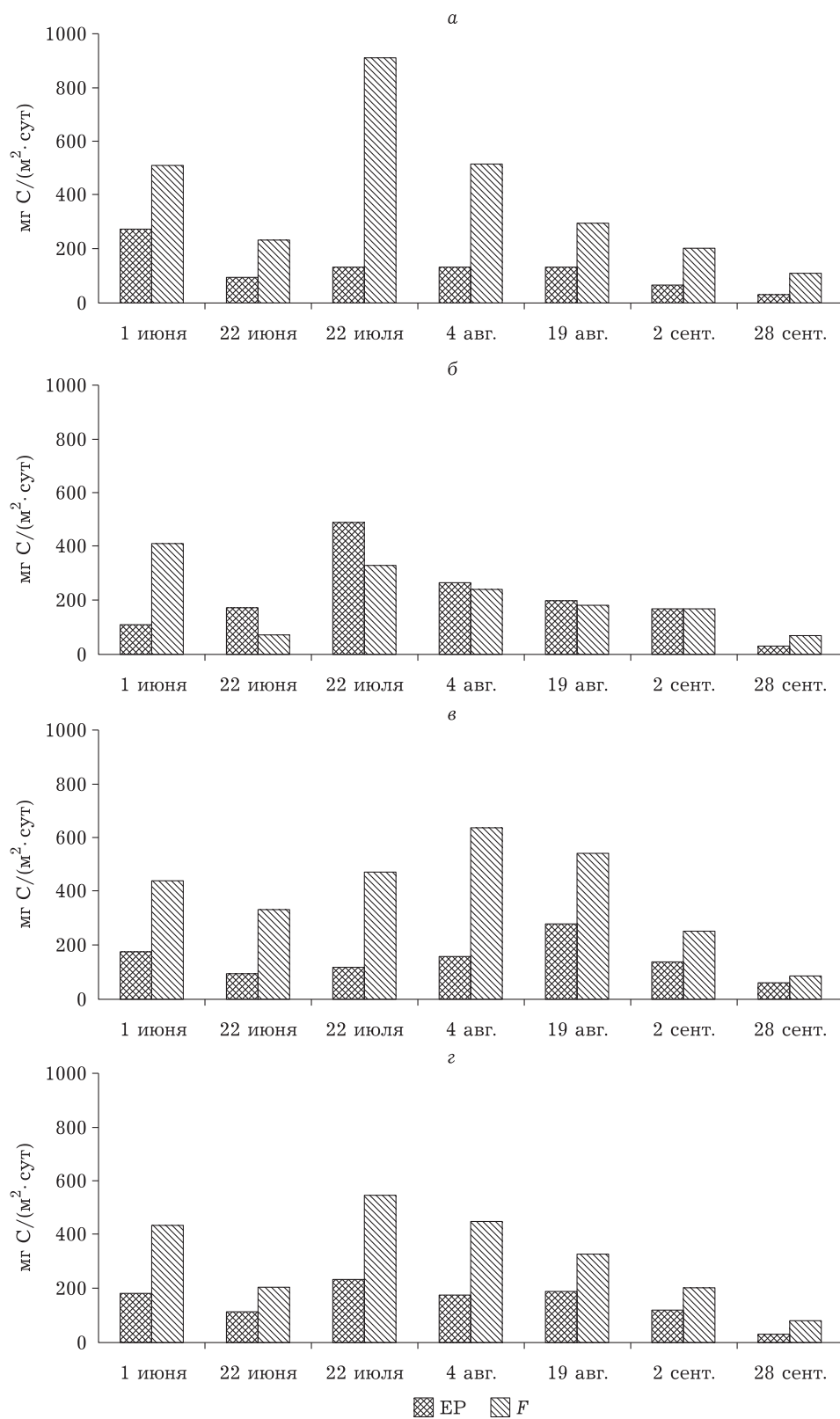


Рис. 1. Скорости поступления РОВ с прижизненными выделениями фитопланктона (EP) и с неусвоенной протистами пищей и из лизированных вирусами клеток прокариот (F). а – Волжский плес, б – центральная часть, в – прибрежный участок, г – все районы

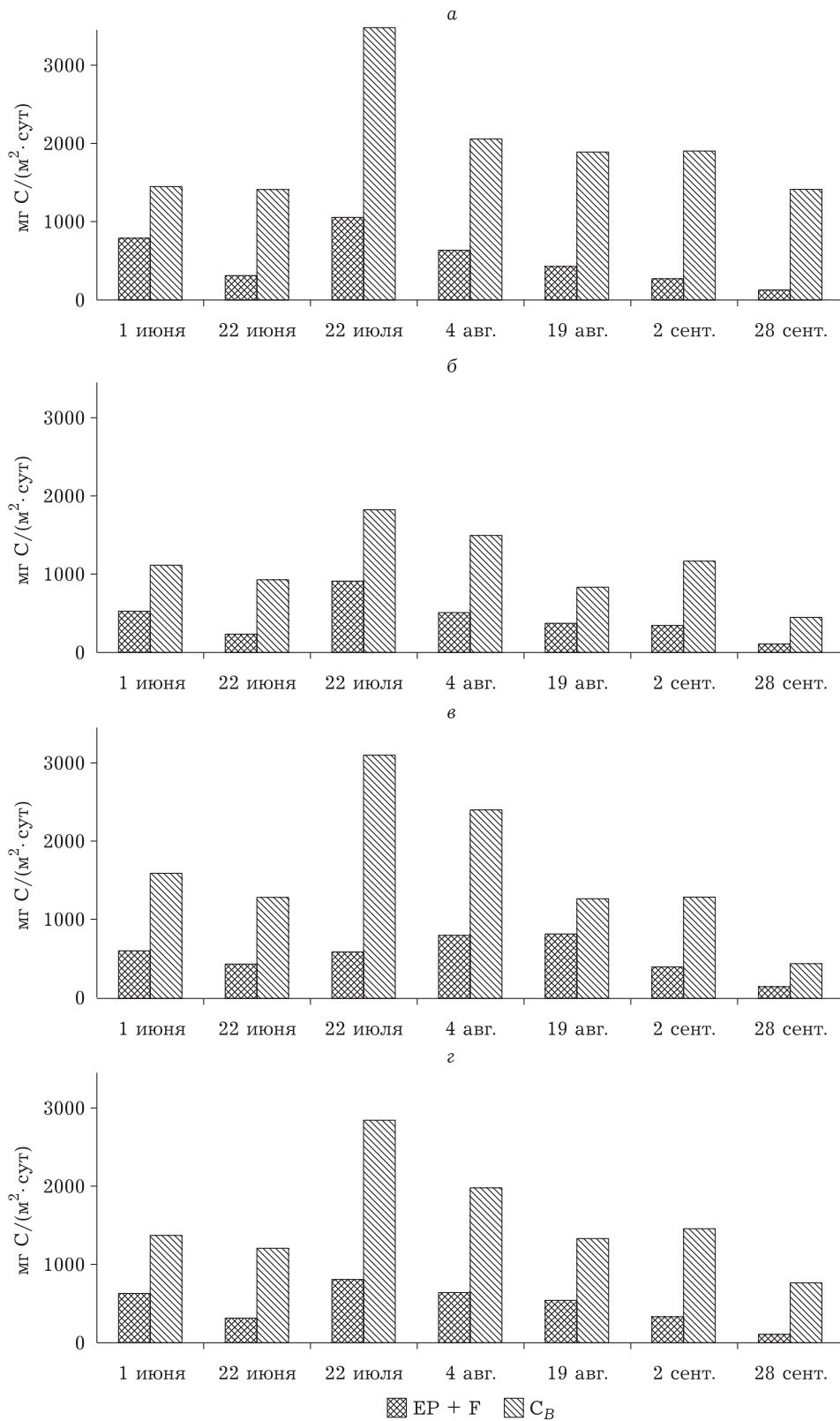


Рис. 2. Суммарное количество органического углерода, поступающее в воду с прижизненными выделениями фитопланктона, неусвоенной протистами пищей и из лизированных вирусами клеток прокариот (EP + F), и потребности гетеротрофного бактериопланктона в органическом углероде (С_В). а – Волжский плес, б – центральная часть, в – прибрежный участок, г – все районы

нее для всех исследованных участков водохранилища отношение $EP/(EP + F)$ оказалось равным $32 \pm 2 \%$ (диапазон 29–37 %). В ВР оно составляло в среднем $24 \pm 3 \%$ (12–35 %), в ЦР – $47 \pm 6 \%$ (21–71 %), в ПР – $29 \pm 3 \%$ (20–42 %).

Суммарное количество РОВ, поступающего в воду в виде внеклеточной продукции фитопланктона, неусвоенной протистами пищи, лизированных вирусами цианобактерий и гетеротрофных бактерий в течение всего периода наблюдений оказалось ниже количества органического углерода, необходимого гетеротрофному бактериопланктону (C_B) (рис. 2). Отношение $(EP + F)/C_B$ составляло от 9 до 64 % (в среднем $32 \pm 3 \%$). Это отношение в ВР ($25 \pm 6 \%$) является ниже такового в ЦР ($36 \pm 4 \%$) и ПР ($36 \pm 5 \%$). Между $(EP + F)$ и продукцией бактерий наблюдалась высокая положительная корреляция: для всех станций $r = 0,66$, для ВР $r = 0,72$, для ЦР $r = 0,91$, для ПР $r = 0,58$, что свидетельствует о важной роли этих источников субстратов для планктонных гетеротрофных бактерий, особенно в центральной части водохранилища.

В процессе питания “мирного” многоклеточного зоопланктона (коловраток, кладоцер и копепод) фитопланктоном в воду также поступает существенное количество неусвоенных органических веществ. Ранее показано, что в Рыбинском водохранилище “мирный” зоопланктон в среднем за вегетационный сезон выедает 15,4 % суточной клеточной продукции фитопланктона [Копылов и др., 2010б]. Если допустить, что усвояемость пищи составляет 0,45, можно рассчитать, что в июне – сентябре 2009 г. “мирный” зоопланктон в среднем за сутки потреблял $106 \text{ мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ фитопланктона, при этом в воду поступало $58 \text{ мг С}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ неусвоенной пищи, что составляло 3,9 % C_B .

Таким образом, в Рыбинском водохранилище органическое вещество, поступающее в водную среду в процессе функционирования планктонной пищевой сети в виде прижизненных выделений гидробионтов, является важным источником субстратов для гетеротрофных бактерий. В то же время последние для полного удовлетворения своих потребностей в углероде и энергии должны использовать органические вещества, поступающие из других источников, таких как

накопленные в водоеме запасы РОВ и ВОВ, аллохтонные вещества, прижизненные выделения макрофитов, фитоэпифитона и фитобентоса, а также тела отмерших гидробионтов, находящихся в толще воды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внеклеточные выделения РОВ фитопланктоном в среднем для исследованной акватории Рыбинского водохранилища составили $18,7 \pm 1,1 \%$ общей первичной продукции. Между внеклеточной и клеточной продукцией фитопланктона выявлена высокая положительная корреляция. Продукция бактериопланктона в Волжском плесе и на участке у западного берега оказалась выше, чем в центральной части водохранилища. Значение прижизненных выделений РОВ фитопланктоном для гетеротрофных бактерий оказалось выше в центре водоема по сравнению с другими районами. В среднем внеклеточная продукция органического углерода фитопланктоном обеспечивала только $14,0 \pm 1,7 \%$ суточной потребности бактерий в субстратах.

В процессе функционирования планктонного микробного сообщества водохранилища в водную среду поступало существенное количество органических веществ, неусвоенных при питании протистов и из лизированных вирусами клеток, которое в среднем почти в 2 раза превышало внеклеточную продукцию РОВ фитопланктоном. Суммарное поступление органического углерода из всех этих источников в вегетационный период удовлетворяло 9–64 % (в среднем $32 \pm 3 \%$) суточных потребностей гетеротрофных бактерий в субстратах.

ЛИТЕРАТУРА

- 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., Заботкина Е. А., Страшкрабова В. Распределение пикоцианобактерий и вириопланктона в мезотрофном и мезоэвтрофном водохранилищах: роль вирусов в смертности пикоцианобактерий // Изв. РАН. Сер. биол. 2010а. № 6. С. 661–669.
- Копылов А. И., Лазарева В. И., Пырина И. Л. и др. Микробная “петля” в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи соврем. биол. 2010б. Т. 130, № 6. С. 544–556.

- Кузнецов С. И., Дубинина Г. А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 224 с.
- Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л.: Наука, 1974. 194 с.
- Степанова И. Э. Характеристики органического вещества в Рыбинском водохранилище на современном этапе // *Вода: химия и экология*. 2015. № 10. С. 3–10.
- 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. Vol. 36. P. 1078–1090.
- Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. Vol. 46, N 2. P. 491–498.
- Cole J. J., Likens G. E., Strayer D. L. Photosynthetically produced dissolved organic-carbon an important carbon source for planktonic bacteria // *Limnol. Oceanogr.* 1982. Vol. 27. P. 1080–1090.
- Descy J.-P., Leporeq B., Viroux L. et al. Phytoplankton production, exudation and bacterial re-assimilation in the River Meuse (Belgium) // *J. Plankton Res.* 2002. Vol. 24, N 3. P. 161–166.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. Vol. 8. P. 225–231.
- Feuillade M., Dufour Ph., Feuillade J. Organic carbon release by phytoplankton and bacterial re-assimilation // *Schweiz. Z. Hydrol.* 1988. Vol. 50, N 2. P. 115–135.
- Fischer U. R., Velimirov B. High control of bacterial production by viruses in a eutrophic oxbow lake // *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. Vol. 27. P. 1–12.
- MacIsaac E. A., Stockner J. G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / eds. P. F. Kemp et al. Boca Raton: Lewes Publishers, 1993. P. 187–197.
- Morana C., Sarmiento H., Descy J.-P. et al. Production of dissolved organic matter by phytoplankton and its uptake by heterotrophic prokaryotes in large tropical lakes // *Limnol. Oceanogr.* 2014. Vol. 59, N 4. P. 1364–1375.
- Nagata T. Production mechanisms of dissolved organic matter // *Microbial ecology of the oceans* / ed. D. L. Kirchman. New York: Jon Wiley & Sons, 2000. P. 121–152.
- Noble R. T., Fuhrman J. A. Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. Vol. 14. P. 113–118.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / eds. P. F. Kemp et al. Boca Raton: Lewes Publishers, 1993. P. 303–308.
- Porter K. G., Feig Y. S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25, N 5. P. 943–948.
- Robarts R. D., Sephton L. M. Phytoplankton extracellular dissolved organic carbon production in a hypertrophic African Lake // *Hydrobiologia.* 1989. Vol. 182. P. 137–148.
- Sarmiento H., Morana C., Gasol J. M. Bacterioplankton niche partitioning in the use of phytoplankton-derived dissolved organic carbon: quantity is more important than quality // *The ISME Journ.* 2016. Vol. 10. P. 2582–2592.
- Sell A., Overbeck J. Exudates: phytoplankton – bacterioplankton interactions in Plussee // *J. Plankton Res.* 1992. Vol. 14, N 9. P. 1199–1215.
- Søndergaard M., Riemann B., Jørgensen N. O. G. Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production // *Oikos.* 1985. Vol. 45. P. 323–332.
- Steward G. F., Fandino L. B., Hollibaugh J. T. et al. Microbial biomass and viral infections of heterotrophic prokaryotes in the sub-surface layer of the Central Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. I.* 2007. Vol. 54. P. 1744–1757.
- Sundh I., Bell R. T. Extracellular dissolved organic carbon released from phytoplankton as a source of carbon for heterotrophic bacteria in lakes of different humic content // *Hydrobiologia.* 1992. Vol. 229. P. 93–106.
- Tranvik L. J. Bacterioplankton growth, grazing mortality and quantitative relationship to primary production in a humic and a clearwater lake // *J. Plankton Res.* 1989. Vol. 11. P. 985–1000.
- Weinbauer M. G. Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiol. Rev.* 2004. Vol. 28. P. 127–181.

Reservoir: The Importance of Extracellular Organic Carbon Released by Phytoplankton

A. I. KOPYLOV, D. B. KOSOLAPOV, T. S. MASLENNIKOVA, Z. M. MYLNIKOVA

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
152742, Yaroslavl Oblast, Nekouzsky Region, Borok
E-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru*

The spatial distribution and seasonal dynamics of heterotrophic bacterioplankton production were studied and the value of autochthonous sources of substrates for bacteria was evaluated in the pelagic zone of the meso-eutrophic Rybinsk Reservoir (the Upper Volga). During the vegetation period the bacterial production ranged from 32 to 1352 (on average 444 ± 44) mg C/(m² · day). The total input of organic carbon from the processes of extracellular production of phytoplankton, viral lysis of prokaryotic cells, and untidy feeding of protists provided 9–64 % (on average 32 ± 3 %) of the daily carbon demand of heterotrophic bacterioplankton.

Key words: heterotrophic bacterioplankton production, primary phytoplankton production, phytoplankton exudation, plain reservoir.