

## Численность, биомасса и продукция гетеротрофных бактерий крупного равнинного водохранилища в период ледостава

Д. Б. КОСОЛАПОВ, А. И. КОПЫЛОВ

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

Статья поступила 07.02.2017

Принята к печати 13.03.2017

### АННОТАЦИЯ

В Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга) в период ледостава определяли численность, биомассу, продукцию и размерно-морфологическую структуру гетеротрофных бактерий и оценивали их вклад в формирование биомассы планктона. Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона, за исключением размеров его клеток, в подледный период оказались ниже таковых в вегетационный период. Однако гетеротрофные бактерии вносили главный вклад (89,3 %) в формирование биомассы зимнего планктонного сообщества, тогда как в вегетационный сезон основным компонентом планктона являлся фитопланктон (48,8 %), а на долю бактерий приходилось в среднем 36,5 %. Общая биомасса планктона в период ледостава составила в среднем 148 мг С/м<sup>3</sup>, что в 2,6 раза меньше, чем в период открытой воды. Количество протистов зимой оказалось невелико, и они потребляли незначительную часть бактериальной продукции, а основным путем ее утилизации являлся лизис вирусами.

**Ключевые слова:** гетеротрофные бактерии, планктонное сообщество, период ледостава, крупное равнинное водохранилище.

В годовом цикле температурного режима пресных водоемов умеренного климатического пояса выделяются два периода: открытой водной поверхности и ледостава, причем их продолжительность в северных регионах Европы примерно одинакова. Однако подавляющее количество исследований сообществ гидробионтов, населяющих эти водные экосистемы, проводится в вегетационный период. Частично это объясняется тем, что, как традиционно считается, из-за постоянно низкой температуры воды и слабой освещенно-

сти, активности автотрофных и гетеротрофных организмов зимой невелики, и поэтому их исследования в этот период не очень важны [Sommer et al., 1986]. Между тем под льдом формируются специфические условия, и, вследствие этого, отличное от летнего сообщество планктона.

Наблюдаемое в современный период потепление климата усиливает интерес к исследованиям водных экосистем в зимний сезон. Хотя различия в межгодовых колебаниях температуры воды невелики, они оказы-

вают существенное влияние на гидродинамику в подледный период и, следовательно, на распределение и условия существования бактерий и других микроорганизмов, а также гидробионтов, находящихся на верхних уровнях трофических сетей [Salonen et al., 2009].

В Рыбинском водохранилище в настоящее время также зарегистрированы устойчивое повышение температуры воды, увеличение продолжительности периода, свободного ото льда, изменение водного баланса и др. [Литвинов, Законнова, 2014]. Данное водохранилище сравнительно хорошо изучено: его регулярные исследования проводятся с середины прошлого века, но, как и в большинстве других водоемов, они ограничивались в основном периодом открытой воды [Романенко, 1985; Копылов, Крылова, 1990; Копылов, Косолапов, 2008].

Цель настоящей работы – определить численность, биомассу, продукцию и размерно-морфологическую структуру гетеротрофных бактерий и оценить их вклад в формирование биомассы планктонного сообщества в Рыбинском водохранилище в период ледостава.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на Рыбинском водохранилище – крупном мелководном мезоэвтрофном водоеме, расположенном в регионе Верхней Волги, в подзоне южной тайги. Пробы воды отбирали в Волжском плесе водохранилища на глубоководном (ст. 1, 58°05,61' с. ш., 38°18,04' в. д.) и мелководном участках (ст. 2, 58°05,77' с. ш., 38°17,53' в. д. и ст. 3, 58°08,83' с. ш., 38°22,75' в. д.) 2, 15, 26 февраля, 11 и 27 марта 2008 г. плексигласовым батометром Рутнера объемом 0,5 л с 2–3 горизонтов водной толщи, включая поверхностный (около 20 см подо льдом) и придонный (около 50 см над дном). Воду для микроскопического анализа бактерий сразу же после отбора фиксировали 40%-м формальдегидом до конечной концентрации 2 %, хранили в темноте при температуре 4 °С и обрабатывали в лаборатории в течение месяца.

Общую численность и размеры бактериопланктона, а также численность и размеры

мелких и крупных одиночных, агрегированных (прикрепленных к частицам детрита и образующих микроколонии), нитевидных и делящихся бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя ДАФИ [Porter, Feig, 1980] и микроскопа Olympus BX51 (Япония), соединенного с цифровой камерой “ColorView III” и персональным компьютером.

Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток ( $V$ ,  $\mu\text{м}^3$ ). Содержание углерода в бактериальных клетках ( $C$ ,  $\text{фг C/кл.}$ ) рассчитывали с использованием аллометрического уравнения:  $C = 120 \times V^{0,72}$  [Norland, 1993].

Продукцию бактериопланктона в подледный период вычисляли как произведение его биомассы и удельной скорости роста ( $\mu$ ). Последний параметр определяли по частоте (доле) делящихся клеток [Заика, Макарова, 1975, 1989; Hagstrom et al., 1979]. Для микроорганизмов с асинхронным делением существует простая зависимость, связывающая долю делящихся клеток со временем генерации [Заика, Макарова, 1975, 1989]:  $g = \tau/\text{FDC}$ , где  $g$  – время генерации,  $\tau$  – продолжительность деления (время от начала деления до расхождения клеток),  $\text{FDC}$  – доля делящихся клеток. Из уравнения  $\mu = \ln 2/g$ , где  $\mu$  – удельная скорость роста популяции, получаем  $\mu = \text{FDC} \times \ln 2/\tau$ . Это уравнение используется для расчета  $\mu$  бактериопланктона в подледный период. При этом в феврале  $\tau$  бактерий принимали равным 6 ч, 11 марта – 5 ч, 27 марта – 3 ч. Значения  $\tau$  получены в опытах с изолированными пробами воды в феврале и марте на глубоководной станции в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Пробы экспонировали при температуре, близкой к естественной, и  $\tau$  рассчитывали как  $\tau = \text{FDC} \times \ln 2/\mu$ . Удельную скорость роста бактерий ( $\mu$ ,  $\text{ч}^{-1}$ ) находили по формуле:  $\mu = (\ln N_t - \ln N_0)/t$ , где  $N_0$  и  $N_t$  – начальная и конечная численность бактериопланктона,  $\text{кл./мл}$ ,  $t$  – время экспозиции, ч.

Первичную продукцию фитопланктона и продукцию гетеротрофного бактериопланктона в период открытой воды определяли радиоуглеродным методом [Романенко, 1985].

Коэффициент использования усвоенных бактериями субстратов на рост принимали

равным 0,3 [Романенко, 1985; Косолапов и др., 2014]. Допускали, что содержание углерода в сырой биомассе фитопланктона составляет 10 %, гетеротрофных нанофлагеллят – 22, инфузорий – 13, метазоопланктона – 5 % [Обозначения..., 1972; Dumont et al., 1975; Turley et al., 1986; Borsheim, Bratbak, 1987; Минеева, 2004].

Концентрации растворенного неорганического и органического углерода и общего связанного азота определяли методом высокотемпературного каталитического сжигания [Pan et al., 2005] с помощью автоматического анализатора углерода “LiquiTOC II” компании “Elementar” (Германия), оснащенного инфракрасным детектором для определения углерода и хемилюминесцентным детектором для определения азота. Газом-носителем служил синтетический воздух. Определения проводили в двукратной повторности. Управление анализом, полную диагностику прибора и архивирование данных осуществляли с помощью компьютера, подключенного к анализатору.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В период проведения исследований в Волжском плесе Рыбинского водохранилища глубина на ст. 1 колебалась в пределах 9,5–10,6 м, на ст. 2 и 3 – в пределах 3,5–4,4 м (табл. 1). Прозрачность воды составляла 2,8–3,5 м, толщина льда – 40–60 см, слой снега на льду достигал 10 см. Значения рН воды слабощелочные и находились в пределах 7,31–7,88 (в среднем 7,60), электропроводности – в пределах 374–400 (в среднем 385) мкСм/см. Температура воды изменялась от 0,3 до 0,9 °С. Она оказалась постоянно выше на глубоководном участке по сравнению с мелководными, и увеличивалась от февраля (в среднем 0,54 °С) к марту (в среднем 0,67 °С). Концентрация растворенного кислорода колебалась в пределах 7,3–11,3 мг/л (в среднем 9,1 мг/л) и в большинстве случаев оказывалась ниже в придонном горизонте воды по сравнению с поверхностным. Содержание растворенного органического углерода составляло 6,93–1,03 мг/л (в среднем 8,88 мг/л,  $C_V = 9,4$  %), неорганического углерода – 17,9–31,2 мг/л (в среднем 24,4 мг/л,  $C_V = 14,4$  %), общего

азота – 1,15–1,83 мг/л (в среднем 1,5 мг/л,  $C_V = 11,2$  %).

Численность и биомасса бактериопланктона в подледный период колебались в пределах  $(2,51–6,11) \cdot 10^6$  (в среднем  $3,67 \cdot 10^6$  кл./мл,  $C_V = 24,7$  %) и 83,7–239,1 мг С/м<sup>3</sup> (в среднем 145,7 мг С/м<sup>3</sup>,  $C_V = 27,5$  %) соответственно, и обычно достигали наибольших значений в придонном горизонте водной толщи (рис. 1 и 2). Средний для пробы объем бактериальных клеток находился в пределах 0,151–0,311 мкм<sup>3</sup>, составляя в среднем для всех проб 0,216 мкм<sup>3</sup> ( $C_V = 16,8$  %). Максимальное значение численности зарегистрировано в придонном горизонте глубоководного участка водохранилища (ст. 1) 2 февраля (см. рис. 1, а), максимальное значение биомассы – на мелководном участке (ст. 3) 11 марта (см. рис. 2, в) при наибольших размерах бактерий (0,311 мкм<sup>3</sup>).

Количество, объем клеток и биомасса бактерий на глубоководных и мелководных участках водохранилища в период ледостава различались незначительно и составляли в среднем  $(3,76 \pm 1,10) \cdot 10^6$  и  $(3,60 \pm 0,74) \times 10^6$  кл./мл,  $0,201 \pm 0,029$  и  $0,228 \pm 0,038$  мкм<sup>3</sup>,  $142,4 \pm 44,9$  и  $148,5 \pm 36,7$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно.

От февраля к марту наблюдалось уменьшение количества и биомассы бактериопланктона. Это особенно заметно на глубоководном участке (ст. 1), где средние для столба воды численность и биомасса бактерий в феврале  $((4,28 \pm 1,12) \cdot 10^6$  кл./мл и  $166,8 \pm 40,3$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно) оказались существенно выше, чем в марте  $((2,97 \pm 0,31) \times 10^6$  кл./мл и  $105,9 \pm 19,3$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно) (см. рис. 1, а; 2, а). На мелководных участках водохранилища (ст. 2 и 3) различия стали менее заметными: средние значения численности и биомассы бактериопланктона в феврале составили  $(3,71 \pm 0,84) \cdot 10^6$  кл./мл и  $157,5 \pm 30,6$  мг С/м<sup>3</sup>, а в марте –  $(3,46 \pm 0,60) \cdot 10^6$  кл./мл и  $137,2 \pm 42,5$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно (см. рис. 1, б, в; 2, б, в).

Численность делящихся клеток колебалась от 1,9 до 7,2 % общей численности бактериопланктона. Удельная скорость роста ( $\mu$ ) бактериопланктона в феврале – марте оказалась равной 0,0020–0,0141 ч<sup>-1</sup> (в среднем 0,0065 ч<sup>-1</sup>,  $C_V = 36,5$  %). Этот показатель постепенно возрастал от февраля (0,0061 ч<sup>-1</sup>) к

Физико-химические характеристики воды на станциях отбора в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в феврале – марте 2008 г.

Дата	Номер станции	Н, м	Толщина льда, см	Т, °С	О <sub>2</sub> , мг/л		ЕС, мкСм/см	рН	DIC, мг/л	DOC, мг/л	TN, мг/л
					п/л	н/д					
2 февраля	1	10,6	40	0,8	11,3	8,8	374	7,31	21,73	8,74	1,15
	2	4,1	55	0,4	11,3	7,8	388	7,59	24,01	10,13	1,49
	3	4,4	55	0,3	0,3	11,0	7,9	382	7,70	22,80	9,60
15 февраля	1	10,0	42	0,8	10,6	9,4	382	7,74	25,34	10,59	1,29
	2	4,0	45	0,3	9,7	8,6	385	7,62	17,91	9,07	1,58
	3	4,0	53	0,3	9,4	9,2	385	7,88	23,53	9,01	1,25
26 февраля	1	9,5	57	0,8	8,9	8,5	377	7,63	25,74	9,76	1,51
	2	3,5	60	0,7	9,4	8,6	380	7,56	25,35	9,27	1,43
	3	3,7	57	0,5	9,3	8,9	379	7,60	25,02	9,30	1,31
11 марта	1	9,5	48	0,8	8,7	8,8	382	7,61	26,07	9,03	1,63
	2	3,5	51	0,5	8,8	8,7	383	7,56	27,47	9,30	1,44
	3	3,7	52	0,7	8,7	8,7	382	7,58	22,72	8,38	1,32
20 марта	1	9,5	45	0,8	7,3	8,0	392	7,61	30,16	8,18	1,66
	2	3,5	50	0,6	8,3	7,9	399	7,51	31,24	9,10	1,65
	3	4,0	54	0,5	8,7	7,4	400	7,55	28,89	8,44	1,52
27 марта	1	9,0	40	0,9	11,3	8,8	395	7,61	28,32	8,68	1,61
	2	3,5	44	0,7	8,3	7,9	397	7,50	19,44	8,26	1,54
	3	4,0	49	0,7	8,7	7,4	399	7,58	23,49	8,13	1,83

П р и м е ч а н и е. Н – глубина, Т – температура, ЕС – электропроводность, DIC – растворенный неорганический углерод, DOC – растворенный органический углерод, TN – общий азот, п/л – подо льдом, н/д – над дном.

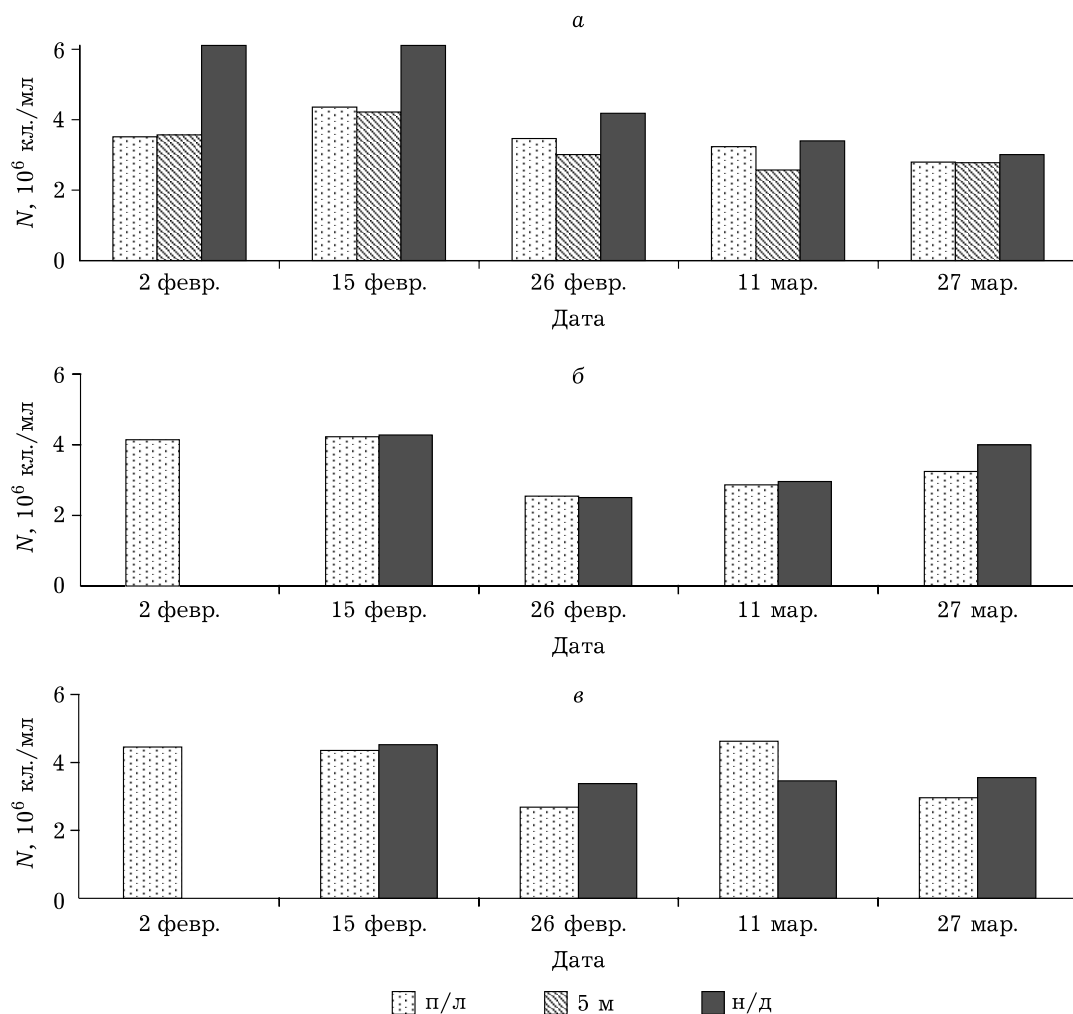


Рис. 1. Численность бактериопланктона на различных горизонтах водной толщи (п/л – подо льдом, на глубине 5 м, н/д – над дном) на глубоководной станции 1 (а) и мелководных станциях 2 (б) и 3 (в) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в феврале – марте 2008 г.

марту ( $0,0070 \text{ ч}^{-1}$ ) вместе с увеличением температуры воды, среднее значение которой составляло  $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$  в феврале и  $0,7 \text{ }^\circ\text{C}$  – в марте. Удельная скорость роста на глубоководном участке выше (в среднем  $0,0075 \pm 0,0025 \text{ ч}^{-1}$ ), чем на мелководных станциях (в среднем  $0,0058 \pm 0,0021 \text{ ч}^{-1}$ ).

Бактериальная продукция изменялась в пределах  $6,0\text{--}33,2 \text{ мг С}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$  (в среднем  $21,7 \text{ мг С}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ,  $C_V = 32,9 \%$ ) (рис. 3). Из-за того, что биомасса бактериопланктона оказалась больше в феврале, его продукция в этом месяце также оказалась выше по сравнению с мартом:  $23,3 \pm 6,5$  и  $19,7 \pm 7,5 \text{ мг С}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$  соответственно, несмотря на более высокую скорость роста бактерий в марте.

Как и в период открытой воды, основным компонентом зимнего бактериопланктона

Рыбинского водохранилища являлись одиночные мелкие клетки, составлявшие в среднем  $83,7 \%$  общей численности и  $74,6 \%$  общей биомассы бактерий (рис. 4). Важным компонентом сообщества оказались также крупные (длиной  $\geq 2 \text{ мкм}$ ) палочки, численность и биомасса которых составляли, соответственно,  $3,5\text{--}12,4 \%$  (в среднем  $7,5 \pm 2,4 \%$ ) численности и  $12,9\text{--}31,9 \%$  (в среднем  $20,9 \pm 5,1 \%$ ) биомассы бактерий. Доля крупных палочек в биомассе сообщества выше в феврале (в среднем  $25,4 \pm 4,0 \%$ ), чем в марте (в среднем  $17,5 \pm 2,9 \%$ ). Вклад нитевидных и ассоциированных с детритом бактерий в формирование общей биомассы бактериопланктона не превышал  $4,04$  и  $7,89 \%$  и составлял в среднем  $1,90$  и  $2,16 \%$  соответственно. Бактерии, образующие микроколонию, являлись

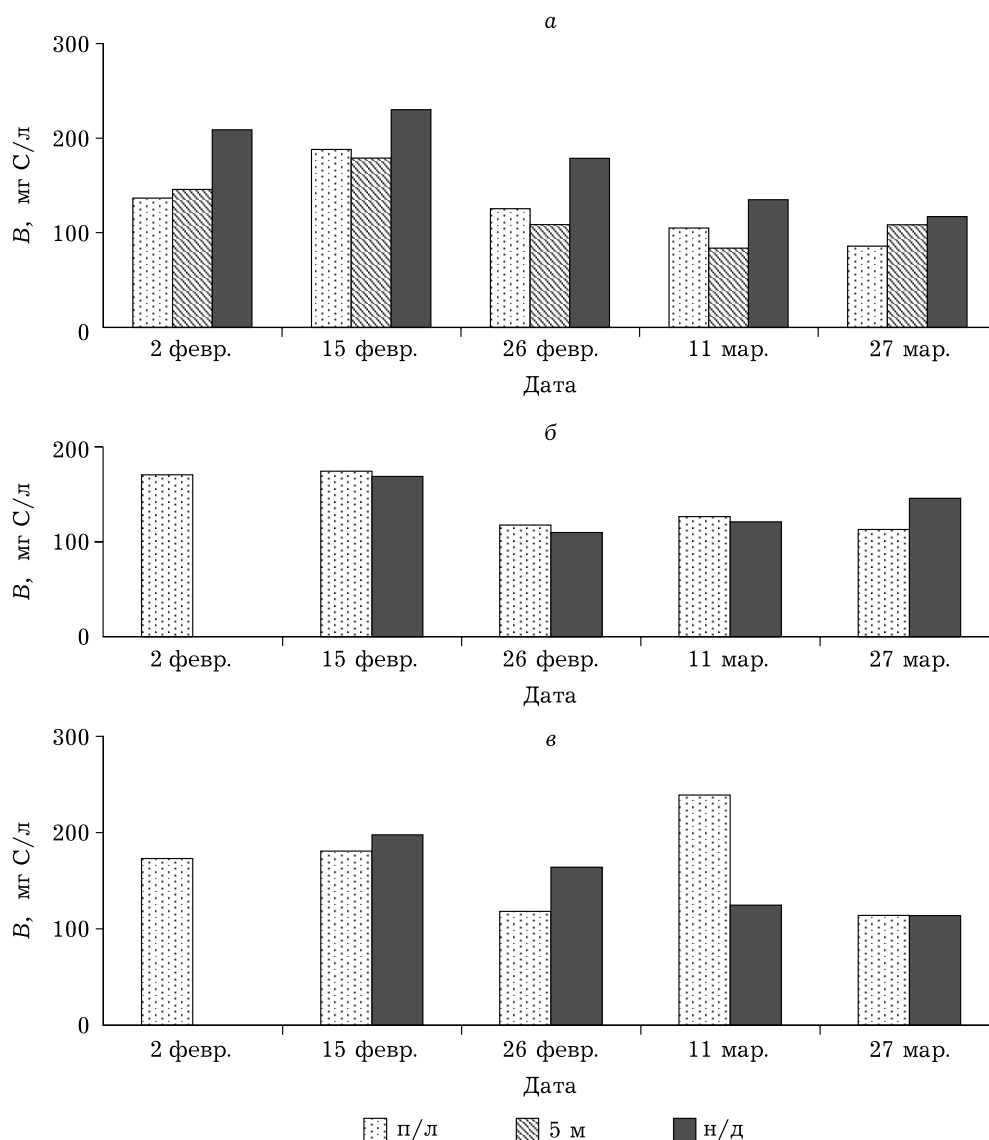


Рис. 2. Биомасса бактериопланктона на различных горизонтах водной толщи (п/л – подо льдом, на глубине 5 м, н/д – над дном) на глубоководной станции 1 (а) и мелководных станциях 2 (б) и 3 (в)

минорным компонентом сообщества. Они обнаруживались только в 28 % проб, а их доля в общей биомассе бактериопланктона в среднем оказалась равной всего 0,45 %.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические параметры водной среды Рыбинского водохранилища, за исключением температуры, мало изменялись в феврале – марте 2008 г. и незначительно различались между исследованными участками водохранилища, что свидетельствует о стабильности условий обитания микроорганиз-

мов в подледный период (см. табл. 1). Коэффициенты вариации этих параметров изменялись от 2,1 % для электропроводности воды до 14,0 % для концентрации растворенного неорганического углерода,  $C_V$  температуры воды составил 32,1 %. Коэффициенты вариации количественных показателей бактериопланктона оказались следующими: среднего объема клеток – 16,8 %, общей численности – 24,7, биомассы – 27,5, продукции – 32,9, удельной скорости роста – 36,5 %.

Высокая доля в зимнем бактериальном сообществе крупных палочковидных клеток и относительно крупные размеры бактери-

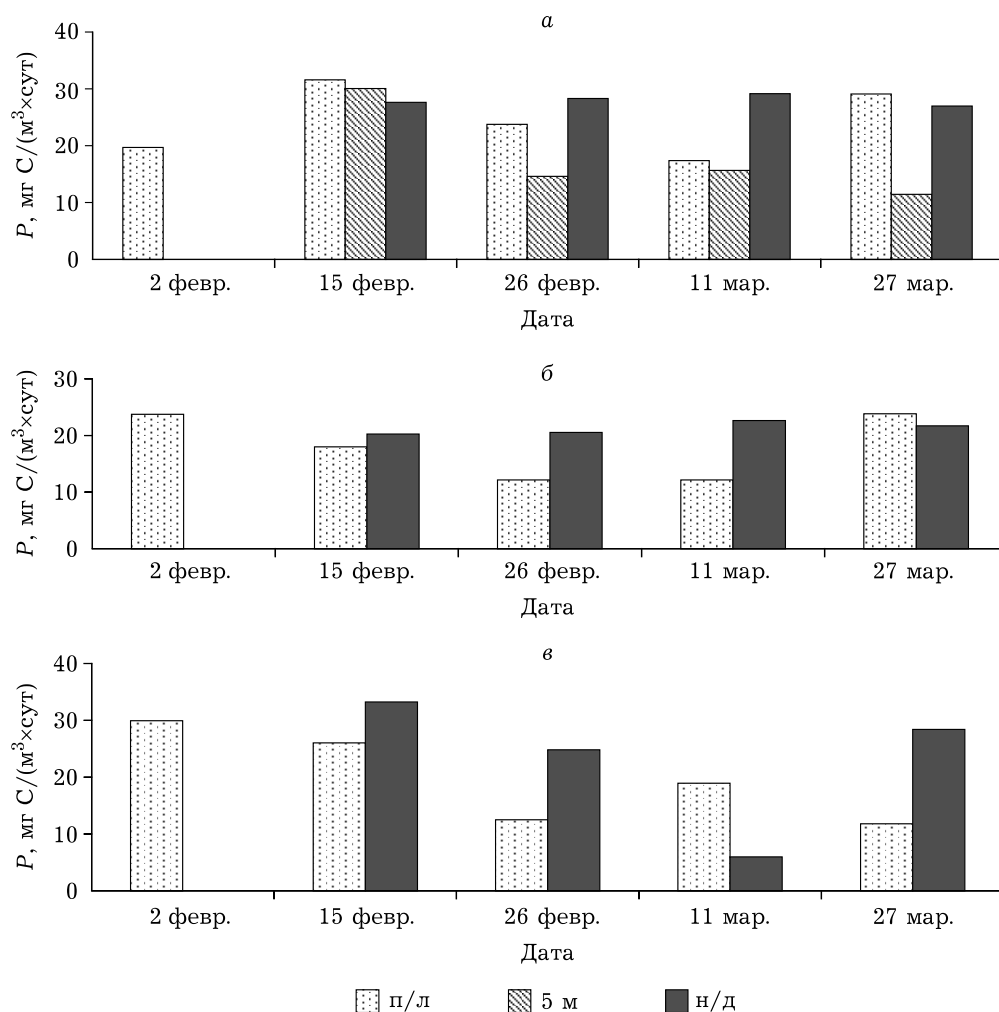


Рис. 3. Продукция гетеротрофного бактериопланктона на различных горизонтах водной толщи (п/л – подо льдом, на глубине 5 м, н/д – над дном) на глубоководной станции 1 (а) и мелководных станциях 2 (б) и 3 (в)

альных клеток, по-видимому, связаны со слабым развитием в подледный период протистов и, в первую очередь, главных бактериотрофных организмов в Рыбинском водохранилище – гетеротрофных жгутиконосцев [Копылов, Косолапов, 2008], избирательно выедающих крупных и активных бактерий [González, 1996]. Численность гетеротрофных нанофлагеллят на исследованных участках Рыбинского водохранилища в феврале – марте 2008 г. оказалась небольшой, не превышала 253 кл./мл, а в среднем составляла  $102 \pm 14$  кл./мл [Копылов и др., 2016б]. В отличие от вегетационного периода [Копылов и др., 2016а], их воздействие на бактериопланктон незначительно: они выедали за сутки только 0,5–2,0 % (в среднем  $1,5 \pm 0,1$  %)

продукции бактерий на глубоководном участке и 0,9–7,1 % (в среднем  $2,5 \pm 0,5$  %) – на мелководных участках. Основной причиной смертности гетеротрофных бактерий в период ледостава оказался их лизис вирусами.

Исследования, проведенные в крупном темноводном бореальном озере (Финляндия), выявили, что в подледный период продукция гетеротрофного бактериопланктона превышала первичную продукцию планктона [Tulonen et al., 1994]. Если продукция фитопланктона лимитировалась светом, то основными факторами, контролирующими бактериальную продукцию, являлись запасы субстратов и биогенных элементов, температура и активность гетеротрофных нанофлагеллят. Экспериментально установлено, что размеры кле-

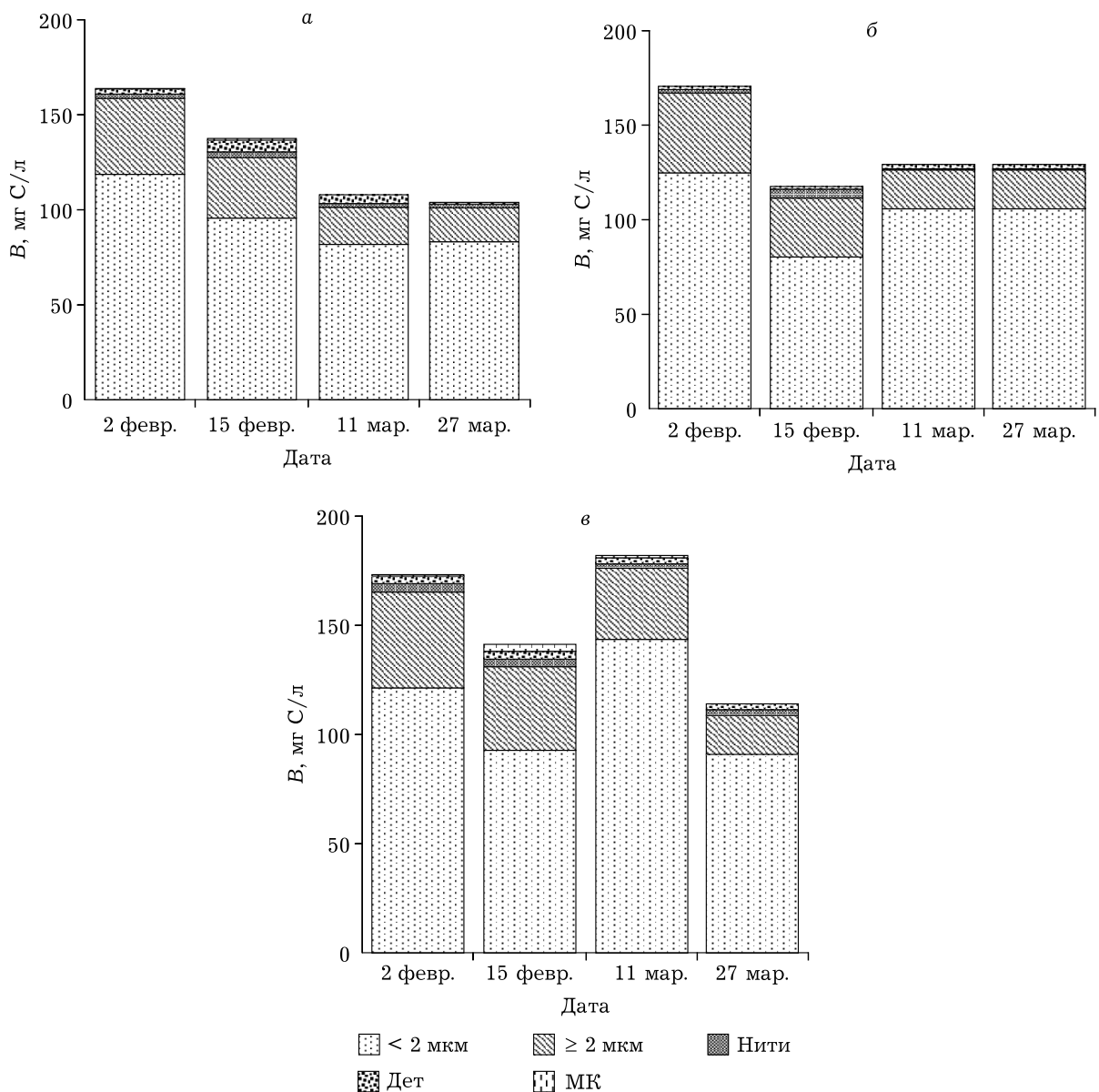


Рис. 4. Вклад различных размерно-морфологических групп (одиночных <2 мкм; крупных палочек ≥2 мкм; нитевидных (Нити); прикрепленных к детритным частицам (Дет) и образующих микроколонии (МК)) в формирование общей биомассы гетеротрофного бактериопланктона на глубоководной станции 1 (а) и мелководных станциях 2 (б) и 3 (в)

ток планктонных бактерий значительно возрастали при подавлении развития гетеротрофных нанофлагеллят. Количество, биомасса и продукция бактериопланктона в этом озере зимой оказались ниже, а количество гетеротрофных нанофлагеллят выше, чем в Рыбинском водохранилище, и находились в пределах  $(1,2-1,7) \cdot 10^6$  кл./мл, 9,4–15,2 мкг С/л, 0,2–2,3 мкг С/(л · сут) и 300–1800 кл./мл соответственно. В других озерах потребление бактерий протистами в подледный период

также может являться значительным, а иногда даже превышать бактериальную продукцию [Nixdorf, Arndt, 1993].

Сравнение структурно-функциональных характеристик бактериопланктона на глубоководном участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища в феврале – марте 2008 г. (ст. 1) и в период открытой воды предыдущего 2007 г. показало, что зимой средние значения численности  $((3,76 \pm 1,10) \cdot 10^6$  кл./мл), биомассы  $(142,4 \pm 44,9$  мг С/м<sup>3</sup>) и продукции



Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в глубоководной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища в мае – октябре 2007 г. и феврале – марте 2008 г.

Месяц	$T$ , °С	$N$ , $10^6$ кл./мл	$V$ , мкм <sup>3</sup>	$B$ , мг С/м <sup>3</sup>	$\mu$ , сут <sup>-1</sup>	$P$ , мг С/(м <sup>3</sup> · сут)
2007 г.						
Май	13,2	6,45	0,129	177	0,333	59,4
Июнь	18,5	6,77	0,138	198	0,384	53,4
Июль	19,7	8,44	0,146	251	0,398	99,7
Август	23,5	6,58	0,124	176	1,346	236,9
Сентябрь	12,5	5,33	0,111	131	0,321	42,4
Октябрь	6,6	2,32	0,111	57,3	0,175	10,0
2008 г.						
Февраль	0,8	4,28	0,211	167	0,150	25,1
Март	0,9	2,97	0,185	106	0,204	21,6

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 3:  $T$  – температура воды,  $N$  – численность,  $V$  – средний объем клетки,  $B$  – биомасса, FDC – доля делящихся клеток,  $\mu$  – удельная скорость роста,  $P$  – продукция бактериопланктона.

бактерий ( $23,5 \pm 6,8$  мг С/(м<sup>3</sup> · сут)) ниже таковых в конце весны в 1,8, 1,3 и 2,6 раза соответственно, летом – в 2, 1,5 и 6 раз, а в начале осени, при близких величинах биомассы, численность и продукция оказались меньше в 1,5 и 1,8 раза (табл. 2). В то же время, поздней осенью перед образованием льда на поверхности водоема показатели бактериопланктона ниже, чем в феврале – марте. Средний объем клеток в подледный период ( $0,201 \pm 0,029$  мкм<sup>3</sup>) превышал таковой в период открытой воды в 1,6 раза, а средняя удельная скорость роста бактерий ( $0,179 \pm \pm 0,060$  сут<sup>-1</sup>) подо льдом оказалась ниже в 2,8 раза.

Ранее отмечалось, что поздней осенью и зимой с уменьшением температуры воды численность бактериопланктона в Рыбинском водохранилище снижается в 1,5–2 раза по сравнению с летними значениями [Рыбинское водохранилище..., 1972]. В эти сезоны большая часть бактерий находится в неактивном состоянии, и темпы их размножения замедляются. Однако к концу подледного периода, обычно с начала апреля, количество и активность бактериопланктона начинают возрастать.

При изучении его сезонной динамики в других пресноводных экосистемах установлено, что продукция бактериопланктона обычно достигает наименьших значений в период

ледостава, а наибольших – летом, причем разница между максимальными и минимальными значениями этого параметра может являться существенной. Так, в крупном олигомезотрофном озере в Канаде бактериальная продукция зимой на порядок [Quinn et al., 2013], а в одном из Великих озер Северной Америки – оз. Эри – на два порядка меньше, чем летом [Wilhelm et al., 2014]. По полученным данным, в Рыбинском водохранилище значения бактериальной продукции в период открытой воды и в период ледостава различались на порядок.

В Рыбинском водохранилище в подледный период 2008 г. структурно-функциональные показатели (численность, размеры, биомасса, скорость роста и продукция) гетеротрофного бактериопланктона оказались существенно выше по сравнению с таковыми, полученными 20 лет назад (в конце января – марте 1988 г.) (табл. 3). Количественный уровень развития бактерий подо льдом определяется абиотическими факторами: обеспеченностью субстратами и биогенными элементами, температурой, концентрацией растворенного кислорода, а также биотическими: выеданием протистами и многоклеточным планктоном и лизисом вирусами. Температура воды в феврале – марте 2008 г. оказалась выше, чем в 1988 г., уменьшилась продолжительность периода ледостава, толщина

**Гидрологические показатели и структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в глубоководной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища в подледные периоды 1988 и 2008 гг.**

Параметр	22.01–23.03 1988 г.	02.02–22.03 2008 г.
Продолжительность безледного периода	В 1987 г. 182 сут.	В 2007 г. 214 сут
Дата появления первых ледяных образований	29.10.87	10.11.07
Толщина льда, см	50–80	40–57
Толщина снега, см	5–20	2–10
$T$ , °C	<u>0,1–0,4</u> 0,3 ± 0,2	<u>0,3–0,9</u> 0,6 ± 0,2
$N$ , 10 <sup>6</sup> кл./мл	<u>1,67–2,18</u> 1,93 ± 0,10	<u>2,58–6,11</u> 3,76 ± 1,10
$V$ , мкм <sup>3</sup>	<u>0,073–0,156</u> 0,126 ± 0,019	<u>0,151–0,241</u> 0,201 ± 0,029
$B$ , мг С/м <sup>3</sup>	<u>30,4–60,6</u> 50,4 ± 9,9	<u>83,7–230,2</u> 142,4 ± 44,9
FDC, % N	<u>1,2–2,5</u> 1,7 ± 0,4	<u>1,9–7,2</u> 5,0 ± 0,4
$\mu$ , ч <sup>-1</sup>	<u>0,0020–0,0050</u> 0,0031 ± 0,0010	<u>1,9–7,2</u> 5,0 ± 0,4
$P$ , мг С/(м <sup>3</sup> · сут)	<u>1,5–7,2</u> 4,0 ± 1,7	<u>0,0044–0,0141</u> 0,0075 ± 0,0025

П р и м е ч а н и е. Над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение ± ошибка.

льда и снегового покрова. Развитие зимнего бактериопланктона в значительной степени зависит от количества органических веществ, синтезируемых фитопланктоном в период вегетации. По данным авторов значения суммарной за вегетационный период первичной продукции фитопланктона в 1987 и 2007 гг. существенно не различались: 215 и 195 г С/м<sup>2</sup> соответственно. В феврале – марте 2008 г. регистрировалась низкая биомасса потребителей бактерий – гетеротрофных нанофлагеллят ( $3,6 \pm 3,6$  мг/м<sup>3</sup>) и метазoopланктона ( $0,7$  мг/м<sup>3</sup>), инфузории не обнаружены. В эти же месяцы во второй половине 1980-х гг. биомасса протистов и многоклеточного планктона, избирательно выедающих крупных бактерий [González, 1996; Kato, 1996], достигала больших значений [Копылов, Крылова, 1990; Ривьер, 2012]. По-видимому, высокие по сравнению с 1988 г. численность, биомасса и продукция бактериопланктона в подледный период 2008 г. объясняются более высокой температурой воды и более слабым развитием бактериотрофных организмов. Ранее при исследовании ряда мелководных полимиктических озер Европы, различающихся по мно-

гим параметрам, в том числе по уровню трофии и продолжительности ледоставного периода, установлено, что численность и биомасса зимнего зоопланктона в одном водоеме испытывают значительные межгодовые колебания, зависящие от условий конкретной зимы и предыдущих сезонов, и коррелируют с трофическим статусом озер [Dokulil et al., 2014].

Учитывая, что в Рыбинском водохранилище протисты и зоопланктон за вегетационный период выедают в среднем 31 % первичной продукции фитопланктона [Копылов и др., 2010], можно рассчитать, что запас детрита в 1988 г. пополнился на 148 г С/м<sup>2</sup>, а в 2008 г. – на 134 г С/м<sup>2</sup>. Допуская, что у гетеротрофных бактерий водохранилища коэффициент использования усвоенной пищи на рост равен 0,3 [Романенко, 1985; Косолапов и др., 2014], получаем, что потребности бактериопланктона в органическом углероде в феврале – марте составили в 1988 г. 8,8, а в 2008 г. – 45,2 г С/м<sup>2</sup>. Дальнейшие расчеты показывают, что в подледный период 1988 г. гетеротрофные бактерии могли потребить в качестве субстратов только 6 % неисполь-

зованной в вегетационный период первичной продукции планктона, тогда как в 2008 г. – 34 %. Таким образом, роль зимнего бактериопланктона в деструкции органического вещества в современный период по сравнению с концом прошлого века заметно возросла.

Общая биомасса планктонного сообщества в подледный период (февраль – март) 2008 г. оказалась равной 148 мг С/м<sup>3</sup>, что в среднем в 2,6 раза меньше, чем в вегетационный период (май – октябрь) 2007 г. (383 мг С/м<sup>3</sup>). В период вегетации основной компонент сообщества – фитопланктон, занимающий почти половину (в среднем 48,8 %) биомассы планктона (рис. 5, а). Второй по значимости компонент – гетеротрофные бактерии (в среднем 36,5 %). На долю многоклеточного зоопланктона приходилось в среднем 9,1 %, протистов (гетеротрофных флагеллят и ин-

фузорий) – 5,5 % общей биомассы планктона. Подо льдом биомасса фитопланктона уменьшилась на порядок (14,3 мг С/м<sup>3</sup>). Главным компонентом зимнего сообщества являлись бактерии, чей вклад в формирование общей биомассы планктона составил 89,3 % (см. рис. 5, б). Протисты и метазойный планктон оказались минорными компонентами зимнего планктона и занимали 0,7 и 0,3 % его биомассы.

Исследования постоянно холодных водных экосистем Арктики и Антарктики показали, что в их структурно-функциональной организации доминирующее положение занимают микроорганизмы, адаптированные к существованию в экстремальных условиях [Priscu et al., 1999]. Скорость их роста в значительной степени зависит от уровня трофии водоема [Rochera et al., 2013]. Большинство полярных озер – это гетеротрофные системы, в которых потребление углерода превышает его продукцию [Priscu et al., 1999]. В этих условиях гетеротрофные бактерии используют аллохтонные субстраты, поступающие с водосбора, и наряду с фитопланктоном находятся в основании трофических сетей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Численность, биомасса, удельная скорость роста и продукция гетеротрофных бактерий в Рыбинском водохранилище в период ледостава ниже, чем в период вегетации. Однако в этот период они вносят основной вклад в формирование общей биомассы зимнего планктона и играют ключевую роль в функционировании планктонной трофической сети. Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в феврале – марте 2008 г. оказались существенно выше, чем в аналогичный период 1988 г., что, по-видимому, связано с более высокой температурой воды в 2008 г. Полученные результаты свидетельствуют о том, что в начале XXI в. интенсивность бактериальной деструкции автохтонных и аллохтонных органических веществ подо льдом существенно возросла, что необходимо учитывать при анализе потоков вещества и энергии в планктонном сообществе и составлении годового баланса углерода в водохранилище. Кроме того, ускорение

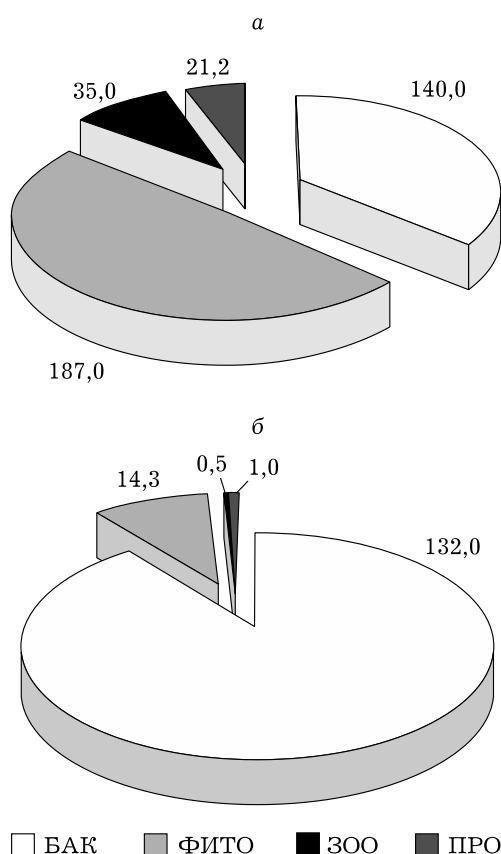


Рис. 5. Вклад гетеротрофных бактерий (БАК), фитопланктона (ФИТО), зоопланктона (ЗОО) и протистов (ПРО) в формирование общей биомассы планктонного сообщества (мг С/м<sup>3</sup>) в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в мае – октябре 2007 г. (а) и феврале – марте 2008 г. (б)

деструкции органических веществ зимой увеличивает потенциальную возможность водоема к самоочищению. Результаты работы показывают важность изучения изменений, происходящих в структуре и функционировании планктонных микробных сообществ водохранилищ Верхней и Средней Волги в подледный период в связи с потеплением климата в регионе.

Авторы выражают искреннюю благодарность З. М. Мыльниковой, д-ру биол. наук Л. Г. Корневой и д-ру биол. наук В. И. Лазаревой за предоставленные данные о биомассе инфузорий, фито- и зоопланктона.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Заика В. Е., Макарова Н. П. Время генерации, продолжительность деления и доля делящихся клеток у двух видов микроорганизмов // Биол. моря. 1975. Вып. 33. С. 119–121.
- Заика В. Е., Макарова Н. П. Частота делящихся микроорганизмов как показатель интенсивности их размножения // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25, № 5. С. 32–38.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во соврем. гум. универ., 2008. 377 с.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Заботкина Е. А., Косолапова Н. Г. Трофические взаимосвязи между планктонными бактериями, гетеротрофными нанофлагеллятами и вирусами в мезоэвтрофном водохранилище // Сиб. экол. журн. 2016а. № 3. С. 352–363 [Kopylov A. I., Kosolapov D. B., Zabolkina E. A., Kosolapova N. G. Trophic Relationships between planktonic bacteria, heterotrophic nanoflagellates and viruses in a mesoeutrophic reservoir // Contemporary Problems of Ecology. 2016. Vol. 9, N 3. P. 297–305].
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Заботкина Е. А., Масленникова Т. С. Распределение вирусов в водной толще Рыбинского водохранилища в подледный период и их роль в смертности гетеротрофных бактерий // Биол. внутр. вод. 2016б. № 4. С. 28–36.
- 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., Лазарева В. И., Пырина И. Л. и др. Микробная “петля” в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи соврем. биологии. 2010. № 6. С. 544–556.
- Косолапов Д. Б., Косолапова Н. Г., Румянцева Е. В. Активность и эффективность роста гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. 2014. № 4. С. 355–364.
- Литвинов А. С., Законнова А. В. Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // Геогр. вестн. 2014. № 2 (29). С. 41–45.
- Минева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.: Сов. комитет по МБП, 1972. С. 723–726.
- Ривьер И. К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Издатель Пермьяков С. А., 2012. 390 с.
- Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Borsheim K. Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. Vol. 36. P. 171–175.
- Dokulil M. T., Herzig A., Somogyi B. et al. Winter conditions in six European shallow lakes: a comparative synopsis // Est. Journ. Ecol. 2014. Vol. 63, N 3. P. 111–129.
- Dumont H. J., Vassn 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. Vol. 19, N 1. P. 75–97.
- González J. M. Efficient size-selective bacterivory by phagotrophic nanoflagellates in aquatic ecosystems // Mar. Biol. 1996. Vol. 126. P. 785–789.
- Hagstrom A., Larsson U., Horstedt P., Normark S. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // Appl. Environ. Microbiol. 1979. Vol. 37, N 5. P. 805–812.
- Kato K. Bacteria – a link among ecosystem constituents // Res. Popul. Ecol. 1996. Vol. 38. P. 185–190.
- Nixdorf B., Arndt H. Seasonal changes in the plankton dynamics of a eutrophic lake including the microbial food web // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. 1993. Vol. 78. P. 403–410.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 303–308.
- Pan X., Sanders R., Tappin A. D. et al. Simultaneous determination of dissolved organic carbon and total dissolved nitrogen on a coupled high temperature combustion total organic carbon – nitrogen chemiluminescence detection (HTC TOC-NCD) system // J. Autom. Method Manag. Chem. 2005. N 4. P. 240–246.
- Priscu J. C., Wolf C. F., Takacs C. D. et al. Carbon transformations in the water column of a perennially ice-covered Antarctic lake // Bioscience. 1999. Vol. 49. P. 997–1008.
- 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.
- Quinn C. J., North R. L., Dillon P. J. Year-round patterns in bacterial production and biomass in Lake Simcoe, Ontario, Canada: are heterotrophic bacteria a significant contributor to low hypolimnetic oxygen? // Inland Waters. 2013. Vol. 3. P. 235–252.
- Rochera C., Toro M., Rico E., Fernandez-Valente E. et al. Structure of planktonic microbial communities along a trophic gradient in lakes of Byers Peninsula, South

- Shetland Islands // *Antarctic Sci.* 2013. Vol. 25, N 2. P. 277–287.
- Salonen K., Lepparanta M., Viljanen M., Gulati R. D. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes // *Aquat. Ecol.* 2009. Vol. 43. P. 609–616.
- Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.* 1986. Vol. 106. P. 433–471.
- Tulonen T., Kankaala P., Ojala A., Arvola L. Factors controlling production of phytoplankton and bacteria under ice in a humic boreal lake // *J. Plankton Res.* 1994. Vol. 16, N 10. P. 1411–1432.
- 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. Vol. 33. P. 59–70.
- Wilhelm S. W., LeCleir G. R., Bullerjahn G. S. et al. Seasonal changes in microbial community structure and activity imply winter production is linked to summer hypoxia in a large lake // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2014. Vol. 87. P. 475–485.

## **Abundance, Biomass and Production of Heterotrophic Bacteria in a Large Plain Reservoir During the Ice-Covered Period**

D. B. KOSOLAPOV, A. I. KOPYLOV

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS  
152742, Borok, Nekouz, Yaroslavl  
E-mail: dkos@ibiw.yaroslavl.ru*

Abundance, biomass, production and size-morphological structure of heterotrophic bacteria were determined and their contribution to the total plankton biomass was evaluated in the Rybinsk reservoir (the Upper Volga) during the ice-covered period. Structural and functional characteristics of bacteria, except for their cell sizes in winter were lower than those in the growing season. However, heterotrophic bacteria contributed mainly (89.3 %) to the total biomass of plankton community in winter. During the growing season phytoplankton was a major component of the plankton (48.8 %), while the bacteria averaged 36.5 %. The total plankton biomass under the ice averaged 148 mg C/m<sup>3</sup> that was 2.6 times lower than in the period of open water. During the ice-covered period the number of protists was small and they consumed an insignificant part of the bacterial production, and the viral lysis was the main reason of the bacterial mortality.

**Key words:** heterotrophic bacteria, plankton community, ice-covered period, large plain reservoir.