

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, РАЗМЕРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА И ПРОДУКЦИЯ ГЕТЕРОТРОФНОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Е. В. Кузнецова^а, *, Д. Б. Косолапов^а, И. С. Микрякова^а, Н. Г. Косолапова^а,
Т. С. Масленникова^а, М. Ю. Скопина^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: kuzel@ibiw.ru

Поступила в редакцию 31.03.2022 г.

После доработки 21.06.2022 г.

Принята к публикации 27.06.2022 г.

Проведены определения численности, биомассы, размерно-морфологической структуры, скорости роста и продукции бактериопланктона, интенсивности первичной продукции планктона и темновой ассимиляции CO_2 , а также численности и биомассы гетеротрофных жгутиконосцев в крупном равнинном эвтрофном водоеме (Горьковское водохранилище, Средняя Волга). Численность, биомасса и продукция бактериопланктона были сравнительно высокими и достигали в среднем 7.6 млн кл./мл, 117.9 мг С/м³ и 59.2 мг С/(м³ · сут) соответственно. Гетеротрофные нанофлагелляты также имели высокий уровень количественного развития — в среднем 6.9 тыс. кл./мл, 47.9 мг С/м³. На их биомассу приходилось в среднем $41.6 \pm 18.4\%$ биомассы бактериопланктона, т.е. кроме бактерий нанофлагелляты использовали другие источники пищи. Среди размерно-морфологических групп бактерий доминировали мелкие палочки и кокки (36.3 и 33.3% общей численности бактерий соответственно). Наиболее стабильным компонентом сообщества были мелкие палочки, которые в среднем занимали более половины (56.2%) общей биомассы. Возрастание скорости роста и продукции бактерий происходило на тех участках водохранилища, где доля среднеразмерных кокков и коккобацилл в общей численности бактерий была 18.2–29.3%. Наибольшую активность бактерий регистрировали в месте поступления теплых сбросных вод Волгореченской ГРЭС. На основании полученных данных водохранилище можно разделить на верхний речной и нижний озерный участки.

Ключевые слова: бактериопланктон, размерно-морфологические группы, скорость роста и продукция, гетеротрофные жгутиконосцы, эвтрофное равнинное водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965223010084, **EDN:** KSONMB

ВВЕДЕНИЕ

Гетеротрофные бактерии — многочисленный и разнообразный компонент трофических сетей водохранилищ, играющий важные роли в минерализации органических веществ, круговоротах элементов, процессах самоочищения и формирования продуктивности и качества воды и донных отложений, образовании и потреблении парниковых газов, и, тем самым, в регулировании регионального климата (Романенко, 1985; Kato et al., 1992; Михайленко, 1999; Копылов, Косолапов, 2008; Savicchioli et al., 2019).

Горьковское водохранилище, входящее в Волжский каскад водохранилищ, было образовано в 1957 г. плотинной Нижегородской ГЭС. Расположено на Средней Волге, в пределах Ярославской, Костромской, Ивановской и Нижегородской областей. На его берегах находится много

населенных пунктов, среди которых города Рыбинск, Ярославль, Кострома, Кинешма. Для них водохранилище служит источником воды и одновременно приемником промышленно-коммунальных сточных вод.

Изучение гетеротрофного бактериопланктона Горьковского водохранилища имеет многолетнюю историю (Романенко, 1985; Дзюбан и др., 2001; Копылов, Косолапов, 2008). Исследованы пространственное распределение и многолетняя временная динамика бактериопланктона, скорость его размножения и продукция. Показано, что главные потребители планктонных бактерий — гетеротрофные жгутиконосцы (нанофлагелляты). Они выедают значительную часть гетеротрофной бактериальной продукции в водохранилище, и, тем самым, осуществляют перенос углерода бактерий на верхние уровни трофических сетей.

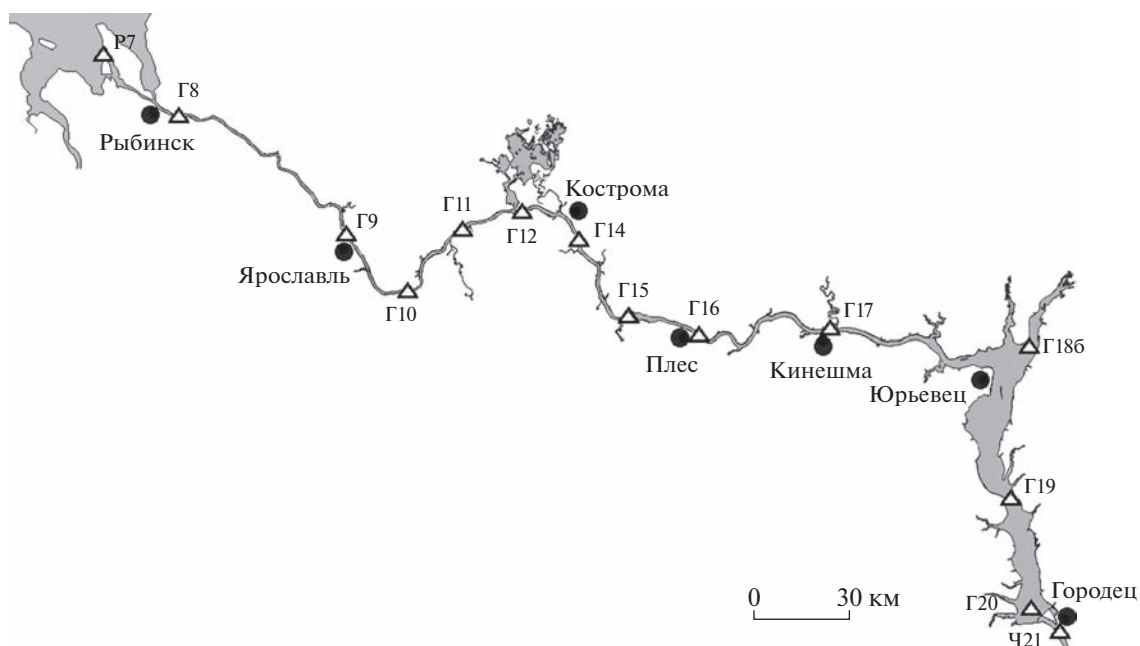


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб (Δ) в Горьковском водохранилище.

В современный период в водохранилищах р. Волга происходят изменения структурно-функциональной организации сообществ гидробионтов, связанные, прежде всего, с повышением температуры воздуха и воды и другими последствиями регионального потепления климата (Корнева и др., 2016; Копылов и др., 2020б). Результаты многолетних исследований численности, биомассы и активности бактериопланктона Горьковского водохранилища свидетельствуют, что в XXI в. происходит увеличение количества, продукции и агрегированности бактериопланктона (Копылов и др., 2020а). Прогнозируется, что роль бактерий в функционировании экосистемы водохранилища будет и дальше возрастать. Поэтому для понимания изменений, происходящих в бактериопланктоне водохранилища в современный период, необходимы его регулярные исследования.

Цель работы — исследовать распределение, размерно-морфологическую структуру, скорость роста и продукцию бактериопланктона, а также его взаимоотношения с гетеротрофными жгутиконосцами в Горьковском водохранилище в конце лета.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Площадь Горьковского водохранилища — 1590 км², объем — 8.71 км³, длина — 440 км, ширина — до 14 км, средняя глубина — 3.65 м, максимальная глубина — 22 м. Пробы воды отбирали на 12 станциях в Горьковском водохранилище (ст. Г8—Г20), а также в приплотинном плесе Ры-

бинского водохранилища (ст. Р7) и в нижнем бьефе плотины Нижегородской ГЭС в Чебоксарском водохранилище (ст. Ч21) в августе 2020 г. (рис. 1). Интегральные пробы воды получали смешиванием проб, отобранных плексигласовым батометром Рутнера через каждый метр водной толщи от поверхности до дна. Пробы помещали в стерильные пластиковые флаконы объемом 60 мл, фиксировали 37%-ным формалином, предварительно профильтрованным через 0.2 мкм мембранный фильтр, до конечной концентрации 2% и хранили до анализа в темноте при температуре 4°C.

В течение месяца в лаборатории определяли численность и размеры гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ и окрашенных судановым черным ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали при увеличении $\times 1000$ и освещении ультрафиолетовыми лучами под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (OLYMPUS OPTICAL Co., Япония), соединенного с цифровой камерой “ColorView III”. Изображение преобразовывали в цифровую форму с помощью программного обеспечения “CellF” и использовали для последующего подсчета и измерения бактериальных клеток различной морфологии. На каждом фильтре подсчитывали ≥ 400 бактериальных клеток в 10–20 случайно выбранных полях зрения и измеряли ≥ 100 клеток. На этих же фильтрах определяли количество делящихся бактерий и рассчитывали их долю в общей численности

бактерий (Hagstrom et al., 1979). В бактериопланктоне выделяли следующие размерно-морфологические группы: мелкие кокки и коккобациллы (диаметром <0.35 мкм), мелкие палочки и вибрионы (длиной <2 мкм), среднеразмерные кокки и коккобациллы (диаметром $0.35\text{--}0.5$ мкм), крупные кокки (диаметром >0.5 мкм), крупные палочки и вибрионы (длиной ≥ 2 мкм), нити и бактерии, ассоциированные с детритными частицами. Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток и пересчитывали в углеродные единицы с использованием аллометрического уравнения, связывающего объем клетки с содержанием в ней углерода (Norland, 1993).

Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.5 мкм и использованием флуорохрома примулин (Caron, 1983). Фильтры просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом РПО11 (АО «ЛОМО», Россия) при увеличении $\times 1000$ и освещении УФ лучами. Линейные размеры жгутиконосцев измеряли с помощью линейного окулярного микрометра. На каждом фильтре подсчитывали и измеряли ≥ 50 организмов. Выделяли два размерных класса гетеротрофных нанофлагеллят: мелких ($2\text{--}5$ мкм) и крупных (>5 мкм). Их объемы рассчитывали с использованием формул объемов шара, цилиндра или эллипсоида. Для перевода биомассы флагеллят в углеродные единицы применяли коэффициент, равный 183 фг С/мкм³ (Caron et al., 1995).

Удельную скорость роста и продукцию гетеротрофного бактериопланктона определяли методом «разбавления» по изменению его численности в изолированных пробах воды, инкубируемых в течение $14\text{--}24$ ч в условиях, близких к природным. Для устранения бактериотрофных организмов пробы воды из водохранилища разбавляли в 10 раз водой, профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 0.2 мкм (Tremaine, Mills, 1987). С помощью этого метода оценивали также потребление бактериальной продукции гетеротрофными флагеллятами по разнице между удельными скоростями роста бактерий в разбавленной и неразбавленной пробах природной воды.

Интенсивности первичной продукции фитопланктона и темновой ассимиляции CO_2 измеряли с помощью ^{14}C -метода (Романенко, Кузнецов, 1974). Первичную продукцию планктона (P_{PHY}) определяли в интегральных пробах воды от поверхности до глубины тройной прозрачности по диску Секки, темновую ассимиляцию CO_2 — в интегральных пробах воды, отобранных через каждый метр водной толщи от поверхности до дна. Изолированные пробы воды инкубировали в аквариуме с проточной водой на палубе судна в

течение $4\text{--}6$ ч. Суммарную концентрацию растворимых форм карбонатов анализировали титрованием.

Первичную продукцию планктона на единицу площади поверхности водоема (ΣP_{PHY} , мг С/(м² · сут)) вычисляли по формуле:

$$\Sigma P_{\text{PHY}} = P_{\text{PHY}} \times 0.7L,$$

где P_{PHY} — скорость фотосинтеза в фотическом слое (тройной прозрачности), мг С/(м³ · сут); 0.7 — коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на скорость фотосинтеза; L — глубина фотического слоя, м (Романенко, Кузнецов, 1974; Романенко, 1985; Кузнецов, Дубинина, 1989).

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли с использованием портативного зонда YSI Model 55 (YSI, Inc., США). Цветность воды определяли методом сравнения с искусственными стандартами и выражали в градусах по хромокобальтовой шкале цветности.

Вариабельность параметров оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v , %). Связь между показателями бактериопланктона, его размерно-морфологических групп и абиотическими и биотическими характеристиками окружающей среды оценивали с помощью непараметрического рангового коэффициента корреляции Спирмена (при $p < 0.05$) в программе Statistica. Статистическую оценку вклада различных параметров (температуры воды, электропроводности, концентрации кислорода в воде, мутности воды, цветности, прозрачности и биомассы гетеротрофных нанофлагеллят) в формирование размерно-морфологической структуры сообществ проводили с помощью канонического анализа соответствий с использованием R-статистики.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Глубина водной толщи на станциях отбора проб в Горьковском водохранилище в конце августа 2020 г. была $3\text{--}18$ м. Температура воды изменялась в пределах $17.8\text{--}21.9^\circ\text{C}$ (C_v 4.3%), прозрачность — $110\text{--}150$ см (9.8%), цветность — $60\text{--}80$ град (8.1%), электропроводность — $182\text{--}364$ мкСм/см (21.8%). В период проведения наших исследований гидрологические характеристики мало различались в поверхностном и придонном горизонтах воды. Прослеживались тенденции увеличения прозрачности и уменьшения цветности воды от верховьев к низовьям водохранилища. Концентрация растворенного кислорода колебалась от 5.3 до 11.4 мг/л (C_v 13.1%), что соответствовало $57.3\text{--}119.7\%$ насыщения. Минимальное содержание кислорода зарегистрировано в придонном слое воды на участке ниже г. Кинешма (ст. Г17).

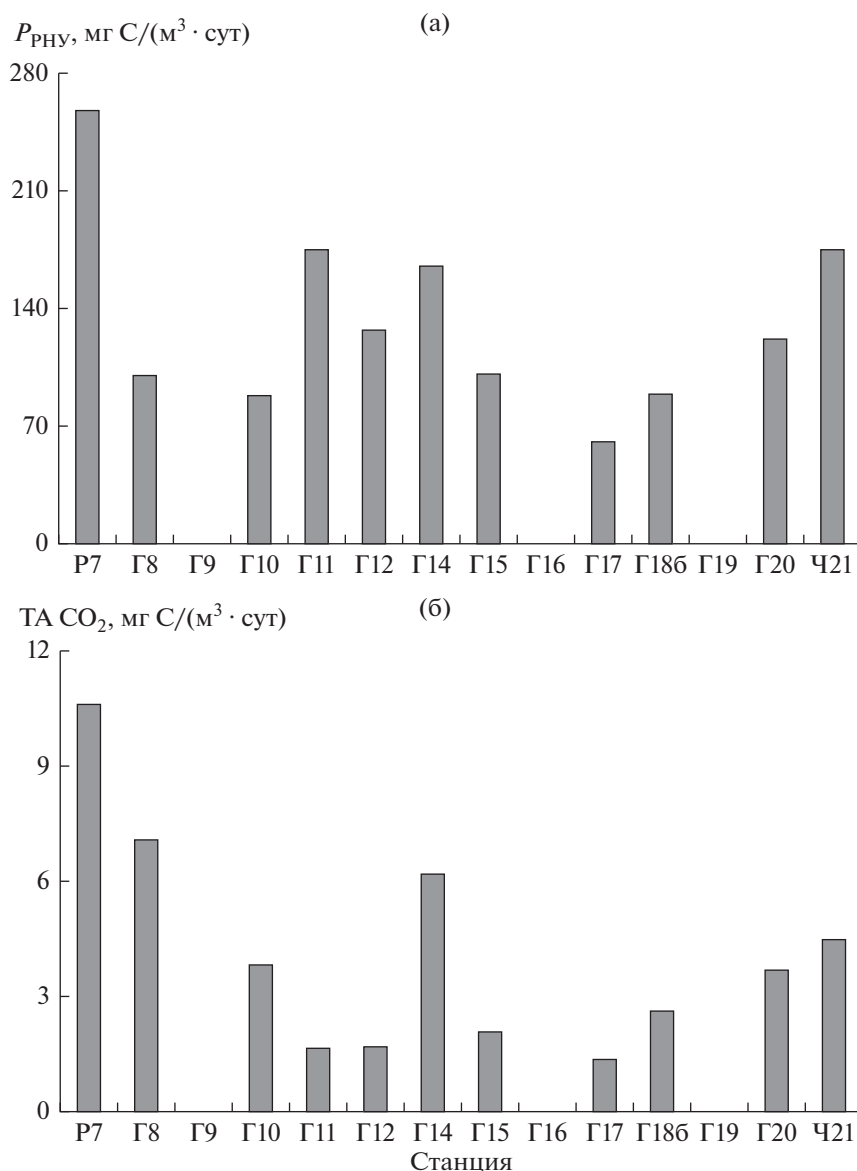


Рис. 2. Первичная продукция фитопланктона (а) и темновая ассимиляция CO_2 (б).

Интенсивность первичной продукции фитопланктона в водохранилище варьировала от 61 до 175 $\text{mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{сут})$ (в среднем 114 $\text{mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{сут})$, C_v 32.4%) (рис. 2а). Первичная продукция фитопланктона в Горьковском водохранилище была ниже, чем в приплотинном плесе Рыбинского водохранилища (ст. P7, 257 $\text{mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{сут})$). В Горьковском водохранилище примерно одинаковые пики первичной продукции фитопланктона наблюдали на станциях Г11 и Г14 — 175 и 165 $\text{mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{сут})$ соответственно), минимальную интенсивность фотосинтеза регистрировали на ст. Г17 (61 $\text{mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{сут})$).

Характер распределения величин темновой ассимиляции CO_2 (рис. 2б) в целом повторял таковой величин первичной продукции фитопланк-

тона, за исключением отсутствия пика на участке ниже пос. Красный Профинтерн (ст. Г11). Интенсивность темновой ассимиляции CO_2 варьировала в пределах 1.34–7.08 $\text{mg C}/(\text{m}^3 \cdot \text{сут})$. Максимальные величины этого процесса наблюдали на участках ниже г. Рыбинск (ст. Г8) и г. Кострома (ст. Г14), где численность бактериопланктона была наибольшей (рис. 3а). Однако значимой взаимосвязи между этими параметрами не выявлено.

Численность гетеротрофного бактериопланктона в Горьковском водохранилище достигала в среднем 7624 ± 1799 тыс. кл./мл, средний объем его клеток — 0.064 ± 0.022 μm^3 , биомасса — 117.9 ± 20.0 $\text{mg C}/\text{m}^3$. Коэффициенты вариации этих параметров оказались равными 23.6, 34.5 и

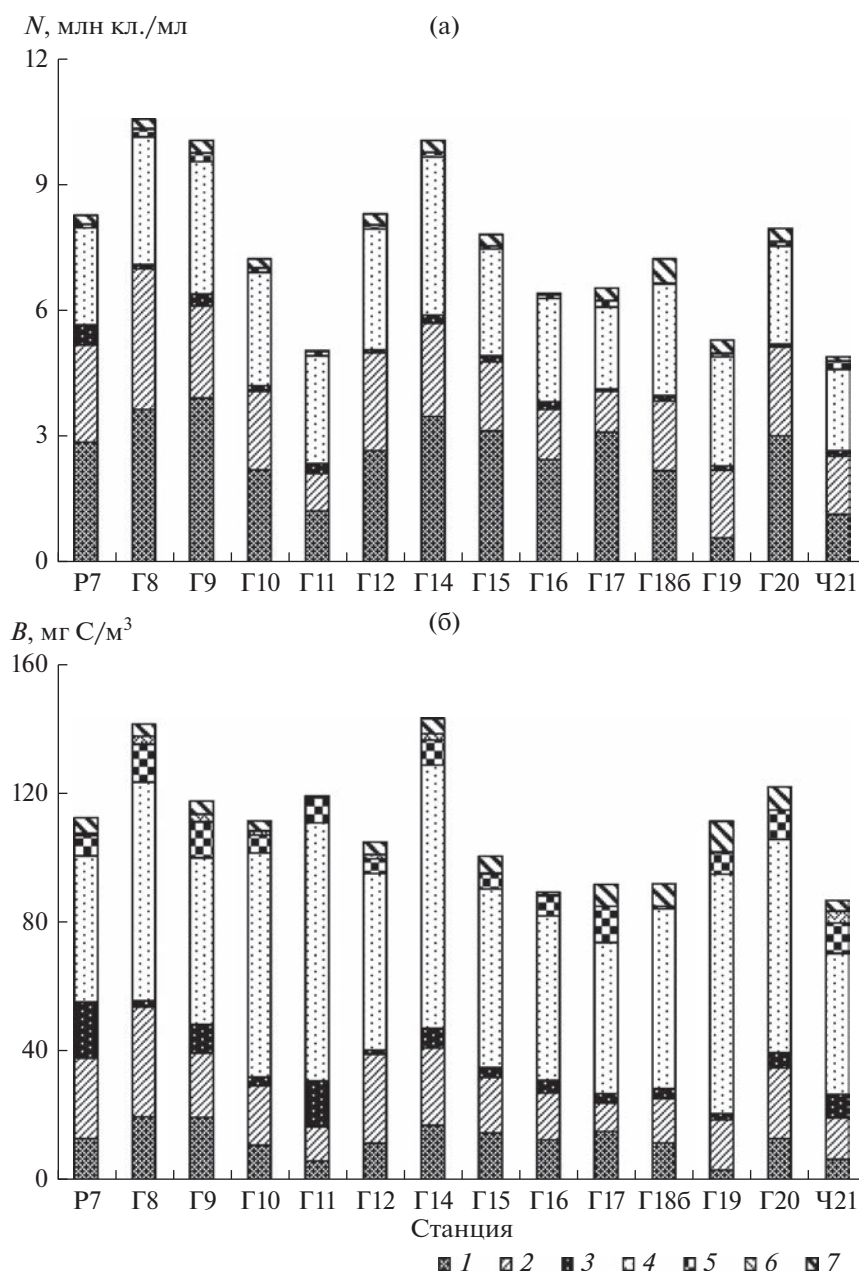


Рис. 3. Общая численность (а) и биомасса (б) гетеротрофного бактериопланктона и вклад в их формирование разных размерно-морфологических групп: 1 – мелкие кокки (диаметр 0.2–0.35 мкм), 2 – среднеразмерные кокки и коккобациллы (0.35–0.5 мкм), 3 – крупные кокки (>0.5 мкм), 4 – мелкие палочки (длина <2 мкм), 5 – крупные палочки и вибрионы (длина >2 мкм), 6 – нитевидные и 7 – ассоциированные с детритом бактерии.

17.0% соответственно (рис. 3а). Численность бактериопланктона положительно коррелировала с его биомассой ($r = 0.65$, $p < 0.05$) и отрицательно – со средним объемом его клеток ($r = -0.66$, $p < 0.05$).

Биомасса бактериопланктона изменялась в пределах 94.1–148.7 мг С/м³. Она снижалась от верховьев водохранилища до г. Кострома (ст. Г14) и возрастала на участке от г. Волгореченск (ст. Г15) до приплотинного плеса (ст. Г20) (рис. 3б).

Удельная скорость роста бактериопланктона и его выедание простейшими на верхнем участке водохранилища (ст. Р7–Г14) (в среднем 0.033 ч⁻¹ и 125% суточной продукции бактериопланктона соответственно) в среднем были выше, чем на участке у г. Волгореченск (ст. Г15) (0.025 ч⁻¹ и 80% соответственно). На верхнем участке удельная скорость роста бактерий почти не изменялась при высоком потреблении их продукции. На ст. Г15 произошло ускорение роста бактерий при срав-

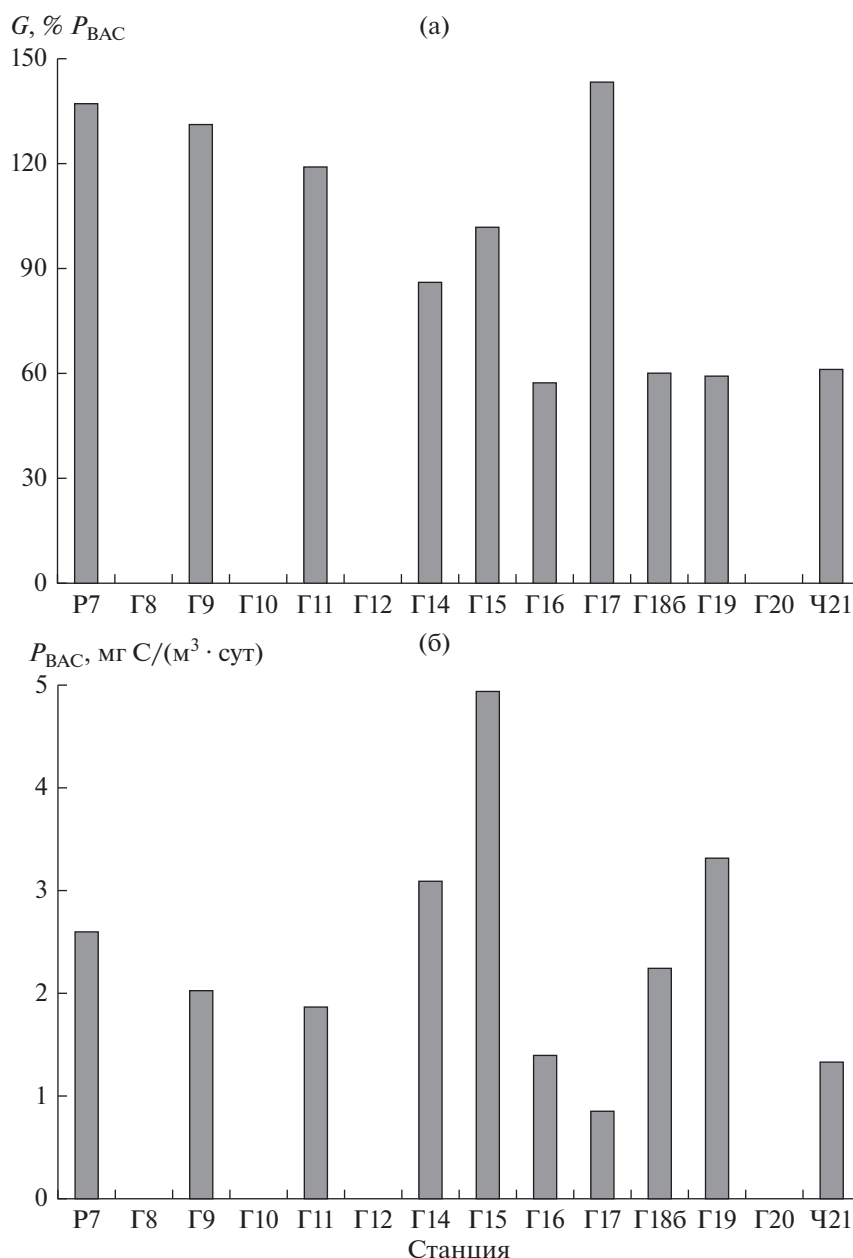


Рис. 4. Потребление простейшими продукции гетеротрофного бактериопланктона (а), продукция гетеротрофного бактериопланктона (б).

нительно небольшом их выедании простейшими, а ниже г. Кинешма (ст. Г17) при максимальном выедании бактерий (143%) удельная скорость их роста была сравнительно невысокой (0.017 ч^{-1}) (рис. 4а).

Максимальная продукция гетеротрофного бактериопланктона ($118.6 \text{ мг C}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$) зарегистрирована у г. Волгореченск (ст. Г15), минимальная ($20.6 \text{ мг C}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$) — ниже г. Кинешма (ст. Г17) (рис. 4б), т.е. на тех же участках, где отмечали максимальную и минимальную удельные скорости роста. Последние различались в 3.1 раза,

тогда как максимальная и минимальная продукция бактерий — в 5.8 раза. Удельная скорость роста бактериопланктона в августе 2020 г. оказалась в 1.3–1.6 раза ниже, чем в 2005, 2010 и 2016 гг., но в 1.4–1.8 раза выше, чем в 1990-е гг. (Копылов и др., 2020а). Средняя для водохранилища гетеротрофная бактериальная продукция в 2020 г. была $59.2 \text{ мг C}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$ ($C_v = 69.8\%$), что соизмеримо с таковой, наблюдавшейся в конце прошлого века и близко к нижним пределам колебаний этого показателя в XXI в. (Копылов, Косолапов, 2008; Копылов и др., 2020а).

Среди размерно-морфологических групп бактерий доминировали мелкие палочки, на которые приходилось в среднем $36.3 \pm 7.2\%$ общей численности и $56.2 \pm 7.1\%$ общей биомассы бактериопланктона (рис. 36). Их доли в общей численности и биомассе варьировали в меньшем диапазоне ($C_v = 19.7$ и 12.7% соответственно) по сравнению с долями других групп. В верховьях водохранилища на участке, расположенном ниже очистных сооружений г. Рыбинск (ст. Г8), численность среднеразмерных кокков и коккобацилл превышала таковую мелких палочек, но биомасса была ниже. На некоторых других участках водохранилища численность мелких кокков была сравнима и иногда превышала численность мелких палочек, но биомасса мелких кокков всегда была значительно ниже биомассы мелких палочек. Минимальная доля мелких палочек в общей биомассе (43.9%) отмечена на участке у пос. Толга (ст. Г9). На участках ниже г. Кинешма (ст. Г17) и возле пос. Красный Профинтерн (ст. Г11) доли среднеразмерных кокков и коккобацилл в общей биомассе были наименьшими (9.5 и 8.9% соответственно), а доли в общей численности — 14.9 и 17.5% соответственно. Наибольший вклад в формирование общей биомассы бактерий этой группы отмечен на участках ниже г. Рыбинск (ст. Г8) и у г. Пучеж (ст. Г19) — 31.7 и 30.5% соответственно. Высокая доля в сообществе медленно метаболизирующих среднеразмерных кокков и коккобацилл на этих участках не снижала удельную скорость роста и продукцию бактериопланктона.

Численность и биомасса крупных палочек колебались в пределах двух порядков и участки водохранилища с высокими и низкими значениями этих параметров чередовались друг с другом. Наибольшим развитием крупных палочек характеризовались участки ниже г. Рыбинск (ст. Г8), у пос. Толга (ст. Г9) и ниже г. Кинешма (ст. Г17). На этих же участках отмечали наибольшее выделение бактериопланктона, превышавшее его суточную продукцию (131 – 143%). Минимальные значения численности и биомассы крупных палочек зарегистрированы напротив устья р. Унжа (ст. Г186) — 15.7 тыс. кл./мл и 0.84 мг С/м³ соответственно, где отмечены максимальные численность агрегированных бактерий (581 тыс. кл./мл) и их доля в общем количестве бактериопланктона (8.0%). Наименьшие доли агрегированных бактерий выявлены у пос. Красный Профинтерн (ст. Г11) и ниже г. Плес (ст. Г16) — 0.62 и 0.49% общей численности соответственно. Прослежена тенденция увеличения количества агрегированных бактерий от верховьев к низовьям водохранилища. Нитевидные формы были минорным компонентом сообщества на всем протяжении водохранилища ($\leq 0.2\%$ общей численности и $\leq 2.0\%$ общей биомассы бактериопланктона) и достигали наибольшего количественного развития на верхнем

участке. В нижней части водохранилища нити встречались в небольших количествах.

Средний объем клеток бактериопланктона на большей части акватории водохранилища колебался в пределах 0.045 – 0.065 мкм³. Исключением были участки в его верхней части у пос. Красный Профинтерн (ст. Г11) (0.117 мкм³), где отмечена максимальная доля крупных кокков (11.8% общей биомассы), и в нижней части у г. Пучеж (ст. Г19) (0.097 мкм³), где доля бактерий, прикрепленных к детриту, достигала 8.5% общей биомассы.

Численность и мелких палочек, и кокков, составлявших основу бактериопланктона (36.3 и 33.3% его общей численности соответственно), коррелировали с общим количеством бактерий: $r = 0.55$ и 0.86 соответственно. Между биомассой мелких палочек, достигавшей в среднем 56.2% общей биомассы, и общей биомассой выявлена положительная зависимость ($r = 0.86$). Биомасса среднеразмерных кокков и коккобацилл коррелировала с продукцией бактериопланктона ($r = 0.70$).

Численность делящихся бактериальных клеток в водохранилище варьировала в пределах 62.8 – 259.2 тыс. кл./мл (1.1 – 2.6% общей численности бактериопланктона) (рис. 5). Наибольшую долю делящихся клеток наблюдали на тех участках, где были высокие значения продукции бактериопланктона и темновой ассимиляции CO₂ (ст. Г8, Г14 и Г19). Минимальная доля делящихся бактерий зарегистрирована на ст. Г17 из-за замедления прироста биомассы бактериопланктона и ассимиляции им CO₂. Однако делящихся клеток было мало и на некоторых участках, где удельная скорость роста бактериопланктона была высокой (0.035 и 0.050 ч⁻¹) (ст. Г11 и Г15). По-видимому, это связано с тем, что в бактериопланктоне этих участков была большая доля крупных и среднеразмерных кокков, которые в условиях слабой конкуренции росли быстрее, но реже делились, увеличивая биомассу бактериопланктона.

Численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят (основных потребителей планктонных бактерий) (Fenchel, 1986; Wikner, Hagstrom, 1988) варьировали в Горьковском водохранилище в широких пределах — 1068 – 12816 кл./мл и 4.9 – 83.2 мг С/м³ соответственно (рис. 6). Средние для водоема численность и биомасса гетеротрофных жгутиконосцев были 6877 кл./мл ($C_v = 48.4\%$) и 47.9 мг С/м³ ($C_v = 44.4\%$) соответственно. Их численность достигала наибольших значений на верхнем участке водохранилища (ст. Г8 и Г11), биомасса — на участке около Волгореченской ГРЭС (ст. Г15). Максимальная биомасса, превышающая значения этого показателя в Горьковском водохранилище, зарегистрирована выше плотины Рыбинской ГЭС в Рыбинском водохранилище (ст. Р7), где она достигала 136 мг С/м³. На

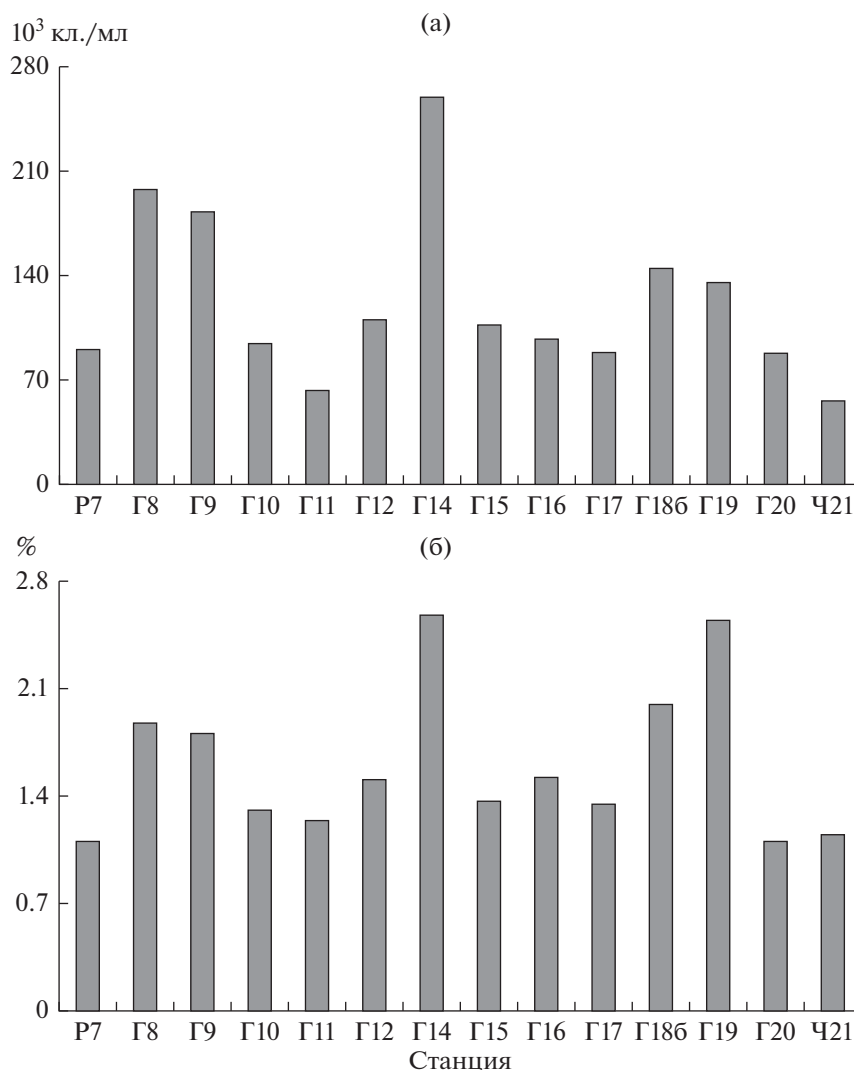


Рис. 5. Численность делящихся клеток (а) и их доля (%) (б) в общей численности бактериопланктона.

ст. Г8 количество мелких форм (2–5 мкм) превышало количество крупных (>5 мкм) в 2.3 раза, на ст. Г11 – в 8.5 раза. Средний объем клеток флагоеллят на этих участках был также небольшим (38.9 и 35.0 мкм³ соответственно). На ст. Г14 и Г15 крупных и мелких форм было примерно поровну, но на ст. Г15 общая численность гетеротрофных нанофлагоеллят в 2 раза превышала таковую на ст. Г14. Средний объем клеток на этих участках достигал наибольших значений (61.3 и 65.6 мкм³ соответственно). В среднем, на крупные формы приходилось $47.7 \pm 14.5\%$ общей биомассы гетеротрофных жгутиконосцев, и их биомасса положительно коррелировала с продукцией бактериопланктона ($r = 0.73$, $p < 0.05$).

Канонический анализ соответствий выявил, что учтенные в анализе факторы среды описывают ~36% вариальности морфологической

структуры бактериопланктона, на неучтенные или случайные факторы приходится 64% изменчивости сообщества (рис. 7). Станции отбора проб в Горьковском водохранилище не кластеризовались в одной области. Размерно-морфологические группы бактериопланктона плотно располагались на диаграмме. Мелкие кокки, средне-размерные кокки и мелкие палочки были сосредоточены в одном месте, что затрудняет выявление факторов, определяющих их развитие, но позволяет предполагать, что эти группы регулируются одними и теми же факторами. В отдалении от основной группы находились крупные кокки, крупные палочки, нитевидные формы и агрегированные бактерии. Вероятно, обособление размерно-морфологических групп бактерий происходит не столько в пространстве, сколько во времени.

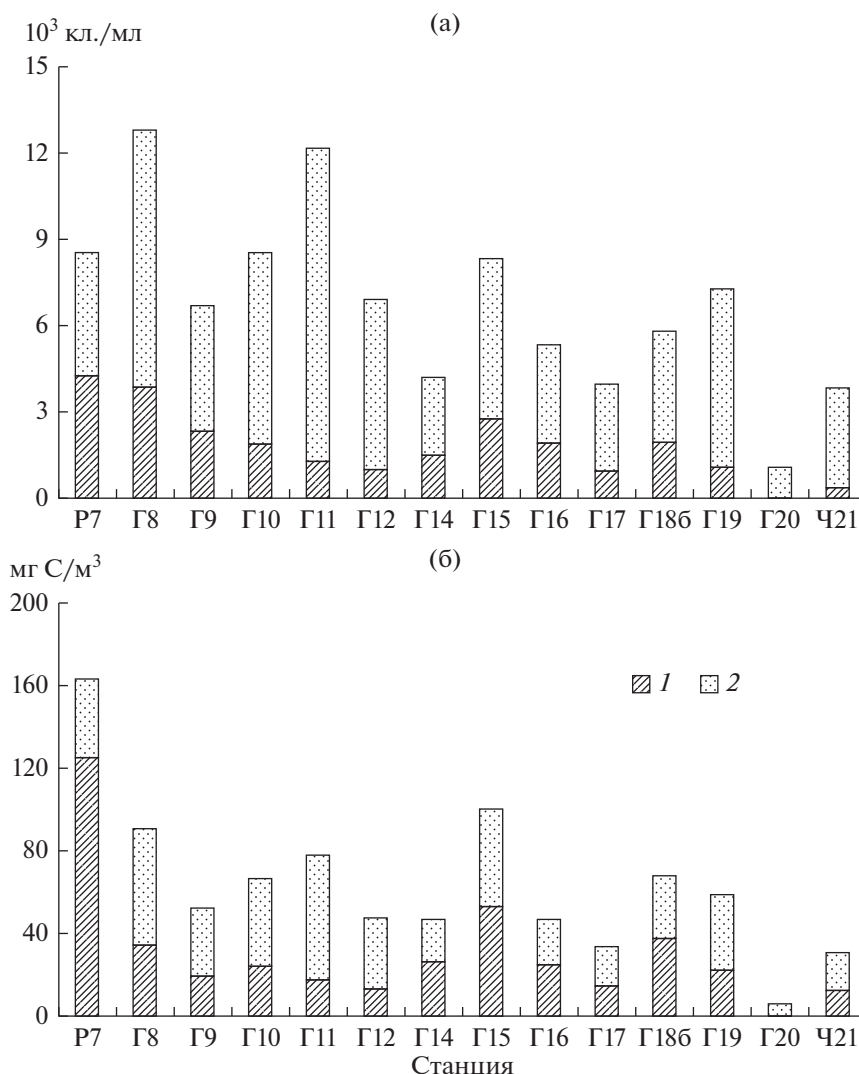


Рис. 6. Общая численность (а) и биомасса (б) гетеротрофных нанофлагеллят и вклад в их формирование крупных (1) и мелких (2) форм.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В последние годы трофический статус Горьковского водохранилища на основании определения концентрации в воде хлорофилла *a* характеризуют как мезотрофный или эвтрофный, и связывают это с неустойчивыми гидрологическими условиями, сложной морфометрией водоема, а также с температурным режимом конкретного года (Минеева, Макарова, 2018; Минеева и др., 2020). Ранее это водохранилище постоянно характеризовали как эвтрофное (Минеева, 2004; Корнева, 2015).

В Горьковском водохранилище в августе 2020 г. численность и биомасса бактериопланктона, а также численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят, достигали высоких значений, характерных для эвтрофных вод (Thorpe, Jones, 2005; Копылов, Косолапов, 2007). Поскольку ко-

личество и активность бактериопланктона в результате современных климатических изменений увеличиваются (Копылов и др., 2020а), в экосистеме водохранилища возрастает роль гетеротрофных микроорганизмов (бактерий и простейших), роль фитопланктона, напротив, снижается. Соответственно, усиливается роль трофических сетей, в основании которых находятся бактерии, использующие, кроме автохтонных, аллохтонные органические вещества.

Скорость роста и продукция бактериопланктона характеризовались высокой изменчивостью. Соотношения максимальных и минимальных значений удельной скорости роста (3.1) и продукции бактерий (5.7) в августе 2020 г. были существенно выше, чем в августе 1991 г., — 1.6 и 1.9 соответственно (Копылов, Косолапов, 2008), но

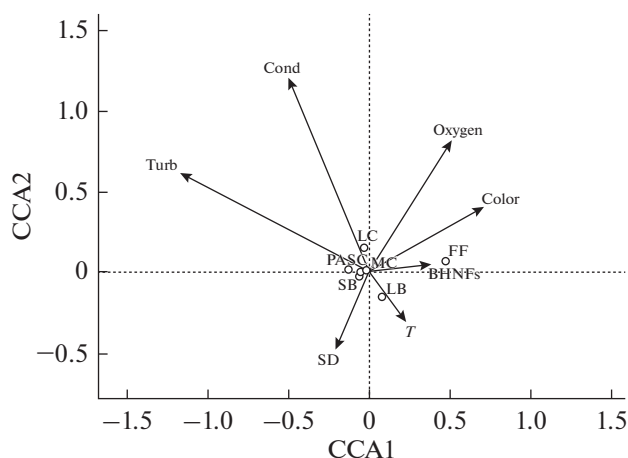


Рис. 7. Экологическая ординация размерно-морфологической структуры гетеротрофного бактериопланктона разных участков Горьковского водохранилища в пространстве факторов среды. Размерно-морфологические группы: SC — мелкие кокки, MC — среднеразмерные кокки и коккобациллы, LC — крупные кокки, SB — мелкие палочки, LB — крупные палочки, FF — нитевидные формы, PA — прикрепленные к детриту бактерии. Векторы указывают на переменные среды и их относительное влияние на размерно-морфологические группы бактериопланктона: Cond — электропроводность, Oxygen — концентрация кислорода в воде, Turb — мутность воды, T — температура воды, Color — цветность, SD — прозрачность, BHNFs — биомасса гетеротрофных нанофлагеллят.

сравнимы с таковыми в 2010 и 2016 гг., 3.8–5.0 и 2.3–5.0 соответственно (Копылов и др., 2020а).

Вдоль продольного профиля водохранилища обычно выделяют две основные зоны: речную и озерную, которые различаются по физическим, химическим и биологическим характеристикам, в частности по трофическому статусу (Lind, 2002). Если в верхней речной зоне бактерии контролируются в основном “снизу” запасами субстратов и биогенных элементов, то в нижней части речной зоны с увеличением количества протистов начинает преобладать контроль бактерий “сверху”. В озерной части возрастает роль многоклеточного зоопланктона, регулирующего развитие всех компонентов микробной “петли” (Straškrabova et al., 2005). На характер продольного распределения бактериопланктона водохранилищ р. Волга значительное влияние оказывают расположенные на их берегах города и населенные пункты, а также впадающие в них реки.

На основании определения количественных, структурных и функциональных показателей гетеротрофного бактериопланктона в Горьковском водохранилище можно выделить верхний (до г. Кострома), промежуточный (до г. Кинешма) и нижний (расширенная озеровидная часть) участки. Если на всем протяжении верхнего участка

первичная продукция фитопланктона, гетеротрофная бактериальная продукция и темновая ассимиляция CO_2 снижаются от станции к станции, то на нижнем участке — последовательно возрастают. На промежуточном участке происходит увеличение активности фито- и бактериопланктона, обусловленное влиянием теплых сбросных вод Волгореченской ГРЭС (Костромская обл.).

Фитопланктон служит важным, но не единственным, поставщиком органических субстратов для гетеротрофного бактериопланктона водохранилища. Кроме него бактерии используют органические вещества, выделяемые в водную среду в процессе питания зоопланктона и вирусного лизиса, а также поступающие с водосбора. В Горьковском водохранилище продукция гетеротрофного бактериопланктона была в среднем (0.46 ± 0.34) в 2 раза меньше, чем первичная продукция фитопланктона. На разных участках водохранилища это отношение варьировало от 0.18 до 1.17. Однако при пересчете на весь столб воды бактериальная продукция под 1 м² поверхности превышала первичную продукцию в среднем в 2 раза. Однако на участке у г. Волгореченск (ст. Г15), где в результате поступления теплых вод ГРЭС регистрировали максимальную температуру (21.9°C), продукция бактерий достигала максимального значения (1660 мг С/(м² · сут)) и превышала продукцию фитопланктона в 6 раз. Продукция бактериопланктона в столбе воды была ниже продукции фитопланктона только на двух участках: у пос. Красный Профинтерн в Горьковском водохранилище (ст. Г11) и в нижнем бьефе плотины ГЭС в Чебоксарском водохранилище (ст. Ч21).

Используя данные о продукции гетеротрофного бактериопланктона, а также значение эффективности его роста, полученное в августе в пелагиали Рыбинского водохранилища (в среднем 30.1%) (Косолапов и др., 2014), нами рассчитаны интенсивность дыхания бактериопланктона и его потребности в углероде. При пересчете на всю толщу воды оказалось, что продукция фитопланктона в среднем обеспечивала только треть (33%) потребностей бактериопланктона в углероде. По-видимому, остальная часть конструктивного и энергетического метаболизма бактерий поддерживается поступлением аллохтонных органических веществ, что подчеркивает важную роль бактерий, наряду с фитопланктоном находящихся в основании трофических сетей, в функционировании экосистемы водохранилища.

Большинство бактерий конкурируют за легкоокисляемые органические вещества. Эту конкуренцию выигрывают бактерии с высоким отношением площади поверхности к объему клеток — крупные палочки, которые в большинстве водоемов не достигают высокой численности. В Горьковском во-

дохранилище в период проведения наших исследований численность бактерий этой размерной фракции не превышала 3% общего количества бактериопланктона. Крупные бактерии обладают быстрым метаболизмом, вносят существенный вклад в общую продукцию гетеротрофного бактериопланктона, однако, в первую очередь выделяются фаготрофными протистами и лизируются фагами (Gasol et al., 1995; Pernthaler, 2005).

Доминирующими размерно-морфологическими группами бактериопланктона Горьковского водохранилища были мелкие палочки и кокки, а также среднеразмерные кокки и коккобациллы. Наибольшей численности и биомассы достигали мелкие палочки. Возможно, это особенность Горьковского водохранилища в позднелетний период, поскольку в других водоемах, в том числе расположенных в других географических зонах, по численности и биомассе бактериопланктона доминировали среднеразмерные кокки и коккобациллы (Кузнецова и др., 2021, 2022).

Трофические сети в водохранилищах сложные и разветвленные, а взаимоотношения между их компонентами разнообразные и динамичные. Это — одна из причин, что в нашем исследовании не выявлены корреляционные зависимости количества или биомассы бактериопланктона и его размерно-морфологических групп с их главными потребителями — гетеротрофными нанофлагеллятами. Такие взаимосвязи не всегда удается найти в водоемах, в частности, потому, что эти простейшие и вирусы совместно элиминируют наиболее активных бактерий из разных групп (Gasol, Vaqué, 1993; Wieltchnig et al., 2001; Segovia et al., 2016), и, как мы полагаем, в первую очередь, крупных и мелких палочек и мелких кокков. Кроме того, и бактерии, и нанофлагелляты используют в пищу инфузории и многоклеточный зоопланктон. В Горьковском водохранилище биомасса гетеротрофных нанофлагеллят достигала 4.9–77.7% (в среднем $41.6 \pm 18.4\%$) биомассы их главных пищевых объектов — бактерий, т.е. на большей части водохранилища нанофлагелляты были лимитированы “снизу” запасами пищи и, по-видимому, использовали другие пищевые источники, например, пикофитопланктон, достигающий в конце лета в Горьковском водохранилище высокого уровня количественного развития (Копылов, Косолапов, 2008).

Выявлено стимулирующее действие гетеротрофных нанофлагеллят на численность и биомассу среднеразмерных кокков и коккобацилл ($r = 0.55$ и 0.52 соответственно; $p \leq 0.05$). Эти бактерии имеют меньшее отношение площади поверхности к объему клеток, и поэтому менее активны и медленнее растут. Они менее привлекательны для нанофлагеллят, чем крупные и мелкие палочки. Однако, при элиминации конкурентов

из других размерно-морфологических групп среднеразмерные бактерии начинают делиться, а затем инфицироваться вирусами и выедаться фаготрофными протистами. В результате в сообществе опять увеличиваются доли крупных и мелких палочек и мелких кокков. Поэтому среднеразмерные кокки и коккобациллы активно делятся и выделяют продукты своего метаболизма только в течение короткого периода времени. Они поддерживают постоянными свои форму и объем, возможно, генетически, но по большей части ввиду кратковременности благоприятных условий. Среднеразмерные кокки и коккобациллы необходимы для существования всего бактериального сообщества. Возможно, это причина того, что на участках Горьковского водохранилища, где среднеразмерные бактерии были слабо представлены, скорость роста и продукция бактериопланктона уменьшались.

Результаты проведенных корреляционного и канонического анализов не позволили выявить экологические факторы, определяющие развитие бактерий на всем протяжении Горьковского водохранилища. По-видимому, в разных районах водохранилища определяющими могут быть разные факторы. Кроме того, эти факторы могут оказывать элиминирующее или стимулирующее влияние на разные размерно-морфологические группы бактериопланктона, структурируя его не столько в пространстве, сколько во времени.

Выводы. В Горьковском водохранилище в конце лета зарегистрированы сравнительно высокие средние величины численности, биомассы и продукции гетеротрофного бактериопланктона, характерные для слабоэвтрофного водоема. Отмечена высокая изменчивость этих параметров. Доминирующей и наиболее стабильной размерно-морфологической группой бактериопланктона были мелкие палочки. В водохранилище выделены верхний и нижний участки. На верхнем участке происходило последовательное уменьшение первичной продукции планктона и интенсивности темновой ассимиляции CO_2 от станции к станции. На нижнем участке, наоборот, интенсивность этих процессов постепенно возрастала. Также выделен район у г. Волгореченск, где в результате поступления теплых вод ГРЭС наблюдали увеличение активности бактерий и отмечали максимальные величины различных параметров бактериопланктона. Продукция фитопланктона в водохранилище обеспечивала в среднем лишь 33% потребностей гетеротрофного бактериопланктона в углеводе. По-видимому, остальная часть конструктивного и энергетического метаболизма бактерий поддерживается поступлением аллохтонных органических веществ, что подчеркивает важную роль в функционировании экосистемы водохранилища трофических сетей, основанных на деятельности гетеротрофных бакте-

рий. Гетеротрофные нанофлагеллаты выедали активных бактерий, относящихся к различным размерно-морфологическим группам, стимулируя наименее конкурентноспособных за ресурсы среднеразмерных кокков и коккобацилл.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод РАН) за гидролого-гидрохимические данные, полученные в ходе экспедиции по водохранилищам р. Волга в 2020 г.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 121051100102-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. 2001. Микробиологические процессы в Горьковском водохранилище // Вод. ресурсы. 28. № 1. Р. 47.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. матер. междунар. конф. Санкт-Петербург: Изд-во "Лема". С. 176.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. Москва: Изд-во Современ. гуманитар. ун-та.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Микрякова И.С. 2020а. Многолетняя динамика гетеротрофного бактериопланктона в крупном эвтрофном водохранилище // Биология внутр. вод. № 5. С. 469. <https://doi.org/10.31857/S0320965220050046>
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Заботкина Е.А. 2020б. Планктонное сообщество крупного эвтрофного водохранилища в период аномально высокой температуры воды // Биология внутр. вод. № 4. С. 315. <https://doi.org/10.31857/S0320965220040099>
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Макарова О.С. 2016. Разнообразие и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. им. И.Д. Папанина РАН. № 76(79). С. 35.
- Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Румянцев Е.В. 2014. Активность и эффективность роста гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 355. <https://doi.org/10.1134/S1062359014040050>
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. Москва: Наука.
- Кузнецова Е.В., Суханова Е.В., Косолапов Д.Б. 2021. Таксономическое разнообразие и размерно-морфологическая структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Микробиология. Т. 90. № 3. С. 315.
- Кузнецова Е.В., Косолапов Д.Б., Крылов А.И. 2022. Изменения размерно-морфологической структуры бактериопланктона в градиенте трофии пресных водоемов архипелага Шпицберген // Сиб. экол. журн. № 2. С. 176.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.
- Минеева Н.М., Макарова О.С. 2018. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 107. <https://doi.org/10.1134/S0320965218030129>
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С. 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020102>
- Михайленко Л.Е. 1999. Бактериопланктон днепровских водохранилищ. Киев: Ин-т гидробиологии НАН Украины.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Ленинград: Наука.
- Caron D.A. 1983. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. V. 46. № 2. P. 491.
- Caron D.A., Dam H.G., Kremer P. et al. 1995. The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen in surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda // Deep-Sea Res. V. 42. P. 943.
- Cavicchioli R., Ripple W.J., Timmis K.N. et al. 2019. Scientists' warning to humanity: microorganisms and climate change // Nat. Rev. Microbiol. V. 17. № 9. P. 569.
- Fenchel T. 1986. The ecology of heterotrophic microflagellates // Adv. Microb. Ecol. V. 9. P. 57.
- Gasol J.M., Vaqué D. 1993. Lack of coupling between heterotrophic nanoflagellates and bacteria: A general phenomenon across aquatic systems? // Limnol., Oceanogr. V. 38. № 3. P. 657.
- Gasol J.M., del Giorgio P.A., Massana R., Duarte C.M. 1995. Active versus inactive bacteria: size-dependence in a coastal marine plankton community // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 128. P. 91.
- Hagstrom A., Larsson U., Horstedt P., Normark S. 1979. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // Appl. Environ. Microbiol. V. 37. P. 805.
- Kato K., Oh S.-W., Yamamoto H. et al. 1992. Enclosure experiment on the control mechanism of planktonic bacterial standing stock // Ecol. Res. V. 7. P. 267.
- Lind O.T. 2002. Microbial production and reservoir zone trophic states // Lake Reservoir Manage. V. 18. P. 129.
- Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publ. P. 303.

- Pernthaler J.* 2005. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // *Nat. Rev. Microbiol.* V. 3. P. 537.
- Porter K.G., Feig Y.S.* 1980. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol., Oceanogr.* V. 25. № 5. P. 943.
<https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Segovia B.T., Domingues C.D., Meira B.R. et al.* 2016. Coupling Between Heterotrophic Nanoflagellates and Bacteria in Fresh Waters: Does Latitude Make a Difference? // *Front. Microbiol.* V. 7. Art. 114.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00114>
- Straškrabová V., Šimek K., Vrba J.* 2005. Long-term development of reservoir ecosystems – changes in pelagic food webs and their microbial component // *Limnologia.* V. 24. № 1–2. P. 9.
- Thorpe A.P., Jones J.R.* 2005. Bacterial abundance in Missouri (USA) reservoirs in relation to trophic state and global patterns // *Verh. Int. Ver. Limnol.* V. 29. P. 239.
- Tremaine A., Mills A.* 1987. Inadequacy of eukaryote inhibitor cycloheximide in studies of protozoan grazing on bacteria at the freshwater – sediment interface // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 53. P. 1969.
- Wieltschnig C., Kirschner A.K.T., Steitz A., Velimirov B.* 2001. Weak coupling between hetero-trophic nanoflagellates and bacteria in a eutrophic freshwater environment // *Microbiol. Ecol.* V. 42. P. 159.
- Wikner J., Hagstrom A.* 1988. Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predator-prey link regulating the bacterivores in the marine environment // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1988. V. 50. P. 137.

Distribution, Size-Morphological Structure and Production of Heterotrophic Bacterioplankton in Gorky Reservoir

E. V. Kuznetsova¹*, D. B. Kosolapov¹, I. S. Mikryakova¹, N. G. Kosolapova¹,
T. S. Maslennikova¹, and M. Yu. Skopina¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: kuzel@ibiw.ru

The abundance, biomass, size-morphological structure, growth rate and production of bacterioplankton, the intensity of primary phytoplankton production and dark fixation of CO₂, as well as the abundance and biomass of heterotrophic nanoflagellates were determined in a large plain eutrophic reservoir (Gorky Reservoir, Middle Volga). The abundance, biomass, and production of bacterioplankton were relatively high and averaged 7.6×10^6 cells/mL, 117.9 mg C/m³, and 59.2 mg C/(m³ × day), respectively. Heterotrophic nanoflagellates reached a high level of quantitative development – 6.9×10^3 cells/mL, 47.9 mg C/m³. Their biomass averaged $41.6 \pm 18.4\%$ of the bacterioplankton biomass, which indicates that, in addition to bacteria, nanoflagellates used other food sources. Small rods and cocci dominated among the size-morphological bacterioplankton groups and accounted for 36.3 and 33.3% of its total abundance, respectively. Small rods averaged more than a half (56.2%) of the total biomass and were the most stable component of the community. The growth rate and production of bacterioplankton increased in those parts of the reservoir where the medium-sized cocci and coccobacilli accounted for from 18.2 to 29.3% of the total abundance. The highest bacterial activity was recorded in the area affected by the warm waste waters of the Volgorechensk State District Power Plant. Based on the data obtained, the reservoir divided on the upper river section and the lower lake section.

Keywords: bacterioplankton, size-morphological groups, growth rate and production, heterotrophic flagellates, eutrophic plain reservoir