
1. БАКТЕРИОПЛАНКТОН ВОДОХРАНИЛИЩ МИРА (СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ)

1.1. Гидробиологический режим крупных водохранилищ различных физико-географических зон

По географическому положению различают водохранилища равнин, предгорных, плоскогорных и горных областей (Авакян, Салтанкин, Шаранов, 1987).

Водоохранилища равнин характеризуются следующими особенностями: значительной площадью водного зеркала и затопленных земель на единицу объема, небольшой максимальной (редко более 25 м) и средней (обычно 5—9 м) глубинами, небольшой глубиной сработки (2—7 м), значительным осушением площади зеркала при колебаниях уровня, интенсивностью переработки берегов и подтопления земель, комплексным использованием (на большинстве равнинных территорий развито многоотраслевое хозяйство).

Примером равнинных водохранилищ являются волжские, днепровские, Цимлянское, Новосибирское, Камское, Воткинское; в Западной Европе — это озеро-водохранилище Сайма (Финляндия); построенные для водоснабжения водохранилища Ститианс и Хейвсуотер (Англия), водохранилища Лох-Дерг и Лох-Эрн (Ирландия), Марна (Франция), Бигге (Германия).

Водоохранилища предгорных областей характеризуются большой максимальной (до 70—100 м) и средней (до 30—35 м) глубинами, значительной глубиной сработки (до 10—20 м), меньшей, чем на равнинах, интенсивностью переработки берегов и подтопления, крутыми берегами, осложняющими хозяйственное использование береговой полосы.

К таким водохранилищам относятся построенные на реках Или и Сыр-Дарье Капчагайское и Чардаринское, водохранилища Марш-Хаг и Тодд-Брук (Великобритания), Грюйер, Шиффенен, Эдлинг (Швейцария), а также каскады водохранилищ на Дунае и Рейне, которые обеспечили на соответствующих участках рек судоходство.

Горные водохранилища характеризуются небольшой площадью акватории и небольшим затоплением земель (редко превышающим десятки квадратных километров), большими глубинами (нередко более 100—200 м); очень большой глубиной сработки (в отдельных случаях до 50—100 м), менее резким, чем на равнинах, изменением площади водного зеркала при сработке; берегами, сложенными водоупорными скальными породами.

Примером таких водохранилищ являются Мингечаурское, Нигурское, Чиркейское (Кавказ); Нурекское, Токтогульское (Средняя Азия); Ириклинское, Аргазинское (Урал); Иркутское (Байкальское), Братское, Бухтарминское, Красноярское, Саянское (Сибирь).

В Западной Европе (Норвегии, Швеции, Германии, Польше и Чехии) водохранилища сосредоточены в основном в горах и на возвышенностях, где находятся и многие промышленные районы. Основная цель строительства горных водохранилищ — гидроэнергетика, ирригация, судоходство. Так, с целью судоходства на Дунае построены водохранилища Джердап и Габчиово-Надьмарош.

Горные водохранилища бедны биогенными элементами, холодноводные, почти не имеют мелководий, характеризуются низкой биопродуктивностью и, как правило, не имеют рыбохозяйственного значения.

Гидрохимический режим водохранилищ формируется под влиянием процессов, происходящих на водосборной площади, в прибрежной зоне и в самом водоеме.

Кислородный режим водохранилища является главным показателем «благополучия водоема», концентрация кислорода может варьировать от 2 до 250 % насыщения и изменяется по сезонам, годам, акватории и глубине водохранилища. На кислородный режим водохранилищ, расположенных в умеренной и субарктической зонах, существенное воздействие (от 2 до 8 мес) оказывает ледовый покров, с которым связан дефицит кислорода во всей водной массе. Содержание кислорода уменьшается в ночное время летом в периоды «цветения» воды, а также в районах скопления отмершей массы фитопланктона и высшей водной растительности.

Уменьшение содержания взвесей и цветности воды в водохранилищах (особенно в их приплотинных участках) приводит к увеличению ее прозрачности, в 5—10 раз превышающей этот показатель в речных водах.

Количество биогенных веществ — азота и фосфора и скорость их круговорота в водохранилищах выше, чем в речных условиях. Зарегулирование рек приводит к увеличению их биогенного стока. Характерно, что гидрологический и гидрохимический режим водохранилищ способствует уменьшению содержания соединений тяжелых металлов, их трансформации и аккумуляции в донных отложениях этих водоемов.

«Цветение» воды в первые годы существования водохранилищ наблюдается повсеместно, но в последующие годы его интенсивность и повторяемость существенно уменьшаются. «Цветение» воды часто именуют «раковой опухолью» водоемов планеты. При этом основной причиной «цветения» называют создание водохранилищ. Однако «цветут» сейчас и реки, и даже такие горные озера, как Севан, Женевское и др. Причина этого — избыточное поступление в водоемы со сточными водами азота, фосфора, а также изменение термического режима многих озер и водохранилищ из-за сброса подогретых вод тепловых и атомных станций (Сиренко, Гавриленко, 1978).

Наиболее благополучным режимом кислорода отличаются горные водохранилища, в которых его концентрация не падает ниже 70 % растворимости благодаря слабому развитию водной растительности.

Специфический уровенный режим обуславливает преобладание в водохранилищах воздушно-сухой растительности до глубины 1,5—2,0 м. Площадь ее во многих водохранилищах занимает 20—30 % акватории. Растительный покров на мелководьях обычно формируется в течение 10—15 лет.

В условиях зарегулированного стока реки изменяется видовой состав зоопланктона и соотношения его отдельных групп. По мере уменьшения водообмена значение ракообразных в общей биомассе зоопланктона возрастает, доля которых достигает 70—95 %. Летняя биомасса зоопланктона в водохранилищах Днепра, средней Волги, Ангары, верхнего Енисея возрастает в пелагиали в 50—100 раз, в литорали — в 300—350 раз (Авакян и др., 1987). Это положительный фактор, поскольку зоопланктонты являются кормом для развития рыб-планктофагов. Угнетающее воздействие на зоопланктон оказывают «цветение» и загрязнение водной среды.

Анализ гидрологических, гидрохимических и гидробиологических особенностей водохранилищ показывает, что это принципиально иной, чем озера и реки, тип водного объекта с существенно пространственно неоднородной структурой абиотических условий, различающейся численностью и продуктивностью основных экологических компонентов.

В Западной Европе действуют более жесткие, чем в большинстве других регионов, критерии оценки затопляемых земель и объектов с экономических, природоохранных, культурно-эстетических и других позиций. Здесь преобладают небольшие и средние водохранилища. Крупные водохранилища (1 млн. м³ и более) сосредоточены в основном в Северной Америке, Азии и в европейской части бывшего СССР.

Существуют классификации водохранилищ по конфигурации, объему и площади водного зеркала, характеру регулирования стока, показателю водообмена. В условиях усиливающегося антропогенного воздействия на водоемы большую практическую важность приобретают вопросы классификации и типизации водохранилищ по характеру и степени этого воздействия. В таком направлении может быть использован критерий трофности, в соответствии с кото-

рым различают дистрофные, олиготрофные, мезотрофные, евтрофные и гиперевтрофные водохранилища.

Большинство водохранилищ мира создано за последние два-три десятилетия, и, естественно, исследования их гидробиологического режима ограничены во времени. Из крупных водохранилищ мира изучено не более 10 %.

Наиболее полно бактериальные процессы исследованы в Рыбинском водохранилище (создано в 1940 г.), где некоторые показатели имеют данные за 15 лет (Романенко, 1972), ангарских водохранилищах (Кожова, 1964, 1970; Мамонтова, 1976; Кожова, Мамонтова, 1979), днепровском каскаде (Гак, 1975, а также наши работы). Многолетние и разносторонние микробиологические исследования проведены на водохранилищах Влтавского каскада в бывшей Чехословакии (Straškrabova et al., 1973) и на водохранилище Вольта (Boswas, Ruth, 1972). Сведений о бактериопланктоне и его роли в экосистемах крупнейших водохранилищ мира, расположенных в Африке, США и Канаде, в доступной нам литературе не обнаружено.

Имеющиеся микробиологические данные не равноценны по широте, глубине охвата и завершенности представленных результатов. Для большей сопоставимости микробиологических характеристик водохранилищ, различных по своей трофности, мы соответствующие показатели приводили, по возможности, в период становления водохранилищ. Микробиологические характеристики водохранилищ, различающихся по трофности, приведены в табл. 1.

Примером олиготрофного водохранилища является *Иркутское*, которое создано подпором вод Иркутской ГЭС на участке р. Ангары от ее истока из оз. Байкал до г. Иркутска. Наполнение водохранилища началось в декабре 1956 г. и было завершено к концу 1960 г. Микробиологические исследования этого водохранилища, проведенные в различные сезоны года (1957—1960 гг.), показали, что общее количество бактерий максимальным было в августе 1957 г., а также в нижней части водохранилища в сентябре 1960 г. Значения этих показателей не превышали (Кожова, Мамонтова, 1979) соответственно 0,44 и 0,47 млн. кл/мл.

1. Бактериопланктон водохранилищ мира (сравнительный анализ)

1. Микробиологическая характеристика водохранилищ разного типа

Типы водоемов	Водохранилища	Годы заповенения	Объем, км ³	Средняя глубина	Период исследования	Общее количество обнаруженных бактерий, млн. кл/мл	Биомасса бактерий	Количество геотеротрофных бактерий, тыс. кл/мл	Авторы
Олиготрофные	Иркутское	1956—1960	48,50	4,0	1957—1960	0,45	—	—	Кожова, Мамонтова, 1979; Богданов, 1975
	Кайракумское	1956—1959	4,20	8,0	1965—1967	0,80	1,30	0,80	
	Штеховице	1945	0,01	9,8	1963	0,60	—	0,30	Straškrabova et al., 1973
	Рыбинское	1940—1947	26,00	5,5	1954—1959	1,40	0,86	0,20	Романенко, 1972
Мезотрофные	Бухтарминское	1960—1969	50,00	9,0	1961—1969	2,20	1,70	1,60	Гулая, 1975
	Усть-Каменогорское	1952	0,60	17,0	1959—1964	1,90	1,10	1,10	Гулая, 1975
	Братское	1961—1965	169,30	31,0	1965—1970	0,92	0,80	0,75	Кожова, Мамонтова, 1979
	Слапы	1954	0,30	19,5	1963—1964	0,50	—	0,90	Procha sova et al., 1973
Евтрофные	Иваньковское	1937	1,10	4,0	1975	3,00	—	0,45	Столбунув, 1979
	Дубоссарское	1955	0,50	7,5	1958	8,70	8,20	0,45	Дымчишина, Кривенцова, 1964
	Киевское	1965—1966	3,70	4,5	1966—1967	5,00	4,10	2,80	Михайленко, 1972
	Кременчугское	1960—1961	13,50	6,0	1961—1963	7,90	6,80	17,00	Гак, 1975
	Каховское	1955—1958	18,20	8,0	1958—1959	4,50	5,50	7,00	Гак, 1975

В олиготрофном *Кайраккумском* водохранилище (построено на р. Сырдарье в Таджикистане в 1956—1959 гг.) были проведены в 1965—1967 гг. исследования в течение всего года. В сезонной динамике бактерий Кайраккумского водохранилища независимо от водности года в одни и те же месяцы (июль, сентябрь) регистрировались два пика (Богданов, 1975). Общее число бактерий в июле 1965—1967 гг. изменялось в пределах 0,3—1,2, составляя в среднем 0,8 млн. кл/мл, а их биомасса — 0,4—1,9, в среднем — 1,3 мг/л. Количество гетеротрофных бактерий — деструкторов белковых соединений в соответствующий период было 0,16—1,2, в среднем — 0,8 тыс. кл/мл.

В Штеховице (водохранилище, построенное в Чехословакии в 1945 г.) общее число бактерий в летне-осенний период 1963 г. составляло в среднем 0,6 млн. кл/мл, количество гетеротрофов, растущих на МПА, — 0,3 тыс. кл/мл (Straškrabova et al., 1973).

Примером мезотрофных водохранилищ являются волжские — *Рыбинское* (1940—1947)*, *Горьковское* и *Куйбышевское* (1955—1957)*, *Саратовское* (1968)*, *Волгоградское* (1958—1960)*.

Наиболее старым и, соответственно, наиболее изученным водохранилищем является Рыбинское, которое вызвало глубокие изменения всего природного комплекса обширной Молого-Шекснинской низины. Водохранилище создано с целью получения дешевой электроэнергии и улучшения условий судоходства в бассейне верхней Волги.

Микробиологические исследования этого водоема были начаты В.И.Романенко и М.И.Новожиловой в 1954 г. и непрерывно продолжались в течение 15 лет до 1970 г. (Рыбинское водохранилище, 1972).

Общее число бактерий в летний период (июль) 1954—1959 гг. изменялось в Рыбинском водохранилище в пределах 0,56—2,00 и составляло в среднем 1,36 млн. кл/мл. Отметим, что за весь период исследования (1954—1970 гг.) среднее значение общей численности бактериопланктона в июле составляло 1,4 млн. кл/мл. Биомасса

* Годы наполнения.

бактерий в Рыбинском водохранилище составляла 0,4—1,9, в среднем — 0,8 мг/л (данные за июль 1954 г.). Количество бактерий — де-структоров белковых соединений в 1954—1959 гг. отличалось невы-сокими показателями — 0,20—0,25, в среднем — 0,22 тыс. кл/мл и продолжало оставаться таким до 1965 г. Среднее количество этих бактерий в июле за период 1954—1965 гг. не превышало 0,27 тыс. кл/мл.

К мезотрофным водохранилищам относятся *Бухтарминское* и *Усть-Каменогорское*, расположенные каскадом в бассейне верхне-го Иртыша на территории Казахстана.

Наполнение Бухтарминского водохранилища началось весной 1960 г. и продолжалось до 1969 г. (10 лет). По физико-географиче-ским, морфологическим и гидрологическим особенностям Бухтар-минское водохранилище подразделяют на три части: верхнюю — озерную, среднюю — горнодолинную и нижнюю — горную. Много-летние систематические наблюдения (Гулая, 1975) показали, что содержание бактериопланктона в целом по Бухтарминскому водо-хранилищу в период его наполнения колебалось от 0,1 до 12,3 млн. кл/мл. Наиболее плотно населена бактериопланктоном верхняя, озерная часть водохранилища, наименее — нижняя, горная.

Численность бактериопланктона в летний период (1961—1969 гг.) в озерной, горно-долинной и горной частях водо-хранилища составляла в среднем соответственно 3,2; 2,0 и 1,5 млн. кл/мл. В целом по водоему общее количество бактерий было 2,2 млн. кл/мл. Средняя биомасса бактерий за период 1961—1969 гг. для верхней, средней и нижней частей водохранилища равнялась 3,3; 1,3 и 0,5, в среднем — 1,7 мг/л.

В Бухтарминском водохранилище в первые годы его наполне-ния не отмечалось вспышки в развитии гетеротрофных бактерий (растущих на МПА), как это наблюдали многие исследователи в дру-гих водохранилищах. Объясняется это тем, что до 1966 г. фактиче-ски была заполнена только глубоководная, гористая часть водохра-нилища, где с первого года заполнения из-за больших глубин созда-лись условия, мало благоприятные для развития этих бактерий. По-сле затопления в 1966 г. обширной территории озерной части коли-чество гетеротрофов резко возросло и достигло максимального зна-

чения уже в следующем году, что указывает на интенсивную минерализацию затопленного органического вещества. Особенно активно она происходила на участках, где были затоплены вековые заросли тростника и другой высшей водной растительности, о чем свидетельствовало уменьшение содержания растворенного в воде кислорода и увеличение количества CO_2 .

Численность бактерий, растущих на МПА, в июле 1967 г. в озерной, горно-долинной и горной частях водохранилища составляла соответственно, 3,1; 1,0 и 0,8, в среднем — 1,6 тыс. кл/мл.

Мезотрофное Усть-Каменогорское водохранилище было создано в 1952 г. на р. Иртыш (Казахстан). Долина Иртыша в пределах распространения подпора водохранилища имеет каньонообразный характер. Водохранилище практически не имеет литорали. В 1960 г. р. Иртыш перекрыли плотиной Бухтарминской ГЭС, в результате чего Усть-Каменогорское водохранилище оказалось нижним бьефом Бухтарминского. Произошло существенное изменение гидрологического и, как следствие, гидробиологического режима Усть-Каменогорского водохранилища. В первую фазу (1952—1960 гг.) водоем был тепловодным (летом температура воды достигала 20—23°C и не изменялась до осени). Во вторую фазу (с 1960 г. по настоящее время) под влиянием расположенного выше глубоководного Бухтарминского водохранилища Усть-Каменогорское стало холодноводным. В этот период в нём в 2 раза сократился водообмен, повысилась прозрачность воды.

Микробиологические исследования Усть-Каменогорского водохранилища проводились ежегодно с 1959 по 1969 г. (Гулая, 1975). Уже в первый год (1960) после зарегулирования стока Иртыша плотиной Бухтарминской ГЭС общее количество бактерий в Усть-Каменогорском водохранилище снизилось почти в 2 раза. В целом по водохранилищу за период первой фазы его существования (1959) общее число бактерий было 2,5 млн. кл/мл, их биомасса — 1,3 мг/л, после изменения режима водохранилища в период второй фазы (1960—1964 гг.) эти показатели уменьшились до 1,3 млн. кл/мл и 0,9 мг/л.

Количество гетеротрофных бактерий в первой фазе существования водохранилища было также выше, чем во второй, — 2,0 и

0,2 тыс. кл/мл соответственно в июле — августе 1959 и 1960—1963 гг. Такое уменьшение содержания бактерий — деструкторов белковых соединений после перекрытия Иртыша Бухтарминской плотиной является результатом сокращения поступления с речной взвесью органического вещества вследствие создания Бухтарминского водохранилища, выполняющего роль отстойника, а также подавления в самом Усть-Каменогорском водохранилище развития макрофитов из-за больших колебаний уровня воды.

К мезотрофным водохранилищам относится также *Братское* (создано в 1961 г. подпором вод Ангары и ее крупных притоков — рек Оки и Ии). Максимальная глубина — 110 м зарегистрирована в приплотинной части. Период наполнения водохранилища продолжался до 1965 г. Численность бактериопланктона в этом водохранилище в июле — августе 1965—1970 гг. составляла 0,55—1,02, в среднем — 0,92 млн. кл/мл, их биомасса — 0,50—0,96, в среднем — 0,73 мг/л. Количество гетеротрофных бактерий — деструкторов белковых соединений летом 1965—1967 гг. изменялось от 0,4 до 1,2 и составляло в среднем 0,75 тыс. кл/мл (Кожова, Мамонтова, 1979).

К мезотрофным относится также водохранилище Слапы, которое расположено на Среднечешской равнине и питается рекой Влтава. Верхнее течение р. Влтавы загрязняется сточными водами предприятий целлюлозно-бумажной промышленности, однако находящееся непосредственно перед Слапами водохранилище Орлик является своего рода отстойником этих загрязненных вод. Заполнение Слапы началось в 1954 г. В летний период 1963—1964 гг. общее число бактерий составляло в этом водохранилище 0,5 млн. кл/мл, количество гетеротрофных бактерий — 0,9 тыс. кл/мл (Procha cova et al., 1973).

Евтрофные водохранилища могут быть представлены Ивановским, Дубоссарским, а также днепровскими водохранилищами.

Иваньковское является одним из старейших волжских водохранилищ и играет существенную роль в питьевом водоснабжении Москвы. Оно было заполнено в 1937 г. По ряду ландшафтных и гидрологических признаков в Ивановском водохранилище отчетливо выделяются русловые — Волжский и Иваньковский плесы, а также Шошинский плес. Волжский плес в наибольшей степени испытыва-

ет влияние сточных вод г. Калинина, Ивановский — принимает теплообменные воды ТЭС. Общее число бактерий составляло летом 1975 г. в Ивановском водохранилище 3,0 млн. кл/мл, количество гетеротрофных бактерий — деструкторов белковых соединений — 0,45 тыс. кл/мл (Столбунов, 1979).

Дубоссарское водохранилище построено на территории Молдовы в результате зарегулирования р. Днестр (1955 г.) в ее среднем течении. Более половины (66 %) водного зеркала водохранилища расположено на залитой, преимущественно окультуренной территории долины Днестра, где до создания водохранилища были пашни, сады, огороды, сенокосы, а также пойменные леса. В 1957—1959 гг. в Дубоссарском водохранилище были проведены бактериальные исследования (Дымчишина-Кривенцова, 1964), которые являлись частью комплексных гидробиологических исследований. Общее число бактерий в летний период (август) 1958 года составляло 8,7 млн. кл/мл, их биомасса — 8,2 мг/л, количество гетеротрофных бактерий — 0,45 тыс. кл/мл.

Были проведены микробиологические исследования *Киевского, Кременчугского и Каховского водохранилищ* днепровского каскада, которые расположены в полесье, лесостепной и степной зонах (Гак, 1975; наши данные). В период становления общее число бактерий в Киевском водохранилище (1966—1967 гг.) составляло 5,0 млн. кл/мл, их биомасса — 4,1 мг/л, количество гетеротрофов — деструкторов белковых соединений — 2,8 тыс. кл/мл. Для Кременчугского водохранилища соответствующие показатели (1961—1963 гг.) были такими: 7,9 млн. кл/мл, 6,8 мг/л и 17,0 тыс. кл/мл, для Каховского (1958—1959 гг.) — 4,5 млн. кл/мл, 5,5 мг/л и 7,0 тыс. кл/мл.

Анализ микробиологических характеристик водохранилищ различной степени трофности показал (см. табл. 1), что они минимальны для олиготрофных водохранилищ: общее число бактерий — 0,45—0,8, в среднем 0,6 млн. кл/мл, количество гетеротрофов — 0,3—0,8, в среднем 0,55 тыс. кл/мл. В мезотрофных водохранилищах эти показатели были на порядок выше: 1,0—2,2, в среднем 1,4 млн. кл/мл; 0,8—1,7, в среднем 1,1 мг/л и 0,2—1,6, в среднем 1,0 тыс. кл/мл. В евтрофных водохранилищах бактериальные параметры были максимальными и превышали соответствующие значения

для мезотрофных водохранилищ в среднем в пять раз: 3,0—8,7, в среднем 5,8 млн. кл/мл; 4,1—8,2, в среднем 6,1 мг/л и 0,45—1,70, в среднем 5,5 тыс. кл/мл. Следует отметить, что минимальный предел количества гетеротрофных бактерий в водохранилищах разных типов не отличался.

1.2. Роль абиотических факторов среды в развитии бактериального населения водоемов

Определяющая роль бактерий в круговороте веществ в водоемах обусловлена их высокой численностью, быстрым размножением, чрезвычайно высокой активностью, легкой приспособляемостью к условиям существования. По скорости размножения бактерии не имеют себе равных среди других организмов: при благоприятных условиях их клетки делятся через каждые полчаса.

Бактериальное население водоемов использует для своего развития как растворенное (РОВ), так и взвешенное (ВОВ) органическое вещество. Содержание РОВ в природных водах существенно превышает ВОВ. Скорость оборачиваемости компонентов РОВ не одинакова и в отдельных случаях может достигать 1000 лет (Скопинцев, 1967). Такие биохимически устойчивые органические вещества представлены водным гумусом, который может составлять до 75% РОВ (Скопинцев, 1950; Майстренко, 1965). В результате разложения высокомолекулярных соединений водного гумуса образуются низкомолекулярные соединения, которые вновь вовлекаются в биологический круговорот (Багнюк, 1969).

Количество лабильного органического вещества снижается от общей его концентрации по мере уменьшения степени трофности водоемов: в евтрофных водоемах оно составляет 15 %, мезотрофных — 3 и дистрофных не превышает 1,5 % (Кузнецов, 1970).

Содержание биологически подвижных органических веществ в пресных водах не превышает 1—2 мг/л, что является достаточным для обитающих в них гетеротрофных бактерий (Zobell, Grant, 1942,

1943). Концентрация этих веществ выше 10 мг/л отрицательно сказывается на развитии бактерий (Wright, Hobbie, 1965). Одним из источников РОВ в водоеме являются продукты метаболизма водных растений и животных. Установлено, что фитопланктон выделяет в среду в виде РОВ до 20 % первичной продукции, образуемой в результате фотосинтеза (Fogg et al., 1965; Fogg, 1971).

На примере Рыбинского водохранилища показано, что в период массового развития фитопланктона его прижизненных выделений вполне достаточно для поддержания продукции бактерий на определенном уровне (Сорокин, 1974). Взвешенное органическое вещество на 80 % разлагается в водной массе (Кузнецов, 1949, 1952).

Количество растворенного органического вещества, поступающего в водоем в результате посмертной минерализации гидробионтов, существенно превышает его содержание, обусловленное экскрецией живых клеток. Так, показано, что в результате разложения фитопланктона поступление РОВ в 2—6 раз превышает его выделение в процессе жизнедеятельности (Saunders, 1972). Органические вещества, поступающие в водоем в результате внутриводоемных процессов, характеризуются большей биохимической подвижностью, чем аллохтонное органическое вещество. Индикаторами труднодоступных веществ типа гуматов являются споровые бактерии (Кузнецов, 1949; Мишустин, 1978), пектины разрушаются микобактериями (Кузнецов, Дзюбан, 1960).

Развитие микрофлоры в водоемах определяется также наличием основных биогенных веществ (азота и фосфора) и возможностью их регенерации (Кузнецов, 1974; Сорокин, 1974). Дефицит биогенных веществ подавляет бактериальные процессы окисления органического вещества (Сорокин, 1974). Оптимальное соотношение основных биогенных элементов (C:N:P) для деструкции органического вещества составляет 125:5:1 (Alexander, 1961). Особенно чувствителен бактериопланктон к отсутствию фосфора. Установлено, что в озерах бактерии являются конкурентами растений по использованию неорганического фосфора (Rigler, 1956). В период «цветения» водоросли способны практически полностью поглощать из среды фосфор. Показано, что низкие концентрации азота и фосфо-

ра (0,14—0,97 мг N/л и 0,01—0,04 мг P/л) могут уменьшать численность бактерий в 13—15 раз. В то же время концентрация азота и фосфора, не превышающая соответственно 1,18 и 0,165 мг/л, стимулирует развитие бактерий (Янкявичус, 1970, 1979). При дальнейшем увеличении концентрации этих биогенных веществ в водной среде они могут превратиться из агентов стимулирования жизненных функций бактерий в их токсиканты, в результате чего возникают серьезные нарушения в водных экосистемах. При концентрации фосфора 0,5—0,7 мг/л в литоральной части Кременчугского водохранилища было отмечено резкое падение численности бактерий и зоопланктона (Зимбалева, Пикуш, Журавлёва, 1974).

Одним из мощных экологических факторов, влияющих на развитие бактерий, является температура. Однако ее влияние на численность бактериального населения — лишь одна из составляющих сложных и взаимосвязанных процессов в водоеме. Для Рыбинского водохранилища, где характер и количество растворенного органического вещества в течение вегетационного периода довольно стабильны, было отмечено значительное влияние температуры на скорость размножения бактерий непосредственно в водоеме (Кузнецов, Романенко, Карпова, 1966). Продолжительность генерации бактерий определяли радиоуглеродным методом в течение вегетационного сезона. Установлено, что с увеличением температуры скорость размножения бактерий возрастает. Так, в мае при температуре воды 8,5° С продолжительность генерации бактерий составляла 82 ч, в июле при повышении температуры до 25,9° С она сократилась до 12 ч, а в середине сентября, когда температура снизилась до 12,5° С, этот показатель вновь возрос до 67 часов. Температура воды в пределах до 18° С, по мнению Д.З.Гак (1975), является основным экологическим фактором, регулирующим скорость размножения бактерий в водохранилищах Днепра. При дальнейшем повышении температуры теряется ее лимитирующее значение, так как в пределах 18—26° С она оптимальна для обменных процессов.

Опосредованное влияние температуры на бактериальное население водоемов может выражаться через фитопланктон, когда

при соответствующем её изменении могут иметь место его стимуляция либо отмирание, в результате чего водная среда обогащается лабильным органическим веществом вследствие процессов метаболизма или деструкции отмерших растительных клеток. При этом непосредственное влияние температуры может сказываться значительно слабее, чем обогащение водной среды органическим веществом. Как показали наблюдения С.И.Кузнецова (1934, 1962, 1966), максимальное число бактерий в эпилимнионе Рыбинского водохранилища, оз. Белого в Косине и других озер было отмечено в ноябре при температуре около 9° С, когда происходило интенсивное отмирание фитопланктона, а температура выражалась величинами значительно более низкими, чем оптимальные для развития бактерий.

Наши данные, полученные в осенне-зимний период в нижней части Кременчугского водохранилища в 1985 г., подтвердили выводы С.И.Кузнецова. Так, сравнение общей численности бактерий и их гетеротрофной компоненты, участвующей в минерализации белковых соединений, в начале октября при температуре 10,7—14,2° С и в феврале при температуре 0,2—0,9° С показало близость исследованных микробиологических показателей. Численность бактериопланктона осенью и зимой соответственно составила 1,6 и 1,15 млн. кл/мл, биомасса — 0,68 и 0,64 мг/л, а количество исследованных гетеротрофных бактерий зимой даже несколько превышало их показатели в осенний период — 180 и 160 кл/мл.

В.Г.Драбкова (1981), исследуя озера трех географических зон — лесотундры, тайги и лесостепи — показала, что из двух факторов (температура и состав органического вещества) определяющим для бактерий является органическое вещество.

1.3. Бактериальные процессы трансформации органического вещества в водоеме

Способность бактерий при дыхании разлагать практически любые органические соединения лежит в основе самоочищения водоемов.

Другим аспектом деятельности бактерий, также способствующим самоочищению водоемов, является их трофическая роль, состоящая в передаче энергии через бактериальный белок от загрязняющих веществ водным животным.

Особую роль играют бактерии в процессах трофодинамики при гиперпродукции синезеленых и нитчатых водорослей, а также высшей водной растительности.

Планктонные бактерии, основная масса которых представлена гетеротрофными организмами, активно влияют на интенсивность и направленность круговорота органического вещества в водных экосистемах (Драбкова, 1981). Минерализация органического вещества как автохтонного, так и аллохтонного происхождения связана с энергетическим и конструктивным обменом бактерий (Кузнецов, 1974) и является, наряду с фотосинтезом планктона, самым крупномасштабным процессом, протекающим в водной среде (Сорокин, 1974). Бактерии ассимилируют 50—70 % энергии органического вещества. При этом 25—50 % утилизированной в процессе микробного метаболизма энергии используется для биосинтеза микробных клеток (Сорокин, 1974; Гак, 1975). В состав бактерий входят те же биогенные элементы и микроэлементы, что и в состав высших растений и животных. Это обеспечивает полноценность бактериальной пищи для водных беспозвоночных (Родина, 1949, 1957; Янкаявичус, Антанинене, Станкявичене, 1979).

В водохранилищах Днепра, где первичное продуцирование осуществляется в основном крупными колониальными синезелеными водорослями, нитчатыми зелеными водорослями и макрофитами, бактерии являются основным источником пищи для фильтраторов зоопланктона (Гак, 1975).

В высокoeвтрофных водоемах повышается поток энергии через бактериопланктон, но снижается отношение бактериальной продукции к продукции других биологических сообществ. В водоемах со значительным поступлением аллохтонных органических веществ отношение продукции бактерий к продукции фитопланктона

возрастает до 0,8—1,0. Расчеты продукции бактерий, сделанные Ю.И.Сорокиным (1972) по Рыбинскому и Братскому водохранилищам, показали, что 2/3 бактериальной биомассы продуцируется в этих водоемах за счет аллохтонных органических веществ. Известны случаи, когда в водохранилищах Днепра (Днепродзержинском и Запорожском) бактериальная продукция превышала первичную продукцию фитопланктона (Гак, 1975).

Гетеротрофные организмы, составляющие основную массу бактерий в водоемах и использующие в качестве источника энергии растворенные органические вещества, занимают промежуточное положение между первым и вторым трофическими уровнями (Драбкова, 1981). Это объясняется тем, что, кроме готового органического вещества, они усваивают около 6 % свободной углекислоты (Романенко, 1964). По мнению Ю.И.Сорокина (1972), гетеротрофные организмы, трансформирующие аллохтонное органическое вещество в оформленную биомассу своих тел и делающие его доступным для зоопланктона, могут быть отнесены к первому трофическому уровню. Но поскольку органическое вещество не всегда поступает в биологический круговорот через бактериопланктон, вопрос остается дискуссионным. Хемо- и фотосинтезирующие бактерии, численность которых в планктоне невелика, с точки зрения продукции органического вещества относятся к первому трофическому уровню (Драбкова, 1981).

Прирост бактериальной биомассы и потребление планктонным сообществом кислорода на окисление органических веществ находятся в определенной зависимости, о чем свидетельствует количественная связь этих параметров с поступлением в экосистему легкоразлагаемых органических веществ (Кузнецов, 1970; Гак, 1975).

Интенсивность ассимиляции бактериопланктона зависит от содержания и состава органического вещества в водоеме. В олиготрофных и мезотрофных озерах лесной зоны органического вещества едва хватает на поддержание имеющегося уровня числен-

ности бактериопланктона, а в евтрофных озерах бактерии используют 30—50 % общего содержания органических веществ. Наиболее интенсивно усваивается органическое вещество, образованное за счет фотосинтеза водорослей. В озерах, где основным источником органического вещества являются макрофиты, процесс его ассимиляции бактериями снижается до 26 %. И в водной толще, и в донных отложениях гипераккумуляция органического вещества может привести к некоторому угнетению активности бактерий. В тех водоемах, где основным источником органического вещества становятся макрофиты, наблюдается дистрофирование, а там, где таким источником является фитопланктон — евтрофирование (Драбкова, 1981).

Кислородный режим водоема оказывает огромное влияние на минерализующую деятельность бактериопланктона и тем самым на процесс самоочищения. Интенсивность микробиологических процессов резко снижается и меняется их направленность при недостаточном содержании кислорода (менее 0,1—0,5 мг/л). В анаэробных условиях образуются восстановленные соединения, большинство из которых отрицательно влияет на кислородный режим водоема и качество воды (Кузнецов, 1970). Продукты анаэробного распада органического вещества служат энергетическим субстратом для хемоавтотрофов (Сорокин, 1964; Sorokin, 1965).

Кислородный баланс на мелководьях в зоне зарослей определяется выделением кислорода в процессе фотосинтеза, его поглощением в процессе дыхания и убылью при разложении растений. Средняя величина эффективной первичной продукции в литоральной зоне Киевского и Кременчугского водохранилищ, по расчетам А.Д.Приймаченко (1981), составляла для фитопланктона соответственно 1,2 и 1,3, для фитомикробентоса — 2,03 и 1,75, для нитчатых водорослей — 0,79 и 0,14 и для высшей водной растительности — 0,84 и 0,14 (г O₂/м² в сутки).

В зарослях погруженных макрофитов может наблюдаться перенасыщение воды кислородом (Кабанов, 1961, 1962). Однако су-

существует мнение, что на минерализацию отмерших погруженных макрофитов расходуется такое же количество кислорода, какое выделяется в процессе фотосинтеза, и что в целом их значение в кислородном балансе водоема сводится к нулю. Что же касается воздушно-водных растений, то их роль в кислородном балансе водоема отрицательна, так как кислород воды, убывающий в процессе разложения растений, не пополняется за счет фотосинтеза (Щепаньски, 1977).

Метаболизм аэробных бактерий как с количественной, так и с энергетической стороны может быть охарактеризован интенсивностью их дыхания, т.е. количеством кислорода, ассимилированного бактериями в процессе окисления различных органических веществ (Винберг, 1946; Zobell, 1940а, б; Zobell, Stadler, 1940). При этом коэффициент $K_2 \left(\frac{P}{P+D} \right)$, характеризующий эффективность использо-

вания ассимилированной бактериями энергии на рост, может служить показателем использования питательных веществ.

Так как в водоеме преобладают гетеротрофные бактерии, интенсивность дыхания бактериопланктона является показателем скорости минерализации как взвешенного, так и растворенного органического вещества. В озерах с естественным режимом с увеличением легкоусвояемого органического вещества повышается энергетический коэффициент K_2 (Драбкова, 1981). Он уменьшается, если в воде накапливаются вещества типа жиров, парафина, имеющие большой запас энергии, которая тратится на дыхание бактерий, а не на прирост биомассы. Увеличение содержания углеводов приводит к более эффективному использованию энергии, в результате чего повышается K_2 (Драбкова, 1981). Однако, по данным Д.З.Гак, внесение избыточного количества глюкозы в опытах с волжской водой существенно снижает K_2 бактерий. Аналогичные изменения в соотношении конструктивного обмена и дыхания были отмечены при загрязнении водоемов бытовыми стоками (Гак, Инкина, 1975; Инкина, 1979).

Широкий спектр биохимической активности бактерий позволяет им использовать в качестве источников энергии такие вещества, которые для других организмов не доступны. Наиболее полно (до CO_2 и H_2O) сложные органические вещества разрушаются бактериями при достаточном содержании в среде кислорода. В анаэробных условиях происходит окислительно-восстановительная перестройка органических молекул с образованием низкомолекулярных органических соединений, большинство из которых оказывает отрицательное влияние на гидробионтов и качество воды.

Таким образом, анализ специальной литературы по микробиологическому режиму водохранилищ мира показал, что развитие бактериального населения водохранилищ независимо от их физико-географической зоны определяется степенью трофности водоема, обусловленной характером и степенью антропогенного воздействия. В литературе широко представлены данные о влиянии на развитие бактерий таких факторов, как температура, количество и качество органического вещества, биогенных веществ, содержание кислорода. Установлено, что участие бактерий в процессах трофодинамики, деструкции органического вещества, а также эффективность использования ассимилированной энергии на рост зависят от природы используемого органического вещества.

Полученные нами на водохранилищах Днепра многолетние (25 лет) количественные характеристики по бактериальным процессам трансформации органического вещества позволили не только установить, но и в значительной степени объяснить закономерности функционирования бактерий при действии природных и антропогенных факторов. Существенным вкладом в экологию бактерий являются также результаты исследований структурно-функциональных характеристик бактериального сообщества в условиях действия токсического и радиоактивного загрязнения, обусловленного аварией на ЧАЭС.

Соответствующая информация в научной литературе отсутствует.