
4. БАКТЕРИОПЛАНКТОН КИЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

4.1. Физико-географические особенности водохранилища

Киевское водохранилище (рис. 3) занимает головное положение в каскаде днепровских водохранилищ. Его заполнение было начато в 1965 г., а к весне 1966 г. уровень в нем достиг нормального подпорного горизонта. Площадь водохранилища — 922 км², объем — 3,73 км³.

Киевское водохранилище расположено в Полесье. Оно пополняется водами Днепра и его притоков — Припяти и Тетерева, а также мелких речек и ручьев. При подготовке ложа водохранилища вся древесная и кустарниковая растительность была уничтожена.

Максимальные глубины в водохранилище (до 18 м) отмечены в приплотинной части, средняя глубина — 4,5 м. Особенностью его является наличие больших мелководных акваторий — 40 % его площади, где глубина не превышает 2 м. Водообмен в Киевском водохранилище осуществляется 9—12 раз в год в зависимости от величины суммарного стока Днепра и Припяти. В период паводка (апрель — май) гидрологический режим водохранилища приближается к речному. В летнюю межень (июнь — июль) проточность водохранилища резко падает и устанавливается озерный режим.

На водоем большое влияние оказывает естественный гидрохимический сток. Он характеризуется повышенной цветностью воды, сравнительно высокой концентрацией железа (0,20—0,32 мг/л) и пониженной концентрацией фосфора — 0,01—0,02 мг/л (Денисова, 1979). На гидробиологический режим Киевского водохранилища оказывают влияние высокие весенние паводки.

4.2. Структура, распределение и сезонная динамика бактериопланктона

Определение общего количества бактерий в водоемах позволяет судить об их санитарном состоянии, продуктивности, а также о концентрации органического вещества и степени его минерализации. В связи с обилием органического вещества, попадающего в зону затопления при затоплении поймы реки, особенно активно происходят процессы минерализации его в первые годы существования водохранилища.

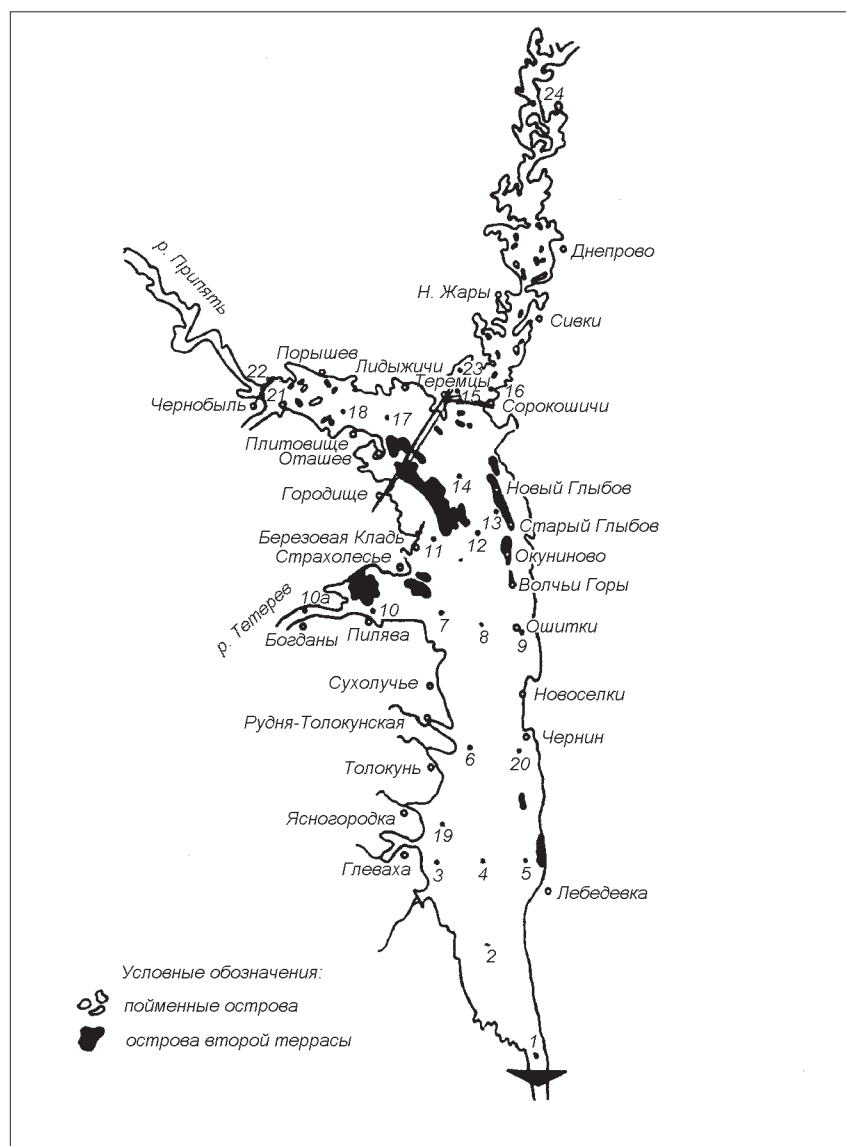
Большое количество исследований по определению общей численности бактерий в водохранилищах было проведено на Волге (Новожилова, 1955, 1957; Салманов, 1959; Кузнецов, 1959; Розанова, 1959; Крашениникова, 1960; Романенко, 1972). В результате исследований было установлено, что в развитии бактерий наблюдаются два максимума — весенний и летне-осенний. Весенний максимум, по мнению авторов, связан с паводком, летне-осенний — с «цветением» воды.

Распределение и сезонная динамика общей численности и биомассы бактерий изучались в Мингечаурском (Салманов, 1960) и Дубоссарском (Дымчишина, 1964) водохранилищах. В днепровском каскаде такие исследования проводились на Каховском (Рябов, 1961), Кременчугском в период его становления (Сысуева, 1963), а также по всему каскаду (Гак, 1975; наши данные).

3. Схема Киевского водохранилища: 1—24 — станции отбора гидробиологических и гидрохимических проб.



4. Бактериопланктон Киевского водохранилища



Общая численность и биомасса бактериопланктона и его гетеротрофной компоненты, минерализующей белковые соединения, определялись посезонно или ежемесячно на различных этапах существования исследуемого водоема: период становления (1966—1968 гг.), 6—7-й, 14-й годы его существования (1970—1971 гг., 1978 г.), 17-й и 21-й (1981—1985 гг.).

На первых этапах формирования Киевского водохранилища в связи с обилием органического вещества, попавшего в зону затопления при залитии поймы реки, в воде отмечено значительное увеличение численности бактерий, т.е. здесь, как и в развитии фитопланктона, проявился эффект затопления и обусловленное им повышение уровня трофии.

В период становления на различных участках Киевского водохранилища общая численность бактерий в течение года изменялась от 1,0 до 12 млн. кл/мл, а их биомасса — от 0,6 до 9,6 г/м³ (табл. 4), причем в 1966 г. глубоководная зона водохранилища характеризовалась несколько большей биомассой, чем мелководные участки. В распределении бактериопланктона по акватории водохранилища установлена тенденция нарастания его численности в средней и нижней частях водоема (от Тетеревского залива до плотины) по сравнению с этим показателем в верхних участках. В течение года наблюдалось устойчивое повышение концентрации бактерий в Тетеревском заливе водохранилища по сравнению с их уровнем в днепровском и припятском отрогах, который в июле — августе достиг в среднем 10,8 млн. кл/мл. Эти отличия сохранялись и в августе 1969 г., когда в Тетеревском заливе общая численность бактерий составляла 5,4 млн. кл/мл, биомасса — 4,5 г/м³. В днепровском и припятском отрогах водохранилища эти показатели были ниже, соответственно 4,8 и 4,4 млн. кл/мл и 3,8 и 3,7 г/м³.

В период «цветения» воды (июль—август) в водной толще Киевского водохранилища обнаруживался *Azotobacter*, чему, несомненно, благоприятствовали обогащение водной среды органическим веществом и оптимальная температура воды. По соотношению морфологических групп в течение года в водохранилище преобладали палочки (70—80 %), содержание кокков было ниже (17—25 %), а количество спор — наименьшее (0,6—4 %).

4. Бактериопланктон Киевского водохранилища

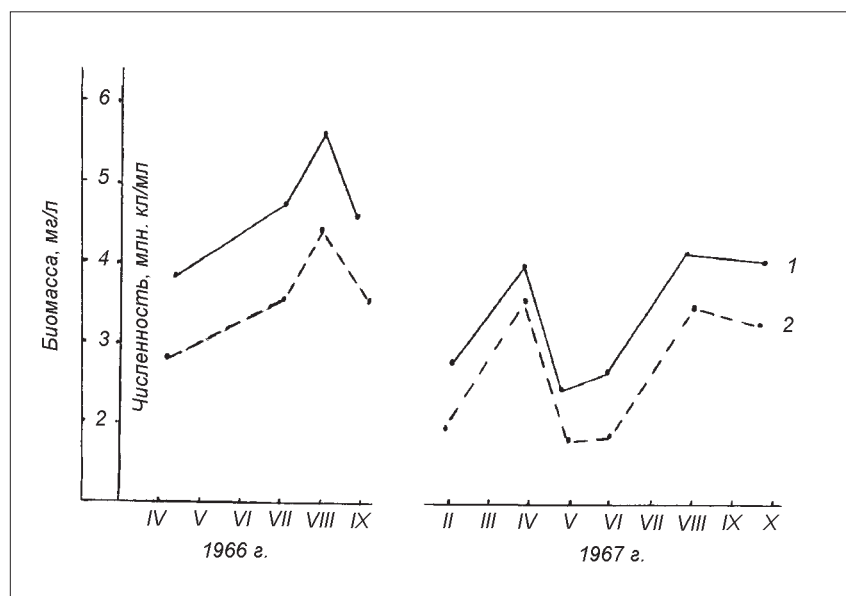
4. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в период его становления (1966—1967 гг.)

Численность, млн. кл/мл		Биомасса, мг/мл
1966 г.		
16 – 86 39 ± 19	А п р е л ь (n = 16)	13 – 6,7 29 ± 14
10 – 10,7 4,8 ± 2,3	И ю л ь (n = 12)	0,6 – 9,3 3,7 ± 2,5
3,4 – 10,9 5,8 ± 2,2	А в г у с т (n = 18)	2,5 – 9,3 4,5 ± 1,9
18 – 120 4,7 ± 1,2	С е н т я б р ь (n = 17)	16 – 9,2 3,8 ± 1,6
1967 г.		
18 – 4,5 28 ± 0,9	Ф е в р а л ь (n = 10)	13 – 3,0 20 ± 0,6
26 – 5,5 4,2 ± 0,9	А п р е л ь (n = 15)	21 – 4,7 3,6 ± 0,9
2,7 – 6,0 3,6	И ю л ь (n = 24)	12 – 4,0 2,7
3,5 – 7,2 4,3 ± 0,9	А в г у с т (n = 28)	2,7 – 5,4 3,6 ± 0,7
2,8 – 6,7 4,3	С е н т я б р ь (n = 20)	2,0 – 5,0 3,5
16 – 114 4,6 ± 2,4	О к т я б р ь (n = 19)	0,8 – 9,6 3,9 ± 2,1

П р и м е ч а н и е. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем.

В период становления гидробиологического режима Киевского водохранилища в развитии бактерий в течение года отмечено два максимума: весенний и летне-осенний (рис. 4). Весенний подъем

4. Бактериопланктон Киевского водохранилища



4. Сезонная динамика численности и биомассы бактерий в Киевском водохранилище в период его становления (1966—1967 гг.): 1 — численность; 2 — биомасса бактерий

численности бактерий совпадал с максимумом паводка (середина апреля) и был обусловлен поступлением в водохранилище аллохтонной микрофлоры. Численность бактериопланктона в этот период в 1966 и 1967 гг. составляла в среднем 3,9 и 4,2 млн. кл/мл, их биомасса соответственно 2,9 и 3,6 г/м³. Летне-осенний максимум в развитии бактерий обусловлен повышением в это время температуры воды (22,2° С) и ее «цветением», в результате которого происходило обогащение водоема растворенным и взвешенным органическим веществом как за счет продуктов метаболизма фитопланктона, так и вследствие его постлетальной минерализации. В летний период общая численность бактерий в воде возрастала с увеличением биомассы фитопланктона (табл. 5).

5. Содержание фито- и бактериопланктона в поверхностных слоях водной толщи Киевского водохранилища в летне-осенний период 1967 года

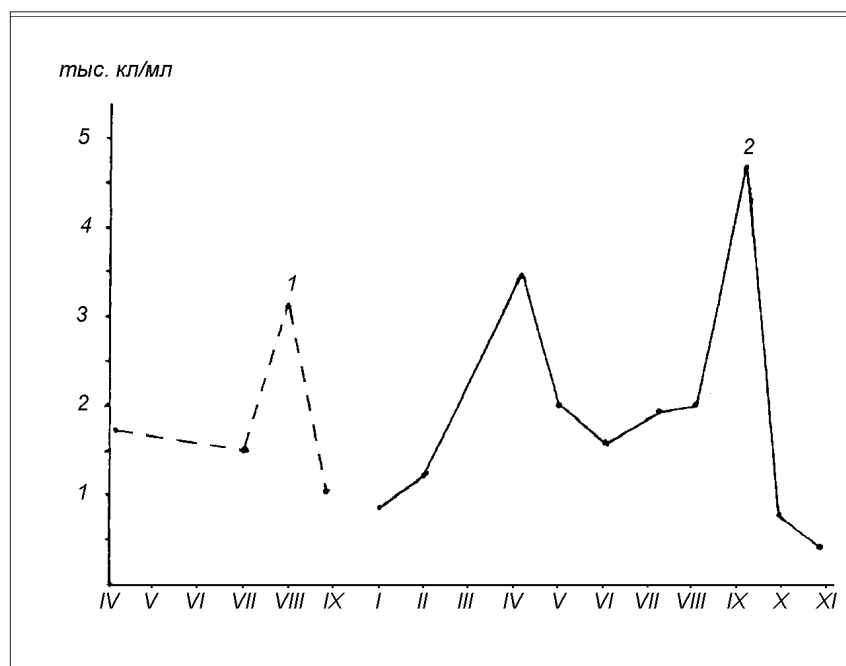
Период исследований	Температура воды, °С	Бихроматная окисляемость, мг О ₂ /л	Биомасса фитопланктона, г/м ³	Содержание бактерий		Численность сапрофитов, кл/мл
				численность, млн. кл/мл	биомасса, г/м ³	
Июнь	19,8	—	3,5	2,7	2,0	1680
Июль	21,8	—	5,0	3,6	2,8	2150
Август	22,2	35,5	69,2	4,3	3,5	2200
Сентябрь	14,6	41,0	9,7	4,3	3,5	5000
Октябрь	11,7	25,0	15,2	422	3,4	1000

Примечание. Биомасса фитопланктона в «пятнах» цветения — 725 и 1650 г/м³. Данные по фитопланктону А.Д.Приймаченко (1972), по бихроматной окисляемости — Ю.Г.Майстренко (1972).

Период становления Киевского водохранилища характеризуется активными процессами бактериального круговорота азота и фосфора, показателем чего может служить численность и особенности распределения по акватории бактерий, минерализующих белковые соединения, бактерий-нитрификаторов, а также микроорганизмов, мобилизующих фосфор. Численность бактерий, минерализующих белковые соединения (растущих на МПА), в летний период 1967 года изменялась от 350 до 11000 кл/мл и возрастала на участках водохранилища, подверженных «цветению» воды. Сезонная динамика этих бактерий коррелируется с таковой бактериопланктона в целом (рис. 5).

Количество нитрифицирующих бактерий первой фазы изменялось в 1966—1967 гг. в течение года в среднем от 55 до 360 кл/мл, содержание нитрификаторов второй фазы в исследованный период не превышало 4 кл/мл. Максимальное содержание нитрификаторов приходилось на летне-осенний период, когда их численность в пятнах «цветения» достигала 2000 кл/мл.

Бактериальное восстановление нитратов до молекулярного азота в результате денитрификации на первых этапах становления водохранилища отмечалось не всегда.



5. Сезонная динамика бактерий, минерализующих белковые соединения, в Киевском водохранилище в период его становления (1966—1967 гг.): 1 — 1966 г.; 2 — 1967 г.

Среди азотфиксирующих бактерий в первые годы существования водохранилища наиболее распространенными оказались анаэробы рода *Clostridium*. Их численность в течение года (1967) составляла 5—880 кл/мл. Количество аэробных фиксаторов азота рода *Azotobacter* было значительно ниже: 1—10 кл/мл.

Мобилизующие фосфор бактерии на первом этапе существования водохранилища (1966—1967 гг.) были представлены в основном палочковидными формами — как спорообразующими (пять видов рода *Bacillus*), так и неспоровыми (три вида р. *Bacterium*, два — рода *Pseudomonas*). Распределение бактерий круговорота фосфо-

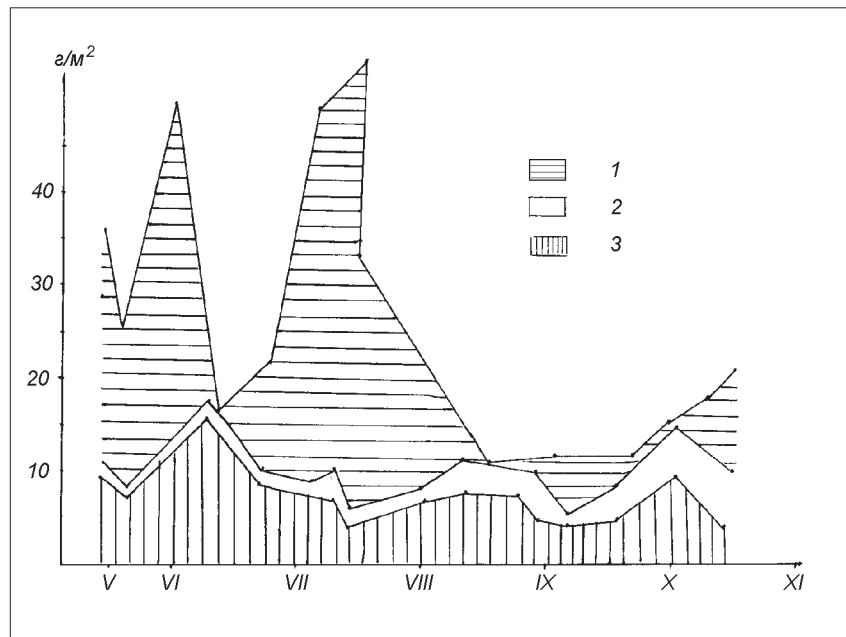
ра по акватории водохранилища, как и исследованных гетеротрофов, определялось концентрацией органических веществ. В весенне-летний период процессы мобилизации фосфора происходили интенсивно в водной толще и слабее в донных отложениях, в осенне-зимний сезон они в основном были сосредоточены на дне (Михайленко, Гак, 1972).

Численность бактерий, разлагающих клетчатку в аэробных условиях, в период становления Киевского водохранилища (1967—1968 гг.) изменялась в течение года от 0 до 47 и составляла в среднем 10 кл/мл. Количество анаэробных целлюлозных бактерий было ниже: 0—22, в среднем 2 кл/мл. Отмечалось повышение целлюлозных аэробных бактерий на мелководных акваториях (Багнюк, 1972).

На шестом году становления Киевского водохранилища (1970) отмечено уменьшение средней численности бактериопланктона до 3,0 млн. кл/мл, в то время как в 1966—1967 гг. она составляла 5,8 млн. кл/мл. Количество гетеротрофных бактерий, минерализующих белковые соединения, по мере становления водохранилища также уменьшилось с 3000 (1966 г.) до 516 кл/мл (1970 г.). Доля этих бактерий в общем бактериопланктоне соответственно изменилась от 0,05 до 0,02 %.

На седьмом году существования Киевского водохранилища (1971) в его нижней глубоководной части биомасса бактерий изменялась в течение вегетационного периода от 4,2 до 16 г/м² (рис. 6). При этом весной она в среднем составляла 7,9, летом — 10,0 и осенью — 9,2 г/м², увеличение биомассы бактерий совпадало с уменьшением биомассы фитопланктона¹. Это связано с обогащением воды биохимически малоустойчивыми органическими веществами в результате массового отмирания водорослей. Как правило, количество бактерий, прикрепленных к частичкам детрита и планктонным организмам, было всегда выше, чем свободнопарящих. При этом большей биомассе фитопланктона в водоеме соответствовала и большая доля прикрепленных к частичкам бактерий. Так, вес-

¹По фитопланктону данные А.Д.Приймаченко (1974).



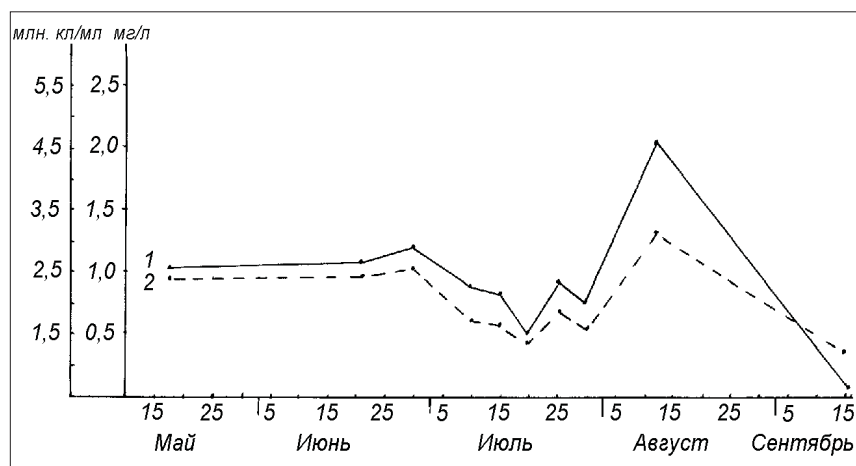
6. Сезонная динамика биомассы фито- и бактериопланктона в нижней части Киевского водохранилища (1971 г.): 1 — водоросли; 2 — свободнопарящие бактерии; 3 — прикрепленные бактерии.

ной и летом при средней биомассе фитопланктона 33,0 и 41,5 г/м² прикрепленные бактерии на глубоководных участках в среднем составляли 74 % от общего их количества, а осенью при биомассе фитопланктона 7,5 г/м² — 53 % (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, 1974). На мелководных участках нижней части Киевского водохранилища содержание прикрепленных бактерий весной и летом соответственно составляло 70 и 77 %, уменьшаясь осенью до 57 %. В

Заросли кувшинки белой и рогоза широколистного в верхней части Киевского водохранилища (район полуострова Доманово). ➤



4. Бактериопланктон Киевского водохранилища



7. Сезонная динамика численности и биомассы бактериопланктона на одном из участков Киевского водохранилища на 12-й год его существования (район страхолесских мелководий): 1 — численность; 2 — биомасса бактерий.

целом за вегетационный период прикрепленные бактерии составляли 67 % от их общей численности под 1 м² водной толщи.

На 12-м году существования Киевского водохранилища (1977) общая численность бактерий на заболачивающихся мелководных участках (район о. Страхоlesье) в течение вегетационного сезона колебалась в пределах 1,1—4,7, в среднем 2,7 млн. кл./мл (их биомасса — 0,3—1,4, в среднем 0,8 г/м³). В развитии бактерий по-прежнему отмечались два максимума (рис. 7) — в конце июня и в середине августа. Первый из них по времени совпадал со сменой форм фитопланктона, второй был связан с обогащением воды продуктами метаболизма фитопланктона, который к этому времени достигал своего максимального значения — 2,8 г/м³ и был представлен в основном синезелеными водорослями. Максимальному развитию бактерий в середине августа способствовало и снижение пресса зоопланктона, биомасса которого уменьшалась от 0,3 в середине июля до 0,15 г/м³ в середине августа (Михайленко, Головки, Духов-



8. Сезонная динамика численности бактерий, минерализующих белковые соединения на одном из мелководных участков Киевского водохранилища на 12-й год его существования (район Страховесья): 1 — поверхностный слой; 2 — придонный слой.

ная, 1983). Количество гетеротрофных бактерий изменялось в течение вегетации в пределах 0,1—33,5, составляя в среднем 5,6 тыс. кл/мл. При этом их максимальное развитие совпадало с таковым бактериопланктона в целом (рис. 8).

На 14-м году существования водохранилища (1978) численность бактериопланктона изменялась в различные сезоны года в пределах 1,56—5,15 млн. кл/мл, его биомасса — 0,48—2,36 г/м³. При этом не было отмечено существенной разницы в средних значениях этих показателей в сезонном аспекте — 2,8—3,1 млн. кл/мл и 0,8—1,0 г/м³ (табл. 6). Количество гетеротрофных бактерий, минерализующих лабильные органические соединения, изменялось в течение вегетационного периода от 43 до 2,6 тыс. кл/мл и было наибольшим летом — в среднем 975 кл/мл. Весной и осенью этот показатель снижался до 400 кл/мл.

Индекс Романенко, являющийся индикатором сапробности, изменялся в Киевском водохранилище в конце 70-х годов (1978) в пределах 0,1—0,03 и был наибольшим летом 0,03 (средние значения). Таким образом, приведенные показатели характеризуют воду Киевского водохранилища в тот период как «чистую».

6. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в различные сезоны 1978 г.

Горизонты водной толщи	Общая численность бакте- рий, млн. кл/мл		Биомасса бактерий, г/м ³		Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА			
					кл/мл		% к общему числу	
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем
Апрель (19—26)								
n = 45								
В поверхностном слое	1,15—2,85	2,19	0,36—0,99	0,73	125—1050	336	0,01—0,04	0,01
В среднем слое	1,75—4,24	2,50	0,60—1,40	0,83	×	×	×	×
В придонном слое	1,63—3,30	2,28	0,57—1,17	0,76	150—2350	469	0,005—0,04	0,01
Под 1 м ²	5,12—43,68	14,57	1,70—14,88	4,76	—	—	—	—
В 1 м ³	1,78—3,64	3,08±0,6	0,59—1,24	0,77±0,2	125—2350	402	0,005—0,04	0,01
Июль (21—31)								
n = 45								
В поверхностном слое	2,14—6,02	3,36	0,67—2,36	1,16	175—1410	676	0,02—0,03	0,02
В среднем слое	1,40—3,20	2,45	0,41—1,05	0,90	×	×	×	×
В придонном слое	1,40—5,39	2,86	0,41—1,57	0,88	670—2200	1275	0,02—0,06	0,04
Под 1 м ²	2,70—30,53	17,00	0,90—9,05	5,02	—	—	—	—
В 1 м ³	1,56—5,15	3,02±1,0	0,48—2,36	0,89±0,4	175—2200	975	0,02—0,06	0,03
Октябрь (20—30)								
n = 36								
В поверхностном слое	1,74—5,10	2,78	0,54—1,57	0,86	58—2640	497	0,01—0,03	0,03
В среднем слое	1,79—4,22	2,88	0,56—1,30	0,89	×	×	×	×
В придонном слое	2,01—4,23	2,92	0,61—1,27	0,89	43—1085	309	0,01—0,05	0,01
Под 1 м ²	6,18—30,31	17,29	2,95—9,30	5,33	—	—	—	—
В 1 м ³	1,95—4,44	2,79±0,6	0,61—1,36	0,97±0,2	43—2640	403	0,01—0,05	0,02

Примечание. 1. Величина показателя «численность бактерий» под 1 м² приведена уменьшенной в 10¹² раз.
2. Показатели численности и биомассы бактерий в 1 м³ по всей водной толще рассчитаны как средневзвешенные в пространстве. (Здесь и в последующих таблицах).

В соответствии с классификацией Драчева (1964) вода Киевского водохранилища в конце 70-х годов (1978) относилась в летний период к β -мезосапробной зоне (умеренно загрязненная); весной и осенью ее качество улучшалось до олигосапробной зоны.

В первой половине 80-х годов (1981, 1985), что соответствует 17-му и 21-му годам существования Киевского водохранилища, было отмечено снижение численности и биомассы бактериопланктона в течение вегетационного периода до 0,94—4,4 млн. кл/мл и 0,27—1,35 г/м³ (табл. 7 и 8). При этом, численность бактериопланктона осенью была выше, чем весной и летом.

Количество исследованных гетеротрофных бактерий изменялось в широком диапазоне — от 10 до 16,9 тыс. кл/мл и в среднем в летний период (июль) исчислялось тысячами клеток на 1 мл. Весной и осенью содержание белокразрушающих бактерий уменьшалось до сотен клеток на 1 мл.

Индекс Романенко в первой половине 80-х годов составлял 0,002—0,20 в течение вегетационного периода и был наибольшим летом — в среднем 0,20 и 0,07 соответственно в 1981 и 1985 гг., что превышало соответствующие показатели в конце 70-х годов и характеризовало воду Киевского водохранилища в исследуемый период по содержанию органического вещества как «грязную».

В соответствии с классификацией С.М.Драчева (1964), в первой половине 80-х годов в Киевском водохранилище было также отмечено ухудшение качества воды: в летний период численность белокразрушающих бактерий характеризовала отдельные участки водохранилища как α -мезосапробные.

Таким образом, несмотря на подготовку ложа водохранилища (удаление древесной и кустарниковой растительности), четко проявилось влияние «эффекта удобрения». Из-за увеличения в воде запасов органического вещества, попавшего в зону затопления, отмечена не только массовая вегетация фитопланктона, но и интенсификация микробиологических процессов. Это нашло отражение в максимальных показателях общей численности (5,8 млн. кл/мл) и биомассы (4,6 мг/л) бактериопланктона, а также бактерий, минерализующих белковые соединения (в среднем по водохранилищу 3,5 тыс. кл/мл, а в пятнах «цветения» воды — до 8,9—11,0 тыс. кл/мл). В

7. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в различные сезоны 1981 года

Горизонты водной толщи	Общая численность бактерий, млн. кл/мл		Биомасса бактерий, г/м ³		Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА			
					кл/мл		% к общему числу	
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем
И ю н ь (8—15)								
<i>n</i> = 24								
Поверхностный слой	1,52—3,50	2,98	0,50—1,10	0,90	×	×	×	×
Придонный слой	1,90—5,00	2,82	0,57—1,68	0,92	×	×	×	×
Под 1 м ²	2,70—35,70	13,77	0,92—11,88	4,44	×	×	×	×
В 1 м ³	1,52—4,01	2,740,6	0,51—1,34	0,880,2				
И ю л ь (24—31)								
<i>n</i> = 24								
Поверхностный слой	0,89—2,96	2,01	0,26—0,78	0,63	0,68—7,29	2,88	0,04—0,82	0,20
Придонный слой	1,44—2,47	1,90	0,43—0,73	0,61	0,19—16,95	4,17	0,01—1,14	0,20
Под 1 м ²	4,46—14,80	9,81	1,42—3,90	3,07	—	—	—	—
В 1 м ³	1,21—2,96	2,050,5	0,37—0,78	0,640,1	0,19—16,95	3,52	0,01—1,14	0,20
О к т я б р ь (5—10)								
<i>n</i> = 24								
Поверхностный слой	1,23—5,04	2,84	0,57—1,54	0,98	0,02—7,15	1,14	0,001—0,26	0,06
Придонный слой	1,91—4,31	2,90	0,57—1,43	0,93	0,01—1,30	0,38	0,001—0,04	0,01
Под 1 м ²	6,20—39,24	15,18	1,98—12,96	5,02	—	—	—	—
В 1 м ³	1,78—4,40	2,940,7	0,66—1,35	0,990,3	0,01—7,15	0,76	0,001—0,26	0,03

8. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в различные сезоны 1985 г.

Горизонты водной толщи	Общая численность бакте- рий, млн. кл/мл		Биомасса бактерий, г/м ³		Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА			
					кл/мл		% к общему числу	
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем
М а й (24—27)								
n = 18								
Поверхностный слой	0,94—1,44	1,20	0,29—0,47	0,37	0,07—0,19	0,13	0,006—0,01	0,001
Придонный слой	0,88—1,55	1,29	0,26—0,51	0,40	0,09—0,16	0,17	0,01—0,06	0,004
Под 1 м ²	2,82—14,95	7,87	0,94—4,95	2,45				
В 1 м ³	0,94—1,49	1,210,2	0,27—0,49	0,370,07	0,07—0,19	0,15	0,006—0,06	0,002
И ю л ь (21—25)								
n = 20								
Поверхностный слой	1,46—2,55	1,91	0,46—0,79	0,60	0,37—4,23	2,06	0,02—0,17	0,10
Придонный слой	1,54—2,20	1,85	0,47—0,67	0,56	0,17—1,62	1,03	0,01—0,07	0,05
Под 1 м ²	5,34—18,96	11,15	1,60—6,06	3,46				
В 1 м ³	1,49—2,55	1,940,3	0,46—0,79	0,600,1	0,17—4,26	1,54	0,01—0,17	0,07
С е н т я б р ь (22—26)								
n = 20								
Поверхностный слой	1,22—2,58	1,74	0,37—0,75	0,55	0,05—2,29	0,81	0,003—0,13	0,04
Придонный слой	1,33—1,50	1,42	0,42—0,54	0,46	0,06—0,86	0,21	0,004—0,06	0,03
Под 1 м ²	6,10—10,80	9,52	2,56—3,89	3,04				
В 1 м ³	1,22—1,70	1,680,5	0,39—0,73	0,530,1	0,05—2,29	0,51	0,003—0,13	0,03

это время отмечено также повышение численности бактерий-нитрификаторов до 2 тыс. кл/мл, что является показателем интенсивно протекающих процессов самоочищения. Период становления водохранилища характеризовался также высокой активностью, особенно на мелководных участках, бактериальных процессов азотфиксации, мобилизации фосфора и деструкции клетчатки.

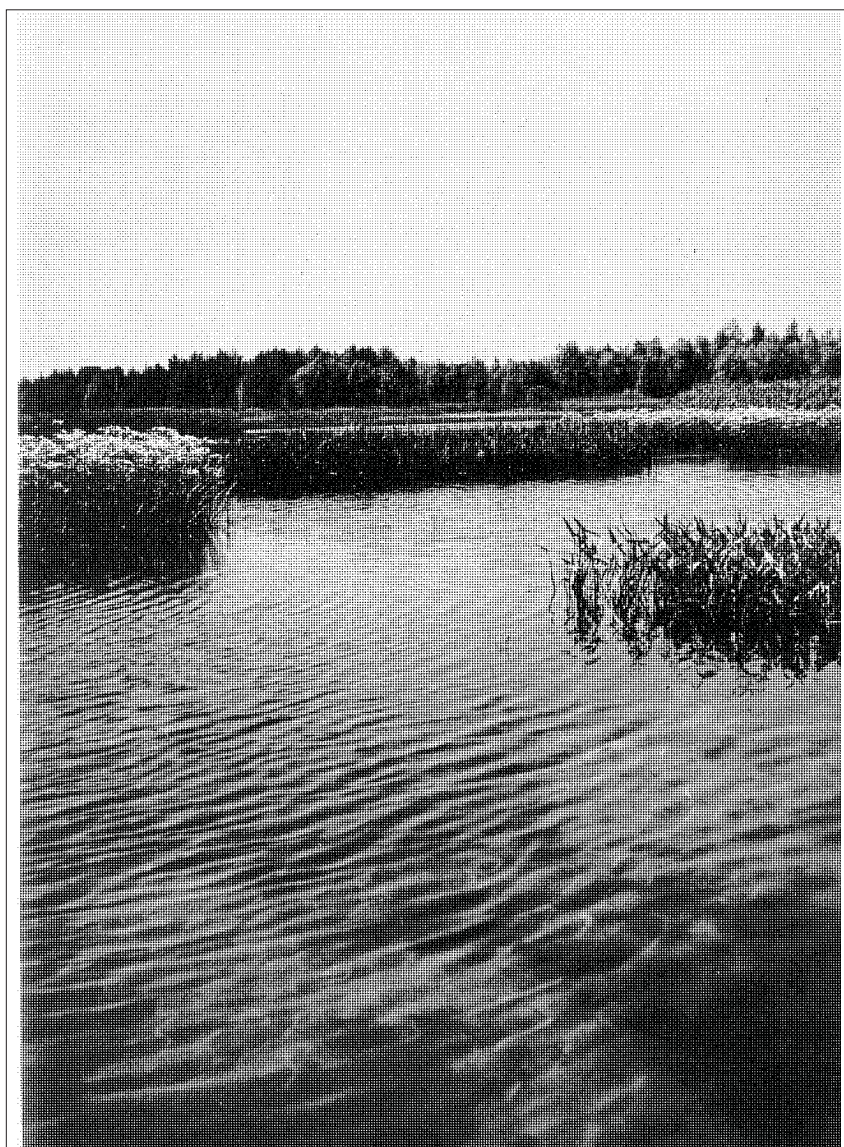
Во все периоды существования водохранилища в сезонном аспекте между развитием бактерий и водорослей отмечалась тесная связь. Повышение общей численности бактерий в водохранилище обычно наблюдалось в июне во время смены форм фитопланктона и в конце августа — начале сентября во время образования его максимальной биомассы, когда для бактерий создавались оптимальные трофические условия благодаря массовому отмиранию водорослей и их постлетальной минерализации. Основную массу бактериопланктона (67 %) составляли бактерии, прикрепленные к частицам детрита и планктонным организмам. При этом большей биомассе фитопланктона соответствовала и большая доля прикрепленных бактерий (до 75 %).

Во время весенней и осенней гомотермии вертикальная стратификация численности бактерий не наблюдалась. Гетерогенность распределения бактерий по вертикальному профилю водохранилища имела место летом, когда численность белокразрушающих бактерий была на порядок выше, чем весной и осенью.

При общей тенденции уменьшения численности бактериопланктона после «эффекта затопления» (1966—1967 гг.) в Киевском водохранилище отмечено повышение в первой половине 80-х годов количества белокразрушающих бактерий до значений, наблюдавшихся в период затопления ложа — 3,5 тыс. кл/мл в среднем по водохранилищу. Этот факт свидетельствует об усилении антропогенного пресса на водохранилище, что особенно проявилось в летний период.

Заросли стрелолиста и сусака зонтичного в средней части Киевского водохранилища (у с. Лебедевка).





В соответствии с индексом Романенко, вода Киевского водохранилища характеризовалась в первой половине 80-х годов в летний период как «грязная», а в соответствии с классификацией С.М.Драчева (1964) — как α -мезосапробная. Для сравнения отметим, что в 70-х годах соответствующие показатели характеризовали воду Киевского водохранилища как «чистую» и β -мезосапробную. В эти годы весной и осенью качество воды улучшалось до олигосапробной зоны.

4.3. Баланс поступления и стока бактериопланктона в Киевское водохранилище

В характеристике бактериального населения водохранилища важное место занимают показатели стока бактериопланктона. В связи с головным положением Киевского водохранилища в каскаде днепровских водохранилищ особое значение приобретают исследования баланса притока бактериопланктона за счет впадающих в водоем рек и сброса в нижний бьеф плотины Киевской ГЭС. Сравнительная оценка этого показателя была получена на 3, 7-й и 18-й годы (1967, 1971, 1982) существования водохранилища (табл. 9).

Для расчета количества бактериопланктона, поступающего в водохранилище с речными водами, использовали данные по водному стоку (материалы Гидрометслужбы) и биомассе бактерий в реках в районах, расположенных выше зоны выклинивания подпора воды, создаваемой плотинной ГЭС. Пробы воды отбирали в Днепре, Припяти и Тетереве, боковую приточность учитывали по поступлению бактериопланктона с водой р. Ирпень. Количество сбрасываемого через плотину бактериопланктона рассчитывали по его биомассе в нижнем бьефе Киевской ГЭС. Пробы на всех участках отбирали ежемесячно.

Установлено, что поступление бактериопланктона в водохранилище в течение года определялось главным образом величиной водного стока и не было одинаковым. Суммарный месячный приток бактериопланктона в водохранилище колебался от 1012 до 8691 т

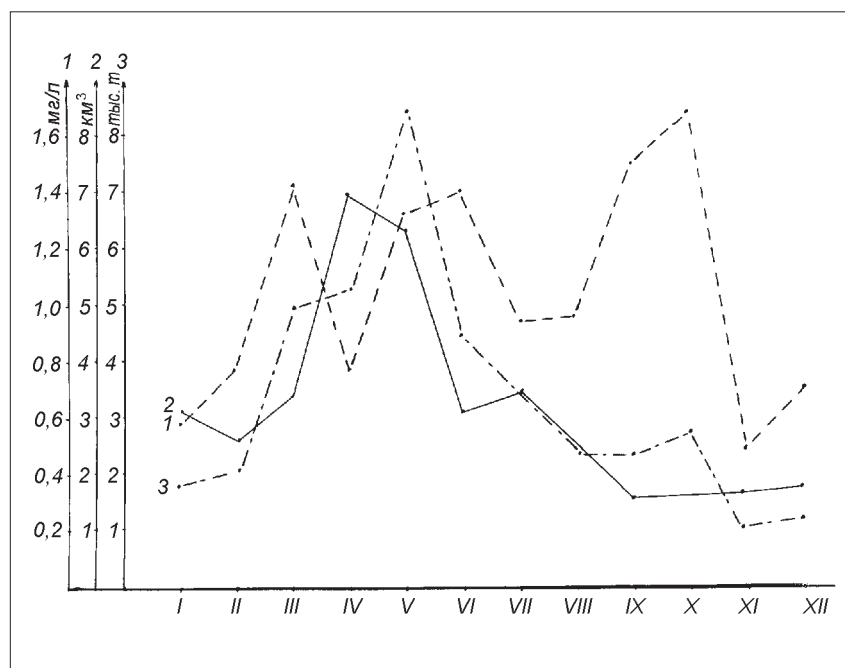
Годы	Днепр		Припять		Тетерев		Боковая приточность		Суммарный приток из рек		Сброс в нижний бьеф	
	т	%	т	%	т	%	т	%	т	%	т	%
1967	52568	60,4	28476	32,0	2833	3,2	3250	4,4	87220		75733	86,0
1971	35578	44,0	34190	46,0	5666	7,0	2310	3,0	74743		59039	79,0
1982	25844	60,4	15232	35,6	1369	3,2	342	0,8	42447		31420	74,0

9. Поступление бактериопланктона в Киевское водохранилище из рек и его сброс в нижний бьеф плотины Киевской ГЭС

Показатели	I		II		III		IV		V		VI		VII		VIII		IX		X		XI		XII		В целом за год	
	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³	т	кг/м³
Биомасса бактерий, мг/м³	606		802		1463		772		1345		1421		956		985		1535		1707		588		783		—	
Водный сток, км³	290		1120		780		1380		880		990		450		410		610		430		720		710		—	
Бактериальный сток, т	311		265		342		702		646		318		357		258		162		165		17		192		3885	
Бактериальный сток, т	327		300		348		643		627		303		383		252		147		144		187		196		3857	
Бактериальный сток, т	1880		2125		5006		5419		8591		4520		3431		2542		2488		2817		1012		1389		42447	
Бактериальный сток, т	948		3360		2714		8873		5517		2999		1723		1033		897		619		1346		1391		31420	

10. Баланс водного и бактериального стока, поступающего в Киевское водохранилище из притоков и сбрасываемого в нижний бьеф плотины (1982 г.)

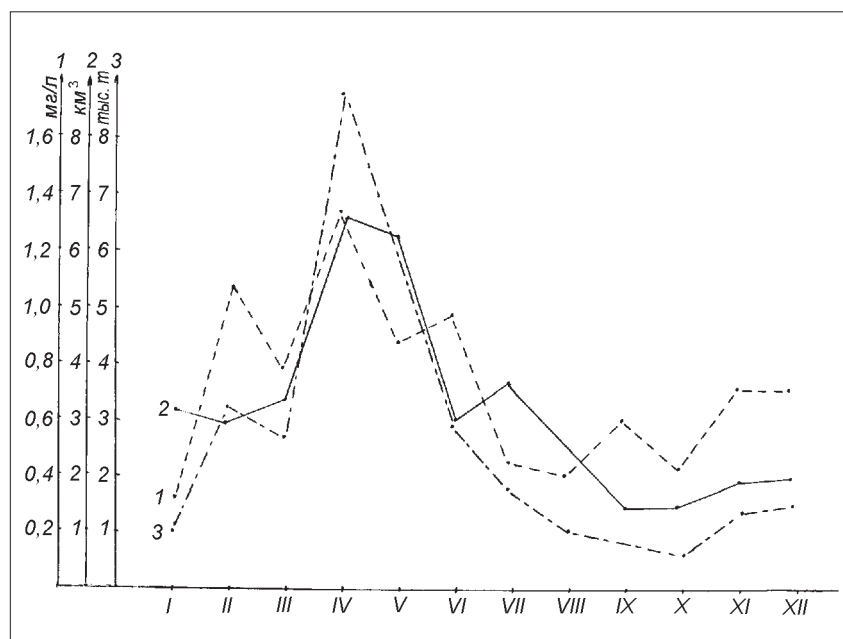
Примечание. Над чертой — биомасса бактерий, суммарный водный и бактериальный стоки в Киевское водохранилище из его притоков, под чертой — биомасса бактерий, водный и бактериальный стоки из Киевского водохранилища в нижний бьеф плотины.



9. Биомасса бактерий (1), суммарный водный (2) и бактериальный (3) стоки в Киевское водохранилище из его притоков в 1982 г.

(табл. 10) и выражался графически одновершинной кривой с максимумом в период весеннего паводка — апрель, май (рис. 9).

Основная масса бактериопланктона приносится в водохранилище с водами Днепра и Припяти. При этом за счет Днепра поступает значительно больше бактериопланктона, что связано с большим притоком днепровской воды. Суммарный годовой сток бактериопланктона Днепра составил в 1982 г. 25844 т (60,4%), Припяти — 15232 т (35,6%). Значительно более низкими величинами характеризовался сток реки Тетерев — 1369 т (3,2 %) при достаточно высокой среднегодовой биомассе бактерий (900 мг/м³), что объясняется меньшим притоком его воды.



10. Биомасса бактерий (1), водный (2) и бактериальный (3) стоки из Киевского водохранилища в нижний бьеф плотины в 1982 г.

Динамика стока бактериопланктона из Киевского водохранилища в течение года соответствует таковой его поступления из рек (рис. 10).

Анализ изменения суммарных величин бактериального стока из Киевского водохранилища в нижний бьеф плотины Киевской ГЭС свидетельствует о наличии тенденции к его уменьшению и возрастанию количества аллохтонного бактериопланктона, который аккумулируется и трансформируется в самом водохранилище.

В период становления водохранилища (1967 г.) эта величина составила 14 %, в начале 70-х годов (1971) — 21 %, десять лет спустя (1982) — 26 % (см. табл. 9).

Роль аллохтонного бактериопланктона, как и фитопланктона, весьма существенна лишь в пределах днепровского и припятского плесов, в целом же для водохранилища она незначительна. Так, в 1967 г. среднегодовой суточный приток фито- и бактериопланктона составил лишь около 2 % его среднегодовых запасов. Сброс планктона из водохранилища по сравнению с его запасами еще менее значителен: 0,7 % для фито- и 1,5 % для бактериопланктона (Приймаченко, Михайленко, 1971).

Таким образом, среднегодовые величины бактериального стока из Киевского водохранилища в Каневское достаточно высоки, хотя и характеризуются тенденцией к снижению: 86, 79 и 74 % соответственно в 1967, 1971 и 1982 годы, что коррелирует с падением численности и биомассы бактериопланктона по мере старения Киевского водохранилища. Основную роль в притоке бактериопланктона из рек играют Днепр и Припять, что определяется общим объемом притока их вод.

4.4. Содержание бактерий в планктоне и сестоне Киевского водохранилища

Гидробиология располагает многочисленными данными относительно численности, распределения в водоемах, сезонной и годовой динамики фито-, бактерио- и зоопланктона. В то же время о сестоне в целом как о совокупности компонентов планктона и детрита сведений намного меньше.

Сестон является показателем трофности и продуктивности водоемов. Он — один из основных источников осадконакопления, оказывающих значительное влияние на физические и химические свойства воды.

Первые работы по изучению сестона выполнены в конце 40-х годов на озерах Белоруссии (Винберг, Захаренков, 1950; Винберг, 1954). В этих работах даются первые сведения о величине биомассы сестона (мембранного планктона) и её сезонных изменениях в озерах, различных по своей трофности. Авторы считают, что в озерах с высокопродуктивным планктоном и развитым термическим

расслоением разность между содержанием органического вещества в нефилтрованной и профильтрованной через мембранный фильтр воде эпилимниона может вполне служить показателем величины биомассы мембранного планктона.

В 1948 г. было обследовано 21 озеро Нарочанской и Браславской группы, которые условно были разбиты на олиготрофные, мезотрофные и евтрофные. Установлено, что биомасса сестона в сухом органическом веществе составляла в олиготрофных озерах 0,1—0,25, в мезотрофных — 0,25—1,0 и в евтрофных — 1—10 мг/л (Винберг, Захаренков, 1950).

Дальнейшее развитие эти исследования получили в конце 60-х — начале 70-х годов на озерах бассейна р. Неман (Винберг и др., 1971), оз. Дальнем (Павельева, 1974), р. Селенге (Тарасова, 1971).

Сведения по оценке роли сестона в экосистеме водохранилищ имеются только для Рыбинского водохранилища (Зиминова, 1965), а также в наших работах по водохранилищам Днепра (Приймаченко, Михайленко, Гусынская и др., 1974, 1981).

Сезонная динамика содержания взвешенного органического вещества в значительной степени определяется трофическим типом водоема. Так, в евтрофных водоемах Баторин и Мястро наблюдался резкий летний максимум концентрации сестона в период максимальной первичной продукции фитопланктона. Содержание сестона в мезотрофном озере Нарочь незначительно возрастало от зимы к осени, что, видимо, было связано с распадом макрофитов, играющих значительную роль в продуцировании органического вещества в озере.

В июле в оз. Нарочь содержание сестона было 45, в озерах Мястро и Баторин — 146 и 342 ккал/м². В зимний период концентрация сестона была примерно одинаковой во всех озерах и составляла 22—42 ккал/м². Обращает на себя внимание наличие значительной доли детрита в сестоне всех озер — 60—75 % в среднем за период вегетации.

Содержание фитопланктона в сестоне исследованных белорусских озер составляло 18—25, бактерий — 3,5—5,0 и зоопланктона — 4,3—8,0 % в среднем за период вегетации (Винберг и др., 1971).

В оз. Дальнем (Павельева, 1974) доминирующим компонентом сестона в течение вегетационного периода, как отмечают и другие авторы, был детрит. Во время температурной стратификации детрит составлял 40—60, а в остальное время — 90 % органической взвеси.

Установлено, что в оз. Дальнем средние за сезон величины РОВ, детрита и живых организмов количественно соотносятся как 100:7:9.

Первые данные о содержании фито-, зоо- и бактериопланктона в сестоне водотоков получены на р. Селенге, впадающей в оз. Байкал (Тарасова, 1971). Исследованиями была охвачена также и ее мелководная авандельта. Установлено, что доля фито- и бактериопланктона в августе в сестоне устья р. Селенги составляла 10—15 %. По мере удаления от дельты реки в открытое озеро этот показатель снижался до 6 % от общей величины органического вещества сестона. Доля зоопланктона здесь равнялась 3,5 %. Было показано, что подавляющее количество органического вещества (до 75 %) в воде устья р. Селенги находится в растворенном и коллоидном состоянии.

Содержание органического вещества во взвесах Рыбинского водохранилища в течение года изменялось от 15 до 90 % и составляло в среднем 50 %. Основным источником органического вещества взвеси Рыбинского водохранилища, как считает Н.А.Зиминова (1965), является первичная продукция фотосинтеза фитопланктона. Минеральная часть взвесей состоит из песка, глины и аморфных скоплений $\text{Fe}(\text{OH})_3$. В сестоне Рыбинского водохранилища на долю детрита приходилось 20 %.

Содержание фито- и зоопланктона летом в поверхностном слое Рыбинского водохранилища составляло в среднем 20 %, в придонном слое — 12 %; доля бактерий в главном плесе водохранилища была равна 25 % от общей массы взвесей.

Из изложенного следует, что исследования по содержанию взвешенного органического вещества в водоемах малочисленны. Не изучены факторы, определяющие его количество, а также изменения. Особенно мало сведений по количественному соотношению

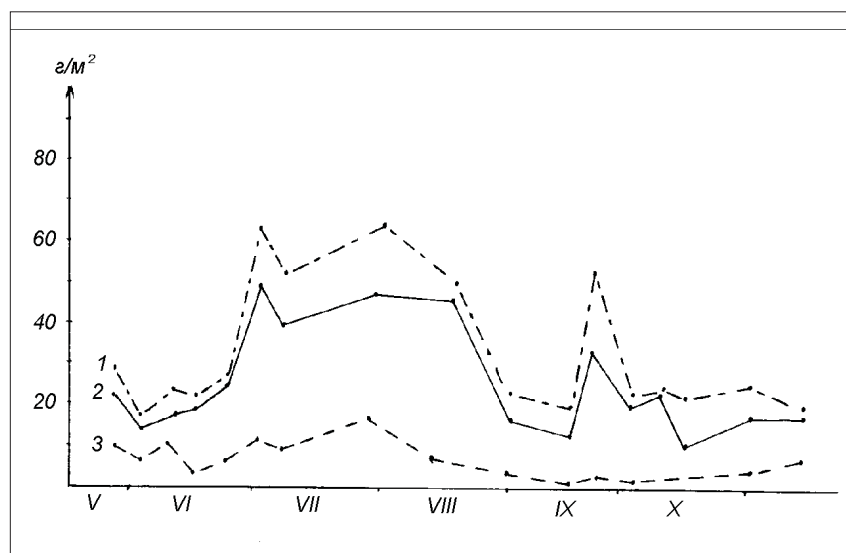
компонентов сестона в течение вегетационного периода. Важность таких данных в гидробиологических работах очевидна.

Все исследователи, работающие в указанном направлении, констатировали, что живые организмы планктона составляют лишь незначительную часть общего количества взвешенного в водоемах органического вещества. Основная масса сестона состоит из мертвого органического вещества, которое является важным источником энергии для развития бактерий и зоопланктона. Поэтому изучение лишь планктона — живой фракции сестона — недостаточно для оценки продуктивности водоемов.

На 7-м году существования Киевского водохранилища (1971) в его нижней правобережной части были проведены комплексные гидробиологические стационарные исследования по оценке компонентного состава сестона и его живой фракции — планктона. Пробы отбирали еженедельно в период с мая по ноябрь.

Исследования (Приймаченко, Михайленко, Гусынская и др., 1978) были проведены в области глубин 5—6 м на участке, лишенном высшей водной растительности. Температура воды в этот период была 5,5—25,8° С, наибольших средних значений она достигла в июле (20,4° С) и августе (22,7° С). В 1971 г. водохранилище характеризовалось повышенной проточностью. На протяжении всего вегетационного периода фитопланктон состоял преимущественно из диатомовых водорослей; весной в большом количестве вегетировали также вольвоксовые и пиррифитовые, летом — синезеленые.

Суммарная биомасса планктона в период исследований составляла в различные сезоны года 19—66, в среднем 45 г/м² (табл. 11). На протяжении большей части вегетационного периода в планктоне доминировали водоросли, и только в сентябре — октябре было отмечено преобладание бактерий. Весной и летом биомасса бактерий уступала биомассе зоопланктона, осенью их количество в общей массе планктона повышалось до 47,4 %. В среднем за вегетационный период сырая биомасса бактерий была такая же, как и зоопланктона: удельное значение в планктоне каждого из них равнялось 20,7 и 21,3 %, доля водорослей возрастала до 58 %.



11. Динамика основных компонентов сестона (по СОВ) Киевского водохранилища в первом десятилетии его существования (1971 г.): 1 — общая масса сестона; 2 — органическое вещество сестона; 3 — органическое вещество планктона.

При этом энергетическая ценность бактерий во все сезоны года была ниже, чем водорослей, и выше, чем зоопланктона. В среднем за период исследований на долю бактерий приходилось 19 % энергии, заключенной в планктоне, водорослей — 71,4 %, зоопланктона — 9,6 % (см. табл. 11).

Установлено, что содержание сестона в Киевском водохранилище в среднем за период исследований составило $37,2 \text{ г/м}^2$ в сухой массе, при колебаниях в отдельные сезоны года от 20 до 56 г/м^2 . Наиболее высокие его значения отмечались летом (рис. 11, табл. 12).

В сестоне органическая часть почти всегда значительно преобладала над минеральной, составляя в среднем за вегетационный период около 80 % общей массы сестона. В составе его органической части превалировал детрит: 61—77 % общей ее массы в разные сезоны года.

11. Соотношение между отдельными компонентами планктона Киевского водохранилища*

Период исследований	Сырая биомасса						Биомасса, ккал					
	планктон в целом		фитопланктон		бактерии		зоопланктон		планктон в целом		фитопланктон	
	г/м ²	г/м ²	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Весна	53,3	33,0	61,9	7,9	14,9	12,4	23,3	49,2	38,7	78,8	7,9	16,0
Лето	66,2	41,5	66,7	10,1	15,3	14,6	18,0	64,2	48,5	75,5	10,1	15,7
Осень	19,2	7,5	39,0	9,1	47,4	2,6	13,6	22,2	10,6	47,7	9,1	41,0
В среднем**	45,0	26,1	58,0	9,3	20,7	9,4	21,3	44,7	31,9	71,4	8,5	19,0

12. Компонентный состав сестона Киевского водохранилища (1971 г.)*

Период исследований	Сухая масса, г/м ²	Минеральная часть		Органическая часть									
		г/м ²	% к массе сестона	общая масса		водоросли		бактерии		животные		планктон в целом	
				г/м ²	% к массе сестона	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%	г/м ²	%
Весна	26,9	4,0	15,0	22,9	85,0	6,6	28,9	1,4	6,1	0,9	4,0	8,9	39,0
Лето	55,6	11,1	20,0	44,4	80,0	8,3	18,6	1,8	4,0	1,6	3,6	11,7	26,2
Осень	20,4	6,1	29,7	14,3	70,3	1,5	10,5	1,6	11,2	0,3	1,7	3,4	23,4
В среднем**	37,2	7,8	21,0	29,4	79,0	5,2	17,7	1,7	5,8	1,0	3,4	7,9	26,9

* По Приймаченко Михайленко, Гусынская и др. (1974); ** средние значения показателей рассчитаны как средневзвешенные во времени.

Доля планктона в общей массе органического сестона изменялась от 23 до 39 при среднем значении за вегетационный период — 27 %. Однако динамика этих показателей в течение вегетационного периода была сходной. При этом содержание бактерий в общей массе сестона весной было 6,1, летом — 4,0 %, а осенью оно несколько превышало даже количество водорослей и составляло 11,2 %. В среднем за вегетационный период содержание бактерий в сестоне достигало 6 %, что существенно превышало соответствующие показатели зоопланктона (3,4 %), однако в три раза уступало количеству водорослей во взвешенном органическом веществе (17,7 %).

Сравнение компонентного состава сестона близких по трофности Рыбинского и Киевского водохранилищ свидетельствует о более высоком содержании органического вещества во взвесах Киевского водохранилища — 80 % в среднем за период вегетации; в Рыбинском водохранилище этот показатель не превышал 50 %.

Таким образом, исследования, проведенные на Киевском водохранилище, подтвердили, что основную массу взвешенного органического вещества в водоемах составляет его мертвая компонента — детрит, который, определяя степень трофности водоема, существенно влияет на развитие бактерий и зоопланктона.

Аналогичные изменения в течение вегетационного периода планктона и сестона свидетельствуют о том, что важнейшая мертвая компонента сестона — детрит в головном водохранилище днепровского каскада имеет планктонное происхождение. Поскольку, как нами было установлено, приток планктона в водохранилище представляет незначительную часть его запасов, следует принять, что детрит, составляющий около 80 % массы сестона, в основном автохтонного происхождения.

4.5. Продукция бактериопланктона и его потребление фильтраторами зоопланктона

Продукция бактерий определяется как аллохтонным органическим веществом, так и автохтонным, создаваемым в процессе первичного продуцирования. Биомасса фитопланктона является одним из

основных источников растворенного и взвешенного органического вещества для бактерий.

В период 1966—1978 гг. биомасса фитопланктона в отдельные сезоны года изменялась в Киевском водохранилище от 0,8 до 24 г/м³ и в основном в период вегетации определялась диатомовыми водорослями благодаря повышенному содержанию кремния в его водах (Приймаченко, 1981). Интенсивное развитие синезеленых было отмечено лишь в 1966—1967 гг. в нижних районах водохранилища. В общей массе фитопланктона синезеленые водоросли играли подчиненную роль. Значительную долю биомассы фитопланктона водохранилища обычно составляли пирифитовые, зеленые, в том числе хлорококковые и вольвоксовые, а также золотистые и эвгленовые водоросли.

Разнообразие экологических условий в водохранилище, создаваемое в результате поступления в него вод из разных притоков, и наличие больших мелководных массивов определяют разнообразный видовой состав фитопланктона. В 1966—1978 гг. общее количество зарегистрированных видов фитопланктона составляло в водохранилище 628. Сезонная динамика фитопланктона определялась водностью года. В многоводные годы максимальное развитие фитопланктона отмечено осенью за счет диатомовых водорослей. В средние по водности и в маловодные годы имели место обычно два максимума — летний за счет вегетации синезеленых и диатомовых водорослей и осенний вследствие развития только диатомового фитопланктона.

В 80-е годы в водохранилище отмечено возрастание доли зеленых водорослей, особенно вольвоксовых, а также повышение абсолютных и относительных значений численности и биомассы мелких центрических диатомей (Щербак, 1989).

В период исследований гидробиологический режим водохранилища определялся в основном естественными факторами.

Продукционные исследования бактерий водохранилища были начаты Д.З.Гак в период его становления (1965—1968 гг.) и продолжены нами в 1970, 1978 и 1981 гг., а также в 1987—1988 гг.

Скорость размножения бактерий — надежный показатель их активности и жизнедеятельности. По скорости размножения можно

судить как об интенсивности процесса бактериального самоочищения водоема, так и о скорости процесса воспроизводства бактериальной биомассы — одного из существенных звеньев трофической цепи в водоеме (Godlewska-Lipova, 1969). Мерой скорости размножения бактерий принято считать продолжительность деления бактериальной клетки на две или продолжительность удвоения наличной биомассы бактерий.

Существует принципиальная возможность использовать скорость размножения бактерий как показатель трофического типа водоема. В соответствии с анализом разнородных и весьма ограниченных сведений продолжительность генерации бактерий для евтрофных водоемов не превышает 24—30 ч, мезотрофных — возрастает до 30—60 ч и олиготрофных — 60—120 ч в среднем за вегетационный период (Гак, 1975). По мере накопления результатов длительных наблюдений скорости размножения бактерий в различных типах водоемов, расположенных в разных географических зонах, приведенные характеристики будут уточняться.

Что касается сезонной динамики темпа размножения бактерий, то об этом сведений в литературе немного и, к тому же, они противоречивы. В евтрофных водохранилищах волжского каскада — Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском наиболее высокий темп размножения бактерий был отмечен летом — 15—23 ч, весной он несколько снижался и принимал наименьшие значения — 60—75 ч осенью (Кудрявцев, 1973).

В евтрофных водохранилищах Днепра самая высокая скорость размножения бактерий (по данным 1968 г.) также была отмечена летом — 15 ч, весной и осенью эти показатели были ниже — соответственно 44 и 60 ч (Гак, 1975). Однако, по данным этого же автора, на отдельных участках Киевского водохранилища, которое подвержено мощному воздействию паводка, темп размножения бактерий весной в период становления водохранилища был несколько выше, чем летом. Средние за четыре года исследований данные показывают, что константа роста (K) — величина, обратная продолжительности генерации (g), весной составляла 0,54, летом — 0,38 и осенью — 0,22 (Гак, 1975). Среднее значение K , по данным того же ав-

тора, за вегетационный сезон 1965 года равнялось 0,5, 1967 года — 0,4 и 1968 года — 0,23.

Таким образом, скорость размножения бактериопланктона начиная с первых лет существования водохранилища постепенно снижалась.

Существенной характеристикой продукционной способности организмов является P/B -коэффициент — удельная продукция. Этот коэффициент показывает скорость прироста единицы биомассы или единицы численности организмов. Экспериментально найденные значения K и P/B для каждой конкретной станции практически совпадают. Значение $K < 0,08$ указывает на стационарную фазу, при которой продуцирование и отмирание бактериальных клеток не наблюдается — $P(M)=0$, что впервые было отмечено Д.З.Гак (1975).

Показано, что температура является существенным фактором, регулирующим скорость размножения бактерий от 0 до 18° С. В пределах 18—26° С температура оптимальна для обменных процессов и теряет свое лимитирующее значение (Гак, 1975). Поскольку максимальные летние значения P/B выше, чем это следует из нормальной кривой Крога, возрастание скорости размножения бактерий летом обусловлено не только благоприятными температурными условиями, но и оптимизацией других факторов, включая трофический.

На 5-й год (1970) существования Киевского водохранилища даже в летний период было отмечено дальнейшее уменьшение K до 0,025, что соответствует продолжительности генерации (g) 40 ч. При этом установлено, что воспроизводство бактериальной биомассы происходило неравномерно по вертикальному профилю водохранилища: на поверхности всегда имело место размножение бактерий, в нижележащих горизонтах наряду с размножением регистрировалось также их отмирание. Наиболее высоким размножение бактериального сообщества было в средней части водохранилища против Тетеревского залива (табл. 12).

Суточная продукция (P) биомассы бактериопланктона изменялась от 0,1 до 4,0 и в среднем составляла 0,7 г/м³, или 7,2 г/м². Его удельная продукция (P/B) в период исследования была 0,1—1,5, в среднем 0,44.

13. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (летний период, 1970 года)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи, м	Температура воды, °С	Х, млн.кл/мл	g, час	Р		Р/Х ₀	G/Х ₀	G/P
					млн. кл/млсут	G			
Днепровский (ст.15)	0,5	21,6	2,00	39	0,87	0,74	0,43	0,36	0,85
	3,0	21,6	2,90	0	1,43	0,00	0,65	0,00	0,00
	7,0	21,6	2,50	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Припятьский (ст.17)	0,5	21,8	2,30	53	0,79	1,49	0,29	0,56	1,88
	3,0	21,8	2,20	29	1,25	0,92	0,60	0,45	0,14
(7,0 м)	6,0	21,8	1,73	0	0,33	0,00	0,21	0,00	0,00
	0,5	22,2	1,83	14	0,22	0,48	0,12	0,26	2,18
Междуречье (ст.12)	3,0	22,2	2,40	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
(6,0 м)	5,0	22,2	3,00	31	1,60	1,10	0,58	0,40	0,69
Средний (ст.8)	0,5	22,2	2,44	12	1,91	0,00	2,12	0,00	0,00
	3,0	22,2	3,30	7	1,24	0,00	1,50	0,00	0,00
(6,0 м)	5,0	22,2	2,23	8	1,49	0,00	1,55	0,00	0,00

Примечание. Здесь и во всех последующих таблицах приняты следующие условные обозначения: X — среднесуточная численность бактерий; B — биомасса бактерий; g — продолжительность генерации; P — продукция; G — выедание бактерий зоопланктоном.

Потребление бактерий фильтрами зоопланктона в июле 1970 г. составляло 0,5—1,5 млн. кл/мл. Однако переход бактерий на следующий трофический уровень отмечался не всегда, в частности на горизонте 3 м и глубже, а также в районе интенсивного «цветения» водохранилища против Тетеревского залива выедание бактерий зоопланктонами не фиксировалось.

В целом потребление бактерий (G/P) регистрировалось на уровне 70—85 % продуцируемого бактериального органического вещества, в отдельных случаях в поверхностных слоях водной толщи выедание бактерий могло превосходить их суточную продукцию.

На 14-й год (1978) существования водохранилища было отмечено дальнейшее уменьшение скорости размножения бактериопланктона: в летний период средние значения K равнялись 0,01, g — 60 часов. Суточная продукция бактериопланктона на этом этапе существования водохранилища на верхних его участках составляла 0,3, на средних — 1,3 и на нижних — 0,8 г/м³ или соответственно 2,6; 5,3 и 10,0 г/м². Среднее суточное значение соответствующих показателей для водохранилища в целом было 0,8 г/м³ или 6,0 г/м² (табл. 14).

14. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (июнь, 1978 г.)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура, °C	X, млн. кл/мл	B, мл/л	g, час	M ² · сут ⁻¹ г · м ⁻² · сут ⁻¹				P/B	G/B	G/P
						B	P	G				
Верхний	Поверхностный	20,8	5,10	1,60	103	1110	260	0,00	0,00	0,23	0,00	0,00
Ст. 14 (10 м)	Придонный	20,5	5,00	1,63	106	111	0,26	0,00				
Средний	Поверхностный	20,4	3,40	1,91	24	1138	535	6,52		0,50	0,57	1,15
Ст. 8 (4,5 м)	Придонный	20,3	4,90	2,88	45	253	126	1,45				
Нижний	Поверхностный	20,2	3,43	2,15	32	2328	1002	7,92		0,43	0,34	0,79
Ст. 1 (12 м)	Придонный	20,3	3,04	1,90	57	194	0,83	0,66				
В среднем	Поверхностный	20,5	3,95	1,88	33	1525	600	4,81		0,40	0,30	0,65
	Придонный	20,4	4,30	2,15	69	186	0,78	0,70				

Выедание бактерий зоопланктонами по акватории водохранилища было неравномерным: на верхних участках не отмечено, на нижних оно составляло 80 % создаваемой бактериями продукции, а на средних выедание бактерий происходило за счет накопленных ранее энергетических ресурсов — $G/P = 1,15$ (Михайленко, Головки, Духовная, 1983).

Дальнейшие исследования продукционных характеристик бактериопланктона были проведены в летне-осенний период на 17-м году существования Киевского водохранилища (1981 г.). Пробы отбирали в различных биотопах исследуемого водоема — его Припятском и Днепровском отрогах, а также на верхнем, среднем и нижнем участках основного плеса (табл. 15—20).

На 17-м году (1981) существования Киевского водохранилища среднее значение скорости размножения бактерий в летний период (июнь — июль) характеризовалось величинами $K = 0,04$, $g = 27,2$. Осенью темп размножения бактерий замедлялся и их продолжительность генерации возрастала до 66 часов. Суточная продукция бактериопланктона летом при более благоприятных температурных и трофических условиях составляла в среднем $0,5 \text{ г/м}^3$, снижаясь осенью до $0,3 \text{ г/м}^3$. Скорость оборачиваемости бактериального органического вещества (P/B) летом была почти в 3 раза выше, чем осенью, — 0,7 и 0,2 (табл. 21).

На всех участках водохранилища в исследованный период было отмечено активное потребление бактерий фильтраторами зоопланктона — $0,2\text{—}0,9 \text{ г/м}^3$ в сутки. В целом выедание бактерий водными беспозвоночными на 17-м году существования Киевского водохранилища составляло 90 % от создаваемой в летне-осенний период бактериальной продукции.

Содержание бактерий, минерализующих белковые соединения, в общем бактериопланктоне в начале 80-х годов (1981 г.), увеличилось по сравнению с уровнем во все предыдущие годы существования водохранилища на порядок (до 0,2 %), что является показателем усиления антропогенного воздействия на водоем. Продолжительность генерации белокразрушающих бактерий составляла в этот период 2—5, в среднем 3,4 часа. Их продукция изменялась в широких пределах — от 43,6 до 1401,6, в среднем 360 тыс. кл/мл; по-

15. Продукционные характеристики бактерий в Киевском водохранилище (1981 г., июнь)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура воды °С	Х, млн. кг/мл	К	g, час	Р		Р/Х	G/Х	G/Р
						млн. кг/мл·сут	G			
Днепроvский, ст.15 (3,5 м)	Поверхностный	23,6	2,23	0,16	100	0,37	1,32	0,14	0,49	3,56
Припятский, ст.17 (4,0 м)	—"	23,8	2,51	0,00	0	0,00	1,10	0,00	0,34	0,00
Междуречье, ст.12 (2,2 м)	—"	24,1	2,10	0,31	53	0,66	1,48	0,26	0,59	2,24
Средний, ст.8 (9,0 м)	—"	23,5	3,20	0,59	28	1,90	1,09	0,68	0,39	0,57
Ст. 8	Придонный	23,2	4,20	0,73	23	2,77	0,00	1,45	0,00	0,00

16. Продукционные характеристики бактерий в Киевском водохранилище (1981 г., июнь)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	В, мг/л	К	g, час	P		P/B	G/B	G/P
						г/м³·сут				
Днепровский, ст.15 (3,5 м)	Поверхностный	23,6	0,66	0,24	69	0,16	0,43	0,20	0,54	0,20
		23,8	0,78	0,00	0	0,00	0,37	0,00	0,38	0,00
Припятский, ст.17 (4,0 м)	—	24,1	0,61	0,32	53	0,19	0,44	0,26	0,59	0,26
		23,5	1,01	0,57	29	0,58	0,32	0,66	0,36	0,55
Средний, ст.8 (9,0 м)	Придонный	23,2	1,23	0,79	21	0,96	0,00	1,68	0,00	0,00

17. Продукционные характеристики бактерий Киевского водохранилища (1981 г., июль)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	Х, млн. кл/мл	К	g, час	Р		G	Р/Х	G/Х	G/Р
						млн. кл/мл·сут					
Днепровский, ст.15 (2,0 м)	Поверхностный	24,2	2,90	0,72	23	2,09	1,49	0,80	0,57	0,71	
Припятский, ст.17 (4,0 м)	—"	25,8	2,70	0,72	23	1,94	1,65	0,76	0,64	0,85	
Междуречье, ст.12 (5,0 м)	—"	26,0	2,77	0,97	17	2,68	3,05	0,90	1,03	1,14	
Средний, ст.8 (6,0 м)	—"	23,2	2,19	0,76	22	1,67	1,93	0,72	0,83	1,15	
Ст. 8	Придонный		2,60	0,67	24	1,75	1,50	0,71	0,61	0,86	
Нижний, ст. 1 (12,0 м)	Поверхностный	23,0	0,95	1,42	11	1,34	1,22	1,50	1,37	0,91	
Ст. 1	Придонный	22,5	1,55	0,98	17	1,52	1,49	0,99	0,97	0,97	

18. Продукционные характеристики бактерий Киевского водохранилища (1981 г., июль)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	В, мг/л	К	g, час	P		G	P/B	G/B	G/P
						г/м ³ ·сут					
Днепровский, ст.15 (2,0 м) Припятский, ст.17 (4,0 м) Междуречье, ст.12 (5,0 м) Средний, ст.8 (6,0 м)	Поверхностный	24,2	0,89	0,67	24	0,60	0,43	0,74	0,53	0,72	
	—"	25,8	0,82	0,71	23	0,58	0,49	0,74	0,63	0,84	
	—"	26,0	0,87	0,89	19	0,77	0,87	0,84	0,94	1,13	
	—"	23,2	0,68	0,68	24	0,46	0,55	0,63	0,75	1,19	
Ст. 8	Придонный		0,78	0,66	25	0,51	0,41	0,70	0,56	0,80	
Нижний, ст. 1 (12,0 м) Ст. 1	Поверхностный	23,0	0,29	1,40	12	0,39	0,34	1,50	1,30	0,87	
	Придонный	22,5	0,48	1,00	16	0,48	0,48	1,00	1,00	1,00	

19. Продукционные характеристики бактерий Киевского водохранилища (1981 г., октябрь)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	Х, млн. кл/мл	К	g, час	Р		P/X	G/X	G/P
						млн. кл/мл·сут	G			
Днепровский, ст.15 (2,0 м)	Поверхностный	15,4	2,81	0,53	31	1,50	2,22	0,47	0,70	1,48
Припятский, ст.17 (2,0 м)	—"	15,1	3,55	0,22	76	0,77	1,16	0,20	0,31	1,51
Верхний, ст.14 (8,5 м)	—"	15,1	3,57	0,60	27	2,15	1,94	0,62	0,56	0,90
Ст. 14	Придонный	14,9	3,00	0,39	42	1,19	2,08	0,34	0,59	1,75
Нижний, ст. 2 (5,0 м)	Поверхностный	14,0	1,83	0,55	29	1,01	1,01	0,55	0,55	1,00
Ст. 2	Придонный	14,1	2,12	0,00	0	0,00	0,53	0,00	0,21	0,00
Ст. 1 (12,0 м)	Поверхностный	14,0	3,00	0,11	148	0,33	0,00	0,15	0,00	0,00

20. Продукционные характеристики бактерий Киевского водохранилища (1981 г., октябрь)

Участки водохранилища	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	В, мг/л	К	g, час	Р		P/B	G/B	G/P
						г/м ³ ·сут				
Ст. 15, 2,0 м	Поверхностный	15,4	1,12	0,19	88	0,21	0,93	0,14	0,63	3,00
Ст. 17, 2,0 м)	—"	15,1	1,19	0,16	100	0,20	0,33	0,16	0,26	1,65
Ст. 14, 8,5 м	—"	15,1	1,15	0,44	37	0,51	0,40	0,46	0,36	0,78
Ст. 14	Придонный	14,9	1,00	0,32	52	0,32	0,66	0,27	0,56	2,06
Ст. 2, 5,0 м	Поверхностный	14,0	0,60	0,61	27	0,37	0,37	0,61	0,61	1,00
Ст. 2	Придонный	14,1	0,71	0,00	0	0,00	0,15	0,00	0,18	0,00
Ст. 1, 12,0 м	Поверхностный	14,0	0,98	0,25	91	0,18	0,00	0,25	0,00	0,00
Ст. 1	Придонный	14,2	1,11	0,12	137	0,13	0,00	0,09	0,54	0,00

21. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1981 г.)

Период исследований	Температура, °C	г. час	г/м ³ ·сут				P/B	G/B	G/P
			B*	P	G				
Июнь (n=5)	23,6	34,4±27	$\frac{0,57 - 0,97}{0,75}$	$\frac{0,16 - 0,96}{0,40 \pm 0,40}$	$\frac{0,32 - 0,44}{0,32 \pm 0,18}$		0,56	0,37	0,20
Июль (n=7)	24,1	20,0±4,8	$\frac{0,26 - 0,92}{0,67}$	$\frac{0,40 - 0,77}{0,55 \pm 0,12}$	$\frac{0,34 - 0,87}{0,52 \pm 0,17}$		0,88	0,81	0,93
Октябрь (n=8)	14,6	66,0±45	$\frac{0,60 - 1,48}{1,07}$	$\frac{0,13 - 0,51}{0,27 \pm 0,16}$	$\frac{0,21 - 0,93}{0,36 \pm 0,30}$		0,25	0,39	1,20
В среднем за летне-осенний период**	20,7	41,1	0,84	0,41	0,41		0,57	0,56	0,89

Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем; * средние значения B в местах постановки эксперимента, ** показатели рассчитаны как средневзвешенные во времени.

требление водными беспозвоночными составляло 39,5—867,5, в среднем 204 тыс. кл/мл (табл. 22).

Сравнение продукционных характеристик бактериопланктона в целом и его групп, минерализующих белковые соединения (см. табл. 17 и 22), показало, что в летний период скорость воспроизводства бактериальной массы исследованными гетеротрофами в 6 раз выше, чем всего бактериопланктона: значения продолжительности генерации (g) соответственно составляли 3,4 и 19,6 часа. Скорость оборачиваемости органического вещества белокразрушающих бактерий в 35 раз выше, чем бактериопланктона в целом (значения P/B — 31,2 и 0,9). Суточная продукция деструкторов белковых соединений, определенная на уровне 360 тыс. кл/мл, составила 20 % от общей бактериальной продукции. Потребление этих бактерий зоопланктоном не превышало 55 % их продукции, что соответствует 12 % общего выедания бактерий. Однако на мелко-

22. Продукционные характеристики гетеротрофных бактерий в Киевском водохранилище (1981 г., июль)

Станции	Глубина, м	Температура, °С	Горизонты водной толщи	Численность бактерий, тыс. кл/мл				$K \over g$	G		P/X_0	G/P_0	G/P
				нефильтрованная вода		фильтрованная вода			P	тыс. кл/мл			
				X_0	X_t	X_0	X_t						
15	2	24,2	Поверхностный	86,50	1440,00	86,30	1584,00	$2,88 \over 5$	1401,60	867,46	25,67	10,03	0,39
17	2	25,8	—	5,15	84,00	12,04	860,40	$4,32 \over 4$	120,64	97,53	23,42	18,94	0,81
12	5	26,0	—	5,82	103,00	59,96	3520,00	$4,08 \over 4$	139,63	42,45	23,99	7,29	0,30
8	6	23,2	—	6,76	82,80	8,35	1920,00	$5,44 \over 3$	165,04	89,20	24,41	13,19	0,54
8	6	22,9	Придонный	10,25	217,20	7,81	4800,00	$6,42 \over 2$	435,66	228,71	42,50	22,31	0,52
1	12	23,0	Поверхностный	7,29	11,40	43,68	4890,00	$4,80 \over 3$	43,59	39,48	5,98	5,41	0,90
1	12	22,5	Придонный	2,85	144,00	18,49	5790,00	$5,76 \over 3$	206,76	65,61	72,54	23,02	0,32
В среднем		23,9		17,80	297,50	33,87	3337,00	$3,43 \over 3,4$	359,00	204,00	31,21	14,30	0,54

Примечание. X_0 , X_t , x_0 , x_t — численность бактерий соответственно в начале и в конце опыта.

23. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища на разных этапах его существования

Период исследований (июль)	Температура, °C	K	g, час	г/м ³ , сут				P/B	G/B	G/P	$\frac{G}{P+B}$
				B	P	G					
1965—1967 гг. (n=20)	24,0	0,04	24,0	3,5	1,3	1,3		0,40	0,40	1,00	0,30
1970 г. (n=12)	22,0	0,02	40,0±17,8	2,0±0,7	0,7±0,4	0,4		0,44	0,20	0,55	0,15
1978 г. (n=6)	20,5	0,01	61,0±30,0	1,9±0,7	0,8±0,4	0,7		0,40	0,30	0,65	0,26
1981 г. (n=7)	24,1	0,05	20,0±4,8	0,7±0,2	0,5±0,1	0,5		0,90	0,86	1,00	0,40

водных участках этот показатель возрастал до 75 % (Михайленко, Головки, Духовная, 1983).

Основными элиминаторами бактерий являются простейшие и рачки-фильтраторы, на долю которых приходится по 50% потребленных бактериальных клеток. Интенсивность потребления бактерий определяется видовой принадлежностью и возрастом зоопланктонов: *Daphnia cucullata*, *Daphnia hyalina* могут существовать исключительно за счет бактериального корма, *Dyaphanosoma brachyurum* нуждается в дополнительных источниках питания, для *Euretemora velox* и *Bosmina longirostris* бактериопланктон не является специфичным кормом, однако может быть использован наряду с другими пищевыми объектами (Головки, 1984).

Таким образом, изучение продукционных характеристик бактериопланктона в головном водохранилище днепровского каскада показало, что на различных этапах существования водоема функциональные показатели бактерий не одинаковы и определяются природными и антропогенными факторами.

Сравнение за один и тот же период (июль) продукционных характеристик бактериального сообщества свидетельствует о существенном возрастании ($K — 0,05$; $g — 20,0$) скорости размножения бактериопланктона на

17-м (1981) году жизни водохранилища. Это является одним из показателей усиления антропогенного пресса на водохранилище. Существенным фактором в регулировании численности бактерий является выедание. Степень потребления продуцируемого бактериями органического вещества (G/P) в период становления водохранилища составляла 1,0, в 70-х годах — 0,75 и в начале 80-х — 1,0 (табл. 23).

Трофическая роль бактерий, которая состоит в передаче энергии через бактериальный белок от первопродуцентов водным животным, является одним из аспектов самоочистительной функции водоемов. Другим аспектом самоочищения водоемов, является способность бактерий разлагать в процессе дыхания практически любые органические вещества.

4.6. Роль бактерий в деструкции органического вещества

Наиболее интенсивная минерализация отмечена в водах, обогащенных легкоокисляемыми органическими веществами, показателем чего является как абсолютная величина БПК полного, так и относительная БПК полное/БО (Лубянскене и др., 1970; Драбкова, 1981).

Однако в высокосапробных и гиперевтрофных водах на фоне интенсивного накопления массы бактерий отмечено снижение их гетеротрофной активности. Параллельно уменьшается и интенсивность бактериальной деструкции. Установлено снижение показателей бактериального дыхания в воде высокопродуктивных озер (Драбкова, 1981). Понижение активности бактериопланктона в особо загрязненных водоемах создает возможность интенсивной аккумуляции в них органического вещества. За сутки бактерии окисляют здесь 7,5 % имеющегося доступного органического вещества, тогда как в чистых водах — до 17 % (Драбкова, 1981). Перегрузка водоемов органическим веществом и бурно развивающейся микрофлорой, даже при интенсивном водообмене, часто превышает возможности бактериальных сообществ к самоочищению (Сорокин, Билио,

1981). Бактериопланктон таких природных вод практически не в состоянии переработать имеющийся в них запас органического вещества.

На активность самоочистительной деятельности водной микрофлоры влияют также температура воды, кислородный режим, наличие биогенных веществ и условия их регенерации, видовой состав бактериопланктона, цельность экологической системы водоема (Сорокин, 1974; Донецкая, 1981).

Сильное влияние на процессы деструкции оказывает температурный фактор. Как правило, максимальные показатели деструкции отмечаются летом в период интенсивного цветения воды синезелеными водорослями и максимального прогрева ее (Кузнецов, 1970; Романенко, 1973). При понижении температуры воды скорость процессов разложения органического вещества резко снижается (Кудрявцев, 1971). В этих условиях происходит аккумуляция в водоеме органического вещества, что может необратимо подорвать его самоочистительную способность. Поэтому поступление загрязнений в природные воды особенно недопустимо в холодное время года (Сорокин, 1981).

Несмотря на значительное влияние температурного фактора более определяющим для интенсивности бактериальной деструкции во многих водоемах является содержание лабильного органического вещества (Драбкова, 1981). Очевидно поэтому наибольшая минерализующая активность бактериопланктона наблюдается весной: на Волге, например, — в мае, в водах Черного моря — в марте (Кудрявцев, 1971; Шумакова, 1982).

В каскаде волжских и донских водохранилищ процессы распада органического вещества наиболее интенсивны в южных водоемах. Если в Горьковском водохранилище в летний период (1965 г.) легкоусвояемое органическое вещество разрушалось в среднем за 7—8 сут, то в Куйбышевском и Волгоградском — за 4, а в Цимлянском — за 2—3 суток. От общего количества органических соединений содержание легкоусвояемого вещества составляло в волжских водохранилищах 8—11, в донских — 14—18 %. При этом за одни сутки в водохранилищах Дона разрушалось в среднем 6,6 % общего

количества органических соединений, в волжских — 2 % (Марголина, 1989).

Лимитирующим фактором минерализующей деятельности микрофлоры часто является кислородный режим. Бактериальное окисление органического вещества может протекать в аэробных и анаэробных условиях. При недостаточном содержании кислорода (менее 0,1—0,5 мг O_2 /л) интенсивность аэробных микробиологических процессов в воде резко снижается и меняется их направленность (Сорокин, 1974). С другой стороны, бактериям принадлежит первостепенная роль в процессе установления газового режима водоемов (Винберг, 1946; Винберг, Яровицина, 1946; Драбкова, 1981). Бактерии сами могут стать причиной снижения содержания растворенного кислорода в природных водах при интенсивных процессах деструкции и слабом фотосинтезе (Connell et al., 1982).

Существенное влияние на активность бактериальной деструкции оказывает обеспеченность бактериопланктона биогенными элементами и, прежде всего, азотом и фосфором, которые необходимы бактериям для синтеза своей биомассы (Сорокин, 1974). Значение данного фактора возрастает при евтрофировании, так как стоки, впадающие в водоем, часто бывают обеднены минеральными формами азота и фосфора. В высокопродуктивных и загрязненных водоемах большая часть биогенных веществ связана в органические соединения в составе клеток фито- и бактериопланктона. В периоды массового развития водоросли практически полностью потребляют биогенные вещества из воды, что тормозит бактериальную деструкцию безазотистых органических веществ. Развитие животного населения стимулирует самоочищение путем ускорения регенерации биогенных веществ (Сорокин, 1974).

Для более глубокого понимания биологических процессов, протекающих в водоемах, необходимо знать, с какой интенсивностью происходит обмен веществ у водных бактерий в природных условиях и с какой эффективностью используются на рост бактерий органические вещества, служащие субстратом дыхания.

Из ряда работ известно, что газообмен у водных бактерий играет определяющую роль в установлении газового режима водоемов (Кузнецов, 1934, 1939, 1952; Винберг, 1946; Беляцкая-Потаенко,

1962; Горленко, Дубинина, Кузнецов, 1977). Потребление кислорода водными бактериями изучалось различными методами. Джонсон (Johnson, 1936) определял при помощи аппарата Варбурга интенсивность дыхания у 25 видов бактерий, выделенных из морской воды, Н.М.Лягина и С.И.Кузнецов (1937) с помощью респирометра Фенна изучали скорость потребления кислорода некоторыми видами водных бактерий, выделенных из воды озер Глубокого и Белого. Определение интенсивности потребления кислорода методом склянок проводили Г.Г. Винберг (1946), Г.Г. Винберг и М.С.Ломоносова (1953).

На основании обобщения материалов по интенсивности потребления кислорода бактериями установлено, что интенсивность дыхания одной бактериальной клетки, определенная разными авторами при использовании различных методик, выражается довольно близкими величинами. Г.Г.Винберг (1946) пришел к заключению, что дыхание молодых быстро растущих клеток в культуре при 20° С достигает $3,84\text{—}7,20 \cdot 10^{-9}$ мг O₂ за сутки, в то время как для «покоящихся» клеток при отсутствии субстрата она составляет лишь $0,01\text{—}0,14 \cdot 10^{-9}$ мг O₂ за сутки. Ю.С.Беляцкая-Потаенко (1962) проводила свои исследования интенсивности потребления кислорода бактериями на евтрофном оз. Баторин (1956 г., август). Для определения интенсивности дыхания одной бактериальной клетки количество кислорода, потребленное в течение экспозиции, делилось на среднее число бактерий в фильтрованной воде за конкретный период. Скорость потребления выражалась в миллиграммах кислорода, поглощенного одной бактериальной клеткой за сутки. Результаты исследований показали, что интенсивность дыхания бактерий при разных сроках экспозиции (6, 8, 12, 16 и 24 ч) примерно одинакова и составляет $0,069\text{—}0,179$ мг O₂ за сутки при температуре 20° С. Поэтому Ю.С.Беляцкая-Потаенко (1962) считает возможным за скорость потребления кислорода одной бактериальной клеткой при 20° С в евтрофных озерах принять величину $0,1 \cdot 10^{-9}$ мг O₂/сут.

Возможность межгодовых изменений дыхания бактерий отмечали В.Г.Драбкова и В.Страшкрабова (1983). Увеличение интенсивности дыхания бактерий авторы наблюдали в многоводные годы, что, по их мнению, обусловлено повышением проточности и, соот-

ветственно, поступлением при этом в водоем аллохтонного органического вещества, которое для бактерий более трудноусвояемо, чем автохтонное. Окисление этого органического вещества приводит к значительному расходованию энергии на дыхание. Так, в водохранилищах Слапы и Кличава (Чехия) максимальный расход кислорода составил соответственно 0,42 и 0,33 мг O_2 /л·сут и (1,31 и 1,38)·10⁻⁹ мг O_2 /сут в 1966-м, наиболее многоводном, году.

Зависимость между скоростью потребления кислорода одной клеткой бактерий и их общей численностью в водоемах носит обратный характер. По данным В.Г.Драбковой и В.Страшкрабовой (1983), при сравнении 119 данных за вегетационный период коэффициент корреляции (r) составил -0,61. Еще более четкая корреляция ($r = -0,79$) отмечена при сравнении 23 данных за июль — август. Снижение активности бактерий при увеличении их концентрации, особенно при антропогенном загрязнении водоемов, отмечено и другими авторами (Chrost, Sikorska, 1976; Godlewska-Lipova, 1979). Именно поэтому по средним данным за год, за вегетационный период и за июль — август интенсивность дыхания бактериопланктона в водоемах изменяется (по сравнению с общим количеством бактерий) чрезвычайно мало, поскольку при увеличении концентрации бактерий скорость потребления кислорода бактериальной клеткой уменьшается.

В.И.Романенко (1969) показал, что потребление кислорода в склянках происходит с такой же интенсивностью, как и снижение его концентрации в самом водоеме.

По немногочисленным данным, имеющимся в литературе, потребление кислорода водными бактериями составляет 40—60 % общего потребления кислорода планктонными организмами.

Исследования функциональной роли бактерий в деструкции органического вещества были проведены в нижней части Киевского водохранилища (в районе с. Лютеж). Учитывали потребление кислорода одной бактериальной клеткой при соответствующей температуре водоема, численность бактерий (свободнопарящих и прикрепленных к частичкам детрита и планктонным организмам), их размеры и биомассу.

Клетки прикрепленных бактерий в силу более благоприятных трофических условий, как правило, были крупнее свободнопарящих. В соответствии с данными измерений, проведенных в Киевском водохранилище в период вегетации диатомовых водорослей, объем прикрепленных и свободнопарящих палочек был соответственно таким: 0,58 и 0,34, а кокков — 0,30 и 0,12, спор — 1,32 и 1,12 мкм³.

Интенсивность дыхания одной бактериальной клетки определяли путем деления количества кислорода, потребленного за период экспозиции, на среднее число бактерий в фильтрованной воде за конкретный период. Установлено, что потребление кислорода одной бактериальной клеткой при температуре в июле 20° С составило $0,1 \cdot 10^{-9}$ мг в сутки; весной (май) при температуре 17° С эта величина уменьшилась до $0,08 \cdot 10^{-9}$, осенью, при дальнейшем понижении температуры (12° С) — до $0,05 \cdot 10^{-9}$.

Потребление кислорода бактериопланктоном, определенное экспериментально в фильтрованных затемненных склянках, его численность и биомасса с учетом свободнопарящих и прикрепленных клеток в различных горизонтах исследуемого водоема показана на примере таблицы 24.

Установлено, что доля прикрепленных бактериальных клеток составляла 59 % от их общего числа и 73 % от биомассы. Данные по количественному соотношению свободных и прикрепленных бактерий (их численности и биомассе), дыханию одной клетки свободнопарящих бактерий и их суммарному потреблению кислорода позволили рассчитать траты на обмен бактериальной клетки, ассоциированной со взвесью: для лета эта величина составляла $0,17 \cdot 10^{-9}$ мг O₂ в сутки, для весны — $0,15 \cdot 10^{-9}$ и для осени — $0,1 \cdot 10^{-9}$ (Михайленко, 1989).

Суточные расходы на дыхание бактерий в нижней части Киевского водохранилища (глубина 5 м) составили весной, летом и осенью соответственно 1,48, 2,11 и 1,74, в среднем 1,88 г O₂/м². Относительное значение бактерий в деструкции органического вещества, осуществляемой планктонным сообществом, изменялось от 40,6 до 79,2 % с наименьшим показателем летом и максимальным осенью. В среднем за вегетационный период на долю бактерий

24. Бактериальное потребление кислорода в Киевском водохранилище (1971 г., лето)

Период исследований	Горизонты водной толщи, м	Численность бактерий, млн.кл/мл			Биомасса, мг/л			Потребление кислорода, мг/л·сут		
		прикрепленные	свободнопарающие	всего	прикрепленные	свободнопарающие	всего	прикрепленные	свободнопарающие	всего
21.07	0,5	0,87	0,66	1,53	0,53	0,21	0,74	0,15	0,06	0,21
22.07	0,0—1,5	1,30	0,99	2,29	0,79	0,31	1,08	0,22	0,09	0,31
	0,5	1,79	0,72	2,51	1,12	0,23	1,35	0,34	0,07	0,41
	3,0	3,07	1,03	4,10	1,93	0,35	2,28	0,55	0,10	0,65
	4,5	1,20	1,14	2,34	0,68	0,39	1,07	0,20	0,11	0,30
22.07	0,0—5,0	9,23	4,74	13,97	4,97	1,59	6,56	1,94	0,47	2,41
	0,5	2,16	0,49	2,65	1,15	0,18	1,33	0,32	0,05	0,37
	3,0	1,91	0,57	2,48	1,27	0,18	1,45	0,42	0,06	0,48
	4,5	1,13	0,49	1,62	0,66	0,17	0,83	0,19	0,05	0,24
27.07	0,0—5,0	9,01	2,61	11,62	5,37	0,88	6,17	1,63	0,27	1,90
	0,5	3,47	1,11	4,58	2,01	0,36	2,37	0,61	0,11	0,72
	3,0	2,14	1,49	3,63	1,11	0,48	1,59	0,35	0,15	0,50
	4,5	2,37	1,07	3,44	1,30	0,39	1,69	0,33	0,10	0,43
27.07	0,0—5,0	12,31	6,26	18,57	7,36	2,08	9,44	2,18	0,61	2,79
	0,5	2,27	1,44	3,71	1,21	0,44	1,65	0,38	0,14	0,52
	3,0	2,03	1,92	3,95	1,15	0,62	1,77	0,34	0,19	0,53
	4,5	1,80	1,92	3,72	0,99	0,59	1,58	0,40	0,24	0,64
	0,0—5,0	10,28	8,76	19,04	5,66	2,75	8,41	1,84	0,92	2,76

Продолжение табл. 25

Период исследований	Горизонты водной толщи, м	Численность бактерий, млн./мл			Биомасса, мг/л			Потребление кислорода, мг/лсут		
		прикрепленные	свободноплявающие	всего	прикрепленные	свободноплявающие	всего	прикрепленные	свободноплявающие	всего
29.07	0,5	2,77	2,11	4,88	1,67	0,70	2,37	0,50	0,21	0,71
	3,0	1,85	3,33	5,18	1,09	1,05	2,14	0,34	0,33	0,67
	4,5	2,00	1,09	3,09	1,18	0,38	1,56	0,34	0,11	0,45
	0,0-5,0	11,05	11,71	22,76	6,57	3,79	10,36	1,97	1,17	3,14
29.07	0,5	1,96	0,97	2,93	1,22	0,37	1,59	0,33	0,10	0,43
	3,0	1,97	1,02	2,99	1,16	0,31	1,47	0,37	0,10	0,47
	4,5	1,67	1,39	3,06	1,04	0,45	1,49	0,32	0,14	0,46
	0,0-5,0	9,36	5,48	14,84	5,75	1,83	7,58	1,72	0,54	2,26
31.07	0,5	0,74	0,59	1,33	0,43	0,19	0,62	0,13	0,06	0,19
	3,0	0,84	0,57	1,41	0,52	0,16	0,68	0,16	0,05	0,21
	4,5	0,62	0,49	1,11	0,37	0,16	0,53	0,11	0,05	0,16
	0,0-5,0	3,74	2,78	6,52	2,25	0,85	3,10	0,69	0,26	0,95
31.07	0,5	0,88	0,73	1,61	0,57	0,22	0,79	0,18	0,07	0,25
	3,0	0,78	0,89	1,67	0,48	0,30	0,78	0,14	0,09	0,23
	4,5	0,84	0,69	1,53	0,51	0,21	0,72	0,17	0,07	0,24
	0,0-5,0	4,15	3,92	8,07	2,60	1,44	4,04	0,80	0,39	1,19

25. Роль бактерий в деструкции органического вещества в Киевском водохранилище

Период исследований	Температура воды, °С	Потребление кислорода планктоном в целом, г O ₂ /м ² ·сут	Потребление кислорода одной клеткой бактерий, мг O ₂ · 10 ⁻⁹ в сутки	Суточные расходы кислорода на дыхание бактерий	
				г O ₂ /м ²	% от общего потребления
Весна (26.05—16.06) n=9	17,0	2,6	$\frac{0,08}{0,15}$	1,48	57,0
Лето (21.07—31.07) n=50	20,0	5,2	$\frac{0,10}{0,17}$	2,11	40,6
Осень (1.09—28.10) n=16	12,0	2,2	$\frac{0,05}{0,10}$	1,74	79,2
За вегетационный период в среднем (n=75)	16,0	3,6	$\frac{0,08}{0,14}$	1,88	52,2

Примечание. Средние данные за вегетационный период рассчитаны как средневзвешенные во времени; над чертой — свободнопарящие бактериальные клетки, под чертой — ассоциированные со взвесями.

приходилось 52,2 % потребляемого планктоном кислорода (табл. 25).

Параллельно с оценкой роли бактерий в деструкции органического вещества, осуществляемой планктонным сообществом, было определено соответствующее участие водорослей и беспозвоночных (Приймаченко, Михайленко, Жданова и др., 1973). Установлено, что значение фито- и зоопланктона с учетом инфузорий составляло соответственно 30 и 20 % от общего потребления кислорода планктонным сообществом. При этом наибольшие расходы кислорода на дыхание водорослей и беспозвоночных приходились на летний период. Существенна роль инфузорий в деструкции органического вещества, осуществляемой зоопланктоном. На их долю приходилось в различные сезоны года 30—40 %. Для летнего периода (Приймаченко, Михайленко, Жданова, Тулупчук, 1973) Ю.М.Тулупчуком рассчитано потребление кислорода компонентами планктона методом регрессионного анализа, которое оказалось близким установленным его значениям (%): 30,7 и 31,5 — для водорослей,

28,7 и 26,3 — для фильтраторов зоопланктона и 40,6 и 42,2 — для бактериопланктона.

Таким образом, интенсивность аэробных микробиологических процессов окисления органического вещества обеспечивается при концентрации кислорода в водной толще 0,1—0,5 мг/л. С другой стороны, бактерии сами могут стать причиной снижения содержания растворенного кислорода в природных водах при интенсивных процессах деструкции и слабом фотосинтезе.

Установлено, что интенсивность обмена одной бактериальной клетки, ассоциированной со взвесью, в Киевском водохранилище почти в 2 раза превышала соответствующую величину, зарегистрированную для свободнопарящих бактерий (см. табл. 25). Бактериям принадлежит определяющая роль (40,5—79,2 %) в деструкции органического вещества, осуществляемой планктонным сообществом. Вклад фито- и зоопланктона с учетом инфузорий существенно ниже — 30 и 40 % в среднем за вегетацию.

Снижение возможности бактериальных сообществ к самоочищению водоемов отмечено в высокосапробных и гиперевтрофных водах, а также при снижении температуры. Поэтому перегрузка природных вод органическим веществом в холодное время года приводит к снижению самоочистительного потенциала водоемов.

4.7. Структурно-функциональная характеристика бактериопланктона в условиях радиоактивного загрязнения водной среды

Общая численность бактериопланктона в мае — августе 1986 г. в условиях действия радиационного фактора в Киевском водохранилище изменялась от 0,81 до 3,2 млн. кл/мл, что составляло в среднем $1,73 \pm 0,34$ млн. кл/мл, а его биомасса — от 0,27 до 1,05, в среднем $0,57 \pm 0,11$ г/м³ (табл. 26 и 28).

В 1987 г. общее число бактерий в течение вегетационного периода (май — октябрь) составляло 1,09—2,61, в среднем

26. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в различные сезоны 1986 года

Горизонты водной толщи	Общая численность бактерий, млн. кл/мл		Биомасса бактерий, г/м ³		Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА			
					тыс. кл/мл		%	
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем
Май (n=15)								
Поверхностный	0,83—1,57	1,02	0,27—0,49	0,37	×	×	×	×
Придонный	0,72—1,38	1,01	0,26—0,49	0,32	×	×	×	×
Под 1 м ²	3,00—12,00	5,76	0,86—4,15	1,93	×	×	×	×
В среднем в 1 м ³	0,81—1,57	1,10±0,23	0,27—0,49	0,37±0,08	×	×	×	×
Июнь (n=32)								
Поверхностный	0,98—2,56	1,68	0,31—0,84	0,55	0,02—0,10	0,04	0,001—0,01	0,002
Придонный	0,90—2,71	1,72	0,25—0,87	0,53	0,03—0,17	0,09	0,003—0,02	0,005
Под 1 м ²	3,80—23,95	6,48	1,35—7,65	3,06	—	—	—	—
В среднем в 1 м ³	0,94—2,56	1,72±0,35	0,28—0,84	0,56±0,11	0,02—0,17	0,06	0,001—0,02	0,003
Август (n=12)								
Поверхностный	1,85—3,19	2,36	0,63—1,05	0,77	0,29—4,14	1,38	0,01—0,18	0,060
Придонный	2,09—3,22	2,40	0,70—1,06	0,80	0,32—2,32	0,75	0,02—0,10	0,030
Под 1 м ²	8,86—14,97	12,45	2,82—5,15	4,12	—	—	—	—
В среднем в 1 м ³	2,10—3,20	2,38±0,43	0,70—1,05	0,78±0,15	0,29—4,14	1,06	0,01—0,18	0,050

П р и м е ч а н и е. Здесь и в последующих таблицах: × — не определяли.

27. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в различные сезоны 1987 года

Горизонты водной толщи	Общая численность бактерий, млн. кл/мл		Биомасса бактерий, г/м³		Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА				
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	Тыс. кл/мл		%		
					пределы	в среднем	пределы	в среднем	
Поверхностный Придонный Под 1 м² В среднем в 1 м³	Май (n=11)								
	1,16—2,08	1,46	0,41—0,76	0,53	0,06—0,97	0,32	0,002—0,07	0,02	
	1,09—1,48	1,33	0,40—0,51	0,44	0,06—0,10	0,08	0,005—0,006	0,01	
	5,20—18,40	9,86	1,80—6,48	3,60	—	—	—	—	
	1,09—2,08	1,46±0,30	0,40—0,76	0,53±0,11	0,06—0,97	0,20	0,003—0,07	0,02	
Поверхностный Придонный Под 1 м² В среднем в 1 м³	Июль (n=10)								
	0,88—1,88	1,49	0,28—0,70	0,51	0,13—5,80	1,15	0,010—0,31	0,08	
	0,95—1,38	1,24	0,31—0,52	0,43	0,15—0,49	0,25	0,007—0,03	0,02	
	5,24—20,35	9,09	0,68—7,48	3,08	—	—	—	—	
	1,13—1,88	1,50±0,29	0,28—0,70	0,54±0,11	0,14—5,80	0,70	0,006—0,31	0,05	
Поверхностный Придонный Под 1 м² В среднем в 1 м³	Сентябрь (n=11)								
	1,73—2,61	2,15	0,50—0,92	0,70	0,07—4,26	1,11	0,003—0,25	0,06	
	1,73—2,39	2,09	0,56—0,77	0,68	0,06—0,13	0,09	0,003—0,01	0,01	
	7,78—33,44	16,47	2,25—10,20	5,32	—	—	—	—	
	1,73—2,61	2,14±0,30	0,50—0,85	0,69±0,13	0,07—4,26	1,60	0,003—0,25	0,04	

28. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в 80-е годы

Период исследований	Общая численность бактерий, млн. кл/мл	Биомасса, г/м ³	Количество гетеротрофных бактерий, растущих на МПА	
			тыс. кл/мл	% к общему числу
1981 г.	121 – 4,40 258 ± 0,6	Июнь, июль, октябрь (n=36) 0,37 – 135 0,84 ± 0,2	0,02 – 7,30 21	0,001 – 0,82 0,13
1985 г.	0,94 – 2,60 160 ± 0,3	Май, июль, сентябрь (n=30) 0,27 – 0,79 0,50 ± 0,1	0,05 – 4,26 100	0,003 – 0,17 0,05
1986 г.	0,81 – 3,20 1,73 ± 0,34	Май, июнь, август (n=59) 0,27 – 105 0,57 ± 0,11	0,02 – 4,14 0,71	0,001 – 0,18 0,03
1987 г.	109 – 2,61 170 ± 0,27	Май, июнь, сентябрь (n=32) 0,38 – 0,85 0,59 ± 0,11	0,06 – 5,80 0,86	0,002 – 0,31 0,05

Примечание. Над чертой — пределы, под чертой — в среднем. По гетеротрофам приведены данные в поверхностном слое воды. По бактериопланктону в целом (численность и биомасса) рассчитаны средневзвешенные показатели по всей водной толще.

1,70±0,27 млн. кл/мл, их биомасса — 0,38—0,85, в среднем 0,59±0,11 г/м³ (табл. 27 и 28).

Летом 1987 года бактериопланктон Киевского водохранилища характеризовался величинами 1,50±0,29 млн. кл/мл и 0,54±0,11 г/м³. В 1988 г. (июль) эти показатели снизились до 0,76±0,10 млн. кл/мл и 0,35±0,07 г/м³ (табл. 29).

Количество бактерий, минерализующих белковые соединения, изменялось в течение вегетационного периода 1986—1987 годов по всей водной толще от 0,02 до 5,8 тыс. кл/мл и в среднем составляло соответственно 0,71 и 0,86 тыс. кл/мл. В придонном горизонте количество этих бактерий, как правило, в течение вегетационного периода было ниже, чем в поверхностном. Исключение составляло распределение в июне, что, видимо, связано со сменой форм фитопланктона, происходящей обычно в этот период в Киевском водохранилище.

Летом 1987 года численность исследованных гетеротрофных бактерий составляла в среднем 0,7 тыс. кл/мл по всей водной толще, а в 1988 г. она уменьшилась до 0,52 тыс. кл/мл. При этом у поверхности эти показатели возрастали до 1,15 и 0,73 тыс. кл/мл, в придонных горизонтах их значения в 1987—1988 гг. уменьшались соответственно в 4,6 и 2,3 раза.

Количество нитрифицирующих бактерий I фазы не превышало в летний период 1987—1988 годов 3,0 кл/мл. Для сравнения отметим, что в период становления водохранилища количество этих бактерий составляло 50—360 кл/мл в течение года.

Коли-индекс (показатель фекального загрязнения) составлял в 1987 и 1988 гг. в среднем 38,0 и 16,0 тыс. кл/л, что характерно для умеренно загрязненных вод.

Индекс Романенко, являющийся индикатором сапробности, изменялся в исследованный период в пределах 0,002—0,31 в течение вегетации и был максимальным (0,05) в летний период в среднем в водной толще, возрастая у поверхности до 0,08. Вода Киевского водохранилища в 1986—1988 гг. в соответствии со значением индекса Романенко характеризовалась как «чистая» в отношении загрязнения лабильным органическим веществом. Летом качество воды на

29. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища в летний период 1987—1988 гг.

Горизонты водной толщи	Общая численность бактерий, млн. кл/мл	Биомасса, г/м ³	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА		Численность нитрификаторов, кл/мл	Копи-индекс, тыс. кл/л
			тыс. кл/мл	%		
1987 г. (n=10)						
Поверхностный	$\frac{0,88 - 188}{149}$	$\frac{0,28 - 0,70}{0,51}$	$\frac{0,13 - 3,80}{115}$	$\frac{0,010 - 0,31}{0,08}$	3,0	$\frac{4,5 - 114,0}{380}$
Придонный	$\frac{0,95 - 138}{124}$	$\frac{0,31 - 0,52}{0,43}$	$\frac{0,15 - 0,49}{0,25}$	$\frac{0,007 - 0,03}{0,02}$	×	×
Под 1 м ²	$\frac{5,24 - 20,35}{9,09}$	$\frac{0,68 - 7,48}{3,08}$	—	—	×	×
В 1 м ³	$\frac{113 - 188}{150 \pm 0,29}$	$\frac{0,38 - 0,70}{0,54 \pm 0,11}$	$\frac{0,13 - 5,80}{0,70}$	$\frac{0,006 - 0,31}{0,05}$	×	×
1988 г. (n=10)						
Поверхностный	$\frac{0,58 - 0,87}{0,76}$	$\frac{0,22 - 0,45}{0,34}$	$\frac{0,12 - 1,41}{0,73}$	$\frac{0,01 - 0,14}{0,07}$	3,0	$\frac{6,0 - 30,0}{160}$
Придонный	$\frac{0,71 - 0,79}{0,75}$	$\frac{0,30 - 0,31}{0,30}$	$\frac{0,15 - 0,50}{0,32}$	$\frac{0,02 - 0,07}{0,04}$	×	×
Под 1 м ²	$\frac{2,01 - 7,74}{4,89}$	$\frac{0,69 - 4,05}{2,22}$	—	—	×	×
В 1 м ³	$\frac{0,54 - 0,87}{0,76 \pm 0,10}$	$\frac{0,23 - 0,45}{0,35 \pm 0,07}$	$\frac{0,12 - 1,41}{0,52}$	$\frac{0,01 - 0,14}{0,05}$	×	×

30. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1987 г., май)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °C	Горизонты водной толщи	X, млн. кг/мл	K	g, час	P, млн. кг/мл		P/X	G/X	G/P
							P	G			
Припятский (ст. 17)	5,0	13,6	Поверхностный	1,55	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,000	0
Междуречье (ст. 14)	4,0	13,2	"	1,12	0,00	0	0,00	0,49	0,00	0,36	0
Средний (ст. 8)	7,0	11,7	"	1,68	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
Нижний (ст. 2)	7,0	13,2	"	1,86	0,12	122	0,25	0,00	0,19	0,00	0
То же	7,0	12,4	Придонный	1,56	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
Верхний бьеф	16,0	12,4	Поверхностный	1,15	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
То же	16,0	12,0	Придонный	1,15	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0

Примечание. Здесь и далее: X — среднесуточная численность бактерий.

отдельных участках водохранилища (у с. Лютеж), а также в Днепре у г. Славутича ухудшалось до «грязной», о чем свидетельствует возрастание на порядок значения индекса Романенко.

Согласно классификации С.М. Драчева (1964), в Киевском водохранилище в 1986—1988 гг. имели место β-мезосапробные условия (см. табл. 28, 29).

Таким образом, проведенными исследованиями установлено, что радиационный фактор (1986—1988 гг.) не повлиял на микробиологические показатели загрязнения Киевского водохранилища лабильным органическим веществом сравнительно с их уровнем в первой половине 80-х годов (до катастрофы на ЧАЭС).

Функциональные исследования бактериопланктона были проведены посезонно (май, июль, октябрь) в 1987 г., а также в июле 1988 г. (табл. 30, 35).

В период весеннего паводка (1987 г.) отмечена чрезвычайно низкая активность микрофлоры на исследованных глубоководных

31. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1987 г., май)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	V, мг/л	K	g, час	P		P/B	G/B	G/P
							мг/л				
Припятский (ст. 17)	5,0	13,6	Поверхностный	0,48	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
Междуречье (ст. 14)	4,0	13,2	"	0,36	0,00	0	0,00	0,26	0,00	0,58	0
Средний (ст. 8)	7,0	11,7	"	0,57	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
Нижний (ст. 2)	7,0	13,2	"	0,62	0,18	91	0,11	0,00	0,25	0,00	0
То же	7,0	12,4	Придонный	0,55	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
Верхний бьеф	16,0	12,4	Поверхностный	0,39	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0
То же	16,0	12,0	Придонный	0,41	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0

32. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1987 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	X, млн. кл/мл	K	g, час	P		P/X	G/X	G/P
							млн. кл/мл				
Днепровский (ст. 18)	4,0	21,6	Поверхностный	1,42	0,62	28	0,88	1,65	0,49	0,91	1,87
	5,0	22,2	"	2,09	1,12	16	2,34	1,45	1,42	0,88	0,62
Верхний (ст. 14)	5,0	22,3	"	2,14	1,12	16	2,40	1,87	1,28	0,99	0,78
	7,0	24,6	"	1,36	0,57	30	0,78	0,53	0,63	0,43	0,68
То же	7,0	23,2	Придонный	1,43	0,58	28	0,96	0,83	0,69	0,62	0,89
Верхний бьеф (ст. 1)	13,0	23,0	Поверхностный	1,43	0,37	50	0,53	0,47	0,38	0,33	0,89
	13,0	22,0	Придонный	1,42	0,59	28	0,84	0,00	0,84	0,00	0,00

Примечание. Здесь и далее × — среднесуточная биомасса бактерий.

33. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1987 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	В, мг/л	К	g, час	P		P/B	G/B	G/P
							г/м ³				
Днепровский (ст. 18)	4,0	21,6	Поверхностный	0,44	0,66	25	0,29	0,40	0,52	0,71	1,30
Припятский (ст. 17)	5,0	22,2	"	0,68	1,11	15	0,75	0,60	1,39	1,11	0,80
Верхний (ст. 14)	5,0	22,3	"	0,70	1,12	15	0,78	0,71	1,20	1,12	0,91
Нижний (ст. 2)	7,0	24,6	"	0,41	0,54	31	0,22	0,23	0,55	0,53	1,04
То же	7,0	23,2	Придонный	0,48	0,64	26	0,31	0,28	0,67	0,61	0,90
Верхний бьеф (ст. 1)	13,0	23,0	Поверхностный	0,47	0,42	31	0,20	0,18	0,44	0,40	0,90
То же	13,0	22,0	Придонный	0,46	0,65	25	0,03	0,00	0,97	0,00	0,00

34. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1987 г., октябрь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °C	Горизонты водной толщи	X, млн. кл/мл	K	g, час	P		P/X	G/X	G/P
							млн. кл/мл				
Припятский (ст. 17)	4,0	14,1	Поверхностный	2,16	0,00	0	0,10	0,00	0,06	0,00	0,0
Верхний (ст. 14)	8,0	13,8	"	2,43	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0
Средний (ст. 8)	6,0	13,2	"	1,63	0,78	21	1,27	1,69	0,69	0,92	1,3
То же	6,0	13,0	Придонный	1,65	0,31	53	0,51	0,97	0,27	0,51	1,9
Верхний бьеф (ст. 1)	15,0	14,0	Поверхностный	2,15	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0
То же	15,0	13,8	Придонный	2,51	0,16	101	0,41	0,04	0,15	0,02	0,1

участках водохранилища (см. табл. 30 и 31). Это свидетельствует о том, что бактериопланктон во время половодья в основном был представлен аллохтонными формами, поступающими в водохранилище с поверхностным стоком. В летний период (июль, температура воды 22,7° С) было отмечено активное размножение бактериального сообщества по всей акватории водохранилища — продолжительность генерации бактериопланктона (g) составляла 15—50, в среднем 28 ч (табл. 33 и 36). Осенью (температура воды 13,6° С) воспроизводство бактериальной биомассы отмечено не на всех исследованных участках, и его скорость снизилась, показателем чего является возрастание продолжительности генерации g до 35 ч (табл. 34 и 36).

Суточная продукция бактериопланктона летом при более благоприятных температурных и трофических условиях составляла 0,20—0,78, в среднем 0,37 г/м³; осенью ее среднее значение снизилось до 0,12 г/м³ (табл. 33, 35 и 36). Скорость оборачиваемости бактериального органического вещества (P/B) летом в 3,7 раза выше, чем осенью — соответственно 0,82 и 0,22.

На всех участках водохранилища на 23-м году его существования (1987), как и в предыдущие периоды, было отмечено активное потребление бактерий зоопланктонами. В среднем за вегетационный период более 50% создаваемой бактериями продукции переходило на следующий трофический уровень — $G/P = 0,56$; летом этот показатель возрастал до 0,85.

В 1988 г. (июль, температура воды 25,1° С), как и в 1987 г., было отмечено активное размножение бактериального сообщества на различных участках водохранилища (табл. 37, 38). Продолжительность генерации (g) составляла 9—163, в среднем 36 ч. На верхнем участке водохранилища (ст. 14) этот показатель был наибольшим — 163 часа.

Суточная продукция бактериопланктона составляла в этот период 0,21—0,73 г/м³, в среднем 0,45 г/м³, удельная продукция равнялась 1,42.

Потребление бактерий водными беспозвоночными регистрировалось на всех исследованных участках водохранилища и в среднем составляло 0,75% создаваемой бактериальной продукции.

35. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1987 г., октябрь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °C	Горизонты водной толщи	В, мг/л	К	g, час	P		G	P/B	G/B	G/P
							г/м³					
Припятский (ст. 17)	4,0	14,1	Поверхностный	0.64	0,00	0	0,05	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00
Верхний (ст. 14)	8,0	13,8	"—	0.77	0,00	0	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Средний (ст. 8)	6,0	13,2	"—	0.46	0,90	18	0.41	0.48	0.82	0,96	1,17	1,17
То же	6,0	13,0	Придонный	0.52	0,34	48	0.18	0,38	0,29	0,61	2.11	2.11
Верхний бьеф (ст. 1)	15,0	14,0	Поверхностный	0.64	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
То же	15,0	13,8	Придонный	0.77	0,11	144	0.08	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00

36. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища в 1987 г.

Период исследований	Температура воды, °С	g, час	г/м³·сут				P/B	G/B	G/P
			B*	P	G				
Май (n=7)	12,6	0	0.40 – 0.51 0.45 ± 0.05	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00
Июль (n=7)	22,7	24±6	0.31 – 0.64 0.48 ± 0.11	0.20 – 0.78 0.37	0.18 – 0.71 0.40		0.82	0.64	0.85
Октябрь (n=6)	13,6	35	0.50 – 0.73 0.62 ± 0.10	0.00 – 0.41 0.12	0.00 – 0.48 0.14		0.22	0.26	0.55
В среднем за вегетационный период (n=20)	16,3	23,5	0.31 – 0.73 0.53 ± 0.08	0.00 – 0.78 0.20	0.00 – 0.71 0.21		0.42	0.36	0.56

Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем; * среднее значение В в местах постановки эксперимента; показатели рассчитаны как средневзвешенные во времени.

37. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1988 г., июль)										
Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	Х, млн. кг/мл	К	g, час	Р		P/X	G/X
							млн.	кг/мл		
Припятский (ст. 17)	6,0	24,5	Поверхностный	0,80	0,26	13	1,03	0,89	1,41	1,22
Верхний (ст. 14)	8,0	24,3	"	0,89	0,01	163	0,16	0,14	0,18	0,16
Тетеревский (ст. 8)	7,0	26,4	"	0,89	1,74	9	1,55	1,29	2,04	1,70
Нижний (ст. 2)	7,0	26,4	"	0,86	1,19	14	1,02	0,65	1,50	0,95
То же	7,0	25,4	Придонный	0,81	1,40	11	1,13	1,09	1,43	1,38
Верхний бьеф (ст. 1)	11,0	24,6	Поверхностный	0,66	0,50	33	0,33	0,14	0,58	0,24
То же	11,0	24,2	Придонный	0,90	1,46	11	1,31	0,93	1,84	1,31
										0,71

38. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища (1988 г., июль)										
Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	В, г/м³	К	g, час	Р		P/B	G/B
							г/м³	г/м³		
Припятский (ст. 17)	6,0	24,5	Поверхностный	0,40	1,32	12	0,53	0,53	1,32	1,32
Верхний (ст. 14)	8,0	24,3	"	0,35	0,09	182	0,04	0,01	0,12	0,03
Тетеревский (ст. 8)	7,0	26,4	"	0,37	1,82	9	0,67	0,62	1,91	1,77
Нижний (ст. 2)	7,0	26,4	"	0,38	1,35	12	0,51	0,33	1,76	1,14
То же	7,0	25,4	Придонный	0,31	1,48	11	0,46	0,46	1,48	1,48
Верхний бьеф (ст. 1)	11,0	24,6	Поверхностный	0,26	0,88	21	0,21	0,13	0,95	0,59
То же	11,0	24,2	Придонный	0,41	1,78	9	0,73	0,51	2,43	1,70
										0,79

39. Продукционные характеристики бактерий — деструкторов белковых соединений в Киевском водохранилище (1987 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	Численность бактерий, тыс. кл/мл				K/g	Тыс. кл/мл		P/X	G/X	G/P
				нефильтрованная вода		фильтрованная вода			P	G			
				X ₀	X _t	x ₀	x _t						
Днепровский	4,0	21,6	Поверхностный	8,27	93,70	4,77	220,65	$\frac{180}{4}$	195,47	110,04	29,64	13,30	0,56
Припятский	5,0	22,2	—	1,21	6,99	0,92	648,82	$\frac{6,56}{2}$	26,89	21,11	22,22	17,44	0,78
Междуречье	5,0	22,3	—	5,80	367,35	5,50	188,00	$\frac{3,53}{5}$	659,00	297,21	113,62	51,24	0,45
Нижний	7,0	24,6	—	0,52	0,26	0,49	31,70	$\frac{4,17}{4}$	1,62	1,88	3,11	3,61	1,16
—	7,0	23,2	Придонный	0,30	14,14	0,41	1190,00	$\frac{7,97}{2}$	57,56	43,72	191,87	0,74	0,76
Верхний бьеф	13,0	23,0	Поверхностный	0,14	0,26	0,15	85,35	$\frac{6,34}{3}$	1,27	1,15	9,07	8,21	0,90
То же	13,0	22,2	Придонный	0,15	10,06	0,12	309,50	$\frac{7,85}{2}$	40,06	30,15	267,06	201,00	0,75

Примечание. Здесь и в табл. 40: X₀, X_t, x₀, x_t — численность бактерий в начале и в конце опыта.

40. Продукционные характеристики бактерий — деструкторов белковых соединений в Киевском водохранилище (1988 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	Численность бактерий, тыс. кл/мл						K/g	P		G	PX ₀	GX ₀	G/P	
				нефильтрованная вода		фильтрованная вода		X ₀	X _f		x ₀	x _f					тыс. кл/мл
Припятский	5,0	22,2	Поверхностный	0,50	2,57	7,73	231,35	$\frac{340}{5}$	5,20	3,13	10,40	6,25	0,60				
Верхний	5,0	23,0	—	0,61	3,07	2,94	92,43	$\frac{345}{5}$	6,34	3,88	10,39	6,36	0,61				
Средний	6,0	22,1	—	0,54	40,55	0,53	572,00	$\frac{698}{2}$	143,45	103,44	265,65	191,55	0,72				
Нижний	7,0	23,1	—	0,95	12,84	0,90	39,50	$\frac{378}{4}$	26,05	14,16	0,72	14,90	0,54				
—	7,0	23,0	Придонный	0,15	20,16	0,91	16,15	$\frac{287}{6}$	29,19	0,00	194,60	0,00	0,00				
Верхний бьеф	16,0	23,0	Поверхностный	0,55	7,00	3,04	332,00	$\frac{469}{3}$	17,69	11,24	32,16	20,44	0,63				
То же	16,0	22,2	Придонный	0,49	19,50	40,22	223,00	$\frac{171}{10}$	17,11	0,00	34,91	0,00	0,00				

41. Продукционные характеристики белокразрушающих бактерий в Киевском водохранилище (80-е годы)

Период исследования	Численность бактерий, тыс. кл/мл	g, час	P_2	G_2	P_2/P_1	G_2/P_2	G_2/G_1
			тыс. кл/мл				
1981 г.	2,90	3,5	360	204	20	55	12
1987 г.	1,20	3,0	140	72	11	76	6
1988 г.	0,75	5,0	35	20	3	62	3

П р и м е ч а н и е. P_2 и P_1 — продукция белокразрушающих бактерий и бактериопланктона в целом; G_2 и G_1 — выедание белокразрушающих бактерий и бактериопланктона в целом.

Во второй половине 80-х годов (1987—1988 гг.) в летний период в условиях действия радиационного фактора были проведены натурные исследования по оценке продукционных характеристик бактерий — деструкторов белковых соединений (табл. 39—41).

Константа скорости роста (K) исследованных бактерий характеризовалась в этот период величинами 5,5—3,8, продолжительность генерации бактериального сообщества — 3,0—5,0 ч (средние показатели).

Как видно из приведенных данных, скорость размножения белокразрушающих бактерий была в 6—9 раз выше, чем бактериопланктона в целом — 28 и 36 ч соответственно в 1987 и 1988 гг. (табл. 42). Суточная продукция исследованных гетеротрофов, определенная на уровне 87 тыс. кл/мл в среднем в 1987—1988 гг., составила 7,5 % от общей продукции бактериопланктона. Скорость оборачиваемости органического вещества исследуемых бактерий была в 74 раза выше, чем бактериопланктона в целом (значение P/X — 85,0 и 1,15 соответственно в 1987—1988 и 1981 гг.).

Потребление белокразрушающих бактерий зоопланктонами (G_2/P_2) достигало в среднем 70 %, что соответствует 5 % общего выедания бактерий (см. табл. 41).

Отметим, что в начале 80-х годов (1981) темп размножения бактерий—деструкторов белковых соединений — в 6 раз превышал скорость воспроизводства бактериального сообщества в целом, суточная продукция этих бактерий составляла 20 % от общей продук-

42. Микробиологическая характеристика Киевского водохранилища на разных этапах его существования (июль, август)				
Период исследований (годы)	Общая численность бактерий, млн. кл/мл	Биомасса, г/м³	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА	
			Тыс. кл/мл	% к общему числу
1962*	133 – 530 340	0,75 – 156 130	0,80 – 7,40 2,00	0,06 – 0,14 0,06
1966 (n=18)	340 – 1090 580 ± 220	250 – 930 4,60 ± 190	0,40 – 1150 3,50	0,07 – 0,10 0,06
1967 (n=28)	350 – 720 4,30 ± 0,90	270 – 540 3,60 ± 0,70	0,10 – 1100 2,20	0,03 – 0,15 0,05
1970 (n=12)	174 – 330 3,00 ± 0,60	160 – 280 2,40 ± 0,46	0,10 – 230 0,50	0,01 – 0,05 0,02
1978 (n=15)	156 – 515 3,02 ± 1,00	0,48 – 159 0,90 ± 0,40	0,17 – 150 0,67	0,02 – 0,03 0,02
1981 (n=12)	121 – 296 2,05 ± 0,50	0,37 – 0,78 0,64 ± 0,10	0,68 – 7,30 2,90	0,04 – 0,82 0,15
1985 (n=10)	150 – 255 1,94 ± 0,30	0,46 – 0,80 0,60 ± 0,10	0,37 – 4,27 2,06	0,02 – 0,17 0,11
1986 (n=12)	210 – 320 2,38 ± 0,43	0,70 – 105 0,78 ± 0,15	0,29 – 4,14 1,38	0,01 – 0,18 0,06
1987 (n=10)	113 – 188 1,50 ± 0,29	0,38 – 0,70 0,54 ± 0,11	0,13 – 5,80 1,15	0,01 – 0,31 0,08
1988 (n=10)	054 – 0,87 0,76 ± 0,10	0,23 – 0,45 0,35 ± 0,07	0,12 – 4,41 0,73	0,01 – 0,14 0,07

Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем. По гетеротрофным бактериям — данные в поверхностном слое воды, по бактериопланктону — средневзвешенные показатели. * Д.З.Гак (1975).

ции бактериопланктона, а элиминация зоопланктонами — 55 % продукции этих гетеротрофов, что соответствует 12 % общего выедания бактерий.

Таким образом, в 80-х годах в Киевском водохранилище при неизменности темпа воспроизводства бактерий — деструкторов белковых соединений — отмечено уменьшение их продукции от 360 до 87 тыс. кл/мл, а значение этого показателя в общей продукции бактериопланктона — от 20,0 до 7,0 % соответственно в 1981 и 1987—1988 гг. (в среднем). При снижении абсолютного значения выедания бактерий фильтраторами зоопланктона относительная величина этого показателя по отношению к продукции исследованных гетеротрофов (G_2/P_2) возросла, что и повлияло на соответствующее снижение их численности.

Для установления возможности влияния радиационного фактора на структурные характеристики бактериопланктона было проведено сравнение соответствующих параметров бактерий (методом проверки статистических гипотез) в первой половине 80-х годов (до аварии) с теми же характеристиками во второй половине 80-х годов (после аварии) за один и тот же период времени — июль.

Сравнение численности бактерий за 1981 и 1985 гг. показало, что разница средних значений x_1 и x_2 за эти годы по критерию Стьюдента статистически не достоверна ($p=0,999$). При этом их выборочные дисперсии (n_1 и n_2) различаются также недостоверно.

Действительно, $\frac{\sigma_1^2}{\sigma_2^2} = 2,8$, в то время как величина $F_{11,9}(P=0,05)=3,1$.

Исходя из этого, данные за 1981 и 1985 гг. целесообразно объединить в одну выборку с числом измерений $n_1+n_2=22$, $X_{\text{ср}}$ (численность)=2,0, $\sigma_{\text{ср}}=0,40$; $B_{\text{ср}}$ (биомасса)=0,62, $\sigma_{\text{ср}}=0,10$ (табл. 43).

Аналогичное сравнение численности бактериопланктона в 1986 и 1987 гг. показало значительное различие между средними значениями x_1 и x_2 (по критерию Стьюдента $p=0,99$). Отсюда следует, что объединять величины численности бактериопланктона в 1986 и 1987 гг. в одну выборку нельзя, и сравнение этих показателей с соответствующими данными за 1981 и 1985 гг. необходимо производить независимо.

Сравнение численности бактериопланктона в 1986 г. (2,38 млн. кл/мл) и в 1981 и 1985 гг. (в среднем 2,00 млн. кл/мл) показало, что различия средних значений численности бактерий в Киевском водохранилище за эти периоды несущественны с достоверностью, равной 0,98. Действительно, t_{30} ($P=0,98$)=2,46, в то время как $t_{\text{факт}}=2,48$.

Аналогичный вывод с достоверностью 0,99 [t_{30} ($P=0,99$)=2,75; $t_{\text{факт}}=2,90$] получен и относительно биомассы бактериопланктона при сравнении ее значения в 1986 г. (0,78 г/м³) с соответствующими показателями за 1981 и 1985 гг. — 0,62 г/м³ в среднем (табл. 42).

Сравнение численности бактериопланктона в 1987 г. (1,5 млн. кл/мл) с ее значением в 1981 и 1985 гг. (в среднем 2,00 млн. кл/мл) свидетельствует о существенном с достоверностью 0,999 [t_{30} ($P=0,999$)=3,65, $t_{\text{факт}}=3,83$] уменьшении средних значений этого показателя.

На основании соответствующего сравнения величин по биомассе установлено, что различия их средних значений (между показателями в 1987 г. и 1981 и 1985 гг.) также имеются, но с

43. Продукционные характеристики бактериопланктона Киевского водохранилища на разных этапах его существования (летний период)

Период исследований (годы)	Температура воды, °С	g, час	X	P	G	сут ⁻¹		
						P/X	G/X	G/P
1965—1967 (n=20)	24,0	24±5,2	4,20±0,90	1,70±0,42	1,70±0,39	0,40	0,40	1,0
1970 (n=12)	22,0	40±17,68	1,90±0,40	0,93±0,36	0,39±0,21	0,49	0,20	0,55
1978 (n=6)	20,5	61±30	3,66±0,86	1,41±0,67	1,16±0,50	0,40	0,30	0,65
1981 (n=7)	24,1	20±4,8	2,20±0,72	1,86±0,44	1,75±0,61	0,91	0,86	0,94
1987 (n=7)	22,7	28±7,9	1,50±0,32	1,25±0,61	1,14±0,59	0,82	0,59	0,82
1988 (n=7)	25,1	36±6,5	0,73±0,10	0,90±0,40	0,73±0,23	1,28	1,00	0,80

меньшей достоверностью, равной 0,94. Действительно, $t_{30}(P=0,95)=2,04$, $t_{\text{факт}}=2,00$.

Еще более значимое уменьшение численности (в 2,6 раза) и биомассы (в 1,8 раза) бактериопланктона отмечено в 1988 г. по сравнению с их уровнем в первой половине 80-х годов.

Анализ продукционных характеристик бактериопланктона, полученных в 1987—1988 гг., по сравнению с показателями в 1981 г. свидетельствует об уменьшении темпов размножения бактерий и их суточной продукции (табл. 43). Действительно, сравнение величин продолжительности генерации говорит о возможности объединения данных за 1987—1988 гг. в одну выборку с числом измерений $n_1+n_2=14$, $g_{\text{ср}}=32\pm 7,23$. Сопоставление этих значений с соответствующими показателями в 1981 г. подтвердило существенную значимость увеличения продолжительности генерации с достоверностью 0,95 [$t_{19}(P=0,95)=2,09$, в то время как $t_{\text{факт}}=2,11$].

Аналогичное сравнение суточной продукции показало возможность усреднения результатов за 1987 и 1988 гг., так как они различаются недостоверно. Результаты усреднения ($1,16\pm 0,52$ и $n=14$) сравнивали с данными за 1981 г. С высокой степенью достоверности, равной 0,99, установлено уменьшение суточной продукции за период с 1981 по 1987—1988 гг. [$t_{19}(P=0,99)=2,86$, в то время как $t_{\text{факт}}=3,11$].

Для выяснения причины снижения структурно-функциональных характеристик бактериопланктона в условиях действия радиационного фактора была рассчитана вероятная доза облучения бактериопланктона ($\text{рад}\cdot\text{сут}^{-1}$) по методике, предложенной И.М. Белоусовой и Ю.М.Штуккенберг (1961):

$$P = 5,12 \cdot 10^4 \cdot C \cdot E,$$

где C — удельная концентрация радионуклидов в ткани, кюри/кг, E — средняя энергия испускаемых изотопом частиц, мэв (мега-электрон-вольт).

Радиоактивность Киевского водохранилища в 1987—1988 гг. была обусловлена в основном наличием изотопов стронция (^{90}Sr) и цезия (^{137}Cs). Расчет вероятной дозы поглощения бактериопланктоном проводили (Михайленко, 1992) по максимальным зна-

чениям удельной активности воды (кюри/мл) для ^{90}Sr — $4,3 \cdot 10^{-11}$ (1987 г.), для ^{137}Cs — $7,5 \cdot 10^{-11}$ (1988 г.).

Были использованы также максимальные коэффициенты накопления — 785 для ^{90}Sr и 195 для ^{137}Cs (Жарова, 1961).

В связи с тем, что непосредственно в бактериопланктоне определять концентрацию ^{90}Sr и ^{137}Cs не представляется возможным, соответствующие величины (С) были рассчитаны с использованием предельных значений коэффициента накопления и удельной активности воды:

$$\begin{aligned} C_{^{90}\text{Sr}} &= 4,3 \cdot 10^{-11} \cdot 785 = 3375,5 \cdot 10^{-11} = 0,34 \cdot 10^{-7} \text{ кюри/кг} \\ P_{^{90}\text{Sr}} &= 5,12 \cdot 10^4 \cdot 0,34 \cdot 10^{-7} \cdot 0,9 = 1,57 \cdot 10^{-3} \text{ рад} \cdot \text{сут}^{-1} = \\ &= 1,6 \cdot 10^{-5} \text{ Грэй} \cdot \text{сут}^{-1} \\ C_{^{137}\text{Cs}} &= 7,5 \cdot 10^{-11} \cdot 195 = 1462,5 \cdot 10^{-11} = 0,15 \cdot 10^{-7} \text{ кюри/кг} \\ P_{^{137}\text{Cs}} &= 5,12 \cdot 10^4 \cdot 0,15 \cdot 10^{-7} \cdot 0,16 = 0,12 \cdot 10^{-3} \text{ рад} \cdot \text{сут}^{-1} = \\ &= 1,2 \cdot 10^{-6} \text{ Грэй} \cdot \text{сут}^{-1} \end{aligned}$$

Интегральная вероятная доза поглощения бактериопланктоном (Р) равна

$$P_{^{90}\text{Sr}} + P_{^{137}\text{Cs}} = 1,6 \cdot 10^{-5} + 1,2 \cdot 10^{-6} = 1,72 \cdot 10^{-5} \text{ Грэй} \cdot \text{сут}^{-1}.$$

ЛД₅₀ (теоретическая доза в рад или Грэй, которая вызывает гибель 50 % особей рассматриваемой популяции через определенный промежуток времени) для бактерий изменяется в пределах 45—7350 Грэй (Chipman, 1972).

Таким образом, даже если принять наименьшее значение ЛД₅₀ для бактерий равным 45 Грэй, при продолжительности генерации бактериопланктона в 1987—1988 гг. 32 ч вероятная доза поглощения ($1,72 \cdot 10^{-5}$ Грэй·сут⁻¹) в $26 \cdot 10^5$ раз ниже ЛД₅₀.

Установлено, что радиоактивность, имевшая место в водной толще Киевского водохранилища в 1987—1988 гг., не могла повлиять на снижение функциональной активности и уменьшение общей численности бактериопланктона. При этом значительные показатели коэффициента накопления радиоизотопов бактериями, получен-

ные в эксперименте, позволяют предполагать, что бактерии, населяющие загрязненные радиоактивными веществами водоемы, могут представлять опасность передачи искусственной радиоактивности по пищевой цепи.

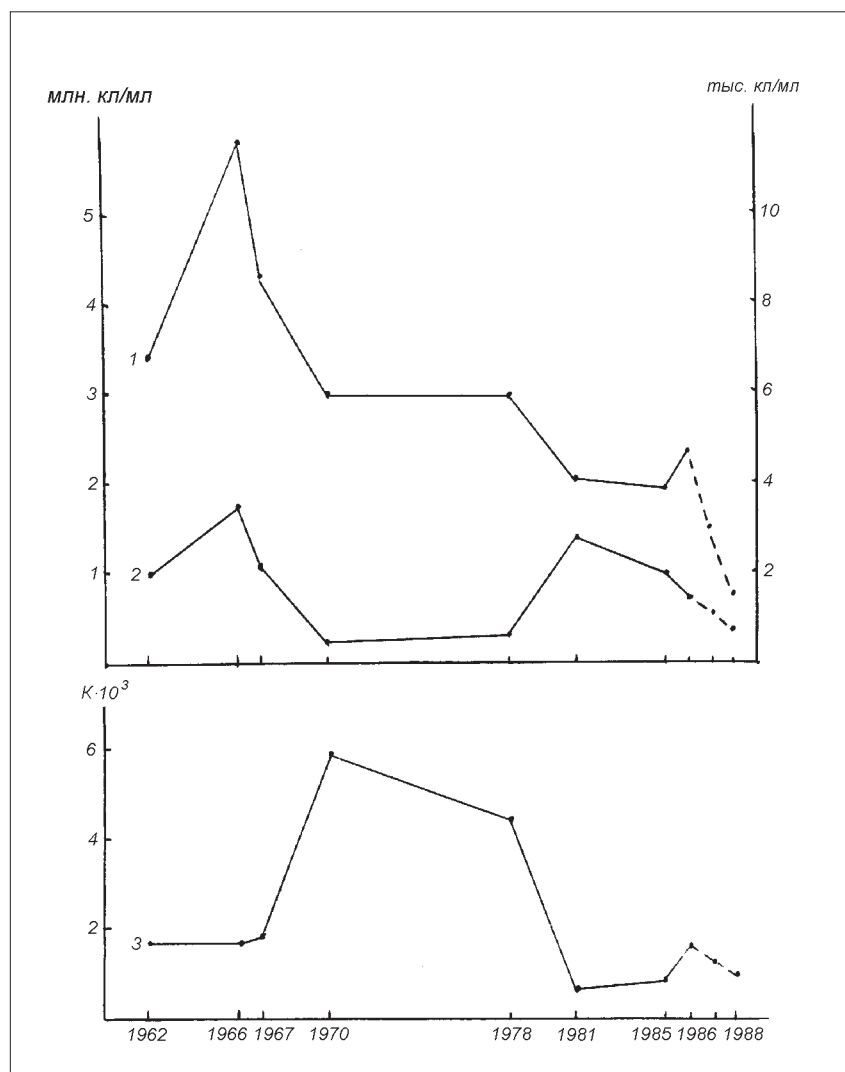
Полагаем, что на изменение структурно-функциональных характеристик бактериопланктона повлияло снижение интенсивности развития фитопланктона — резерва питательных веществ для бактерий. В 1986—1988 гг. в Киевском водохранилище было отмечено снижение концентрации хлорофилла *a*, который является показателем интенсивности развития фитопланктона и коррелирует с его биомассой (Курейшевич, 1983). Содержание хлорофилла *a* в 1981—1985 гг. составляло 21,9—103,3, в 1986—1988 гг. его величина снизилась до 8,9—29,1 мкг/л (Сиренко, Курейшевич, 1992).

4.8. Многолетняя динамика структурно-функциональных особенностей бактериопланктона Киевского водохранилища

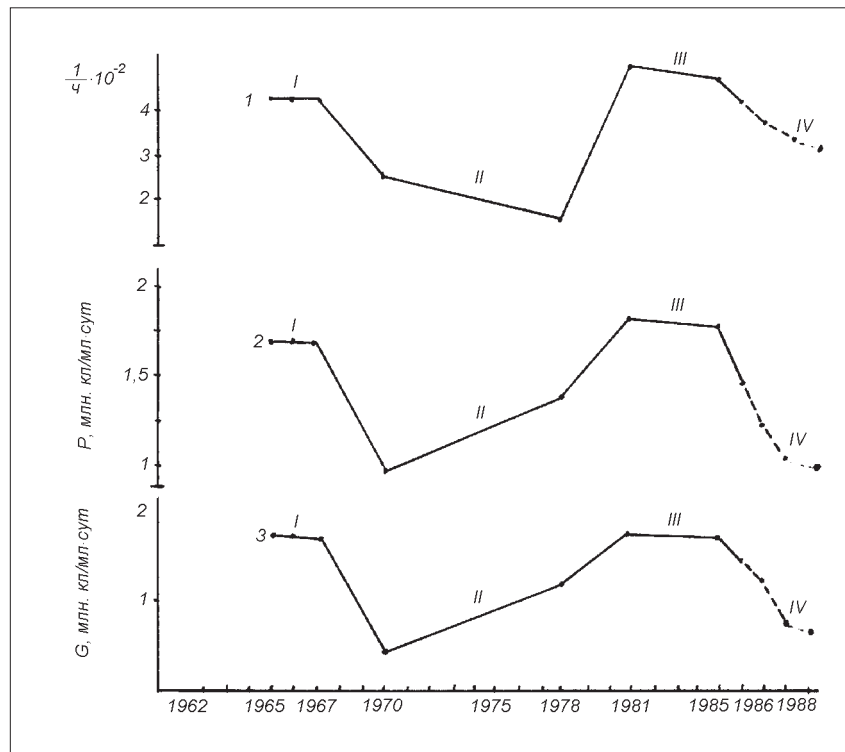
Многолетний анализ динамики численности бактериопланктона и его продукционных характеристик в Киевском водохранилище от периода его создания (1965 г.) до 1990 г. позволил с помощью метода проверки статистических гипотез установить четыре стадии в развитии бактериального сообщества (Михайленко, 1992), каждой из которых свойственна определенная специфичность (рис. 12—14).

Определение стадий в сукцессии бактериального сообщества обосновывалось с помощью статистических критериев Стьюдента и Фишера, что обеспечивало высокую степень достоверности предлагаемого подхода.

Первая стадия (три года), несмотря на подготовку ложа водохранилища (удаление древесной и кустарниковой растительности), характеризовалась вспышкой в развитии бактериального населения вследствие эффекта затопления, обусловленного активной ми-



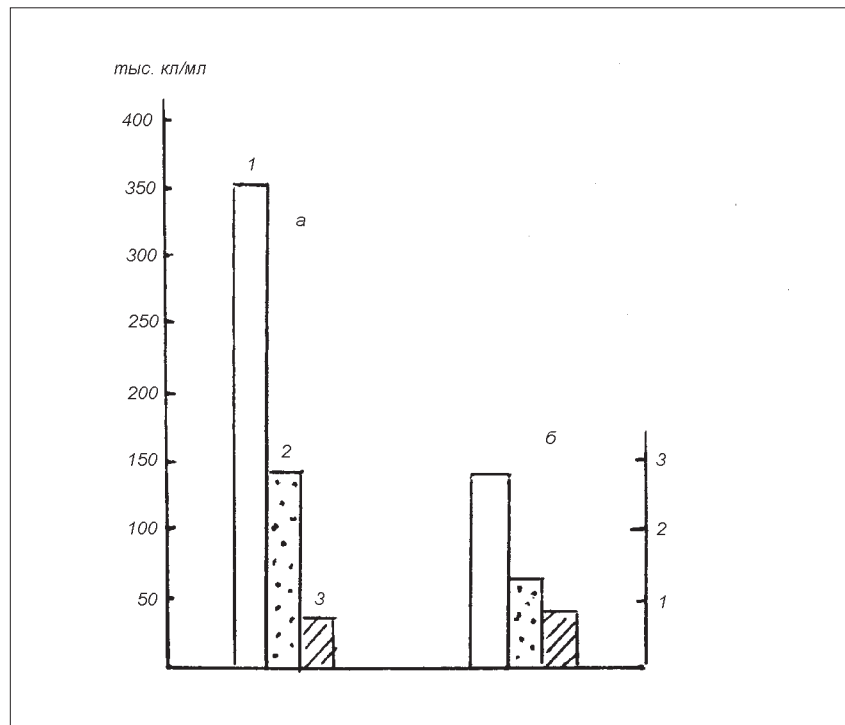
12. Многолетняя (1965—1988 гг.) динамика бактериопланктона Киевского водохранилища (июль — август): 1 — общая численность бактерий; 2 — численность гетеротрофных бактерий, минерализующих белки; 3 — K (коэффициент сукцессии).



13. Многолетняя (1965—1988 гг.) динамика продукционных характеристик бактериопланктона Киевского водохранилища (июль): 1 — константа скорости роста; 2 — суточная бактериальная продукция; 3 — суточное потребление бактерий зоопланктонами; I—IV — стадии сукцессии бактериопланктона.

нерализацией органического вещества, попавшего в зону затопления.

Особенно резко реагируют на эффект удобрения гетеротрофные бактерии, минерализующие белки. В Киевском водохранилище в период его наполнения (1965—1966 гг.) количество этих бактерий возросло по сравнению с их содержанием в реке почти в два раза и



14. Продукционные характеристики белокразрушающих бактерий в Киевском водохранилище (80-е годы): а — продукция; б — численность; 1 — 1981 г.; 2 — 1987 г.; 3 — 1988 г.

составляло в среднем по водохранилищу 3,5 тыс. кл/мл. При этом на отдельных участках в местах массового скопления зеленых нитчатых и синезеленых водорослей летом 1966—1967 годов численность исследуемых гетеротрофных бактерий могла достигать 8,9—11,0 тыс. кл/мл. В этот период отмечено также повышение количества бактерий-нитрификаторов до 2 тыс. кл/мл, что является показателем интенсивно протекающих процессов самоочищения. Период становления водохранилища характеризовался также вы-

сокой активностью, особенно на мелководных участках, бактериальных процессов азотфиксации, мобилизации фосфора и деструкции клетчатки.

Общая численность бактериопланктона составляла в период становления Киевского водохранилища $5,8 \pm 2,2$ млн. кл/мл, его биомасса — $4,6 \text{ г/м}^3$.

Располагая данными по общему количеству микроорганизмов и численности гетеротрофных бактерий, минерализующих лабильные органические соединения, можно составить представления о стадии и направленности сукцессии бактериального сообщества в естественной обстановке. Схема бактериальной системы развернута во времени и по мере сукцессии происходит как бы подключение новых популяций (Заварзин, 1976).

Количественным показателем стадии сукцессии бактериального сообщества является коэффициент сукцессии (K), представляющий отношение общего числа бактерий к его составляющей, минерализующей лабильные органические вещества. Низкое его значение показывает увеличение роли быстрорастущих организмов, активно потребляющих питательные вещества, что характерно для начальных этапов сукцессии, для молодых экосистем.

Для удобства будем оперировать величинами K , уменьшенными в 10^3 раз.

В период становления Киевского водохранилища K было равно $1,8\text{—}2,0$ и практически не отличалось от его значений до зарегулирования стока на данном участке реки (рис. 13).

Первые годы существования Киевского водохранилища характеризовались высоким темпом размножения бактериопланктона ($g=24 \pm 5,2$ ч). Соответственно высокой была его суточная продукция — $1,7$ млн. кл/мл, значение которой было соизмеримо с количеством бактерий, переходящих на следующий трофический уровень — $G/P=1$ (рис. 14).

После периода становления Киевского водохранилища (3—4 года), характеризующегося интенсификацией бактериальной жизни, наступила *вторая стадия* в развитии бактериального сообще-

ства, которая продолжалась 10—11 лет (1969—1980 гг.). Этот период характеризуется уменьшением темпов размножения бактериопланктона, его суточной продукции и величины потребления фильтраторами зоопланктона.

Действительно, в этот период отмечено значимое (в 2—2,5 раза) возрастание продолжительности генерации бактериального сообщества до 40—60 ч. Соответственно уменьшилась с достоверностью 0,999 [$t_{37}(P=0,999)=3,54$, $t_{\text{факт}}=5,41$] до $1,09 \pm 0,24$ млн. кл/мл·сут и бактериальная продукция.

В конце 70-х годов отмечено существенное снижение до $1,16 \pm 0,50$ с достоверностью 0,98 [$t_{25}(P=0,98)=2,49$, $t_{\text{факт}}=2,50$] и потребления бактерий зоопланктонами. В первые годы существования водохранилища этот показатель составлял 1,7 млн. кл/мл в сутки. Выведание бактерий не превышало 50—60 % создаваемой бактериальной продукции.

В 70-х годах общее число бактерий сократилось до 3,0 млн., а количество гетеротрофных бактерий — до 0,6 тыс. кл/мл, что было соответственно в 2 и 6 раз ниже, чем в период становления водохранилища (первая стадия).

Характерно, что значение коэффициента сукцессии ($K \cdot 10^{-3}$) на второй стадии развития бактериопланктона возросло до 6,0 и 4,5 соответственно в начале и в конце 70-х годов, что в 3,3 и 2,5 раза превышает значение K во время становления водоема. Такая тенденция свидетельствует об уменьшении в бактериальном сообществе роли быстрорастущих бактерий, которые активно потребляют питательные вещества. В целом продолжительность генерации бактериопланктона возросла к концу 70-х годов в 2,5 раза (60 ч) по сравнению с этим показателем в период залития ложа, когда он не превышал 24 ч.

Таким образом, повышение коэффициента сукцессии от 1,8 (первые три года) до 6,0—4,5 на второй стадии развития бактериального сообщества свидетельствует о завершении «молодости» бактериальной системы и о ее вступлении в стадию «зрелости».

В первой половине 80-х годов в Киевском водохранилище была отмечена интенсификация бактериальной жизни — возросли продукционные, а также некоторые структурные показатели бактериопланктона, что позволяет вычленить *третью стадию* в развитии бактериального сообщества (см. рис. 13 и 14).

Темп размножения бактерий возрос в этот период в 2,5 раза, о чем свидетельствует сокращение продолжительности генерации с $50 \pm 22,5$ ч (1970—1978 гг.) до $20 \pm 4,8$ ч (1981 г.). Соответственно увеличилась до $1,85 \pm 0,44$ млн. кл/мл в сутки и бактериальная продукция с достоверностью 0,999 [$t_{23}(P=0,999)=3,75$, $t_{\text{факт}}=5,35$].

Высокая степень достоверности зарегистрирована и в реализации бактерий зоопланктонами. Действительно, выедание бактериального органического вещества в Киевском водохранилище в 1981 г. возросло от $0,78 \pm 0,32$ до $1,75 \pm 0,61$ млн. кл/мл (в 2,3 раза), что составило 95 % продуцируемой бактериальной биомассы.

Существенное повышение скорости размножения бактерий ($g=20 \pm 4,8$ ч) в первой половине 80-х годов явилось одним из показателей антропогенного воздействия на водохранилище. Это подтверждается и значительным (2,5 тыс. кл/мл в среднем) возрастанием численности гетеротрофных белокразрушающих бактерий, что соизмеримо (2,8 тыс. кл/мл в среднем) с соответствующими показателями в первые годы существования водохранилища (1966—1967 гг.).

Характерно, что в первой половине 80-х годов (третья стадия) в Киевском водохранилище в 2 раза увеличилось содержание органического фосфора — 0,05 мг/л в 1978 г. и 0,1 мг/л в 1981—1985 гг. (Гидрология и гидрохимия Днестра и его водохранилищ, 1989), что также свидетельствует об усилении антропогенной нагрузки на водоем.

В этих условиях отмечено существенное снижение (до 0,8) коэффициента сукцессии, что является показателем «омолаживания» бактериальной системы (см. рис. 13).

С достоверностью 0,999 [$t_{47}(P=0,999)=3,50$, $t_{\text{факт}}=5,23$] было показано снижение общего числа бактерий с $3,0\pm 0,8$ до $2,0\pm 0,4$ млн. кл/мл соответственно в 70-х и в первой половине 80-х годов. Этому, несомненно, способствовало в 80-х годах, как уже отмечалось, усиление потребления бактерий зоопланктонами, при котором удельное выедание бактерий возросло практически в 3 раза и 95 % создаваемой бактериальной продукции переходило на следующий трофический уровень.

Четвертая стадия (1986—1988 гг.) характеризовалась снижением функциональной активности бактериопланктона (см. рис. 14).

В условиях действия радиационного фактора (1987—1988 гг.) наблюдалось возрастание продолжительности генерации бактериального сообщества в среднем до $32\pm 7,23$ ч (с достоверностью 0,95) и уменьшение суточной бактериальной продукции до $1,16\pm 0,52$ млн. кл/мл (с достоверностью 0,99).

Уменьшилась за этот период от 360 до 87 тыс. кл/мл и продукция гетеротрофных бактерий, вызывающих деструкцию белковых соединений. При этом доля исследуемых бактерий в общей продукции бактериопланктона снизилась от 20 до 7,5 % (см. рис. 15).

Соответственно в 1987—1988 гг. было отмечено уменьшение в среднем до $0,93\pm 0,41$ млн. кл/мл (практически в 2 раза) выедания бактерий по отношению к соответствующему показателю в начале 80-х годов, когда он составлял $1,75\pm 0,61$ млн. кл/мл. В этот период отмечено повышение коэффициента сукцессии до 1,1 (см. рис. 13).

Установлено с достоверностью 0,98 незначительное изменение численности бактериопланктона в 1986 г. по отношению к показателю в 1981—1985 гг., а также существенное (с достоверностью 0,999) ее снижение в 1987 г. до $1,5\pm 0,29$ млн. кл/мл. Еще более значимое уменьшение численности (в 2,6 раза) бактериопланктона отмечено в 1988 г. ($0,76\pm 0,10$ млн. кл/мл) по отношению к первой половине 80-х годов. Биомасса бактерий в условиях действия радиационного фактора изменялась соответственно изменению их числен-

ности. В этот период (1986—1988 гг.) зарегистрировано падение содержания гетеротрофных белокразрушающих бактерий до 1,38—0,73 тыс. кл/мл.

Таким образом, доказано существование четырех специфических стадий в сукцессии бактериопланктона Киевского водохранилища. Каждой стадии свойственны определенные количественные характеристики структуры и функции бактериального сообщества, которые обусловлены природными и антропогенными факторами, стимулирующими или подавляющими жизнедеятельность бактерий.