
5. Бактериопланктон Кременчугского водохранилища

5.1. Физико-географические особенности водохранилища

Кременчугское водохранилище было заполнено в 1961 г. (рис. 15). Оно является самым большим по площади (2250 км^2) из водохранилищ днепровского каскада, объем при НПУ составляет $13,5 \text{ км}^3$, средняя глубина — 6 м, площадь с глубинами до 2 м — 18 %. Как и Каховское водохранилище, Кременчугское является основным резервуаром паводковых вод Днепра и регулятором речного стока. Отличается низким водообменом — 2—3,5 раза в год и наибольшей сработкой уровня — до 5 м.

Водоохранилище расположено в лесостепной зоне. По морфометрии и гидрологическим условиям его можно разделить на три части: верхнюю, среднюю и нижнюю. Верхняя часть (от Канева до Черкасс) характеризуется речным режимом и наибольшей площадью осушаемой зоны, преобладающие глубины — 1—2 м, основные притоки — Рось, Ольшанка и Супой. Средняя часть водохранилища (от Черкасс до разреза Адамовка — р. Сула) отличается значительным количеством островов, преобладающие глубины — 3 м; наиболее крупный из притоков Сула образует по левому берегу большой Сульский залив. Нижняя часть водохранилища (от Сульского залива до плотины) имеет максимальные глубины 18—20 м у плотины. Основные притоки — Тясмин и Цыбульник образуют заливы, Тяс-

минский залив перекрыт дамбой. Средняя и нижняя части водохранилища характеризуются озерным режимом.

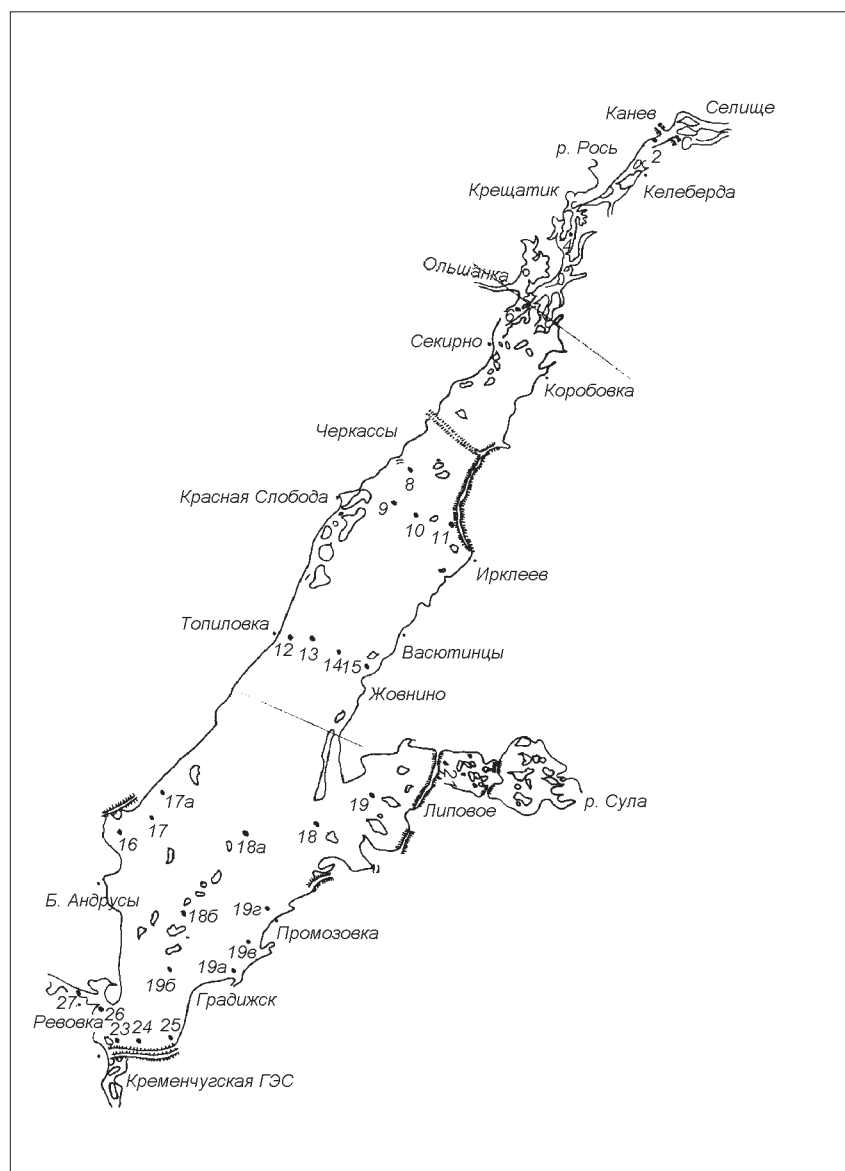
В Кременчугском водохранилище в период длительного штиля имеет место стратификация температуры, кислорода и pH. В результате интенсивного фотосинтеза кислородное насыщение в поверхностных слоях может достигать 200—300%, в придонных слоях, особенно в приплотинном участке, этот показатель может снижаться до 3 % насыщения; величины pH в поверхностных и придонных горизонтах водной толщи составляют соответственно 10,0 и 7,6 (Денисова, 1979). Однако при средней глубине водохранилища 6 м стратификация не устойчива и часто нарушается ветровым перемешиванием.

5.2. Структура, распределение и сезонная динамика бактериопланктона

На первом этапе существования водохранилища как головного (1961—1965 гг.), а затем внутрикаскадного (1965—1968 гг.) среднемесячные показатели численности бактериопланктона составляли 2,3—10,4 млн. кл/мл, а биомассы — 1—9 г/м³. Повышение уровня трофии, вызванное затоплением ложа и поступлением биогенных веществ из затопленных почв и растительности, как и в Киевском водохранилище, обусловило увеличение численности бактерий. Однако если возрастание содержания бактериопланктона в целом было более растянуто во времени и менее ярко выражено, то количество бактерий, использующих белки и аминокислоты, увеличивалось резко и сразу же после затопления. Максимум общей численности бактерий (10,4 млн. кл/мл) был отмечен в 1963 г., в то время как бактерии — минерализаторы белка достигали наибольшего значения (32 тыс. кл/мл) уже в период затопления ложа — в 1961 г. В результате их деятельности процессы минерализации белков, поступающих из залитых почв, завершились уже в первые

15. Схема Кременчугского водохранилища: 1—26 — станции отбора гидро-биологических и гидрохимических проб.





два года существования водохранилища (Гак, 1975). Динамика численности бактерий, минерализующих нуклеиновые кислоты и другие фосфорсодержащие органические соединения, имела близкую тенденцию. Количество этих бактерий достигло максимума — 17,7 тыс. кл/мл летом в год затопления, затем в 1963—1968 гг. оно сократилось до 2,9—0,9 тыс. кл/мл (Гак, 1975). По бактериологическим показателям Кременчугское водохранилище в первые годы существования характеризовалось как политрофный водоем: его бактериальная биомасса летом достигала 7,7 г/м³. Суммарная биомасса планктона составляла 24,6 г/м³, в том числе 31 % — водоросли, 37 % — бактерии и 32 % приходилось на долю планктонных животных. К 1968 г. биомасса бактерий сократилась в 3 раза — с 9,1 до 2,7 г/м³, биомасса зоопланктона также упала, биомасса же водорослей осталась на прежнем уровне, а роль синезеленых (в основном *Microcystis aeruginosa*) в фитопланктоне возросла. Доля бактерий в планктоне Кременчугского водохранилища уменьшилась в 1968 г. с 37 до 23 %, беспозвоночных — с 32 до 12 %, а водорослей — возросла с 31 до 65 % (Гак, 1975).

В начале 70-х годов (1971—1973) в период сильного «цветения» воды синезелеными водорослями 50—55 % бактериальных клеток по всей толще водохранилища было сосредоточено на частицах детрита и планктонных организмах (табл. 44—46).

Весной и осенью вертикальная стратификация в распределении численности бактерий, как правило, отсутствовала, летом она зависела от степени развития фитопланктона и гидрометеорологических условий. В местах интенсивного «цветения» воды вертикальное распределение как бактериопланктона в целом, так и количества в нем прикрепленных и свободнопарящих бактериальных клеток определялось распределением фитопланктона: от поверхности до глубины 5—7 м обычно увеличивалась доля прикрепленных бактерий; на глубине 10—13 м, наоборот, количество свободнопарящих бактериальных клеток составляло 65 % их общего содержания. В поверхностной «пленке цветения», которая характеризуется повышенной концентрацией синезеленых водорослей, прикрепленные бактерии составили 63 % их общей биомассы, свободнопарящие 37 (см. табл. 44). Увеличение количества бактерий в поверхно-

стных слоях водохранилища отмечалось во время «цветения» и в последующие годы.

Устойчивое повышение численности бактерий регулярно регистрировалось по акватории водохранилища в местах интенсивного «цветения» в нижней правобережной части (район Адамовки, Тясминский и Цыбульникский заливы), а также по левому берегу (Сульский залив).

Исследование соотношения количества бактерий и фитопланктона в озерах Белоруссии показало, что в высокеевтрофном озере Баторино максимумы развития бактерий и фитопланктона совпадают. В слабеевтрофном озере Мясро и мезотрофном Нарочь отмечена независимость максимального развития этих сообществ (Потаенко, Михеева, 1969).

У городов и населенных пунктов (Канев, Черкассы, Аван-порт Кременчугского шлюза,

44. Микробиологическая характеристика Кременчугского водохранилища в местах «цветения» воды в августе 1971 г.

Горизонты водной толщи, м (n=51)	Общая биомасса, г/м ³ (сырая масса)		Доля прикрепленных, %		Доля свободно- парящих, %		Сухое беззольное орга- ническое вещество, г/м ³	
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем
Пленка, 0,1	1,10—8,09	3,85	43—90	63	11—57	37	0,20—1,46	0,70
Поверхностный, 0,3	0,90—23,11	4,04	20—90	53	10—80	47	0,17—4,21	0,72
1	1,00—1,50	1,20	29—60	46	40—71	54	0,18—0,27	0,22
3	0,82—13,83	3,53	28—93	58	17—82	42	0,15—2,49	0,67
5—7	1,11—14,84	5,10	37—88	57	12—63	43	0,20—2,67	0,92
10—13	0,58—2,02	1,26	28—45	35	55—72	65	0,10—0,36	0,22
В 1 м ³	0,95—17,70	3,56	35—63	52	37—65	48	0,17—3,19	0,64
Под 1 м ² (без учета пленки)	1,68—97,44	21,62	37—65	52	34—63	48	0,20—17,53	3,88
Под 1 м ² (с учетом пленки)	1,69—97,44	21,64	×	×	×	×	0,30—17,53	3,88

Примечание. Здесь и в последующих таблицах: 1 — по техническим причинам 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; n — количество проб; × — не исследовали.

Градижск) также зафиксировано возрастание количества бактериопланктона.

На отмеченных выше участках регистрировались и более высокие показатели численности бактерий — деструкторов белковых соединений. Так, например, летом 1981—1982 гг. количество этих бактерий в поверхностных слоях водохранилища возрастало до 4,0—8,2 тыс. кл/мл., а летом 1985 г. достигало 10—34 тысяч, составляя в общем бактериопланктоне соответственно 0,10, 0,12 и 0,36 %.

После периода становления водохранилища (1961—1965 гг.) в первом десятилетии его существования (1965—1975 гг.) были отмечены различия в численности бактерий в сезонном аспекте. Так, например, в 1972—1973 гг. максимальное количество бактериопланктона, зарегистрированное весной (май) — соответственно 8,6 и 6,3 млн. кл/мл постепенно снижалось к осени до 3,3 и 4,4 млн. кл/мл (см. табл. 45, 46).

Запасы бактерий в начале 70-х годов (1972 г.) составили в Кременчугском водохранилище в мае, июле и октябре соответственно 64830, 42088 и 32682 т, что в среднем за сезон равно 46533 т в сырой биомассе.

На более поздних этапах существования водохранилища (1978—1985 гг.) численность бактериопланктона в различные сезоны года изменялась от 1,3 до 2,0 млн. кл/мл, без четкой дифференциации сезонных различий (табл. 47). В Кременчугском водохранилище, как и в Киевском, отмечена тенденция снижения общего количества бактерий в многолетнем аспекте. При этом в первой половине 80-х годов в водохранилище существенно повысилась численность белокразрушающих бактерий — до значений, регистрировавшихся в период становления водохранилища при наличии «эффекта удобрения». Увеличение содержания указанных бактерий является показателем усиления антропогенного воздействия на водохранилище.

Вода Кременчугского водохранилища, как и Киевского, в соответствии с индексом Романенко (1971) характеризовалась в летний период первой половины 80-х годов как «грязная». Особенно ухудшилось качество воды летом 1985 года (см. табл. 47). Согласно классификации Драчева (1964), в местах самозагрязнения Кремен-

45. Микробиологическая характеристика Кременчугского водохранилища в различные сезоны 1972 года

Горизонты водной толщи	Численность бактерий					Биомасса бактерий				
	млн. кл/мл			%		г/м ³			%	
	общая	прикрепленные	свободнопарающие	прикрепленные	свободнопарающие	общая	прикрепленные	свободнопарающие	прикрепленные	свободнопарающие
Май (n=66)										
В поверхностном слое	8,41	4,25	4,16	50,53	49,47	5,32	2,43	2,89	45,67	54,33
В среднем слое	8,00	3,89	4,11	48,62	51,38	4,80	2,12	2,68	44,16	55,84
В придонном слое	9,59	4,61	4,98	48,07	51,93	5,40	2,62	2,78	48,51	51,49
Под 1 м ²	66,00	38,92	27,00	42,55	57,45	39,23	19,04	20,19	48,53	51,47
В 1 м ³	8,60	4,22	4,38	48,84	51,16	5,10	2,42	2,68	47,45	52,55
Июль (n=67)										
В поверхностном слое	3,49	1,85	1,64	53,01	46,99	2,41	1,08	1,38	44,81	55,19
В среднем слое	3,90	2,04	1,86	52,31	47,69	2,30	1,14	1,16	49,57	50,43
В придонном слое	3,62	1,87	1,75	51,66	48,34	2,54	1,09	1,45	42,91	57,09
Под 1 м ²	28,28	14,88	13,40	52,62	47,38	19,96	8,66	11,30	43,39	56,61
В 1 м ³	3,66	1,91	1,75	52,19	47,81	2,43	1,10	1,33	45,27	54,73
Октябрь (n=69)										
В поверхностном слое	3,20	1,81	1,39	56,56	43,44	1,87	1,03	0,84	55,08	44,92
В среднем слое	3,87	2,21	1,66	57,11	42,89	2,32	1,23	1,09	53,08	46,98
В придонном слое	3,37	1,80	1,57	53,41	46,59	1,96	1,03	0,93	52,55	47,45
Под 1 м ²	23,29	13,37	9,92	57,41	42,59	13,90	7,62	6,28	54,82	45,18
В 1 м ³	3,27	1,79	1,48	54,74	45,26	1,91	1,04	0,87	54,45	45,55
В среднем за период	39,19	22,39	16,77	50,86	49,14	24,36	11,77	12,59	48,91	51,08
вегетации, $\frac{м^2}{м^3}$	5,17	2,64	2,53	51,92	48,08	314	152	163	49,05	50,94

46. Микробиологическая характеристика Кременчугского водохранилища в различные сезоны 1973 года

Горизонты водной толщи	Численность бактерий					Биомасса бактерий				
	общая	млн. кл/мл прикреп- ленные	свободно- парящие	прикреп- ленные	%	общая	г/м ³ прикреп- ленные	свободно- парящие	%	
Поверхностный	6,32	3,29	3,03	51,63	48,37	3,58	1,79	1,79	49,92	50,08
— "				Май (n=16)						
Придонный	6,45	2,97	3,48	47,46	52,54	4,02	1,69	2,33	45,33	54,67
Под 1 м ²	4,90	2,39	2,51	46,77	53,23	2,45	1,00	1,46	47,56	52,44
В 1 м ³	49,84	22,83	27,01	47,59	52,41	29,70	12,82	16,88	46,09	53,91
	3,20	1,50	1,70	47,11	52,89	2,00	0,93	1,07	46,44	53,66
Поверхностный	4,65	2,38	2,27	50,64	49,36	2,68	1,32	1,36	48,99	51,01
Придонный	4,28	1,93	2,35	44,75	55,25	2,48	1,05	1,43	42,70	57,30
Под 1 м ²	34,42	16,92	17,50	47,89	52,11	21,72	10,01	11,71	45,59	54,41
В 1 м ³	4,46	2,15	2,31	47,74	52,26	2,58	1,18	1,40	45,84	54,16
				Октябрь (n=39)						

чугского водохранилища, а также близ городов и населенных пунктов летом 1981—1985 г. имели место α -мезосапробные условия. В летний период 1985 года было зарегистрировано повышение содержания бактерий группы кишечной палочки до максимальных значений, характерных для α -мезосапробной категории качества воды (табл. 48).

Для сравнения отметим, что в 70-х годах соответствующие показатели в основном позволяли отнести Кременчугское водохранилище в летний период к α -мезосапробной категории, однако в местах концентрации «цветения» качество воды ухудшалось до β -мезосапробных условий.

Весной и осенью степень сапробности воды Кременчугского водохранилища характеризовалась как олигосапробная зона.

47. Микробиологическая характеристика Кременчугского водохранилища в 70-е и первой половине 80-х годов

Общая численность, млн. кл/мл	Биомасса, мг/л	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА	
		тыс. кл/мл	%
1973 г.			
Май (n=13)			
$\frac{4,3 - 9,0}{6,3 \pm 1,5}$	$\frac{2,6 - 5,2}{3,6 \pm 0,8}$	×	×
Июль — август (n=38)			
$\frac{3,4 - 10,7}{5,7 \pm 1,6}$	$\frac{1,0 - 9,1}{3,4 \pm 1,1}$	×	×
Октябрь (n=39)			
$\frac{2,9 - 8,5}{4,5 \pm 1,1}$	$\frac{1,6 - 4,9}{2,6 \pm 0,6}$	×	×
1978 г.			
Июнь (n=30)			
$\frac{1,1 - 4,8}{2,0 \pm 0,7}$	$\frac{0,4 - 2,5}{1,1 \pm 0,5}$	$\frac{0,10 - 4,50}{0,60}$	$\frac{0,01 - 0,06}{0,02}$
Август (n=36)			
$\frac{1,2 - 3,4}{2,1 \pm 0,6}$	$\frac{0,7 - 1,8}{1,1 \pm 0,3}$	$\frac{0,20 - 16,60}{1,70}$	$\frac{0,01 - 0,70}{0,07}$
Октябрь (n=29)			
$\frac{1,3 - 2,3}{1,6 \pm 0,3}$	$\frac{0,7 - 1,2}{0,8 \pm 0,2}$	$\frac{0,01 - 0,70}{0,10}$	$\frac{0,001 - 0,06}{0,02}$
1981 г.			
Июнь (n=26)			
$\frac{1,2 - 4,1}{2,0 \pm 0,8}$	$\frac{0,8 - 2,3}{1,2 \pm 0,4}$	—	—
Июль (n=29)			
$\frac{1,5 - 2,5}{2,0 \pm 0,2}$	$\frac{0,9 - 1,6}{1,2 \pm 0,3}$	$\frac{0,20 - 8,20}{2,40}$	$\frac{0,01 - 0,36}{0,10}$

5. Бактериопланктон Кременчугского водохранилища

Продолжение табл. 47

Общая численность, млн. кл/мл	Биомасса, мг/л	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА	
		тыс. кл/мл	%
Октябрь (n=28)			
$\frac{10 - 20}{15 \pm 0,3}$	$\frac{0,6 - 1,3}{1,0 \pm 0,2}$	$\frac{0,03 - 2,00}{0,50}$	$\frac{0,002 - 0,36}{0,02}$
1982 г.			
Апрель (n=30)			
$\frac{12 - 19}{15 \pm 0,2}$	$\frac{0,7 - 1,8}{0,9 \pm 0,2}$	$\frac{0,02 - 4,10}{0,40}$	$\frac{0,001 - 0,30}{0,002}$
Июль (n=28)			
$\frac{12 - 2,2}{15 \pm 0,2}$	$\frac{0,7 - 1,2}{0,9 \pm 0,4}$	$\frac{0,20 - 4,50}{1,4}$	$\frac{0,01 - 0,40}{0,12}$
Октябрь (n=25)			
$\frac{10 - 2,2}{16 \pm 0,4}$	$\frac{0,6 - 1,3}{0,9 \pm 0,3}$	$\frac{0,01 - 2,10}{0,30}$	$\frac{0,001 - 0,50}{0,24}$
1985 г.			
Май (n=20)			
$\frac{11 - 2,2}{16 \pm 0,4}$	$\frac{0,5 - 1,1}{0,8 \pm 0,2}$	$\frac{0,04 - 1,90}{0,30}$	$\frac{0,002 - 0,09}{0,01}$
Июль (n=21)			
$\frac{0,9 - 1,9}{13 \pm 0,3}$	$\frac{0,5 - 1,0}{0,8 \pm 0,1}$	$\frac{0,93 - 34,0}{4,10}$	$\frac{0,07 - 2,74}{0,36}$
Октябрь (n=22)			
$\frac{12 - 1,6}{14 \pm 0,1}$	$\frac{0,7 - 0,9}{0,8 \pm 0,2}$	$\frac{0,01 - 1,50}{0,30}$	$\frac{0,002 - 0,12}{0,02}$

П р и м е ч а н и е. Приведены средневзвешенные в пространстве показатели. Здесь и в табл. 48: над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем.

Водохранилище (правый берег).





48. Микробиологическая характеристика Кременчугского водохранилища в июле 1985 года

Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	Общая численность бактерий, млн. кл/мл	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА		Коли-индекс, тыс. кл/мл
			тыс. кл/мл	%	
Поверхностный	19,7	0,85 – 2,00	0,93 – 19,64	0,09 – 2,31	13 – 540
		130	5,03	0,44	133,7
Придонный	19,0	0,98 – 1,85	105 – 34,00	0,07 – 2,74	8,5 – 505
		128	3,20	0,28	198,4
Под 1 м ²	—	5,65 – 27,95	—	—	—
		1185			
В 1 м ³	—	0,85 – 1,92	—	—	—
		126			

5.3. Содержание бактерий в планктоне и сестоне Кременчугского водохранилища

Кременчугское водохранилище отличается от Киевского более высокой степенью трофности. Поэтому представляло интерес определить долю бактерий в планктоне и сестоне этого водохранилища по сравнению с Киевским.

Для изучения содержания бактерий в планктоне и сестоне Кременчугского водохранилища в его нижней части у входа в Цыбульникский залив были проведены комплексные стационарные исследования. Пробы отбирали по горизонтам один раз в пятидневку с 18 апреля по 18 октября 1972 г. Аналогичные исследования были выполнены летом 1970—1971 гг. в местах концентрации «цветения», а также весной, летом и осенью 1972 года по всему водохранилищу на его 22 станциях. Всего было отобрано 373 пробы. Результаты этих комплексных исследований отражены в литературе (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Фуксман, 1981).

Преобладающие значения концентрации сестона (20—500 г/м³) в зонах интенсивного «цветения» синезеленых водорослей по сухому органическому веществу были отмечены в годы, характеризующиеся высоким уровнем евтрофирования водохрани-

лища (1968—1971 гг.). На некоторых станциях в этот период (Адамовская бухта, Тясминский, Цыбульникский и Сульский заливы, Жовнинские острова, приплотинный участок) в поверхностных слоях воды содержалось до 2—5 кг/м³ сестона. Однако такая высокая его концентрация была результатом нагонных явлений. Распределение сестона по глубине весной и осенью было относительно равномерным, летом в зонах «цветения» в поверхностном метровом слое содержалось 50—80 % всего количества сестона, находящегося в толще воды под 1 м². В годы с более низким уровнем евтрофирования (1972 г.) содержание сестона составляло в основном 10—50 г/м³ (данные А.Д.Приймаченко; Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Фуксман, 1981). Эти величины соизмеримы с соответствующими показателями в Куйбышевском водохранилище (Остапеня и др., 1975) и существенно выше, чем в Рыбинском (Зиминова, 1965).

Соотношение органической и минеральной фракций сестона определяется гидрологическими условиями, направленностью и интенсивностью продукционных процессов, составом фитопланктона и др. Так, в верховьях Кременчугского водохранилища вследствие большой проточности и на мелководьях из-за взмучивания донных осадков при ветровом перемешивании содержание минеральных частиц, естественно, выше, чем в нижней глубоководной части. Кроме того, в нижних участках водохранилища основную массу фитопланктона в летне-осенний период составляют синезеленые водоросли, зольность которых гораздо меньше, чем преобладающих в верховьях и на литоральных акваториях диатомовых водорослей — соответственно 4—7 и 40—65 % (данные А.Д.Приймаченко; Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Фуксман, 1981).

Полученные в стационарных исследованиях (апрель — октябрь) данные свидетельствуют о том, что в условиях преобладания в фитопланктоне синезеленых водорослей в нижней части Кременчугского водохранилища суммарная биомасса планктона в среднем за вегетационный период составляла 1,54 г/м³ в сухом органическом веществе (СОВ) сестона, что соответствует 27 % его сухой массы. Остальные 73 % были представлены органическим детритом. Биомасса бактерий равнялась в среднем 0,84 г/м³, что составляет 54,5 % массы планктона (1,54 г/м³) и 14,7 % массы сестона (5,7 г/м³) по СОВ (табл. 49). Для сравнения отметим, что в нижней части Киевского водохранилища в комплексе диатомовых водорослей количество бактерий в планктоне и сестоне было в 2,7 и 2,5 раза

49. Содержание бактерий в планктоне и сестоне нижней части Кременчугского водохранилища в 1972 г. (стационарные исследования)

Горизонты водной толщи	По СОВ планктон, сестон, г/м ³	По сырой массе				По СОВ	
		Численность, млн. кл/мл		Биомасса, г/м ³		биомасса бактерий, г/м ³	доля бактерий в планктоне, сестоне, %
		общая	прикрепленные свободные, %	общая	прикрепленные свободные, %		
Поверхностный	190 6,75	3,44 6,26	35,46 64,54	5,39	195 3,44	0,97	5105 14,37
Средний	163 5,72	3,69 3,88	48,75 51,25	4,51	315 1,36	0,83	5123 14,51
Придонный	123 4,07	3,31 4,34	43,27 56,73	4,53	186 2,67	0,76	6178 18,67
Под 1 м ²	1546 5380	3500 44,12	44,24 55,76	46,87	1975 27,12	8,43	54,53 15,66
В 1 м ³	154 5,70	3,50 4,44	44,08 55,92	4,45	196 2,49	0,84	54,54 14,73

Примечание. Приведены средние данные за период вегетации (18.04—18.10); $n=78$.

ниже (соответственно 20 и 6 %), что обусловлено менее благоприятным для бактерий химическим составом диатомовых водорослей по сравнению с синезелеными.

Установлено уменьшение планктона и сестона с глубиной, что свидетельствует о планктонном происхождении мертвой компоненты сестона — детрита. Абсолютное значение биомассы бактерий, определяемое количеством и составом метаболитов планктона и мертвого органического вещества, также с глубиной уменьшалось, однако их доля в планктоне и сестоне возрастала.

Количество планктона в этот же период (1972 г.) в Кременчугском водохранилище в целом изменялось в различные сезоны в пределах 1,1—2,1, сестона — 3,5—7,9 г/м³ (приведены средние за сезон величины по СОВ), достигая максимальных значений летом (табл. 50).

Содержание бактерий составляло весной 0,90, летом — 0,42 и осенью — 0,36 г/м³ по COB. Их доля в планктоне изменялась в пределах 12—70 % по всей водной толще, составляя 64 % весной, 23 — летом и 32 % — осенью. Относительное содержание бактерий в сестоне равнялось 3,2—27 %, причем 25 % — весной, 7 — летом и 11 — осенью.

Анализ полученных данных показал, что наибольшие абсолютные и относительные значения бактериопланктона приходятся на период весеннего паводка, когда водохранилище пополняется аллохтонным органическим веществом и микрофлорой, а развитие фито- и зоопланктона только начинается. В летне-осенний период в живой фракции преобладают водоросли; содержание беспозвоночных животных в течение вегетации всегда минимально (рис. 16—18). Отмечено неблагоприятное действие на зоопланктон больших скоплений синезеленых водорослей как в их физио-

50. Содержание бактерий в планктоне и сестоне Кременчугского водохранилища (1972 г.)

Горизонты водной толщи	Весна				Лето				Осень			
	г/м ³ (COB)		доля бактерий в планктоне сестоне, %		г/м ³ (COB)		доля бактерий в планктоне сестоне, %		г/м ³ (COB)		доля бактерий в планктоне сестоне, %	
	планктон	сестон	планктон	сестон	планктон	сестон	планктон	сестон	планктон	сестон	планктон	сестон
Поверхностный	161 387	0,95	59,01 24,50		3,26 12,60	0,41	12,58 3,25		125 4,30	0,31	24,80 7,20	
Средний	137 366	0,86	62,77 23,50		180 6,80	0,41	2103 604		110 360	0,42	3860 1170	
Придонный	125 328	0,88	70,40 26,83		133 4,38	0,47	35,31 10,73		110 270	0,37	3360 1370	
Под 1 м ²	1200 2500	6,94	57,90 28,00		1650 86,50	3,40	2063 395		658 2200	2,25	34,20 10,25	
В 1 м ³	141 ± 0,38 360 ± 154	0,89 ± 0,29	64,06 24,94		213 ± 0,71 792 ± 218	0,42 ± 0,13	2298 667		115 ± 0,48 353 ± 126	0,36 ± 0,12	3223 1086	

логически активном состоянии, так и во время массового старения и отмирания (данные С.Л.Гусынской: Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Фуксман, 1981).

Абсолютное и относительное количество бактерий в сестоне определялось физиологическим состоянием синезеленых водорослей (табл. 51).

Обычно на участках, где преобладали молодые, физиологически активные водоросли, численность бактерий невелика. Так, в июле 1971 г. (исследовали места естественных высоких концентраций фитопланктона) в поверхностных, средних и придонных горизонтах водной толщи (в 1 м^3) она составляла 0,7—4,0 % в сухом органическом веществе сестона, в июле 1972 г. (пробы отбирали по всей акватории водохранилища при сравнительно небольшой концентрации водорослей) — 3,2—10,7 %. При этом доля бактерий в сестоне возрастала с глубиной.

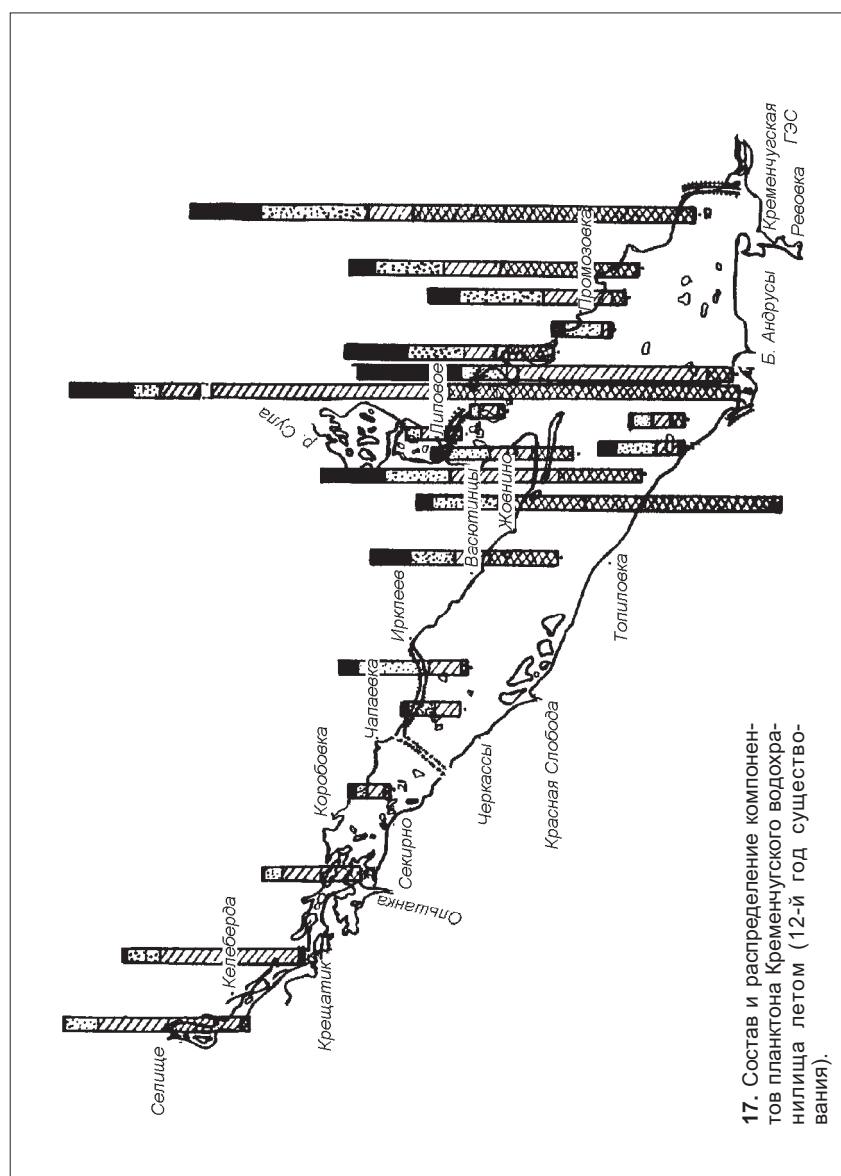
По мере старения и отмирания фитопланктона содержание бактерий в органическом веществе сестона возрастало. Так, в августе 1970 г., когда исследования проводились в районах нагонных масс синезеленых водорослей, этот показатель достигал 20—50 %.

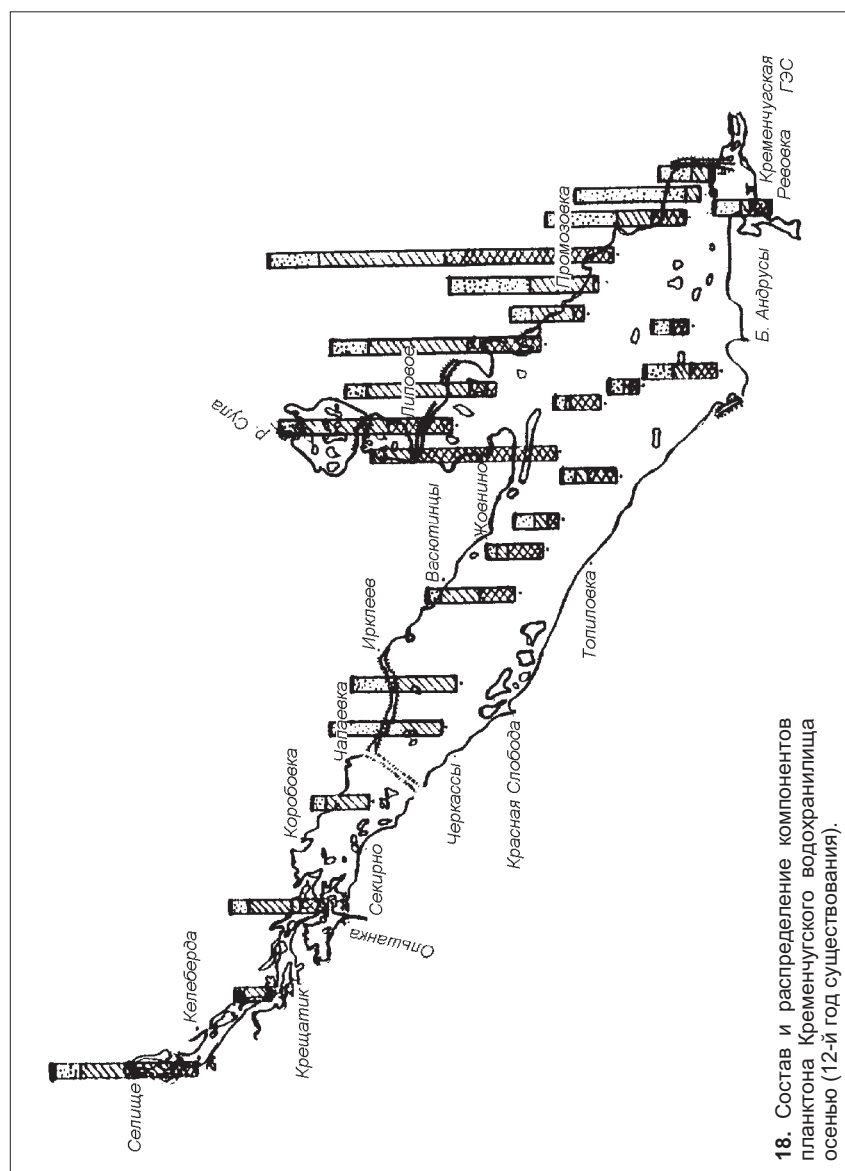
Среднее содержание бактерий в сухой массе сестона в толще воды под 1 м^2 в нагонных массах отмирающих синезеленых водорослей (1970 г.) составляло 37,4 %; в местах концентрации «цветения» физиологически активного фитопланктона (1971 г.) эта величина уменьшалась до 0,8 %; по всей акватории Кременчугского водохранилища при сравнительно небольшой концентрации водорослей (1972 г.) доля бактерий в сестоне равнялась 3,6 % (см. табл. 51).

Характерно, что количество прикрепленных к частицам детрита и планктонным организмам бактерий в нагонных массах отмирающего фитопланктона составляло более 90 % в единице объема водной толщи, в то время как в целом по водохранилищу в летний период этот показатель не превышал 55 % (табл. 52).

Параллельно с определением общего количества бактерий в сестоне на отдельных участках Кременчугского водохранилища изучали и содержание гетеротрофных бактерий, минерализующих белковые вещества. Приведенные данные (табл. 53) свидетельствуют, что в основном оно исчислялось миллионами и десятками миллионов клеток на 1 г сестона, а в заливе у Жовнинских островов (проба 9), в частности, достигало 140,4 млн. кл/г. Высокая (81 млн. кл/г) численность исследованных гетеротрофных бактерий обнаружена в сестоне, где водоросли в основном были представлены







51. Содержание сестона и количественное соотношение отдельных компонентов его органической части в Кременчугском водохранилище

Сухая масса сестона, г/М ² (в среднем)	Зольность, %	Органическое вещество сестона, г/М ²	Содержание в органическом веществе сестона					детрита
			водорослей	бактерий	беспозвоночных	планктона в целом		
6612	7,0	6149,0	Август 1970 г. (нагонные массы), n=42					1093,00 <u>26,86</u>
			2752,00	230100	257	5056,00	73,04	
			35,70	37,40	0,04			
550	10,4	493,0	Август 1971 г. (зоны концентрации «цветения»), n=57					290,87 <u>59,00</u>
			196,00	3,88	224	20213	4100	
			39,70	0,80	0,50			
133	35,2	86,5	Июль 1972 г. (вся акватория водохранилища), n=67					6129 <u>72,20</u>
			1875	3,08	338	25,21	27,80	
			2160	3,60	260			

Пр и м е ч а н и е. Приведены данные, опубликованные в литературе (Примаченко, Михайленко, Гусынская, Фуксман, 1981); над чертой — г/м², под чертой — %.

52. Вертикальное распределение бактериопланктона и соотношение в нем прикрепленных и свободноплявающих бактериальных клеток (Кременчугское водохранилище, июль 1972 года)

Горизонты водной толщи	Численность бактерий				Биомасса бактерий			
	общая	млн. кл/мл	свободные	прикрепленные	%	общая	прикрепленные	%
Поверхностный	3,49	0,85±0,56	1,64±0,70	53,01	46,99	2,41	1,08±0,34	1,38±0,44
Средний	3,90	2,04±0,73	1,86±0,65	52,31	47,69	2,30	1,14±0,38	1,16±0,48
Придонный	3,62	1,87±0,93	1,75±0,70	51,66	48,34	2,54	1,09±0,50	1,45±0,44
Под 1 м ²	28,28	14,88	13,40	52,66	47,38	19,96	8,66	11,30
В 1 м ³	3,66	1,91	1,75	52,19	47,81	2,43	1,10	1,33

Пр и м е ч а н и е. n=67.

53. Содержание гетеротрофных бактерий в сестоне «пятен цветения» Кременчугского водохранилища (1970 г.)

Номера проб	Места отбора проб	Общая численность бактерий, 10^3 кл/г	Численность гетеротрофных бактерий	
			млн. кл/г	%
1	70-й км водохранилища	236,695	2,0	0,0008
2	Адамовская бухта, «пятно цветения»	226,459	9,5	0,0042
3	Выход из Тясминского залива в районе Андрусовского мыса	484,904	0,9	0,0002
4	Тясминский залив	241,813	17,1	0,0071
5	У входа в Цыбульникский залив	661,466	8,7	0,0013
6	60-й км, траверз Жовнинских о-вов	303,225	6,8	0,0022
7	Район Жовнинских о-вов	422,212	68,2	0,0162
8	Залив Жовнинских о-вов	321,137	81,0	0,0252
9	Там же	359,520	140,4	0,0391
10	Там же	255,886	0,0	0,0000

П р и м е ч а н и е. Исследуемые пробы представлены в основном *Microcystis* на разных этапах развития; в пробе 7 обнаружены *Microcystis* и *Aphanizomenon*, в пробе 6 — только *Aphanizomenon*; расчеты приведены по сырой массе.

молодыми колониями *Microcystis* (проба 8). Очевидно, в качестве источника азота эти бактерии используют прижизненные выделения водорослей.

На участке залива у Жовнинских островов (проба 10), где фитопланктон представлял разложившуюся массу с резким запахом сероводорода, бактерии не были обнаружены. По всей вероятности, это обусловлено возникновением здесь неблагоприятных для жизнедеятельности микроорганизмов условий вследствие отравления среды продуктами метаболизма.

Среднее количество гетеротрофных бактерий в исследованных пробах сестона было высоким — 37,2 млн. кл/г, что, однако, не превышало 0,01 % общего содержания бактерий в единице массы сестона.

Численность исследованных гетеротрофных бактерий в донных отложениях Кременчугского водохранилища (август 1968 г.) была значительно ниже — 300 тыс.—3,68 млн. кл/г, в среднем 1,3 млн. кл/г грунта.

Как видно, среднее содержание гетеротрофных бактерий, как и бактерий в целом (Михайленко, Куликова, 1973), в сестоне Кремен-

чугского водохранилища было на порядок величин выше, чем в грунтах этого водоема.

Установлена корреляционная связь бактериопланктона с органическим веществом сестона и детрита (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Фуксман, 1981).

Таким образом, концентрация сестона в водохранилище определяется уровнем его евтрофирования и возрастает с увеличением последнего. Относительное содержание в сестоне живой фракции (водорослей, бактерий и беспозвоночных) зависит от интенсивности продукционных процессов.

Доля планктона в сестоне Кременчугского водохранилища, как указывалось ранее, была такой же, как в Киевском и равнялась 27 %. Полученные нами данные согласуются с соответствующими результатами по другим водоемам, где содержание всей живой фракции, включая фито-, зоо- и бактериопланктон, в пресных водах и морях составляет лишь 10—20 % всей взвеси (Parsons, 1968; Павлютин, Остапеня, 1976; Остапеня, 1979), а остальная большая часть приходится на долю детрита.

Относительное количество водорослей в сестоне изменяется в зависимости от их физиологического состояния, уменьшаясь по мере старения и отмирания. При этом происходит резкое возрастание численности и относительного содержания бактерий в органической части сестона.

В период весеннего паводка в живой фракции сестона преобладали бактерии, в летне-осенний период — водоросли; содержание беспозвоночных животных в течение всего вегетационного периода было минимальным.

В соответствии с имеющимися в литературе данными содержание бактерий в органической взвеси верхнего Днепра летом 1969 года составляло 2—5 % (Биологические процессы..., 1973). В средней Волге эта величина летом 1972 г. возрастала до 12 % (Остапеня, Дубко, Гинько, 1975).

Относительное содержание бактерий в органическом веществе сестона в исследованных днепровских водохранилищах (Киевском и Кременчугском) находится в пределах соответствующих показателей по верхнему Днепру (2—5 %). Среднее содержание бактерий в сестоне Кременчугского водохранилища и близкого к нему

Мелководья в верхней части Кременчугского водохранилища.





по трофности оз. Баторино в отдельные годы (июль) одинаково — 3,6 %. Несколько выше — 4,0 и 4,2 % были аналогичные показатели в Киевском водохранилище и оз. Мястро (Винберг, Бабицкий, Гаврилов и др., 1971).

5.4. К вопросу о взаимоотношениях между бактериями и водорослями

Взаимоотношения между бактериями и фитопланктоном с давних пор привлекали внимание исследователей. Вопрос представляет не только теоретический интерес: его решение необходимо для оценки общей продуктивности, а также санитарного состояния водоема. Все исследователи приходили к единому мнению о том, что в естественных водоемах водоросли и бактерии находятся в тесном сообществе.

Согласно А.С.Разумову (1948) большая часть планктонных организмов в период «цветения» воды стерильна. Если бактерии и попадают на их поверхность, то они там вскоре отмирают или теряют жизнеспособность под токсическим и бактериостатическим воздействием. Отрицательно влияют на бактерии, по мнению того же автора, и синезеленые водоросли.

М.И.Новожилова (1957) также указывала на выделение синезелеными водорослями веществ, адсорбируемых активированным углем, которые действуют на бактерии угнетающе, в частности увеличивают продолжительность генерации. М.М.Гасилина (1963) определяет взаимоотношения сапрофитных бактерий, а также бактерий кишечной группы и водорослей — *Oscillatoria*, *Chlorella* и *Nitella* как антагонистические. Основным механизмом этих взаимоотношений, по мнению автора, являются антибиотические вещества, прижизненно выделяемые водными растениями, а пищевая конкуренция играет второстепенную роль.

На антагонистические взаимоотношения между активно вегетирующими синезелеными водорослями и сапрофитными бактериями указывают также З.С.Гаухман и Ф.П.Рябов (1965). Однако механизм этого явления не расшифровывается. Авторы считают, что «отмирающие клетки синезеленых водорослей обогащают воду органическими веществами, которые представляют отличный пище-

вой материал для сапрофитных бактерий и стимулируют их развитие».

На противоположной позиции стоит целый ряд других исследователей.

Установлено, что водоросли выделяют в воду разнообразные продукты жизнедеятельности, а сами они служат субстратом для прикрепления бактерий.

Считают, что как живые, так и мертвые диатомовые являются одним из основных источников питательных веществ для популяций бактерий в водоеме (Waksman et al., 1933; Waksman, 1934; Ворошилова, Дианова, 1937; Zobell, 1946). Разлагая мертвые клетки диатомовых, бактерии, в свою очередь, выделяют в воду углекислоту, аммиак, нитриты, нитраты, фосфаты и другие вещества, необходимые для жизнедеятельности диатомовых (Zobell, 1946).

Все попытки К.А.Гусевой (1951) установить факты образования водорослями антибиотических веществ не дали положительных результатов. Сапрофитные бактерии великолепно росли в контакте с водорослями на твердых средах, а фильтрат культуры *Scenedesmus* даже стимулировал развитие бактерий.

Более того, в литературе появились работы о взаимном благотворном влиянии бактерий и синезеленых водорослей. Б.А.Келлер (1948) указывает на существование своеобразного симбиоза синезеленых водорослей и азотфиксирующих бактерий. Этому симбиозу свойственно усвоение углерода из углекислого газа и усвоение свободного атмосферного азота. Было отмечено, что *Nostoc sp.* рос значительно лучше в присутствии *Caulobacter* (Bunt, 1961). Усиление азотфиксации *Nostoc calcicola* при добавлении *Bac. megaterium*, *Agrobacterium radiobacter*, *Streptomyces albus*, *Rhizobium* наблюдал Г. Бьелф (Bjalfve, 1962).

Одной из причин положительного влияния водорослей на плодородие почвы считают (Михайлова, 1963; Штина, Юнг, 1963) стимулирование ими деятельности полезных гетеротрофных микроорганизмов, в частности азотфиксирующих и олигонитрофильных бактерий. Б.В.Громов (1964) никогда не замечал угнетения или гибели культур водорослей, зараженных *Caulobacter*. Г.Н.Перминова (1964) отмечает, что инокуляция почвы водорослями оказывает положительное влияние на развитие *Azotobacter*, *Clostridium* и нитрификаторов.

В работе, целью которой было изучение взаимоотношений между синезелеными водорослями — возбудителями «цветения»

воды днепровских водохранилищ и бактериями (Бершова, Коптева, Танцюренко, 1968) на 40 штаммах бактерий-спутников было испытано 12 типов водорослей родов *Microcystis*, *Anabaena*, *Nostoc*, *Calotrix*, *Phormidium*. В данном опыте почти у 50 % исследованных видов бактерий рост под влиянием водорослей усиливался. Вытяжки из культуральной жидкости водорослей оказывали на бактерий такое же действие, как и живая культура. Опыты по выяснению влияния бактерий-спутников на рост синезеленых водорослей показали стимулирующее действие одних штаммов и отсутствие какого-либо действия других. Антагонистическое влияние бактерий-спутников на водоросли обнаружено лишь в очень редких случаях.

Зависимость развития бактериального населения в воде и грунтах днепровских водохранилищ от интенсивности развития синезеленых водорослей, в том числе и от их физиологического состояния, отмечали Л.Г.Бранцевич и Н.И.Сахарова (1971). Исследования каталазной активности выделенных чистых культур бактерий — антагонистов синезеленых водорослей, проведенные авторами, показали, что водоросли угнетают активность фермента бактерий, особенно в молодых культурах.

При изучении взаимоотношений бактерий и синезеленых водорослей, принадлежащих к пяти родам: *Anabaena*, *Calothrix*, *Microcystis*, *Nostoc*, *Phormidium* (Коптева, 1973), была получена бактериально чистая культура *Anabaena*; аналогичную культуру *Microcystis* выделить не удалось.

Установлена способность связывать N_2 бактериально чистыми культурами р. *Anabaena* и альгологически чистыми культурами родов *Calotrix* и *Nostoc*. У альгологически чистых культур *Microcystis* и *Phormidium* такая способность не обнаружена. Взаимоотношения синезеленых водорослей с бактериями-спутниками могут носить характер взаимной стимуляции, односторонней стимуляции или быть индифферентными (Коптева, 1973). Синезеленые оказывают положительное действие и на свободноживущие бактерии, среди которых выявлены как стимуляторы, так и антагонисты указанных водорослей.

В эксперименте по изучению взаимоотношений диатомовых водорослей и палочковидных бактерий в первичной пленке обрастающей в Черном море (Горбенко, Кучерова, 1964) отмечено интенсивное развитие бактериальных клеток в едином альгобактериальном ценозе.

На симбиоз между синезелеными водорослями и бактериями указывали У.Ланг (Lange, 1967) и Л.Кюнтцель (Kuentzel, 1969). По мнению авторов, бактерии потребляют органические вещества, выделяемые водорослями, а водоросли используют CO_2 , образующийся в процессе метаболизма бактерий. Установлено, что водоросли могут использовать в качестве источника энергии некоторые сахара только опосредованно через бактерии (Holm-Hansen, 1966). На тесную ассоциацию синезеленых водорослей и бактерий в культурах, на большую сложность их разделения и плохой рост водорослей в безбактериальных культурах указывали Сафферман (Safferman, 1967), К.М.Хайлов (1971), Л.И.Рубенчик, О.И.Бершова, В.А.Кордюм (1972) и многие другие исследователи.

Показана эффективность использования альгобактериального ценоза для очистки воды от белкового загрязнения. Бактериальная деструкция белка более эффективна в аэробных условиях, создаваемых фотосинтетической деятельностью водорослей. При этом водоросли усваивают отдельные аминокислоты и минеральные компоненты белков, выполняя свою роль в самоочищении водоемов (Кузьменко, Рябов, 1980).

Все изложенное выше свидетельствует о том, что в биологической науке до сих пор вопрос о взаимоотношении водорослей и бактерий является дискуссионным и требует дальнейшего изучения и углубления.

Приведенные данные указывают на то, что синезеленые водоросли на всех этапах развития являются хорошим субстратом и энергетическим материалом для развития бактерий. Трофические потребности бактерий удовлетворяются за счет органических веществ белковой и углеводной природы (Kaneda, 1963; Krishnamachar et al., 1964; Joder et al., 1965). Наиболее легко происходит усвоение бактериями низкомолекулярных веществ.

Показано, что способность включать те или иные аминокислоты в свой обмен веществ является в значительной мере адаптивным свойством (Tomlinson, Macleod, 1957). Усвоение некоторых аминокислот иногда возможно лишь при наличии другого органического вещества, служащего источником энергии, например глюкозы (Joder et al., 1965). Твердо установленным фактом является также способность бактерий включать в свой метаболизм органические кислоты высшего ряда с углеродными цепями из 10—20 углеродных атомов и более (Hutner, Holz, 1962; Hoffman, 1963). Показана потребность бактерий в витаминах — B_{12} , биотине, тиамине и др. Уста-

новлено, что B_{12} участвует в синтезе нуклеиновых кислот (Floyd, Whitehead, 1960; Graven, Downing, 1963), а также в азотфиксации (Kobajashi, Okuda, 1963).

Известны два основных способа поступления питательных веществ в бактериальные клетки — пассивная диффузия и активный перенос.

Результаты эксперимента Р.Райта и Дж.Хобби (Wright, Hobbie, 1965) свидетельствуют о том, что в природной популяции микроорганизмов (бактерии + сопутствующие им водоросли) действуют оба механизма потребления растворенных органических веществ. Активные процессы с включением ферментных систем бактерий происходят при концентрации этих веществ ниже 0,2 мг/л.

В периоды массового развития и отмирания водорослей в воду выделяется значительное количество органических веществ — полисахаридов, олигосахаридов, белков, пептидов.

На примере Кременчугского водохранилища было показано, что в состав синезеленых водорослей, находящихся в стадии вегетации, входят: легкогидролизующиеся и трудногидролизующиеся полисахариды — соответственно до 30 и 3 %, белок — 18,0—27,2 % (в зависимости от физиологического состояния водорослей), фосфор — 0,4—0,8 % и значительное количество витаминов группы В. Во фракциях легкогидролизующихся полисахаридов обнаружены галактоза, глюкоза, манноза, ксилоза, рибоза и рамноза.

Поскольку синезеленые водоросли содержат значительное количество питательных и биологически активных веществ, их можно использовать как субстрат для промышленного выращивания микроорганизмов в бродильной и пищевой промышленности (Квасников, Стогний, Травчук, 1971).

Согласно литературным данным, в природной воде в период ее «цветения» в результате массового размножения водорослей идентифицированы простые и терпеновые спирты, терпеновые эфиры, терпеновые и простейшие альдегиды, кетоны, углеводороды, серо-содержащие соединения, токсины различной химической природы, амины, сахара и полисахариды, органические кислоты, аминокислоты, липиды и их производные (Сиренко, Козицкая, 1988).

Среди метаболитов водорослей установлены и поверхностно-активные соединения. Последние были обнаружены в экспоненциальной фазе роста у шести представителей морского фитопланктона из семейств Bacillariophyceae, Haerptophyceae, Chlorophyceae,

Cryptophyceae (Selected papers in phycology, 1982; цит. по Сиренко, Козицкая, 1988).

Объем экзогенных метаболитов составляет существенную долю первично создаваемого водорослями органического вещества — 40—60% у диатомовых, динофитовых, большинства синезеленых (Сакевич, 1985). Значительные величины составляет и постлетальное поступление в воду органических веществ клеток, в котором определяющую роль играет бактериальный фактор. При этом даже в условиях анаэробного разложения в воду переходит 40—80 % органического вещества клеток, а «стойкая органическая фракция» составляет 20—60 % сухого вещества (Moore, 1984). В аэробных условиях процессы разложения интенсифицируются и количество поступающего в воду органического вещества значительно возрастает. Важным источником пополнения водной среды органическими веществами является также автолиз клеток, причем уже в первые 2 ч этот процесс характеризуется высокой интенсивностью.

Особенностью сложных и многообразных связей между водорослями и бактериями является их оперативность и высокая эффективность. Так, заметная передача ^{14}C от метаболитов фитопланктона к бактериям обнаруживается уже через 20 мин (Larson, Hagstrom, 1979).

Относительно образования водорослями антибиотических веществ существует две точки зрения. Первая рассматривает их как результат нарушения механизмов регуляции метаболизма, в частности перепроизводства некоторых основных метаболитов, ферментативная трансформация которых и приводит к возникновению разнообразных биологически активных соединений. Согласно второй точке зрения на биосинтез водорослями антибиотиков, они представляют выражение «свободной игры» эволюции, при которой выгодный для клетки метаболит будет закодирован в генотипе. Предполагается, что антибиотики являются частью таких «свободных метаболитов» (Chmiel, 1982).

Показано, что интенсивность выделения бактерицидных соединений и их активность зависят от вида водорослей, фазы их роста, характера функциональной активности, условий фосфорного питания, освещенности, температуры, сезона года, а также физиологических особенностей сопутствующих бактерий (Trick, Harrison, Anderson, 1981). Например, по отношению к *Staphylococcus aureus* виды рода *Polyisiphonia* проявляют максимальный бактериальный

эффект в течение всего года, *Laminaria digitata*, *L. saccharina*, *Chondrus*, *Laurencia*, *Ulva* sp. только зимой, *Codium*, *Halidrys* — весной, а представители *Dictyota*, *Dilsea*, *Ascophyllum* — летом (Hornsey, Hide, 1976).

Таким образом, обобщение специальной литературы по количеству и разнообразию поступающих в водную среду органических веществ в результате метаболизма фитопланктона, постлетальной его минерализации и автолиза, а также по трофическим потребностям бактерий свидетельствует о том, что основная роль водорослей в экосистеме состоит в резерве питательных веществ, и в первую очередь для бактерий. Особенностью сложных и многообразных связей между водорослями и бактериями является их оперативность и высокая эффективность. Что касается выделения водорослями антибактериальных веществ, то это вопрос специальный, и, несмотря на определенные достижения, требует своей проработки.

5.5. Продукция бактериопланктона, его потребление фильтраторами зоопланктона и роль в деструкции органического вещества

Рассматривая функциональные характеристики бактериопланктона, необходимо учитывать особенности формирования и распределения фитопланктона, определяющего трофическую базу для развития бактерий.

После сооружения плотины Киевской ГЭС (1965 г.) Кременчугское водохранилище из головного стало внутрикаскадным. В этих условиях произошло уменьшение видового разнообразия фитопланктона и увеличение его обилия (Приймаченко, 1981).

В составе фитопланктона в 1967—1973 гг. зарегистрировано 380 видов водорослей, что составляло около 70 % списка 1960—1964 гг. при головном положении водохранилища. На фоне значительного снижения общего числа видов водорослей уменьшилась доля золотистых и зеленых при резком повышении количества диатомовых и синезеленых. Отмечены также изменения в составе руководящего комплекса водорослей: в весеннем растительном планктоне массовой стала вегетация *Stephanodiscus binderanus*, в

летне-осеннем — *Microcystis aeruginosa*. В целом по акватории Кременчугского водохранилища в условиях его внутрикаскадного положения доля синезеленых водорослей в течение вегетационного периода составляла 45—70 %, достигая в отдельные годы в летне-осенние месяцы в нижней его части 90 % общего количества фитопланктона. В условиях внутрикаскадного положения водохранилища биомасса фитопланктона в нем возросла в различные годы в среднем в 1,5—7,0 раза (Приймаченко, 1981).

Анализ динамики структуры фитопланктона Кременчугского водохранилища за период 1961—1984 гг. показывает, что наиболее массовое развитие планктонных водорослей летом приходилось на конец 60-х — начало 70-х годов, в дальнейшем наблюдался спад количественного развития фитопланктона. Так, в 1961—1962 гг. биомасса фитопланктона в летний период составила 6,4 г/м³, в 1968—1973 гг. — 11,7 (Приймаченко, 1981), а в первой половине 80-х годов (1981—1984 гг.) она уменьшилась до 3,9 г/м³ (Щербак, 1989). В 1981—1984 гг. в составе фитопланктона в течение вегетационного периода было зарегистрировано возрастание роли центральных диатомовых и зеленых вольвоксовых водорослей и уменьшение летом количества синезеленых водорослей.

Продукционные исследования бактериопланктона Кременчугского водохранилища были проведены Д.З.Гак в 1968 г. (Гак, 1975), а также нами в 1978, 1981—1982 и 1985 гг.

В конце 60-х годов (1968 г.) скорость размножения бактерий в Кременчугском водохранилище была выше (μ равно 30 ч), чем в Киевском (μ равно 45 ч). При этом наиболее интенсивное размножение бактерий отмечено в Сульском и Цыбульникском заливах, а также на верхнем участке водохранилища в районе г. Черкассы, евтрофированном сточными водами. Продукция бактерий изменялась в этот период в широких пределах — от 0,35 г/м³ в средней части водохранилища до 12,1 в его Сульском заливе.

Как показали наши исследования начала 70-х годов (1972 г.), продолжительность генерации μ изменялась в течение вегетационного периода от 37 до 70 ч и в среднем составляла 58 ч (табл. 54). При этом летом в исследованный период скорость размножения бактерий была минимальной, вероятно, вследствие пищевой конкуренции между бактериями и водорослями, в результате которой количество биогенных веществ на единицу биомассы бактерий снижается. Соотношение биомассы водорослей и бактерий в планктоне

весной составляло 36 и 58 %, летом оно изменялось в пользу водорослей — 64 и 20 % (см. рис. 16—18).

Суточная продукция бактериальной биомассы в исследованный период равнялась 3,5—5,7, в среднем — 4,4 г/м², ее потребление фильтраторами зоопланктона — 3,9—5,0, в среднем — 4,35 г/м². Только весной продуцирование бактериальной биомассы превышало ее потребление зоопланктоном; осенью эти показатели были равны, а летом суточное выедание бактерий превышало их суточную продукцию, что свидетельствует о переходе на следующий трофический уровень наличной биомассы бактерий. Беспозвоночные летом в планктоне составляли 1,8 г/м² (11 %), весной их биомасса не превышала 0,43 г/м², или 3,6 % (данные С.Л.Гусынской и А.А.Небрат: Приймаченко, Михайленко Гусынская, Небрат, 1978).

В 1981 г. исследования проводились в начале июня, когда еще регистрировалась биологическая весна, июле и октябре при средней температуре воды соответственно 20,5, 22,6 и 11,4° С в поверхностных и придонных горизонтах водохранилища на его верхнем участке — ст. 8 у г. Черкаassy, среднем — ст. 10 и нижнем — ст. 186 и ст. 24 (у плотины против сброса), а также у входа в Сульский залив — ст. 18 и в самом заливе — ст. 21 у с. Липовое (табл. 55—61). Всего было поставлено 25 экспериментов.

На всех исследованных участках водохранилища в июне — июле было отмечено активное размножение бактерий. Осенью воспроизводство бактериальной массы не было зафиксировано на участках водохранилища против Сульского залива и у плотины в придонном горизонте. Влияние глубины на размножение бактерий не установлено. Продолжительность генерации бактерий изменялось в течение вегетационного периода от 17,5 до 46,5 ч и в среднем составляла около 33 ч (см. табл. 55).

Суточная бактериальная продукция в этот период была равна 1,8—8,1, в среднем — 4,8 г/м². Наиболее высокие показатели темпа размножения бактерий и их суточной продукции — 17,5 ч и 8,1 г/м² отмечены летом. Выедание бактерий изменялось от 1,56 до 5,70 г/м² и максимальным было в летнее время. Весной вся продуцируемая бактериальная биомасса переходила на следующий трофический уровень, в летне-осенний период потреблялось 70—90 % продукции бактериопланктона.

В 1985 г. исследования проводили летом — в июле (средняя температура воды составила 19,4° С). На соответствующих

54. Продукционные характеристики бактериопланктона Кременчугского водохранилища (1972 г.)

Период исследований	Температура, °C	G, час	г ккал/м ² ·сут				P/B	G/B	G/P	R/B	K ₂
			B	P	G	R					
Весна (n=12)	15,5	37,0	25,00	5,70	5,04	12,07	0,22	0,20	0,88	0,48	0,29
Лето (n=15)	23,5	71,6	20,00	3,50	3,90	15,20	0,17	0,20	1,11	0,76	0,19
Осень (n=12)	11,0	53,8	14,00	4,20	4,20	6,90	0,30	0,30	1,00	0,49	0,48
В среднем	17,0	58,0	19,30	4,37	4,35	11,90	0,22	0,22	1,00	0,61	0,27

Примечание. Здесь и в последующих таблицах: g — продолжительность генерации; B — биомасса; P — продукция; G — выделение бактерий зоопланктоном; R — дыхание; K₂ — количество пищи, использованной на рост.

55. Продукционные характеристики бактериопланктона в Кременчугском водохранилище (1981 г.)

Период исследований	Температура, °C	G, час	г ккал/м ² ·сут				P/B	G/B	G/P	R/B	K ₂
			B	P	G	R					
Весна (n=12)	19,8	42,0	9,90	2,82	2,94	6,08	0,28	0,30	1,04	0,61	0,32
Лето (n=15)	22,6	17,5	6,66	8,10	5,70	7,70	1,20	0,85	0,70	1,15	0,51
Осень (n=12)	11,4	46,5	5,28	1,80	1,56	1,80	0,34	0,29	0,90	0,34	0,48
В среднем	17,9	32,7	7,20	4,80	3,60	5,55	0,66	0,52	0,75	0,77	0,45

56. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., июнь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	Х, млн. кл/мл	К	g, час	P, млн. кл/мл·сут		P/X	G/X	G/P
							P	G			
Средний (ст. 8)	6,2	22,5	Поверхностный	2,95	0,00	0	0,00	0,75	0,00	0,23	0,00
Сульский залив (ст. 21)	3,0	21,6	—	4,20	0,41	41	1,70	1,58	0,41	0,38	0,88
Приплотинный (ст. 24)	13,0	19,5	—								
		18,5	Придонный	2,16	0,43	38	0,93	0,17	0,52	0,09	0,18

57. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., июнь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	B, мг/л	К	g, час	P, г/м³		P/B	G/B	G/P
							P	G			
Средний (ст. 8)	6,2	22,5	Поверхностный	1,56	0,00	0	0,00	0,74	0,00	0,38	0,00
Сульский залив (ст. 21)	3,0	21,6	—	2,46	0,33	50	0,82	0,55	0,35	0,24	0,67
Приплотинный (ст. 24)	13,0	18,5	Придонный	1,24	0,48	35	0,59	0,18	0,57	0,17	0,30

станциях водохранилища было поставлено девять экспериментов (табл. 62, 63).

Продолжительность генерации бактерий равнялась в этот период 13—87, в среднем — 23 ч. Их суточная продукция была на уровне 0,60—1,38, в среднем — 0,90 г/м³, или 5,4 г/м² при P/B 1,3. На всех исследованных горизонтах водохранилища отмечено выедание бактерий водными беспозвоночными, которое в среднем составило 60 % бактериальной продукции. На глубине 5—10 м уменьшалась как продукция бактериопланктона, так и ее элиминация за счет зоопланктона.

В 1981 г. параллельно с определением продукционных характеристик бактериопланктона в целом летом были проведены соответствующие исследования по гетеротрофным бактериям, минерализующим белковые соединения.

58. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	Х, млн. кл/мл	К	g, час	Р		Р/Х	G/Х	G/P
							млн. кл/мл	сут			
Средний											
ст. 8	5,0	23,1	Поверхностный	2,50	1,08	15	2,76	2,03	1,25	0,92	0,73
ст. 10	7,0	23,2	—	1,53	1,29	13	1,97	1,08	1,81	0,99	0,55
Нижний		23,2	Придонный	2,22	1,19	14	2,65	3,10	1,08	1,17	1,17
ст. 18а	6,0	22,3	Поверхностный	2,35	0,93	18	2,20	1,59	1,07	0,77	0,72
ст. 18б	9,0	22,3	—	1,57	1,25	13	1,96	1,80	1,31	1,21	0,92
ст. 18		22,4	Придонный	2,30	0,93	18	2,14	1,08	1,21	0,61	0,50
	7,0	22,4	Поверхностный	2,20	0,48	35	1,04	0,83	0,49	0,40	0,80
		22,2	Придонный	2,26	1,30	13	2,94	1,37	1,99	0,92	0,46
Сульский залив											
ст. 21	3,5	23,4	Поверхностный	2,82	1,36	12	3,83	2,05	1,98	1,06	0,53
Приплотинный											
ст. 24	14,0	22,6	—	1,64	1,07	15	1,73	1,69	1,08	1,06	0,98
		22,0	Придонный	1,76	1,99	8	3,50	2,90	2,40	1,99	0,83

59. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	В, мг/л	К	g, час	P		G	P/B	G/B	G/P
							млн. кл/мл·сут					
Средний												
ст. 8	5,0	23,1	Поверхностный	1,70	0,97	17	1,66	0,80	1,31	0,63	0,48	
ст. 10	7,0	23,2	—	0,95	1,38	12	1,31	0,68	2,04	1,06	0,52	
		23,2	Придонный	1,40	1,18	14	1,66	2,02	1,05	1,27	1,22	
Нижний												
ст. 18а	6,0	22,3	Поверхностный	1,50	0,78	21	1,16	0,86	0,87	0,74	0,74	
ст. 18б	9,0	22,3	—	0,93	1,13	15	0,26	0,17	0,29	0,19	0,65	
		22,4	Придонный	1,38	0,88	19	1,21	0,60	1,12	0,55	0,49	
ст. 18	7,0	22,4	Поверхностный	1,33	0,87	42	0,53	0,44	0,41	0,34	0,83	
		22,2	Придонный	1,45	0,40	13	1,85	1,16	1,66	1,04	0,53	
Сульский залив												
ст. 21	3,5	23,4	Поверхностный	1,71	1,35	12	2,31	1,29	1,92	1,07	0,56	
Приплотинный												
ст. 24	14,0	22,6	—	0,93	0,87	19	0,79	0,74	0,87	0,81	0,94	
		22,0	Придонный	1,06	1,88	9	1,99	1,65	2,23	1,85	0,83	

Продолжительность генерации этих бактерий составляла 5—34, в среднем — 18 ч; их суточная продукция — 2,56—12,74, в среднем — 6,9 тыс. кл/мл (табл. 64). Таким образом, скорость воспроизводства бактериальной массы у исследованных гетеротрофных бактерий существенно не отличалась от аналогичного показателя бактериопланктона в целом — соответственно 18 и 16 ч. При этом их удельная продукция (P/V) была в 5,3 раза выше, чем бактериопланктона. Суточная продукция гетеротрофных бактерий, которая регулируется выеданием, составляла 0,30 % от суточной продукции всего бактериопланктона (см. табл. 58 и 64). Их количество не превышало в исследуемый период 0,11 % общей численности бактерий по всему водохранилищу.

Было проведено сравнение продукци-

60. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., октябрь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	Х, млн. кл/мл	К	g, час	Р		Р/Х	G/Х	G/P
							млн. кл/мл·сут	G			
Средний											
ст. 8	4,0	11,1	Поверхностный	1,60	0,38	44	0,61	0,43	0,40	0,28	0,70
ст. 10	5,0	12,5	—	1,25	0,21	14	1,52	1,01	1,51	1,01	0,66
ст. 10	5,0	12,5	Придонный	1,18	0,31	54	0,36	0,57	0,27	0,44	1,58
Нижний											
ст. 18а	3,5	10,2	Поверхностный	1,41	0,32	52	0,45	0,86	0,28	0,53	1,91
ст. 18б	10,0	10,1	—	1,37	0,33	50	0,45	0,08	0,38	0,06	0,18
		10,1	Придонный	1,35	0,40	41	0,54	0,20	0,46	0,17	0,37
ст. 18	7,0	11,8	Поверхностный	1,85	0,00	0	001	0,01	0,00	0,005	0,00
ст. 18	7,0	11,8	Придонный	1,70	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Приплотинный											
ст. 24	14,0	12,1	Поверхностный	1,51	0,36	46	0,55	0,51	0,37	0,34	0,92
ст. 24	14,0	12,0	Придонный	1,30	0,00	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

61. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., октябрь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	В, мг/л	К	g, час	г/м³			P/B	G/B	G/P
							P	G				
Средний												
ст. 8	4,0	11,1	Поверхностный	1,02	0,33	50	0,33	0,44		0,50	0,44	0,88
ст. 10	5,0	12,5	—"	0,77	1,18	14	0,19	0,61		1,47	0,98	0,67
ст. 10	5,0	12,5	Придонный	0,83	0,21	79	0,17	0,22		0,20	0,25	1,29
Нижний												
ст. 18а	3,5	10,2	Поверхностный	0,86	0,59	28	0,51	0,72		0,52	0,74	1,44
ст. 18б	10,0	10,1	—"	0,82	0,23	72	0,19	0,02		0,27	0,00	0,00
		10,1	Придонный	0,83	0,48	35	0,39	0,17		0,54	0,24	0,43
ст. 18	7,0	11,8	Поверхностный	1,15	0,00	0	0,00	0,04		0,00	0,03	0,00
ст. 18	7,0	11,8	Придонный	1,08	0,00	0	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00
Приплотинный												
ст. 24	14,0	12,1	Поверхностный	1,01	0,34	48	0,34	0,35		0,34	0,35	1,02
ст. 24	14,0	12,0	Придонный	0,77	0,00	0	0,00	0,00		0,00	0,00	0,00

онных характеристик бактерий на разных этапах существования Кременчугского водохранилища — 1968, 1972, 1981, 1985 гг. (табл. 65).

В 1968 г. во время интенсивного «цветения» водохранилища синезелеными водорослями продолжительность генерации бактериопланктона составляла 30 ч, его суточная продукция — 1,44 мг/л. При этом 90 % бактерий потреблялось зоопланктоном. В 1972 г., когда «эффект удобрения» вследствие выщелачивания органических и биогенных веществ из залитого ложа водохранилища уже не сказывался, скорость размножения бактерий снизилась и продолжительность генерации повысилась до 70 ч. Соответственно уменьшились удельная и суточная бактериальная продукция. При этом пресс фи-

льтраторов зоопланктона был существенным и удельное выедание бактерий оказалось соизмеримым с их удельной продукцией. В целом в летний период фильтраторами зоопланктона потреблялось все продуцируемое бактериями органическое вещество.

В первой половине 80-х годов (1981 и 1985 гг.) темп размножения бактериопланктона и его удельная продукция возросли по отношению к аналогичным показателям начала 70-х годов (1972 г.): продолжительность генерации (g) составила 17,5 и 23,0 ч, коэффициент P/B — 1,2 и 1,3. Это может быть обусловлено улучшением трофических условий для бактерий за счет увеличения запасов лабильного органического вещества. Среднее значение удельного выедания (G/B) в первой половине 80-х годов составляло 0,81; в

62. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1985 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °C	Горизонты водной толщи	X, млн. кл/мл	K	g, час	млн. кл/мл-сут			P/X	G/X	G/P
							P	G				
Средний	ст. 8	20,0	Поверхностный	1,25	1,19	14	1,49	0,69		1,75	0,81	0,46
	ст. 10	20,0	—	1,91	0,93	18	1,78	0,72		1,29	0,52	0,40
	Нижний	19,8	Придонный	1,34	0,79	21	1,06	0,81		0,87	0,66	0,76
Приплотинный	ст. 18б	19,6	Поверхностный	1,78	1,34	12	2,39	1,66		1,68	1,17	0,69
	ст. 18	18,8	Придонный	1,38	1,03	16	1,42	1,14		1,14	0,92	0,80
	ст. 24	19,8	Поверхностный	2,33	0,28	59	0,65	0,36		0,35	0,20	0,55
Приплотинный	ст. 24	18,6	Придонный	1,57	1,10	15	1,73	1,37		1,24	0,98	0,79
	ст. 24	19,4	Поверхностный	1,89	1,09	15	2,06	0,73		1,67	0,59	0,73
Приплотинный	ст. 24	19,0	Придонный	1,60	0,94	17	1,50	0,37		1,41	0,35	0,24

63. Продукционные характеристики бактерий в Кременчугском водохранилище (1985 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Температура воды, °С	Горизонты водной толщи	В, мг/л	К	g, час	г/м³			P/B	G/B	G/P
							P	G				
Средний	7,5	20,0	Поверхностный	0,67	1,24	13	0,83	0,40		1,80	0,87	0,48
	5,0	20,0	—	1,08	1,05	16	1,14	0,43		1,56	0,59	0,38
	5,0	19,8	Придонный	0,67	0,89	18	0,60	0,36		1,09	0,65	0,60
Нижний	10,0	19,6	Поверхностный	0,98	1,40	13	1,38	0,92		1,84	1,22	0,66
	10,0	18,8	Придонный	0,78	0,00	16	0,78	0,59		1,13	0,85	0,75
	10,0	19,8	Поверхностный	1,27	0,19	87	0,37	0,21		0,37	0,21	0,57
Приплотинный	10,0	18,6	Придонный	0,83	1,24	14	1,01	0,73		1,46	1,05	0,72
	12,0	19,4	Поверхностный	1,09	1,19	14	1,29	0,53		1,81	0,74	0,41
	12,0	19,0	Придонный	0,85	0,98	17	0,83	0,26		1,45	0,45	0,31

1972 г. этот показатель был ниже — 0,20. При этом в 1981—1985 гг. зоопланктонами летом потреблялось в среднем 65—70 % создаваемой бактериями продукции, на некоторых участках — до 90—100 %.

Таким образом, зоопланктон является одним из существенных факторов, определяющих численность бактерий в евтрофных днепровских водохранилищах.

В большинстве пресных водоемов основное потребление кислорода тесно связано с биологическим окислением органического вещества и является результатом жизнедеятельности всего биоценоза. Процессы трансформации органического вещества, лежащие в основе биопродукционных характеристик, прослеживаются на всех уровнях трофической цепи. Однако роль отдельных гидробионтов в процессах его деструкции не

64. Продукционные характеристики гетеротрофных бактерий в Кременчугском водохранилище (1981 г., июль)

Станции	Глубина, м	Температура, °С	Горизонты водной толщи	Численность бактерий, тыс. кл/мл				$\frac{K}{g}$	P , тыс. кл/мл	G , тыс. кл/мл	P/X_0	G/X_0	G/P
				X_0	X_t	X_0	X_t						
8	5,0	23,1	1	4,54	22,45	0,74	2,31	$\frac{120}{14}$	12,74	0,00	2,50	0,00	0,00
10	7,0	23,2	1	2,84	5,25	1,80	12,52	$\frac{192}{9}$	7,83	5,42	2,76	1,91	0,69
10	7,0	23,2	2	0,14	4,15	0,13	17,50	$\frac{4,88}{34}$	5,76	1,76	41,14	12,50	0,30
18а	6,0	22,3	1	3,75	8,40	4,17	25,00	$\frac{168}{10}$	10,87	6,22	2,90	1,66	0,57
18б	9,0	22,0	1	2,90	16,60	12,80	20,00	$\frac{0,44}{34}$	3,49	0,00	1,20	0,00	0,00
18б	9,0	22,4	2	1,22	10,65	14,00	25,20	$\frac{0,48}{34}$	2,56	0,00	2,10	0,00	0,00
18	7,0	22,4	1	2,20	13,00	4,47	18,60	$\frac{142}{11}$	8,65	0,00	3,93	0,00	0,00
18	7,0	22,2	2	0,51	8,65	2,20	12,80	$\frac{175}{10}$	4,45	0,00	8,72	0,00	0,00
21	3,5	23,4	1	0,63	5,55	1,24	21,00	$\frac{283}{5}$	6,42	1,50	10,19	2,38	0,23
24	14,0	22,6	1	1,05	9,10	7,50	25,20	$\frac{120}{14}$	5,63	0,00	5,36	0,00	0,00
24	14,0	22,0	2	2,90	22,00	14,00	31,20	$\frac{0,80}{23}$	7,54	0,00	2,60	0,00	0,00

Примечание. 1 — поверхностный; 2 — придонный; X_0 , X_t — численность бактерий соответственно в начале и в конце опыта в нефилтрованной воде; X_0 , X_t — то же в фильтрованной.

65. Продукционные характеристики бактериопланктона Кременчугского водохранилища на разных этапах его существования

Период исследований (июль)	Температура воды, °С	g, час	B	P	G	P/B	G/B	G/P	$\frac{G}{P+B}$
			г/м³·сут						
1968 г. (n=6)	20,1	30,0	3,80	1,44	1,30	0,38	0,34	0,90	0,25
1972 г. (n=15)	23,5	70,0	3,30	0,60	0,65	0,18	0,20	1,10	0,16
1981 г. (n=11)	22,6	17,5	1,11	1,35	0,95	1,20	0,85	0,70	0,38
1985 г. (n=9)	19,4	23,0	0,70	0,90	0,55	1,30	0,78	0,60	0,34

одинакова, что было показано нами на примере Киевского водохранилища.

В Кременчугском водохранилище экспериментально установлено для летнего периода потребление кислорода одной бактериальной клеткой. Кроме того, определены расходы кислорода на дыхание всего бактериопланктона в фильтрованных затемненных склянках, а также общее число бактерий и их биомасса с учетом свободнопарящих и прикрепленных клеток в различных горизонтах водохранилища (табл. 66).

Суточные расходы кислорода на дыхание одной бактериальной клетки составили в Кременчугском водохранилище летом (июль) $0,2 \cdot 10^{-9}$ мгО₂. Значение аналогичного показателя для весны (май) и осени (октябрь) — соответственно 0,10 и 0,06 (10^{-9} мг О₂/сут) были рассчитаны с использованием температурных поправок (Винберг, 1968). Исходя из этих характеристик, а также данных об общей численности бактерий весной и осенью, определена бактериальная деструкция в соответствующие сезоны года.

Потребление кислорода на дыхание бактерий в начале 70-х годов (1972 г.) составляло в Кременчугском водохранилище весной, летом и осенью соответственно 3,6, 4,5 и 2,0 г О₂/м² (табл. 67).

Рассчитаны суммарные показатели бактериальной продукции и деструкции для водохранилища в целом в летний период (табл. 68). Установлено, что в сырой биомассе продукция бактериями органического вещества равнялась 1418, деструкция — 6148 т, а выраженные в кислороде — соответственно 2319 и 10134 т. Запасы бактерий составляли в этот период в Кременчугском водохранили-

Дата	Участки водохранилища	Горизонты водной толщи, м	Численность бактерий, млн. кл/мл (в среднем за сутки)				Биомасса, мг/м ³ (в среднем за сутки)				Потребление кислорода, сут ⁻¹			
			прикрепленные	свободные	сумма	прикрепленные	свободные	сумма	мг/м ³	кал/м ³	мг/м ³	кал/м ³	% общей деструкции	
30.06	Цыбуль- никский залив (ст. 5)	Поверхностный	3,66	3,04	6,70	2060	1780	3840	2306	7794	1310	4427	56,80	
		3,0	5,59	3,88	9,47	1140	2350	3490	2161	7303	1192	4029	77,00	
		5,0	2,70	2,90	5,60	1720	2130	3850	1533	5181	1068	3609	70,00	
01.07	У входа в Цыбуль- никский залив (ст. А) Под 1 м ²	0,0—5,5	19,41	22,78	42,19	8,52	11,73	20,25	11,40	37,52	6,55	22,14	57,03	
		Поверхностный	3,37	1,32	4,70	1210	800	2010	873	3288	662	2237	75,80	
		3,0	1,90	1,44	3,35	1690	900	2590	1131	3822	710	2400	63,21	
		9,0	2,66	1,44	4,10	1670	870	2540	978	3305	640	2163	65,40	
		0,0—9,5	22,91	13,50	36,41	15,27	8,28	23,56	9,97	33,70	6,43	21,73	64,50	
05.07	Цыбуль- никский залив (ст. 5)	Поверхностный	2,24	2,05	4,30	800	1270	2070	879	2971	635	2145	21,73	
		3,0	1,35	1,89	3,24	740	1040	1780	999	3377	605	2045	60,56	
		4,5	2,57	1,26	3,83	1350	790	2140	1509	5100	682	2305	45,19	
09.07	У порта Адамов- ка ст. 1 Под 1 м ²	0,0—5,0	10,61	8,90	19,51	4,52	5,22	9,74	5,45	18,43	3,16	10,67	58,08	
		Поверхностный	1,71	2,30	4,01	980	1600	2580	2994	10120	743	2511	24,82	
		3,0	1,40	2,05	3,45	800	1340	2140	1630	5509	654	2210	40,12	
		6,0	1,41	1,65	3,06	810	1110	1920	1239	4188	570	1927	46,00	
		0,0—6,5	15,58	12,70	28,28	6,01	8,64	14,65	11,86	40,08	4,22	14,25	35,55	

5. Бактериопланктон Кременчугского водохранилища

Продолжение табл. 66

Дата	Участки водохранилища	Горизонты водной толщи, м	Численность бактерий, млн. кл/мл (в среднем за сутки)			Биомасса, мг/м ³ (в среднем за сутки)			Потребление кислорода, сут ⁻¹				
			прикрепленные	свободные	сумма	прикрепленные	свободные	сумма	планктон	бактерии			
									мг/м ³	кал/м ³	кал/м ³	мг/м ³	% общей продукции
12.07	ст. 2	Поверхностный	1,52	2,11	3,63	890	1380	2270	3225	10900	693	2342	21,48
		2,0	1,38	1,47	2,85	1110	1370	2480	2498	8443	529	1788	21,00
	Под 1 м ²	0,0—2,5	3,60	4,35	7,92	1,75	4,18	5,93	6,97	23,56	1,49	5,04	21,64
	Поверхностный		2,61	2,58	5,19	1470	1590	3060	3784	12790	987	3336	26,08
	3,0		2,48	1,88	4,36	1400	1240	2640	1128	3813	800	2704	70,92
	10,5		2,68	2,10	4,78	860	1350	2210	1120	3780	686	2318	69,71
	Под 1 м ²	0,0—11,0	28,32	22,66	50,99	13,13	14,62	27,76	16,36	55,29	8,57	28,97	52,40
	ст. 13	Поверхностный	3,43	2,96	6,39	1180	1850	3030	1614	5455	983	3322	60,90
		3,0	1,83	1,56	3,39	1630	1560	3190	1992	6733	638	2156	32,00
	Под 1 м ²	0,0—4,5	10,63	9,12	19,75	7,07	7,45	14,52	8,40	28,38	3,39	11,46	40,30
	У г. Черкассы ст. 20	Поверхностный	1,87	1,76	3,63	1070	1170	2240	2766	9349	665	2248	24,04
		3,0	2,25	2,19	4,44	1260	1360	2620	1501	5073	845	2856	56,29
	Под 1 м ²	8,5	2,51	1,83	4,34	740	1180	1920	1124	3799	619	2092	55,10
		0,0—9,0	20,52	17,89	38,41	9,20	11,36	20,56	14,18	47,93	6,54	22,10	46,12
	ст. 20А	Поверхностный	1,88	2,71	4,59	1060	1760	2820	2129	7196	863	2917	40,53
		3,0	2,19	1,99	4,18	1240	1280	2520	2009	6790	781	2640	38,87
	Под 1 м ²	0,0—3,5	7,20	8,04	15,24	4,07	5,20	9,27	7,21	24,37	2,85	9,65	39,60

Продолжение табл. 66

Дата	Участки водохрани- лища	Горизонты водной толщи, м	Численность бактерий, млн. кл/мл (в среднем за сутки)			Биомасса, мг/м ³ (в среднем за сутки)			Потребление кислорода, сут ⁻¹				
			при- креп- ленные	свобод- ные	сумма	при- креп- ленные	свобод- ные	сумма	планктон		бактерии		
									мг/м ³	кап/м ³	кап/м ³	% об- щей дест- рукции	
19.07	Цыбуль- никский залив у с. Нагорное Под 1 м ²	Поверхностный 3,0 0,0—4,0	2,35	2,77	5,12	1340	1850	3190	×	×	951	3214	×
			1,94	3,44	5,38	1100	2270	3370	×	×	617	2085	×
			8,37	12,75	21,13	4,76	8,43	13,20	×	×	2,97	10,04	×
22.07	Цыбуль- никский залив (ст. 5)	Поверхностный 3,0 5,0 0,0—5,5	2,06	2,85	4,91	1140	1900	3040	4004	13533	910	3076	23,15
			2,09	3,59	5,68	1190	2170	3360	2145	7250	1110	3752	52,29
			2,29	3,34	5,63	1270	2080	3350	2046	6915	1072	3623	52,51
24.07	Цыбуль- никский залив у с. Нагорное	Поверхностный 3,0 0,0—4,5	11,75	18,26	30,01	6,59	11,39	17,98	14,44	48,81	5,75	19,43	40,19
			2,37	2,40	4,77	1260	1510	2770	10544	35639	874	2954	8,28
			1,73	2,79	4,52	960	1780	2740	8140	27513	854	2886	10,49
30.07	Цыбуль- никский залив (ст. 5)	Поверхностный 3,0 4,5 0,0—5,0	8,74	11,97	20,71	4,77	7,60	12,37	40,24	136,00	3,87	13,09	19,62
			2,91	1,45	4,36	16,00	820	2420	×	×	855	2890	×
			2,99	2,03	5,02	1810	1130	2940	×	×	953	3221	×
			2,70	2,27	4,97	1500	1120	2620	×	×	929	3140	×
			14,47	9,58	24,05	8,35	5,16	13,51	×	×	4,59	15,51	×

ще 42788 т в сырой биомассе и 7700 т в сухом органическом веществе.

Характерно, что во все сезоны из ассимилированной бактериями энергии траты на обменные процессы всегда выше, чем на конструктивные (см. табл. 68).

Были проведены комплексные гидробиологические исследования по оценке участия отдельных компонентов планктона в деструкции органического вещества (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Небрат, 1978). Относительное значение бактерий в деструкции органического вещества, осуществляемой планктонным сообществом, изменялось в течение вегетационного периода от 45,3 до 76,4 % и было наименьшим, как и в Киевском водохранилище, летом, когда первое место в планктоне по биомассе занимают водоросли. В среднем за вегетационный период на долю бактерий приходилось 55 % потребляемого планктоном кислорода. При этом водоросли расходовали около 30 %, зоопланктон с учетом инфузорий (данные С.Л.Гусынской и А.А.Небрат) — немногим более 15 % (табл. 69). Наибольшие траты кислорода на обмен у водорослей и беспозвоночных совпадали во времени с летним периодом.

Сравнительная оценка бактериальной деструкции в начале 70-х и 80-х годов (табл. 70) показала снижение расходов кислорода на дыхание бактериопланктона, что обусловлено уменьшением численности бактериального сообщества от 3,7 в 1972 г до и 2,0 млн. кл/мл в 1981 г. При этом удельные показатели бактериальной деструкции (R/B) за исследуемый интервал времени возросли и составили в среднем за вегетационный период 0,77 (против 0,61).

Таким образом, определяемые конкретными природными и антропогенными факторами функциональные характеристики бактерий на различных этапах существования Кременчугского водохранилища были неодинаковыми, что согласуется с соответствующими показателями бактериального населения в Киевском водохранилище. отмечена высокая функциональная активность белокразрушающих бактерий. Показано, что зоопланктон является одним из существенных биотических факторов, определяющих численность бактерий евтрофного водохранилища. Потребление одного трофического звена другим (бактерии зоопланктоном) уменьшает численность выедаемых организмов, однако при этом стимулируется их размножение. Установлена определяющая роль бактерий в деструкции органического вещества, осуществляемой планктонным

67. Роль бактерий в деструкции органического вещества в Кременчугском водохранилище (1972 г.)

Период исследований	Температура воды, °С	Потребление O ₂ планктоном в целом, г O ₂ /м ² сут	Потребление O ₂ одной клеткой бактерий, мг O ₂ ·10 ⁻⁹ /сут	Суточные расходы на дыхание бактерий г O ₂ /м ²	% от общего потребления O ₂
Весна, май (n=30)	15,5	4,66	0,10	3,56	76,40
Лето, июль (n=34)	23,5	9,87	0,20	4,50	45,30
Осень, октябрь (n=25)	11,0	3,10	0,06	2,00	65,70
В среднем (n=25)	16,6	6,38	0,12	3,50	55,00

П р и м е ч а н и е. Данные в среднем за вегетационный период рассчитаны как средневзвешенные во времени.

68. Продукция и деструкция бактерий в Кременчугском водохранилище (лето 1972 года)

Биомасса	Средняя под 1 м ²			Суммарная по водохранилищу	
	Сырая, г	ккал	СОВ, г	Сырая, т	СОВ, кг
	19,00	19,00	3,42	42788	7700
Продукция	Суточная под 1 м ²			Суммарная, т	
	O ₂ , г	ккал	СОВ, г	O ₂	сырая
	1,03	3,50	0,63	2319	7882
Деструкция	Суточная под 1 м ²			Суммарная, т	
	O ₂ , г	ккал	СОВ, г	O ₂	сырая
	4,50	15,21	2,73	10134	34253
					6148

П р и м е ч а н и е. Под 1 м² приведены средневзвешенные показатели биомассы, продукции и деструкции (соответствующие значения по всему водохранилищу разделены на его площадь).

69. Участие отдельных компонентов планктона в деструкции органического вещества

Период исследований	Суммарная деструкция, г O ₂ /м ²	Водоросли	Бактерии	Беспозвоночные					хищные	в целом
				фильтраторы			в целом			
				инфузории	прочие					
Весна	4,66	102	356	0,020	0,027	0,047	0,035	0,08		
		2188	7636	0,49	0,58	1,07	0,73	180		
Лето	9,87	335	4,47	0,710	0,990	1,700	0,350	2,05		
		3394	4528	7,20	10,00	17,20	3,58	2078		
Осень	3,10	104	203	0,015	0,009	0,024	—	0,02		
		3354	6568	0,50	0,28	0,78	0,78	0,78		
В среднем	6,38	187	350	0,370	0,470	0,840	0,170	1,01		
		2931	54,93	5,80	7,30	1310	266	1576		

Примечание. Над чертой — г O₂/м², под чертой — % суммарной деструкции. Приведены данные, опубликованные в литературе (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Небрат, 1978).

70. Сравнительная оценка бактериальной деструкции в начале 70-х и 80-х годов

Период исследований	Температура воды, °C	Потребление O ₂ одной клеткой бактерий, мг O ₂ · 10 ⁻⁹ /сут	Суточные расходы (R), г O ₂ /м ²	Удельная деструкция (R/B)
Весна	15,5	0,10	3,56	0,48
	19,8	0,15	180	0,61
Лето	23,5	0,21	4,50	0,76
	22,6	0,20	2,28	1,15
Осень	11,0	0,06	2,00	0,49
	11,4	0,06	0,53	0,34
В среднем	17,0	0,12	3,50	0,61
	17,9	0,13	1,64	0,77

Примечание. Над чертой — данные за 1972 г., под чертой — за 1981 г.

сообществом в Кременчугском водохранилище, что согласуется с соответствующими данными, полученными для Киевского водохранилища.

5.6. Роль бактерий в потоке энергии через планктонное сообщество и особенности их трофогенеза в пелагиали и литорали Кременчугского водохранилища

В 60-е годы предложена схема организации продукционно-гидробиологических исследований и представления их результатов в виде так называемого биотического баланса, который в последующие годы получил широкое признание в гидробиологии. Огромная заслуга в этом принадлежит выдающемуся гидробиологу Г.Г.Винбергу и его школе. Составление биотических балансов водных экосистем сопряжено со многими трудностями и источниками погрешностей, но при всем этом — единственная возможность сопоставить между собой величины, характеризующие отдельные этапы продукционного процесса. Ничего другого для этой цели пока не предложено.

На 11-м году (1972 г.) существования Кременчугского водохранилища были проведены продукционные исследования планктона на разных трофических уровнях, что дало возможность количественно оценить роль бактерий в потоке энергии через планктонное сообщество (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Небрат, 1978). В основу расчетов продукционных характеристик бактериопланктона в целом за вегетационный период (214 дней) положены соответствующие данные (см. табл. 54).

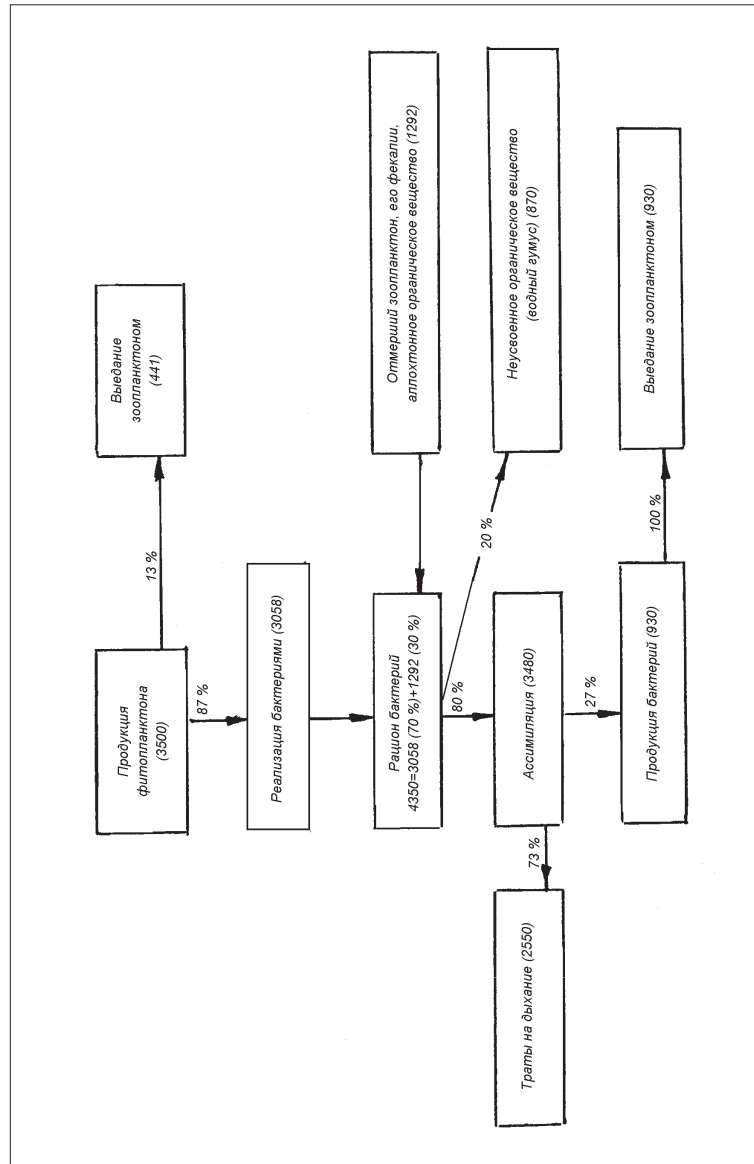
Установлено, что за исследованный вегетационный период бактериопланктоном утилизировалось ($A = P + R$) 3480 ккал/м², из которых 930 расходовалось на рост и 2550 — на обменные процессы (рис. 19). Известно, что выделений неусвоенной пищи, подобной экскрементам животных, у бактерий нет. Данное обстоятельство позволило многим исследователям считать, что у бактерий потребленная и усвоенная пища одно и то же, т.е. рацион равен ассимиляции. Однако такое представление неверно, поскольку зрелый детрит и стойкое растворенное органическое вещество (водный гумус) — это скорее неусвоенная часть рациона, своеобразные «фекалии»

бактерий, чем непотребленная пища. Это дало основание принять усвоенную бактериями за вегетационный период пищу ($A = 3480$ ккал/м²) за 0,8 рациона (Винберг, Экологическая система Нарочанских озер, 1985). Тогда последний составит 4350 ккал/м². Фитопланктон после отмирания и прижизненные продукты его метаболизма (3058 ккал/м²) обеспечивают рацион бактерий на 70 %. Пищей для бактерий служат также фекалии беспозвоночных (484 ккал/м²) и отмерший зоопланктон (100 ккал/м²). Таким образом, в рацион бактерий может включиться: фитопланктона — 3058 ккал/м², неусвоенной зоопланктоном пищи — 484 и отмершего зоопланктона — 100, всего 3642 ккал/м² (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Небрат, 1978). Следовательно, рацион бактерий (4350 ккал/м²) и обеспечивается энергетическими ресурсами экосистемы Кременчугского водохранилища примерно на 85 %.

Передавая продуцируемое органическое вещество (930 ккал/м²) на следующий трофический уровень, бактерии играют определяющую роль в питании зоопланктона. Рацион инфузорий и фильтрующих ракообразных в целом за вегетационный период составил 1372, потребленные ими бактерии — 930 ккал/м², что соответствует 70 % рациона мирного зоопланктона. В целом за вегетационный период продукция бактериопланктона исчислялась 930 ккал/м², реальная продукция зоопланктона, которая является кормовой базой для рыб — 208 (данные А.А.Небрат, С.Л.Гусынской; Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Небрат, 1978). Коэффициент экологической эффективности при переходе от бактериальной продукции к реальной продукции зоопланктона равен 22 %.

Как видно из приведенных данных, в Кременчугском водохранилище в условиях изменившейся структуры планктона зоопланктон стал одним из существенных регуляторов численности бактерий, содержание которых в рационе инфузорий и фильтрующих ракообразных могло достигать 70 %. Это способствовало стабилизации и поддержанию численности бактериопланктона на одном уровне уже спустя несколько лет после создания водохранилища.

Сравнение биотического баланса планктонного сообщества в Кременчугском водохранилище на 11-м (1972 г.) и 21-м (1981 г.) годах его существования свидетельствует об увеличении количества фитопланктона, которое непосредственно потребляется зоопланктоном (до 20 % продуцируемой биомассы водорослей). Соответственно уменьшилась — от 70 до 55 % и доля бактерий в рационе фильтраторов зоопланктона.



19. Количественная оценка (ккал/м²) роли бактерий в круговороте энергии через планктонное сообщество в Кременчугском водохранилище (1972 г.)

В начале 80-х годов по сравнению с началом 70-х произошли изменения в качественном составе фитопланктона. Уменьшилось количество колониальных форм синезеленых водорослей, возросла биомасса диатомового фитопланктона. Кроме того, колониальные формы протококковых водорослей, которые в начале 70-х годов могли достигать в летний период 8 % общей биомассы фитопланктона (Приймаченко и др., 1978), уступили место одноклеточным динофитовым и эвгленовым (Щербак, 1989).

Полученные нами результаты подтвердили имеющиеся в литературе данные (Nauwerck, 1963; Gliwich, 1969; Гак, 1975) о том, что в евтрофных водоемах продукция зоопланктона в большей мере зависит от продукции бактерий, чем от первичной продукции фитопланктона. При этом чем выше трофический уровень экосистемы, тем больше продукция пелагического зоопланктона зависит от бактериальной пищи. Так, в евтрофном Миколайском озере бактерии составляют 70—85 % потребляемой зоопланктоном пищи, детрит — от 10 до 20, фитопланктон — 5—15 % (Gliwich, 1969).

Как следует из экспериментальных работ К.Портер (Porter, 1973, 1976), водоросли с плотной слизистой оболочкой (в ее опытах — *Sphaerocystis Schroeteri*) обычно не имеют пищевой ценности для зоопланктона. Если они и потребляются в некотором количестве, то, как правило, обнаруживаются непереваренными в кишечнике и фекалиях рачков.

Исследования Н.М.Крюковой (1984) показали, что фильтраторы зоопланктона способны дробить колонии диатомовых, протококковых, золотистых, а также некоторых синезеленых (*Oscillatoria*, *Anabaena*, *Gloeocapsa minuta*, *Gl. turgida*). При этом не удалось установить дробления колоний *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *Aphanizomenon flos-aquae* и некоторых других, которые занимали доминирующее положение в составе фитопланктона Кременчугского водохранилища в 60-е — первой половине 70-х годов. Именно в этих условиях в полученных нами результатах в рационе фильтраторов 70 % приходилось на долю бактерий.

В результате дробления колониальных форм фитопланктона увеличивается пищевой спектр для зоопланктона, а также возрастает продукция сообщества водорослей, поскольку мелкие виды размножаются с большей скоростью, чем крупные, и имеют высокие *P/B* коэффициенты (Paerl, 1977; Гутельмахер, 1973; Садчиков, 1981). Кроме того, при разрыве цепочек происходит обогащение

воды биогенными элементами за счет выхода их из содержимого клеток (Sierszen, Brooks, 1982; Крючкова, 1984).

С помощью радиоуглеродного метода было показано (Saunders, 1969, 1970), что в питании зоопланктона олиготрофного озера водоросли играют большую роль, чем бактерии и детрит. При этом доля водорослей в питании пелагического зоопланктона может возрасти до 50 % за счет значительного развития в озере наннопланктона.

Одним из аспектов многоцелевого использования водохранилищ является рациональная эксплуатация их мелководий. Особую ценность мелководные участки представляют в качестве нерестилищ и мест нагула промысловых рыб, а также как зоны обитания водоплавающей дичи и пушных полуводных зверей в охотничьем хозяйстве.

Производительность высшей водной растительности литоральных участков Днепра в среднем составляет 60—70 ц/га в сухой массе, что в 2—3 раза превышает урожайность днепровских пойменных лугов (Корелякова, 1977). Однако евтрофирование мелководий, обусловленное поступлением биогенных веществ с хозяйственными и бытовыми стоками, приводит к чрезмерному зарастанию литорали водной растительностью. Этот процесс выражается в увеличении густоты травостоя за счет преимущественного развития воздушно-сухих растений, которые являются более устойчивыми по сравнению с другими экологическими группировками макрофитов к значительным колебаниям уровня (Зеров, 1976; Корелякова, 1977).

Зарастание мелководий приводит к снижению продуктивности рыб, водоплавающей дичи и ухудшению качества воды (Зимбалевская и др., 1974, 1977, 1984).

Решение задач комплексного оптимального использования мелководий в хозяйственной деятельности человека невозможно без всестороннего исследования их гидробиологического режима, важнейшей и наименее изученной компонентой которого является бактериопланктон. Вследствие особого значения мелководий были проведены специальные исследования (1971—1984 гг.) по оценке роли бактерий в продуктивности этих акваторий в связи с усиливающимся их зарастанием (Хороших, 1985).

Показано, что в Кременчугском водохранилище, где мелководные акватории составляют 18 % его площади, бактериопланктон не превышает 6 % тотальной биомассы бактерий.

В литоральной зоне днепровских водохранилищ уровень развития бактериопланктона, его функциональная активность и пространственно-временное распределение в значительной мере определяются гидрологическим режимом, который является одним из первостепенных факторов, регулирующих развитие бактерий.

Впервые на примере Кременчугского водохранилища дана сравнительная оценка компонентному составу планктона в его глубоководной и мелководной акваториях, что позволило выявить различия в характере трофогенеза этих биотопов (табл. 71).

Было установлено, что биомасса планктона на глубоководных участках водохранилища изменялась в течение вегетационного периода от 7,9 до 11,9 и в среднем составляла 10 г/м³. Доля водорослей, бактерий и беспозвоночных в общей биомассе планктона в среднем за период вегетации равнялась соответственно 58,5, 28,1 и 13,4 %. При этом в пелагиали водохранилища лишь 13 % продуцируемой фитопланктоном биомассы, составлявшей 3500 ккал/м² и в летне-осенний период представленной наполовину синезелеными водорослями, непосредственно потреблялось беспозвоночными (рис. 19). Остальные 87 % этой биомассы после отмирания и в виде прижизненных выделений органического вещества трансформируются бактериями, которые по детритной пищевой цепи передают энергию первопроизводителей водным животным (Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Небрат, 1978).

Мелководья равнинных водохранилищ принято рассматривать как своеобразный комплекс, выполняющий роль барьера между сушей и водой. Основные площади литорали заняты участками двух типов — образованными на затопленной пойме и на второй террасе (Зеров, 1976; Корелякова, 1977). Специфичность протекающих здесь превращений в значительной мере определяется развитием высшей водной растительности, большая часть которой сосредоточена на акваториях затопленной поймы (Корелякова, 1977).

Общая биомасса планктона на мелководных акваториях была равна 14,8—33,3, в среднем — 24,6 г/м³ за период вегетации. При этом 50 % общей массы планктона приходилось на долю водорослей, 12 — бактерий и 38 % — беспозвоночных. Особенностью планктонных ценозов литоральных участков, независимо от их происхождения, является формирование значительно более низкой

71. Биомасса планктона и соотношение в его составе водорослей, бактерий и беспозвоночных в литорали и пелагиали Кременчугского водохранилища (1972 г.)

Период исследований	Планктон в целом	Водоросли		Бактерии		Беспозвоночные	
		г/м ³	%	г/м ³	%	г/м ³	%
Весна (май)	25,60	11,36	43,90	2,62	11,30	11,59	44,80
	9,81	3,81	38,83	5,10	51,99	0,90	9,17
Лето (июль)	33,25	16,38	52,20	3,35	10,20	12,50	37,60
	11,90	7,10	59,57	2,40	20,16	2,50	21,00
Осень (сентябрь)	14,86	8,55	57,50	2,24	15,40	4,03	27,10
	7,92	6,00	75,63	1,90	23,98	0,02	0,30
В среднем	24,60	12,42	50,00	2,74	12,00	9,37	38,00
	9,97	5,80	58,50	2,80	28,08	1,34	13,42

П р и м е ч а н и е. Над чертой — данные по литорали, под чертой — данные по пелагиали.

биомассы бактериопланктона, чем беспозвоночных и водорослей (Михайленко, Хороших, 1987; Michajlenko, Choroschich, 1987).

Высокие показатели биомассы беспозвоночных — до 40 % в среднем за период вегетации регистрировались на исследованных мелководных акваториях обычно при доминировании пастбищной пищевой цепи, предусматривающей непосредственное потребление водорослей, которые в литорали характеризуются разнообразным качественным составом. В отличие от пелагиали синезеленые, в частности микроцистис, здесь не играют определяющей роли. Одноклеточные и ценобиальные формы развивающихся на мелководье диатомовых, вольвоксовых, золотистых, пирифитовых и синезеленых водорослей, как известно, охотно потребляются зоопланктонами.

Наличие пастбищной пищевой цепи на участках второй террасы наряду с высокими величинами биомассы зоопланктонов подтверждается низкими показателями удельного выедания (G/B) бактерий, не превышавшими в среднем за период вегетации 2 %. На мелководных участках затопленной поймы со степенью зарастания высшей водной растительностью 60—100 % существенно (до 70 %) возрастает удельное выедание бактерий. Обилие здесь детрита,

основным питательным компонентом которого являются бактерии, несомненно, определяет наряду с пастбищной и детритную пищевую цепь.

Биомасса зоопланктона в различные сезоны года изменялась на мелководных акваториях от 4,0 до 12,5 и в среднем составляла 9,3 г/м³, в пелагиали соответствующие показатели были значительно ниже — 0,02—2,5, в среднем — 1,3 г/м³ (Зимбалева, 1981; данные С.Л.Гусынской; Приймаченко, Михайленко, Гусынская, Неврат, 1978).

Исследования компонентного состава планктона пелагиали и литорали евтрофного водохранилища показали различие в характере их трофогенеза, обусловленное качественным составом водорослей и степенью зарастания мелководных акваторий высшей водной растительностью.

Таким образом, роль бактерий в потоке энергии через планктонное сообщество в евтрофном водохранилище определяется флористическим спектром водорослей.

При доминировании в фитопланктоне синезеленых — представителей родов *Microcystis* и *Aphanizomenon*, а также протококковых водорослей в планктонном сообществе функционирует детритная пищевая цепь, при которой доля бактерий в рационе фильтраторов достигает 70 %, на долю водорослей приходится 30 %. Установлено (Крючкова, 1984), что фильтраторы зоопланктона не способны дробить колонии *Microcystis* и *Aphanizomenon*. При уменьшении содержания в фитопланктоне колониальных синезеленых и протококковых и увеличении количества мелких диатомовых, пиррофитовых и эвгленовых водорослей доля фитопланктона в рационе фильтраторов зоопланктона возрастает до 45 % и соответственно уменьшается до 55 % значение бактерий.

Компонентный состав планктона пелагиали и литорали евтрофного водохранилища обуславливает различия в характере трофогенеза этих биотопов. Более однообразный качественный состав фитопланктона пелагиали с высокими показателями биомассы синезеленых и протококковых водорослей определяет детритную пищевую цепь. На мелководных участках с разнообразным качественным составом фитопланктона, в котором колониальные формы не являются доминирующими, имеет место пастбищная пищевая цепь, для которой характерны высокие (до 40 %) величины биомас-

сы фильтрующих ракообразных в планктоне и низкие (~2 %) значения удельного выедания бактерий.

5.7. Многолетняя динамика структурно-функциональных характеристик бактериопланктона

Анализ многолетних (1961—1985 гг.) данных о структурно-функциональных характеристиках бактериопланктона Кременчугского водохранилища от периода его становления до катастрофы на ЧАЭС (1986 г.) показал определенную стадийность в развитии бактериального сообщества, достоверность которой, как и в Киевском водохранилище, была обоснована с помощью метода проверки статистических гипотез (табл. 72 и 73, рис. 20 и 21). Первые годы существования Кременчугского водохранилища характеризовались, как и в Киевском водохранилище, функциональной активностью бактериального населения вследствие «эффекта удобрения» залитого ложа. Численность бактерий, минерализующих белковые соединения, достигала в первый год существования Кременчугского водохранилища (1961 г.) около 32,0 тыс. кл/мл, что в 8,5 раза выше, чем в реке (см. рис. 19). Однако резкое возрастание количества этих бактерий было кратковременным и регистрировалось лишь в течение первого года.

Максимальное развитие всего бактериального населения, как и в Киевском водохранилище, было отмечено спустя два года после залития ложа. Так, численность бактериопланктона в 1963 г. достигала в Кременчугском водохранилище $10,4 \pm 2,1$ млн. кл/мл, его биомасса — $9,1 \pm 1,7$ г/м³.

В первый год существования Кременчугского водохранилища коэффициент сукцессии (K) уменьшился от 2,00 (в реке) до 0,17, что свидетельствует об увеличении в бактериальном сообществе в этот период залития ложа роли быстрорастущих популяций, активно потребляющих питательные вещества. К 1963 г. значение этого показателя возросло до 5,20, что указывает как на уменьшение количества быстрорастущих бактериальных клеток, так и на значительную минерализацию органического вещества залитого ложа.

72. Микробиологическая характеристика Кременчугского водохранилища на разных этапах существования (июль — август)

Период исследований	Общая численность, млн. кл/мл	Биомасса, г/м ³	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА	
			тыс. кл/мл	%
1960 г.*	7,5±1,1	6,7±0,9	3,7	0,05
1961 г. (n=24)	5,4±0,8	4,6±0,7	31,7	0,59
1963 г. (n=24)	10,4±2,1	9,1±1,7	2,0	0,02
1968 г. (n=24)	4,7±0,9	2,7±0,8	1,5	0,03
1972 г. (n=67)	$\frac{3,5 - 3,9}{3,7 \pm 0,1}$	$\frac{2,3 - 2,5}{2,4 \pm 0,1}$	×	×
1973 г. (n=38)	$\frac{4,9 - 6,4}{3,2 \pm 1,6}$	$\frac{2,4 - 4,0}{2,0 \pm 0,9}$	×	×
1974 г. (n=22)	$\frac{1,9 - 4,4}{3,0 \pm 0,8}$	$\frac{1,1 - 2,6}{1,8 \pm 0,6}$	$\frac{0,3 - 1,5}{0,7}$	$\frac{0,01 - 0,06}{0,03}$
1978 г. (n=36)	$\frac{1,2 - 3,4}{2,1 \pm 0,6}$	$\frac{0,7 - 1,8}{1,1 \pm 0,3}$	$\frac{0,2 - 1,6}{2,0}$	$\frac{0,01 - 0,70}{0,10}$
1981 г. (n=29)	$\frac{1,5 - 2,5}{2,0 \pm 0,2}$	$\frac{0,9 - 1,6}{1,2 \pm 0,3}$	$\frac{0,2 - 8,2}{2,5}$	$\frac{0,01 - 0,36}{0,12}$
1982 г. (n=28)	$\frac{1,2 - 2,2}{1,5 \pm 0,2}$	$\frac{0,7 - 1,2}{0,9 \pm 0,4}$	$\frac{0,2 - 4,5}{1,4}$	$\frac{0,01 - 0,40}{0,10}$
1985 г. (n=21)	$\frac{0,9 - 1,9}{1,3 \pm 0,3}$	$\frac{0,5 - 1,0}{0,8 \pm 0,1}$	$\frac{0,9 - 34,0}{5,0}$	$\frac{0,07 - 0,75}{0,40}$
1990 г. (n=21)	$\frac{1,1 - 2,7}{1,7 \pm 0,4}$	$\frac{0,7 - 1,4}{1,1 \pm 0,2}$	$\frac{0,2 - 0,8}{0,5}$	$\frac{0,01 - 0,05}{0,03}$

П р и м е ч а н и е. Приведены средневзвешенные показатели бактериопланктона по всей водной толще; содержание гетеротрофных бактерий указано для поверхностного слоя воды. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем; * данные Д.З.Гак (1975).

Спустя семь лет после наполнения водохранилища (1968 г.) бактериальное сообщество отличалось достаточно высоким темпом размножения ($\mu=30$ 2,1 ч). Соответственно высокой была и его суточная продукция — 3,8 0,9 млн. кл/мл, соизмеримая ($G/P=1$) с

73. Продукционные характеристики бактериопланктона Кременчугского водохранилища на разных этапах его существования (летний период)

Период исследований	Температура воды, °C	g, час	X_0	P	G	P/X_0	G/X_0 , сут ⁻¹	G/P
			млн. кл/мл · сут					
1968 (n=6)	20,1	30±2,10	4,90±1,30	3,80±0,90	3,65±1,15	0,77	0,75	0,96
1972 (n=15)	23,5	70±0,38	4,30±0,96	1,10±0,37	1,18±0,42	0,25	0,27	1,07
1981 (n=11)	22,6	16±2,90	1,78±0,40	2,43±0,80	1,77±0,72	1,42	1,00	0,73
1985 (n=9)	19,4	16±2,70	1,30±0,27	1,96±0,51	0,87±0,43	1,27	0,70	0,60

количеством бактерий, переходящих на следующий трофический уровень (табл. 73, рис. 21).

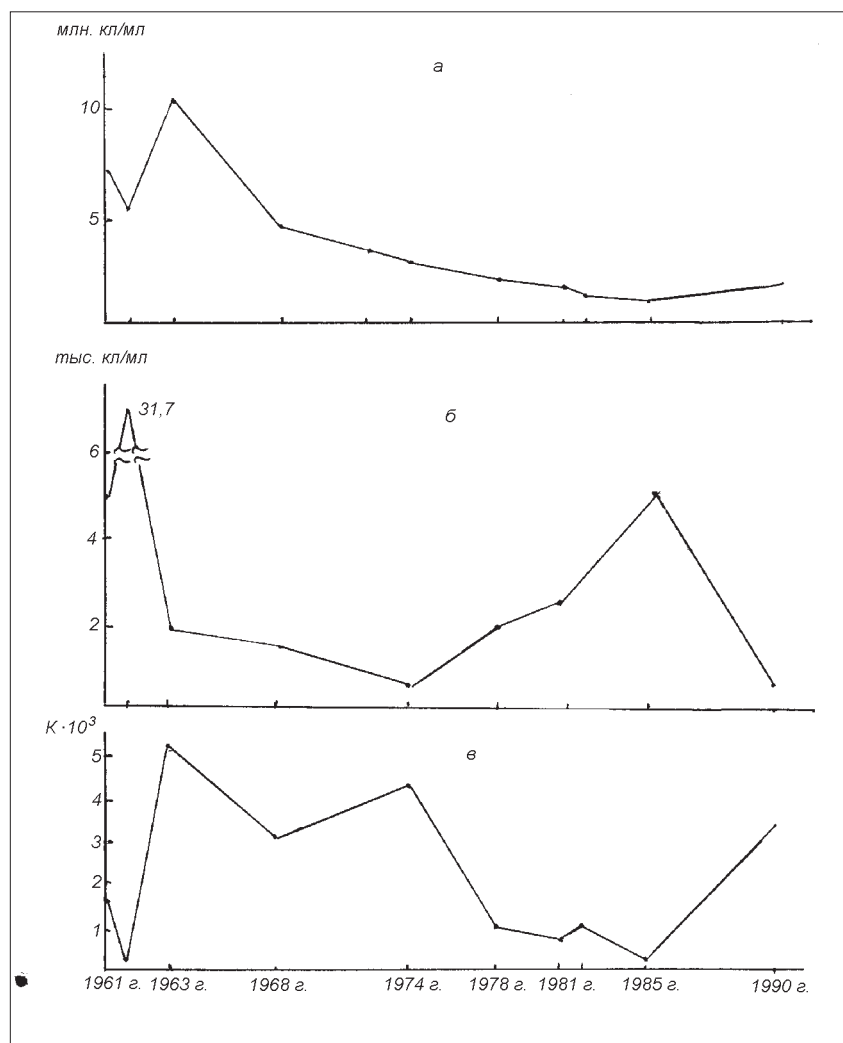
После периода становления (3—4 года), характеризующегося интенсификацией бактериальной жизни, численность бактериопланктона в Кременчугском водохранилище постепенно снижалась — от 4,7 0,9 млн. кл/мл в 1968 г. до 1,3 0,3 — в 1985 г.

Количество же гетеротрофных бактерий возрастало. Так, в 1968—1978 гг. их численность изменялась в пределах 1,5—2,0 тыс. кл/мл. С 1981 г. она существенно возрастала и в 1985 г. достигла 5,0 тыс. кл/мл, т.е. в 2,5 раза превысила соответствующие значения на третьем (1963 г.) году после залития ложа. Отмеченное увеличение количества бактерий свидетельствует о возрастающем поступлении в Кременчугское водохранилище в первой половине 80-х годов хозяйственно-бытовых сточных вод.

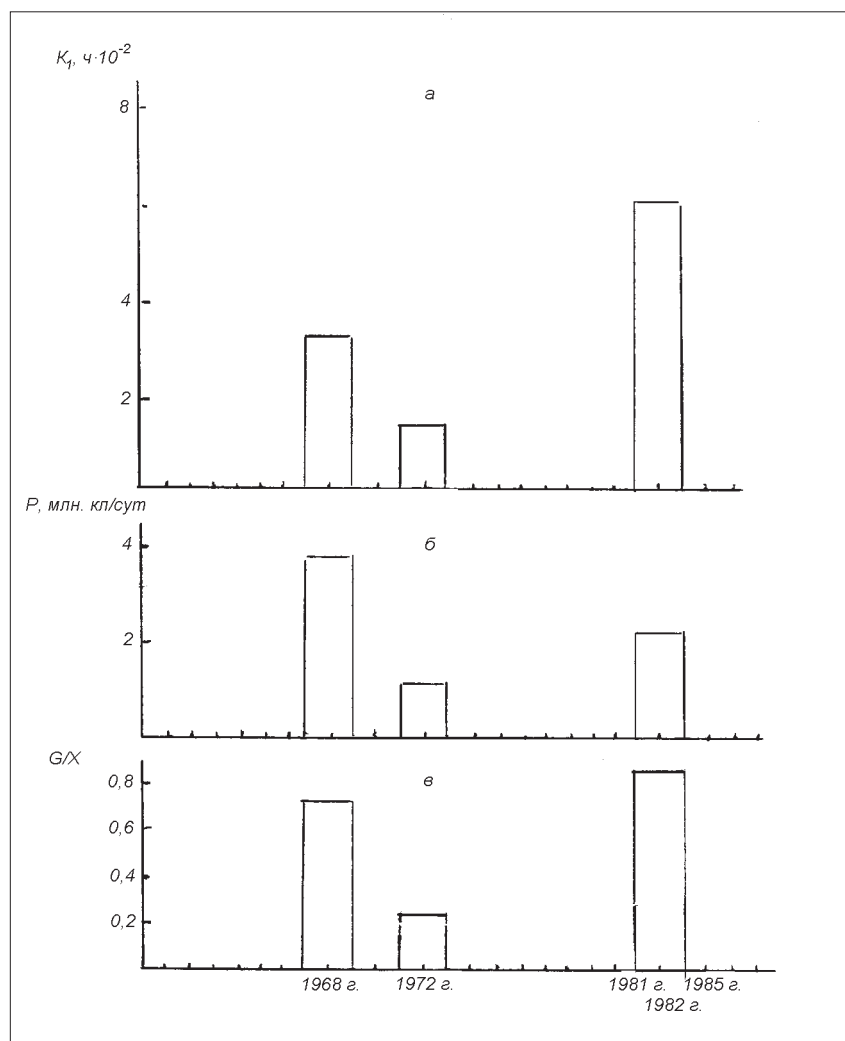
Коэффициент сукцессии (K) в период 1963—1975 гг. изменялся в пределах 5,2—4,3, что указывает на стабилизацию бактериальной системы и ее вступление в стадию зрелости (напомним, что в период залития ложа его значение не превышало 0,17). В конце 70-х — первой половине 80-х годов отмечено существенное снижение коэффициента сукцессии до 1,05 и 0,26 соответственно в 1978 и 1985 гг. Данный факт подтверждает «омолаживание» бактериального сообщества вследствие повышения роли быстрорастущих активно потребляющих субстрат бактериальных клеток (см. рис. 20).

Анализ функциональных характеристик бактериопланктона Кременчугского водохранилища показал, что в 70-е годы в 2,5 раза уменьшился темп размножения бактериального сообщества по сравнению с показателем в 1968 г.; продолжительность генерации

5. Бактериопланктон Кременчугского водохранилища



20. Многолетняя (1961—1990 гг., июль — август) динамика бактериопланктона Кременчугского водохранилища: *а* — общая численность бактерий; *б* — численность гетеротрофных бактерий, минерализующих белки; *в* — коэффициент сукцессии (*K*).



21. Многолетние (1961—1985 гг., июль) показатели продукционных характеристик бактериопланктона Кременчугского водохранилища: а — константа скорости роста (K_1); б — суточная бактериальная продукция; в — удельное потребление бактерий зоопланктоном.

бактерий соответственно возросла с 30 до 70 ч. Существенно снизилась (от 3,8 до 1,1 млн. кл/мл) в этот период бактериальная продукция, а также потребление бактерий зоопланктонами (от 3,65 до 1,20 млн. кл/мл).

В первой половине 80-х годов в Кременчугском водохранилище зарегистрировано значительное (в 4,5 раза) повышение темпа размножения бактерий по сравнению с уровнем в 70-е годы: продолжительность их генерации уменьшилась за соответствующий период от 70 до 16 ч. Возросли также в 1981—1985 гг. суточная бактериальная продукция и ее потребление зоопланктонами (см. табл. 73, рис. 21). Характерно, что в этот период в Кременчугском водохранилище почти в 3 раза увеличилось содержание органического фосфора — 0,038 мг Р/л в 1978 г. и 0,110 — в 1981—1985 гг. (Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ, 1989), что свидетельствует об усилении антропогенной нагрузки на водоем.

Применение метода проверки статистических гипотез с помощью критериев Стьюдента при анализе многолетних данных о структурно-функциональных характеристиках бактериопланктона Кременчугского водохранилища позволило выявить три стадии в развитии бактериального сообщества, хотя сложность в конкретном определении границ отдельных стадий весьма существенна в связи с отсутствием соответствующих ежегодных данных за период исследования.

Первая стадия (3—4 года) характеризовалась бурным развитием бактериопланктона вследствие «эффекта удобрения» залитого ложа. Наименьшие значения (0,17) коэффициента сукцессии зарегистрированы в период затопления ложа (1961 г.).

Для выявления границы первой и второй стадий сукцессии бактериального сообщества статистически проанализированы данные о численности бактериопланктона в 1963, 1968 и 1972 гг.

Сравнение количества бактерий в водной толще Кременчугского водохранилища показало, что изменение численности бактериопланктона в 1963 и 1968 гг. более чем в 2 раза превосходило аналогичный показатель в 1968 и 1972 гг. Так, величина критерия Стьюдента (t) характеризующая различие между количеством бактерий в 1963 и 1968 гг., равнялась 12,22, в то время как в 1968 и 1972 гг. она не превышала 5,43. Это дает основание предположить, что в 1968 г.

произошли существенные структурные изменения в бактериальной системе, которую можно отнести ко второй стадии развития.

Вторая стадия развития, наступившая после периода становления Кременчугского водохранилища продолжалась до 15 лет (начало 80-х годов). Этот период характеризовался стабилизацией бактериальной системы и уменьшением в ней роли быстрорастущих активно потребляющих субстрат клеток (преобладающие значения коэффициента сукцессии составляли 5,2—4,3). Кроме того, отмечено снижение структурно-функциональных характеристик бактериопланктона в целом.

Третья стадия относится к первой половине 80-х годов. Как и в Киевском водохранилище, она отличалась интенсификацией бактериальной жизни, о чем свидетельствует повышение численности бактерий — деструкторов белковых соединений до 5,0 тыс. кл/мл, что в 2,5 раза выше, чем показатели на третьем году существования водохранилища. Кроме того, в первой половине 80-х годов существенно возрастают функциональные характеристики бактериопланктона и его потребление зоопланктонами.

Действительно, сравнение продолжительности генерации бактерий в 1972 и в 1981—1985 гг. показывает абсолютное снижение этого показателя от 70 до 16 ч. Суточная бактериальная продукция в 1981 г. увеличилась до $2,43 \pm 0,80$ с достоверностью 0,999 [$t_{24}(P=0,999)=3,75$; $t_{\text{факт}}=5,69$]. Сравнение значений суточной бактериальной продукции за 1981 и 1985 гг. свидетельствует о недостоверности различий этого показателя. Действительно, $t_{\text{факт}}=1,52$, в то время как $t_{18}(P=0,9)=1,73$.

Характерно, что в 1981 г. удельное выедание бактерий (G/X) было в 3,7 раза выше, чем в 1972 г., когда этот показатель не превышал 0,27. Достаточно высоким — 0,70 удельное выедание бактерий продолжало оставаться и в 1985 г., когда 70 % наличной численности (биомассы) бактерий переходило на следующий трофический уровень. Возрастание пресса зоопланктона на бактерии не способствовало увеличению их общей численности в первой половине 80-х годов.

Таким образом, в 1981 г. был зарегистрирован переход бактериальной системы в качественно новую стадию. Активизация бакте-

риальной жизни в 1981—1985 гг., знаменующая третью стадию в сукцессии бактериального сообщества, обусловлена усилением антропогенного воздействия на водохранилище, о чем свидетельствует возрастание почти в 3 раза содержания органического фосфора по сравнению с его уровнем во второй половине 70-х годов.