

В. И. Романенко

МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ
ПРОЦЕССЫ
ПРОДУКЦИИ
И ДЕСТРУКЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО
ВЕЩЕСТВА
ВО ВНУТРЕННИХ
ВОДОЕМАХ

Ответственный редактор
А. В. МОНаКОВ



Ленинград
Издательство „Наука“
Ленинградское отделение
1985

УДК 577(28)

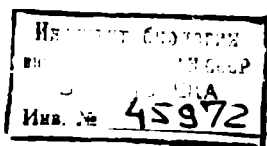
Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. - Л.: Наука, 1985. - 295 с.

В первом разделе книги излагаются данные по численности бактерий в воде и донных отложениях, связь их с типами водоемов, а также некоторые общие закономерности фотосинтеза и деструкции органического вещества, выявленные в полевых и экспериментальных условиях. Особое внимание уделяется ассимиляции CO_2 гетеротрофными микроорганизмами. В последней главе I раздела подведены итоги длительных стандартных наблюдений на Рыбинском водохранилище, на основании которых сделан вывод, что многолетняя вариабельность процессов определяется гидрометеорологическими условиями. Во II разделе подытожены данные по численности бактерий и интенсивности процессов фотосинтеза и деструкции органического вещества в водохранилищах нашей страны.

Книга предназначена для биологов широкого профиля, студентов биологических факультетов, географов и гидрологов. Отдельные главы могут заинтересовать математиков, занимающихся моделированием экосистем. Библиогр. 509 назв. Ил. 86. Табл. 123.

Р е ц е н з е н т ы:

Г.А.ДУБИНИНА, М.А.ФОРТУНАТОВ



ВВЕДЕНИЕ

С того времени, когда Левенгук впервые под микроскопом увидел в капле воды микроорганизмы, прошло более 250 лет. Но лишь в начале 40-х гг. XX в. стало очевидно, что в каждом миллилитре воды озер, морей и океанов содержатся миллионы микроорганизмов. По численности они превосходят все живое население водоемов и господствуют во всех экологических нишах. Постепенно стала проявляться и их необычайно большая роль в круговороте веществ в водоемах. В начале XX в. были выявлены общие принципы круговорота отдельных химических элементов (углерод, азот, сера, железо, фосфор) и роли микроорганизмов в нем. Успехи исследования деятельности микроорганизмов в основном были предопределены введением в гидробиологию методов меченых атомов, хотя величины продукции и деструкции органического вещества уже определялись по балансу кислорода. Меченые атомы позволили проникнуть в такие тончайшие процессы, как хемосинтез и гетеротрофная ассимиляция CO_2 , редукция сульфатов, окисление сульфидов, круговорот азота, образование и окисление метана, поток низкомолекулярных органических соединений, прижизненные выделения метаболитов, потребление бактерий животными, пищевой метаболизм и другие, и оценить их с количественной стороны. Особенно большую роль сыграли изотопы в изучении первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона. При использовании радиоактивного углерода удалось определить годичную и суточную динамику интенсивности фотосинтеза в олиготрофных водоемах, следовые величины продукции на больших глубинах, оценить прижизненные выделения метаболитов при фотосинтезе и т.д.

Органическое вещество автотрофных организмов — исходный источник энергии и химических элементов для всего живого населения водоемов. Углерод является „центральным“ всех процессов как в организме, так и в окружающей среде. Поэтому первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза в книге уделено особое внимание.

В настоящее время продукция и деструкция органического вещества во многих водоемах изучены с такой полнотой, что уже можно вывести некоторые общие закономерности. Окончательно утвердилось мнение, что биохимические процессы, проходящие во внутренних водоемах, находятся в теснейшей взаимосвязи с процессами, кото-

рые идут на водосборной площади. Фактором особой значимости следует признать поступление в водоемы аллохтонного органического вещества, многие аспекты которого пока еще недостаточно изучены. Автор книги один из первых обратил внимание на превышение в большинстве внутренних водоемов деструкции над продукцией.

В I разделе книги изложены экспериментальные данные, в которых сделана попытка разрешить ряд задач, имеющих важное значение для понимания жизнедеятельности бактерий в водоемах. Вскрытые при этом закономерности послужили более глубокому пониманию жизни бактерий в озерах и водохранилищах, совершенствованию методов водной микробиологии.

Здесь описаны результаты многолетних наблюдений на стандартной сетке станций за продукцией и деструкцией органического вещества, численностью и продукцией бактерий в Рыбинском водохранилище, где ранее определялось лишь общее количество бактерий. Наша задача состояла в совершенствовании методических приемов по определению интенсивности процессов, на основании которых проводились многолетние комплексные наблюдения. Результаты исследований позволили выявить многолетнюю вариабельность процессов и численности микроорганизмов, связь их с гидрометеорологическими параметрами, солнечной радиацией, активностью и направленностью процессов во времени.

II раздел книги посвящен микробиологическим процессам, происходящим в водохранилищах. Основное внимание в нем уделено количеству микроорганизмов, продукции и деструкции органического вещества, продукции бактериальной биомассы, численности и деятельности отдельных групп бактерий. Приводятся собственные и литературные данные, большинство из которых осреднены.

На этом базируется первая часть монографии. Предполагается, что в ближайшем будущем будет издана вторая часть, целиком посвященная озерам.

В заключение я хочу выразить благодарность бывшему директору ИБВВ АН СССР И.Д. Папанину, который способствовал всей своей деятельностью в организации исследований, С.И. Кузнецову — моему учителю в области водной микробиологии, зам. директора Института, ныне покойному, Б.С. Кузину, глубоко и ясно понимавшему значение и цели науки.

Автор будет весьма признателен за все критические замечания, которые сделают специалисты (152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок).

РАЗДЕЛ I

Глава I

МИКРООРГАНИЗМЫ В ВОДЕ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОДОЕМОВ

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ ВОДНОЙ МИКРОБИОЛОГИИ КАК ИСТОРИЯ СОВЕРШЕНСТВОВАНИЯ МЕТОДОВ

К концу XIX в. в общей микробиологии были сделаны такие выдающиеся открытия, что от нее ответвилось несколько самостоятельных дисциплин, в том числе и водная микробиология.

Микробиология внесла большой вклад в биологическую науку и обогатила ее новыми понятиями, коренным образом изменившими существовавшие ранее представления (анаэробизм и иммунитет (Пастер), фильтрующиеся вирусы (Д.И.Ивановский), хемосинтез и нитрификация (С.Н.Виноградский), фиксация свободного азота (Воронин, Бейеринк, С.Н.Виноградский), редукция сульфатов (Н.Д.Зелинский, Е.М.Брусиловский, Бейеринк), фагоцитоз (И.И.Мечников), антибиотики (Флемминг) и т.д.)

Ближе всего водная микробиология примыкает к почвенной. Их объединяют общие интересы в области круговорота веществ. Донные отложения водоемов напоминают почву, хотя по ряду параметров и отличаются от нее (Коншин, Кузнецов, 1975). Главнейшее, что их объединяет – общие методы анализа. Та или иная отрасль науки становится самостоятельной, когда у нее вырабатываются определенные приемы. Декарт считал, что метод есть основание – основания.

Первые исследования по водной микробиологии были выполнены в конце XIX в. Сертер в 1884 г., Фишер в 1888 г. (цит. по: Зобелл, 1946) произвели по способу Коха посевы воды на питательные пластинки. К большому изумлению исследователей почти во всех пробах воды из морей и океанов, отобранных даже с больших глубин, были обнаружены микроорганизмы. В дальнейшем количество подобных анализов увеличилось, а с ними возрос и объем информации о распространении и жизни микроорганизмов в водоемах.

Сразу же возник вопрос о стерильном отборе проб воды. Для этой цели было сконструировано множество приборов. Те из них, которые были предложены до 1945 г., описаны в книге Зобелла (Зобелл, 1946). Отбор проб воды с поверхности, как правило, не встречает особых затруднений: для этого достаточно воспользоваться любым стеклянным стерильным сосудом, которым можно зачерпнуть воды. Для отбора проб воды с глубины до 30 м наиболее удобен бутылочный батометр Мейера-Францева. Отбор воды с больших глубин сопряжен с определенными трудностями. Приборы, основанные на заборе воды в результате перепада давления внутри сосуда и в окружающей среде (Буткевич, 1932; Сорокин, 1962а; Ро-

маненко, Младова, 1969), как правило, компактны и удобны в работе.

В батометре (Романенко, Младова, 1969) использованы шарообразные сосуды, устойчивые к гидростатическому давлению. Еще в 1854 г. ЗоБелл (ZoBell, 1854) показал, что полые стеклянные шары диаметром 70 мм при толщине стенок 2–3 мм не лопаются на глубине 6000 м: выдерживают давление в 90 т. Но при взятии проб этими приборами на больших глубинах вода переходит из капилляра в расширенную часть сосуда, где происходит перепад давления в десятки и сотни атмосфер, что может травмировать бактериальные клетки. Наиболее надежны поршневые батометры, но они тяжелы и громоздки (Сорокин, 1962а; Романенко, 1979а). Облегченная модель представлена на рис. 1. Многие исследователи предпочитают использовать прямоточные батометры Руттнера, Кнудсена, Нансена, хотя была доказана ошибочность результатов, полученных с помощью этих приборов. А.Н.Богоявленский (1962) показал, что численность сапрофитных бактерий в ряде морских съемок определялась местоположением загрязненного батометра в гидрологической серии. Использование нестерильных приборов привело к „открытию“ нового класса микроорганизмов *Krassilnikoviae* (Kriss), (Крисс, Мидкевич, 1957), которые оказались стрекательными клетками гребневиков, прикрепляющихся к стеклу при опускании прибора (Сорокин, 1962а).

Прямоточными чистыми открытыми трубками можно пользоваться при определении общего количества бактерий и интенсивности суммарного метаболизма микроорганизмов, но для посевов воду необходимо отбирать стерильно.

За истекшие 100 лет в развитии водной микробиологии можно отметить несколько этапов. Все они связаны с совершенствованием методов исследования, увеличительных аппаратов и техники микроскопирования.

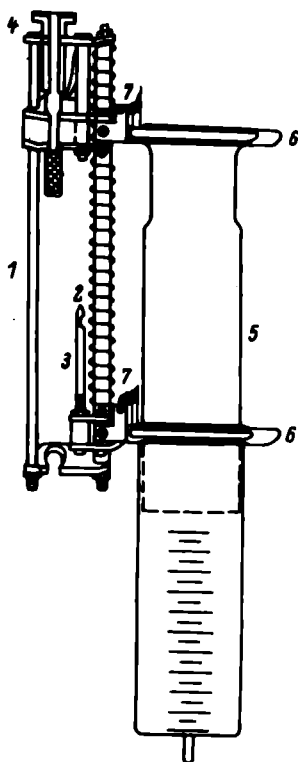
На первом этапе, около 1870 г., был применен новый в то время способ посева бактерий на желеобразные питательные пластинки по методу Коха. За 50 лет было установлено, что микроорганизмы присутствуют во всех водоемах в количестве от нескольких клеток до нескольких тысяч в 1 мл воды и сотен тысяч в 1 г донных отложений. В результате микроскопирования бактериальных клеток, вырастающих на питательных средах, сложилось мнение, что в водоемах обитают в основном крупные клетки: палочкообразные, кокковидные, извитые.

К этому же времени стало известно, что через воду могут распространяться патогенные микроорганизмы, вызывающие крайне тяжелые заболевания: холеру, брюшной тиф, дизентерию и пр. В начале нашего столетия в арсенал показателей качества воды вошло определение наличия в ней кишечной микрофлоры человека как косвенного показателя возможного содержания в ней микроорганизмов. Были выработаны строгие нормы для питьевого водоснабжения.

Новый этап в водной микробиологии начался с 1928–1932 гг., когда независимо друг от друга Н.Г.Холодный (1957а), С.И.Куз-

Рис. 1. Шприцевой батометр для стерильного отбора проб воды.

1 - рама; 2 - пружина; 3 - стержень-зашелка, удерживающий батометр во взведенном состоянии; 4 - замок для троса с выступом, по которому ударяет посыльный груз; 5 - стеклянный шприц на 100 мл; 6 - зажимы, удерживающие цилиндр и поршень; 7 - пружины.



нецов с Г.С. Карзинкиным (1930) и А.С. Разумов (1932) разработали метод прямого подсчета количества бактерий в воде.

Эксперименты и идеи С.Н. Виноградского в области почвенной микробиологии проникли в водную, которая благодаря работам Б.Л. Исаченко, Е.Е. Успенского, В.Л. Омелянского, В.С. Буткевича, ЗоБелла, С.И. Кузнецова, А.С. Разумова, Б.В. Перфильева, В.О. Калининко, А.Г. Салимовской-Родиной выделилась в самостоятельную науку и начала успешно развиваться.

К этому времени гидробиологов стали все более и более привлекать вопросы круговорота органического вещества в водоемах. Исключительный вклад в разработку этой проблемы внесли исследователи Лимнологической станции в Косине. Стало совершенно ясно, что количество микроорганизмов, учитываемое на питательных пластинках (мясо-пептонная желатина (МПЖ) и мясо-пептонный агар (МПА)), нельзя связать с теми крупномасштабными процессами круговорота углерода, азота, фосфора, серы, с процессами образования и окисления метана и т.д., которые наблюдаются в водоемах. Когда же выяснилось, что бактериальные клетки служат источником питания для массовых видов животных-фильтраторов (Гаевская, 1938; Родина, 1940), стало очевидным, что получаемые данные по численности микроорганизмов при помощи посевов явно неверны.

Задача экспериментаторов состояла в том, чтобы сконцентрировать микроорганизмы для подсчета. С этой целью Н.Г. Холодный (1957а) применил способ фильтрации (метод Кольквича, используемый при сгущении фито- и зоопланктона) с последующим микроскопированием концентрата на предметных стеклах. С.И. Кузнецов и Г.С. Карзинкин (1930) обогащали пробы путем упаривания воды на предметных стеклах. Наиболее простое и удачное решение было предложено А.С. Разумовым (1932). Он профильтровывал пробы полностью через мем-

бренный фильтр, а микроорганизмы окрашивал и просчитывал на самом фильтре. Это позволило производить работу не только быстро, но хранить и транспортировать экспедиционный материал. Метод этот с полным правом вошел в водную микробиологию под именем его автора.

Разработка метода прямого подсчета бактерий явилась крупным шагом в развитии водной микробиологии и гидробиологии в целом. И.П. Павлов писал, что наука движется толчками в зависимости от успехов методики. Действительно, метод непосредственного подсчета бактерий стал таким толчком в развитии водной микробиологии.

Важной вехой в изучении водных микроорганизмов стало введение метода стекол обрастания, разработанного первоначально в почвенной микробиологии независимо друг от друга Росси в 1929 г. и Холодным в 1930 г. (Холодный, 19576). Этот способ дал начало изучению перифитона (Дуплаков, 1933; Henrichi, 1933; Карзинкин, 1934¹; Карзинкин, Кузнецов, 1934; Зайцев, 1970; Звягинцев, 1973; Горбенко, 1977).

С 1920 по 1940 г. в технику микробиологических исследований вошло множество питательных сред, изготовленных для микроорганизмов, и был введен метод предельных разведений Хилтнера и Штермера, используемый ранее Пастером и Листером в медицинской микробиологии (Омелянский, 1940).

Дальнейшие успехи водной микробиологии связаны с развитием гидробиологии в целом, и в частности с разработкой методов определения первичной продукции органического вещества в результате фотосинтеза. При определении баланса органического вещества в пробах воды неизбежно возникал вопрос о деструкции органического вещества, в котором решающая роль принадлежит бактериям. Поэтому при разработке методики определения интенсивности фотосинтеза был по существу введен и метод анализа деструкции органического вещества бактериями (Винберг, 1934).

К концу 40-началу 50-х гг. был собран большой материал по численности бактерий, по их распределению в морях, океанах, озерах. Итоги этих исследований были обобщены в 1946 г. ЗоБеллом в книге „Marine Microbiology“ и в 1952 г. С.И. Кузнецовым в монографии „Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах“. К этому времени уже довольно хорошо была изучена среда обитания микроорганизмов (газовый режим, солевой состав, температурный режим, расслоение водных масс и т.д.). В гидробиологию для характеристики степени аэробности среды, имеющей большое значение в жизнедеятельности организмов, С.И. Кузнецовым (1935) было введено определение активной реакции воды (рН) и окислительно-восстановительный потенциал (О-В потенциал). В результате изучения О-В потенциала в дальнейшем удалось выделить ряд экологических

¹ Стекла обрастания в гидробиологию, по мнению Г.С. Карзинкина (1934), ввел в 1916 г. Хентшель.

ниш в меромектических озерах и донных отложениях, характеризующихся определенным набором микроорганизмов.

К этому же времени относятся оригинальные работы по исследованию микроорганизмов с помощью стеклянных капилляров и пелоскопов, в результате чего были выделены новые виды бактерий и разработана теория микрозонального строения и трансформации донных отложений (Перфильев, Габе, 1961). Л.И. Рубенчик (1948) изучал галофильные бактерии в соленых озерах.

А.С. Разумов (1948) применительно к сапрофитным бактериям, а М.В. Иванов (1955) к общему количеству бактерий разработали способ определения скорости их размножения. Последний метод преобразовался в дальнейшем в метод определения продукции бактериальной биомассы, который оказал сильное воздействие на направление дальнейших исследований и вызвал появление множества математических модификаций расчета (Кожова, 1964а; Романова, Зоных, 1964; Янкиявичус, 1964; Гак, 1967; Заяка, 1967; Романенко, 1970б; Винберг, 1971).

Проблема продукции бактериальной биомассы тесно связана с проблемой питания животных-фильтраторов. И здесь, в одном из начальных звеньев пищевой цепи организмов, как оказалось, бактерии играют важную роль (Иванов, 1955; Сорокин, 1968, 1967а; Монахов, 1976). Их значение в пищевой цепи состоит в том, что растворенные и стойкие к окислению органические вещества превращаются в корпускулярные частицы, используемые наиболее многочисленным животным населением водоемов — простейшими, инфузориями, коловратками, копеподами и т.д.

Новый плодотворный этап исследований в водной микробиологии наступил после введения метода меченых атомов. Работы по изучению распределения микроорганизмов, выявлению принципа процессов и локализации в водоемах специфических видов бактерий, выделяемых на селективных питательных средах, сменились исследованиями интенсивности бактериальных процессов.

Применение в исследованиях меченых атомов произвело буквально революцию в биологии вообще и в гидробиологии в частности. За последние 30 лет установлено, что фотосинтезирующие организмы могут усваивать органические вещества, что все гетеротрофные организмы постоянно усваивают углекислоту, что пути обмена в клетке чрезвычайно разветвленные и сложные. Это всколыхнуло многие, казалось бы, окончательно решенные проблемы.

С.И. Кузнецов (1955) впервые использовал ^{14}C для определения продукции бактериальной биомассы в процессе хемосинтеза и доказал, что масштабы этого процесса в водоемах практически незначительны. Чуть позже был разработан и усовершенствован метод определения бактериальной продукции сульфатов (Иванов, 1956), а затем окисления сульфидов и элементарной серы (Иванов, 1959; Сорокин, 1967б). В дальнейшем установлено, что в темноте основная масса углекислоты ассимилируется не хемосинтезирующими, а гетеротрофными микроорганизмами (Романенко, 1963б, 1964в),

что в естественных бактериальных ценозах из углекислоты ассимилируется около 6% углерода биомассы бактерий и что на 1000 мкг потребленного на дыхание кислорода используется около 7 мкг C/CO_2 (Романенко, 1965б).

Открытые закономерности были положены в основу методов определения продукции бактериальной биомассы, скорости размножения бактерий и дыхания микрофлоры (Романенко, 1965б; Кузнецов и др., 1966; Романенко, 1969а). Радиоавтографический метод определения количества микроколоний позволил более точно подсчитывать содержание в водоемах водородокисляющих, метанокисляющих и тионовых бактерий (Романенко, 1959б; Романенко и др., 1976). С.С.Беляевым с соавторами (Беляев и др., 1975) предложен метод определения скорости образования метана в илах. Важное значение приобретает метод определения потока органических соединений в водоемах и скорости потребления их микроорганизмами (Parsons, Strickland, 1961; Wright, Hobbie, 1965; Романенко, 1976). Он таит в себе большие возможности, но требует дальнейшего совершенствования и правильной расшифровки получаемых результатов.

На протяжении последних 20 лет при определении интенсивности фиксации азота и денитрификации его окисленных соединений используется стабильный изотоп (Dugdall, Dugdall, 1962; Пшеница, 1966). Для определения интенсивности фиксации свободного азота был разработан косвенный ацетиленовый метод, который менее трудоемок для проведения анализов (Scholthorn, Burris, 1967; Stewart et al., 1967), но также имеет свои недостатки (Панкратов, 1979; Kaspar, 1982).

Для подсчета количества бактерий в воде все чаще стала использоваться люминесцентная микроскопия. Холм-Хансен и Бус (Holm-Hansen, Booth, 1966) попытались оценить биомассу микроорганизмов по концентрации АТФ, определяемой по люминесцентному высвечиванию после внесения в пробы люциферазы.

Большие потенциальные возможности заключает в себе метод проточного культивирования микроорганизмов на естественной воде (Jannasch, 1969; Уморин, 1981).

Последние 10 лет характеризуются более интенсивным использованием в водной и почвенной микробиологии электронного и сканирующего микроскопов (Аристовская, 1965; Никитин и др., 1966; Hirsch, 1974; Overbeck, 1974). Под электронным микроскопом уже нельзя слутать отдельные клетки с минеральными частицами. Первые пробные анализы в этом направлении показали, что бактериальная флора водоемов значительно богаче, чем это представлялось ранее (Беляев, 1967; Лаптева, 1976; Лаптева, Кузнецов, 1979; Романенко, 1979в). Изучение бактерий при высокой разрешающей способности микроскопов привело к глубоким изменениям в познании морфологии и структуры бактериальной клетки. Было открыто множество новых форм клеток. Стало очевидным чрезвычайно сложное строение отдельных микроорганизмов: многослойная оболочка, множество включений, воздушные камеры, выпячивание клеточ-

ных стенок, различные выросты на поверхности (фимбрии, пили), увеличивающие поверхность обмена с внешней средой.

По-видимому, в ближайшее время будет окончательно решена проблема правильности подсчета бактериальных клеток в натуральных сообществах водоемов на мембранных фильтрах.

О РЕАЛЬНОСТИ СУЩЕСТВОВАНИЯ БАКТЕРИЙ, УЧИТЫВАЕМЫХ МЕТОДОМ ПРЯМОГО ПОДСЧЕТА

Водные микроорганизмы изучаются уже около 100 лет, но и до сих пор даже на самые простые вопросы, такие как: какова действительная численность бактерий, сколько среди них живых и мертвых клеток, каковы скорость размножения и основные пути элиминации (лизис или выедание животными), в каких взаимоотношениях они находятся между собой и с более высокоорганизованными животными, каковы пути метаболизма? — нельзя дать исчерпывающего ответа. Более того, основная масса микроорганизмов только еще начинает изучаться. До настоящего времени главное внимание уделялось изучению бактерий, растущих на богатых питательных средах. Выдающийся микробиолог С.Н.Виноградский (1952) заложил основы учения о зимогенной почвенной микрофлоре, которую по отношению к водоемам можно рассматривать как автохтонную.

Учение об автохтонной микрофлоре пока еще не получило соответствующего развития, поскольку существует ограниченное количество организмов, живущих только в воде. К ним можно отнести лишь фотосинтезирующие пурпурные и зеленые серобактерии в силу особенностей их экологического положения. Все прочие встречаются как в воде, так и в почве. Зато вода и почва заметно различаются по микробialным ценозам, экологическим нишам, биоценозам, а также доминирующим в них видам.

По сей день проблема истинной численности бактерий в водоемах имеет массу нерешенных задач. Не ясно, каковы ошибки при подсчете клеток, направлены ли они в сторону завышения или занижения. Сколько среди учитываемого количества бактерий мертвых, неактивных, малоактивных? До настоящего времени даже хорошие специалисты испытывают затруднение при дифференциации под микроскопом бактериальных клеток от частиц детрита, особенно при наличии в пробах мелких глинистых фракций.

Даже при современных темпах науки и информации способ прямого подсчета бактерий в воде не сразу вошел в практику исследований. Наиболее часто и широко он применялся отечественными исследователями (Разумов, 1932; Буткевич, 1936; Винберг, Яровицкая, 1946; Кузнецов, 1952; Иванов, 1955; Беляшкая, 1958; Новожилова, 1958; Сорокин, 1958а; Салманов, 1960б; Кожова, 1964а; Салимовская-Родина, 1965; Гак, 1967; Гамбарян, 1968; Олейник, 1968; Александрова, 1969; Ложк, 1971; Михайленко, 1972; Иватин, 1979; Драбова, 1981).

Значительно позже он все чаще стал использоваться в других странах (Ristic, 1966; Straškrabová-Prokešová, 1966; Olah, 1970b; Niewolak, 1974; Salonen Kalevi, 1974; Godlewska-Lipowa, 1975; Ocevski et al., 1975).

Основной вывод, который вытекал уже из первых исследований с применением метода прямого счета, — количество бактерий в водоемах в сотни и тысячи раз больше, чем при учете их на питательных средах. Тем не менее реальность результатов прямого подсчета количества бактерий и сейчас требует подтверждения. Но теперь уже необходимо ответить на несколько иной вопрос: насколько данные прямого подсчета близки к действительному количеству живых микроорганизмов, населяющих водоемы?

До настоящего времени вызывает глубокое недоумение и не находит объяснения факт несоответствия между общим количеством бактерий, учитываемых непосредственно под микроскопом, и количеством бактерий, образующих колонии на твердых питательных средах. Различие может достигать тысяч и десятков тысяч раз. Естественно, возникают вопросы: что представляют собой те миллионы микроорганизмов, которые не растут на обычных питательных средах? Почему это происходит? Какие условия и среды требуются для их развития?

В силу исторических особенностей развития микробиологии в первую очередь продвинулось изучение болезнетворных микроорганизмов. Поскольку для этих бактерий, паразитов человека и животных, естественная среда их обитания является концентрированным органическим субстратом, то первые питательные среды готовились с учетом этого. Для выращивания и выделения бактерий использовались желатин, сыворотка крови, яичный белок, помтики картофеля и т.п.

В дальнейшем при развитии технической, почвенной, а затем и водной микробиологии исследователи продолжали использовать указанный арсенал сред. Даже когда создавались питательные среды для организмов, обитающих в почве, в воде, на поверхности разных предметов, в качестве источника углерода и энергии в состав сред вводилось по несколько граммов белков и углеводов.

В воде морей, океанов и внутриконтинентальных водоемов (Скопинцев, 1950; Скопинцев, Бакулина, 1966; Скопинцев, 1971; Хайлов, 1971) содержание органического вещества в сотни и тысячи раз меньше, чем во многих бактериальных питательных средах.

Водоем	мг С/л
Байкал	1-2
Рыбинское водохранилище	7-15
Каспийское море	3-5
Тихий океан	1.5-2
Питательная среда	
Бульон	4000
Мясо-пептонный желатин	54000

Мясо-пептонный агар	4000
Среда Чапека	12600
Среда Эшби	7800
Среда Виноградского для клостридиальных форм	8400

В воде и донных отложениях содержатся белки, жиры, углеводы, циклические соединения, а также конечные продукты разложения этих полимеров – аминокислоты, сахара, летучие жирные кислоты, жирные кислоты с длинными углеводными цепочками, циклические соединения, углеводороды, фенолы (Birge, Juday, 1934; Val-lentyne, Whittaker, 1956; Vallentyne, 1957, и др.), но основную массу составляют стойкие гуминовые соединения – вод-ный гумус (Ohle, 1933; Скопинцев, 1950; Фотиев, 1966).

Вторая отличительная черта натуральной воды как среды обита-ния микробов состоит в том, что состав ее постоянно возобновля-ется в результате потока метаболитов и деструкции организмов и в этом отношении напоминает среду в проточной культуре. Наблю-дается также некоторое постоянство ее состава и по сезонам года.

Развитие бактерий на средах, близких по составу к натуральной воде

Все попытки проверить реальность прямого учета коли-чества бактерий основывались на подборе благоприятной среды для роста микроорганизмов (Горбенко, 1961; Разумов, 1962) или диф-ференциальной окраске клеток (Пешков, 1955). Уже неоднократно многие исследователи пытались учитывать бактерии на более бед-ных питательных средах: бедный агар, почвенные пластинки и т.д. Наиболее удачная среда для учета сапрофитных бактерий в морях была разработана Ю.А. Горбенко (1961). Он предложил обычный мя-со-пептонный агар разводить водой в соотношении 1 : 10 (МПА : 10), а для затвердения добавлять 1.5% агар-агара. На этой среде, как правило, вырастает в 5–10 раз больше колоний, чем на исходной. При дальнейшем разведении МПА в 20–50 раз прироста видимых невооруженным глазом колоний (Никифорова, Романенко, 1972) не происходит и количество их даже уменьшается (табл. 1).

Количество вырастающих колоний зависит не только от состава среды, но и от температуры и времени инкубирования посева. При температуре около 30 °С колонии растут быстро, но по количеству их значительно меньше, чем при 18–20 °С. В последнем случае мак-симум (Никифорова, Романенко, 1972) прироста наблюдается на 15–20-е сутки инкубации (табл. 2).

Интересные работы провела Штрашкрабова-Прокесова (Stra-škrabová – Prokešová, 1973). Она выращивала бактерии на мембранных фильтрах, разложенных после фильтрования воды на фильтровальной бумаге, смоченной водой из водоема. Через 1 ч

Т а б л и ц а 1

Количество бактериальных колоний, вырастающих при посевах воды на твердые питательные среды, приготовленные путем разведения МПА (в 1 мл)

Питательная среда	Колебания по станциям, от-до	Среднее
Рыбинское водохранилище*		
МПА	10-2400	290
МПА : 10	20-52800	6160
МПА : 20	70-37400	4420
МПА : 50	10-6600	769
Шекснинское водохранилище**		
МПА	80-1650	456
МПА : 10	350-3500	1540
МПА : 20	580-5400	1940
МПА : 50	120-1600	384

* Результаты получены на 15 станциях.

** Результаты получены на 5 станциях.

фильтры снимали, окрашивали эритрозином и под микроскопом учитывали количество микроколоний, образовавшихся в процессе деления бактерий. При этом за микроколонии автор принимала даже 2 клетки, находящиеся вместе. Контролем служили неинкубируемые фильтры. Автор пишет, что таким образом ей удалось определить, что количество живых микроорганизмов, способных делиться, составляет 30-70% от общего количества. Учет микроколоний весьма трудоемок, а в тех случаях, когда в них содержится всего по 2-4 клетки, получаемые результаты находятся на грани вероятности.

Естественно предположить, что натуральная среда обитания микроорганизмов и есть наиболее подходящая для их развития. В связи с этим мы провели обширные исследования воды в качестве питательной среды для микроорганизмов (Романенко, 1973в; Романенко, Лаптева, 1973; Романенко, Никифорова, 1974; Романенко, Лаптева, Даукшта, 1978; Ярушек, 1978). Необходимо было выяснить, как развиваются бактерии на природной воде, как зависит их развитие от концентрации органического вещества и температуры, как изменяется видовой состав бактерий во времени, при какой минимальной концентрации органического вещества прекращается развитие бактерий, в каких предельных кратных разведениях при использовании такой среды будут обнаруживаться микроорганизмы, какие формы и виды будут расти на такой среде в предельных разведениях.

Т а б л и ц а 2

Прирост бактериальных колоний в расчете на 1 мл воды на питательных средах в зависимости от времени инкубирования (Рыбинское водохранилище)

Место расположения станции	МПА				МПА : 20			
	Сутки							
	1-е	5-е	10-е	20-е	1-е	5-е	10-е	20-е
Г. Мышкин	0	10	10	20	10	200	340	380
С. Васильки	200	200	210	300	1500	2800	2900	3300
Г. Переборы	0	0	0	0	0	600	1100	1200
Г. Пошехонье-Володарское	200	200	1900	2400	1100	10600	16700	37400
С. Всехсвятское	0	0	0	0	10	30	50	70
Затопленный г. Молога	0	0	0	10	0	20	830	1140
Весьегонское расширение, в центре	0	40	160	200	0	300	1500	2100
То же, у берега	0	400	400	500	0	1200	2500	2500
С. Брайтово	0	50	60	60	0	590	1470	1680
С. Ягорба	0	20	20	20	0	450	470	490
С. Мякса	0	40	60	70	0	1410	1680	1930
Залив Кондоша	0	300	300	300	0	400	1100	1400
Г. Череповец	0	0	10	30	0	40	200	350
С. Новолок	0	200	300	400	0	2700	3000	3400
Ручей у Борка Заповедного	0	80	80	80	0	1100	5400	8900

П р и м е ч а н и е. Нули обозначают, что прироста колоний не было.

Для того чтобы можно было безошибочно проследить за ростом бактерий путем прямого подсчета под микроскопом и чтобы этому не мешали мертвые бактериальные клетки, воду фильтровали через чистые, многократно промытые кипящей дистиллированной водой асбестовые фильтры в воронках Зейтца. Вся применяемая посуда предварительно обрабатывалась раствором двухромового калия, приготовленного на концентрированной серной кислоте, а затем порциями безбактериальной воды.

Перед фильтрацией воду кипятили, чтобы удалить из нее выпадающие соли магния и кальция. Приготовленную таким образом среду разливали в колбочки по 200 мл и стерилизовали. Поскольку при этом часть карбонатов разрушается и среда становится щелочной, для подведения ее к нейтральной величине (без внесения реактивов, а также и бактериальных клеток) колбы помещались в герметический шкаф в атмосферу углекислоты, которая проникала через ватные пробки и через 3-4 ч нейтрализовала катионы.

Указанным способом были получены среды с естественным (около 10-15 мг С/л) содержанием органического вещества и ничтожным (от 0,01 до 0,06 млн. кл./мл) фоновым содержанием бактерий при исходном количестве до фильтрации 1,5 млн. кл./мл. При этом слегка изменялся солевой состав: уменьшалось содержание ионов кальция, магния и карбонатов, из биогенных элементов - азота.

Среды заражали 0.1 мл свежесобранной воды и через определенное время с соблюдением стерильности отбирали пробы на прямой счет, параллельно производили посевы на МПА и МПА:10.

В опытах с водой из Рыбинского водохранилища (табл. 3) было установлено, что на такой исключительно бедной питательной среде бактерии размножаются чрезвычайно интенсивно. Исходя из того, что на 200 мл воды было внесено 0.15 млн. бактерий, легко рассчитать, что в каждом миллилитре исходной воды находилось 0.0007 млн. живых клеток. Через сутки на такой бедной питательной среде общее количество бактерий возросло в 657 раз, т.е. темпы развития бактерий были чрезвычайно высокие. На 2-е сутки количество их достигло 1.86 млн. кл./мл, после чего прирост замедлился, но тем не менее продолжался и достиг максимума на 14-е сутки — 3.04 млн. кл./мл. Затем начиналось постепенное отмирание клеток и снижение их численности. Интересно, что столь же стремительно развивались сапрофиты при учете на МПА и МПА:10. На 3-и сутки их количество сравнялось с общим, т.е. все бактерии, учитываемые на мембранных фильтрах, способны были расти на богатой белковой среде МПА. При этом не было никакого различия между приростом колоний на МПА и на МПА:10. Свойства бактерий будто бы выравнивались. Многократно повторенные опыты дали такие же результаты.

Максимальное количество сапрофитных бактерий отмечалось на 5-е сутки, после чего оно резко уменьшилось и через 14 сут составило 0.12 при общем количестве 3.04 млн. кл./мл, т.е. 2.92 млн. бактерий уже не способны были развиваться на МПА. Неясно, происходит ли это в результате сукцессии микрофлоры или потому, что отдельные клетки теряют способность развиваться на богатых питательных средах. В первом случае, по-видимому, бактерии, способные расти и образовывать колонии, замещаются такими, которые не развиваются на богатых белковых средах, во втором — многие клетки теряют какие-то ферментные системы, изменяется их физиологический облик.

В каком состоянии находятся микроорганизмы в водоемах? Имеется ли в природных бактериальных сообществах определенный набор видов, из которых одни способны расти на богатых питательных средах, а другие — нет, или существует определенная градация физиологического состояния клетки в зависимости от состава естественной среды обитания с тем или иным набором ферментных систем? — вопросы остаются открытыми. Не исключено, что в природе оба факта имеют место. Решение этих вопросов имеет первостепенное теоретическое значение для водной микробиологии. Интенсивность общего обмена, о котором можно судить по потреблению кислорода на дыхание, свидетельствует о том, что подавляющее число микроорганизмов функционирует.

Еще одна из особенностей роста бактерий на таких средах состоит в том, что максимальное количество их в эксперименте с водой соответствует наибольшей величине, наблюдаемой в водоеме, из которого взята вода. При низкой температуре воды (4°C) на

Т а б л и ц а 3

Размножение бактерий (млн. кл./мл) на воде из Рыбинского водохранилища при содержании органического вещества (13 мг С/л) и температуре 26 °С

Дата проведения анализа	Прямой счет			Среднее	Сапрофиты на МПА		
	I	II	III		I	II	III
<u>1971 г.</u>							
19 ноября (исходная)*	0.06	0.03	0.03	0.04	0.000044	0.000068	0.000034
20 ноября	0.43	0.62	0.46	0.5	0.047	0.023	0.05
22 ноября	1.73	2.29	1.56	1.86	-	-	-
24 ноября	2.07	1.88	1.88	1.94	2.01	1.13	1.7
26 ноября	2.6	2.78	2.22	2.53	-	-	-
7 декабря	2.64	3.61	2.88	3.04	0.15	0.11	0.042
<u>1972 г.</u>							
4 января	2.47	2.68	2.45	2.53	0.05	0.26	0.08

Т а б л и ц а 3 (продолжение)

Дата проведения анализа	Среднее	Сапрофиты на МПА : 10			Среднее
		I	II	III	
<u>1971 г.</u>					
19 ноября (исходная)*	0.000048	0.000045	0.000053	0.000062	0.000053
20 ноября	0.04	0.048	0.016	0.053	0.039
22 ноября	-	-	-	-	-
24 ноября	1.61	3.33	2.06	1.48	2.29
26 ноября	-	-	-	-	-
7 декабря	0.12	0.29	0.25	0.28	0.27
<u>1972 г.</u>					
4 января	0.13	0.41	0.76	0.38	0.52

П р и м е ч а н и е. I-III - повторность опыта. Прочерки означают, что анализы не проводились.

* Данные получены непосредственно при подсчете на фильтре, следовательно, завышены за счет мертвых, загрязняющих воду и фильтры, клеток.

этой же среде динамика прироста численности микроорганизмов сильно растянута во времени (табл. 4).

Наибольшие величины численности отмечены на 60-е сутки (табл. 4). При низкой температуре воды максимум численности на 1/3 больше, чем при высокой.

Любопытно, что результаты этих экспериментов совпадают с наблюдениями в водоемах. В олиготрофных озерах с низкой температурой (Байкал, Дальнее на Камчатке) общее количество бактериальных клеток в воде (Романова, 1958; Сорокин и др., 1975), как правило, выше статуса трофии водоема, в то время как в евтрофных тропических водохранилищах (Карлос-Мануэль-де-Сеспедес на Кубе) наблюдается обратное явление (Perez-Eiriz et al., 1976) -

Т а б л и ц а 4

Динамика развития бактерий на естественной воде из Рыбинского водохранилища при температуре 4 °С, млн.кл./мл (среднее из двух повторностей)

Количество бактерий	Исходное количество бактерий	Время инкубирования, сут		
		1-е	3-и	4-е
По прямому счету	0.0007	0.0007	0.0015	0.002
При учете на МПА	0.00013	0.00028	0.00053	0.00081
При учете на МПА : 10	0.00037	0.00063	0.00062	0.00083

Количество бактерий	Время инкубирования, сут							
	5-е	6-е	13-е	18-е	33-и	60-е	70-е	111-е
По прямому счету	0.005	0.725	1.2	3.6	3	4.3	1.9	1.1
При учете на МПА	0.0011	0.016	0.041	2.1	1.72	2.15	1.33	0.43
При учете на МПА : 10	0.0015	0.03	0.3	3.2	2.41	3.21	1.39	0.73

П р и м е ч а н и е. В графе „по прямому счету“ приведены данные только по живым клеткам за вычетом фона 0.025 млн. кл./мл.

Т а б л и ц а 5

Время удвоения количества бактерий при развитии на воде Рыбинского водохранилища при разной температуре, ч

t = 26 °С			t = 4 °С		
За период, сут	Общее количество	Сапрофиты	За период, сут	Общее количество	Сапрофиты
0-1	2.56	2.46	1-3	43.5	51.9
0-3	6.31	-	1-5	33.5	48.4
0-5	10.5	7.95	1-13	26.1	39.9
1-5	46	17.9	1-18	25.3	24.1
-	-	-	5-6	6.19	6.19

П р и м е ч а н и е. Прочерки означают, что анализы не проводились.

общее количество бактерий меньше, чем должно быть в соответствии со степенью трофии водоема.

При температуре 26 °С микроорганизмы размножаются наиболее интенсивно в 1-е сутки, время удвоения их численности идет почти такими же темпами, как и в чистых культурах сапрофитных бактерий

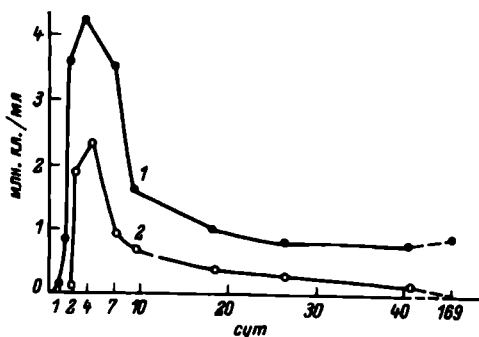


Рис. 2. Развитие бактерий в течение длительного времени на безбактериальной среде, приготовленной из воды Рыбинского водохранилища.

1 — общее количество бактерий; 2 — количество сапрофитных бактерий. По оси ординат — численность бактерий; по оси абсцисс — время.

на богатых питательных средах (до 2,5 ч). При 4 °C наблюдается длительный латентный период, наименьшее время удвоения наблюдается на 5–8-е сутки и составляет 6,19 ч (табл. 5).

На среде, приготовленной из воды Рыбинского водохранилища, отобранной в пункте со значительной цветностью (90° по хромово-кобальтовой шкале), и зараженной нестерильной водой из этого пункта, также наблюдалось стремительное развитие бактерий (рис. 2). Но максимум численности сапрофитов был меньше общего количества; к концу опыта, длившегося 170 сут, содержание их снизилось с 2 400 000 до 800 и составило 0,08% от общего количества бактерий, т.е. приблизилось к соотношению, наблюдаемому в естественных условиях.

Развитие бактерий на средах с малым и минимальным содержанием органического вещества

Могут ли водные бактерии развиваться при еще более низких концентрациях органического вещества и каков минимальный предел, при котором они могут расти?

В.О. Калинин (1953) и В.А. Мехтиева (1953) наблюдали рост гетеротрофных бактерий на среде Виноградского, используемой для нитрифицирующих бактерий. Последняя готовилась на дистиллированной воде из тщательно перекристаллизованных солей. Калинин (1953) пишет: „Мы не знаем, откуда берется органическое вещество, образуется ли из карбонатов питательной среды, из атмосферной углекислоты, или из органических газов воздуха“ (с. 1387). По

Т а б л и ц а 6

Динамика развития бактерий на дистиллированной воде при 28 °С

Время, сут	Число бактерий по прямому счету, млн. кл./мл			Сред- нее	Сапрофиты на МПА, млн. кл./мл		
	I	II	III		I	II	III
Исходное количество	0,0007	0,0007	0,0007	0,0007	0,00002	0,00008	0,00003
1	0,001	0,07	0,08	0,07	0,006	0,002	0,004
1,5	0,08	0,08	0,08	0,08	0,02	0,02	0,01
2	0,88	0,93	0,94	0,91	0,062	0,058	0,057
3	1,2	1,3	1,2	1,25	0,078	0,074	0,078
5	1	1,3	1,3	1,2	0,84	0,88	0,80
10	1,2	1,4	1,7	1,4	0,094	0,092	0,093
20	1,4	1,4	1,6	1,46	0,022	0,031	0,021
37	2	1,5	1,7	1,7	0,0009	0,0008	0,001

Т а б л и ц а 6 (продолжение)

Время, сут	Среднее	Сапрофиты на МПА : 10, млн. кл./мл			Среднее
		I	II	III	
Исходное количество	0,00003	0,00008	0,00008	0,00009	0,00008
1	0,004	0,041	0,035	0,038	0,038
1,5	0,02	0,086	0,073	0,075	0,078
2	0,055	1,2	0,86	1,2	1,1
3	0,073	0,57	0,31	0,5	0,46
5	0,87	0,67	0,61	0,61	0,63
10	0,52	0,51	0,51	0,51	0,51
20	0,025	0,31	0,28	0,27	0,28
37	0,0009	0,12	0,11	0,12	0,12

П р и м е ч а н и е. I-III - повторность опыта. За исходное количество в графе „Число бактерий по прямому счету“ в первой строке проставлены не фоновые величины, а количество внесенных клеток при заражении среды. Фон равен 0,003 млн. кл./мл.

В.А. Мехтиевой (1953): „Трудно допустить наличие органического вещества в дистиллированной и дважды дистиллированной воде и перекристаллизованных химически чистых солях, служащих исходным материалом для приготовления упомянутых сред“ (с. 177). Значительно ранее С.Н. Виноградский (1952) написал, что развитие спутников нитрифицирующих бактерий на предложенной им среде происходит за счет присутствия в ней следов органических веществ, вносимых с водой и реактивами.

В.О. Калинин (1957) описал, как он много лет подряд поддерживал культуру гетеротрофных бактерий на дистиллированной воде. Исходя из концепции Н.Г. Холодного (1957а), он предположил, что воздух превращает дистиллированную воду в питательный раствор.

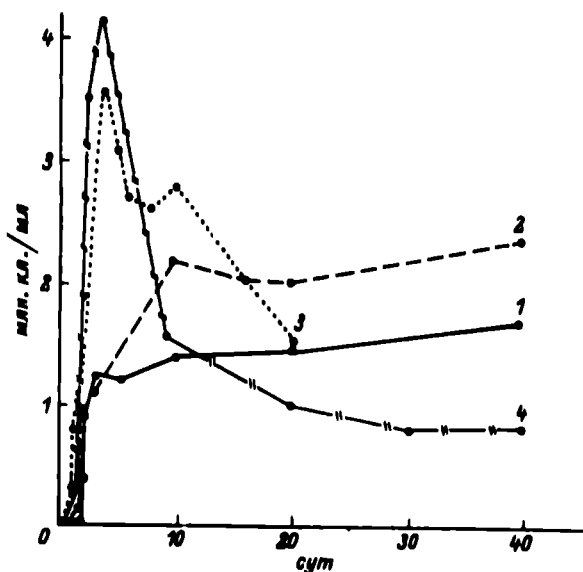


Рис. 3. Развитие бактерий на безбактериальных средах с различной концентрацией органического вещества.

1 – дистиллированная вода, 1,5 мг С/л; 2 – вода из Рыбинского водохранилища, разбавленная дистиллированной водой, 2,1 мг С/л; 3 – то же, 2,7 мг С/л; 4 – естественная вода из Рыбинского водохранилища, 12 мг С/л. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

В.Л. Елкин (1957) наблюдал развитие *Bacterium coli communis* на физиологическом растворе. Очень бедной средой можно считать дистиллированную воду, но в ней мало не только органических, но и минеральных соединений, поэтому развивающаяся на ней микрофлора должна быть устойчивой и к отрицательному осмотическому давлению.

Косвенно по перманганатной окисляемости (Скопинцев, Бакулина, 1966) было установлено, что в дистиллированной воде содержится 0,7 мг С/л органического вещества. Некоторые его соединения попадают в воду в процессе дистилляции (летучие кислоты, спирты, эфиры и пр.). Да и при самой тщательной обработке хромовой смесью посуды, используемой в опытах, не удается полностью освободиться от органических веществ.

На дистиллированной воде (табл. 6) развитие бактерий протекает примерно так же, как это описано выше для сред, приготовленных из природной воды. Общее количество микроорганизмов, учтенное методом прямого подсчета, достигало 1–2 млн. кл./мл, на МПА было учтено немногом менее указанного количества, через 10 сут

наблюдалось резкое снижение численности бактерий, прорастающих в крлони на МПА, и на 37-е сутки ее величина составила 0,06% от общего количества.

Используя дистиллированную воду в качестве разбавителя естественной воды Рыбинского водохранилища, мы получили набор сред с разным содержанием органического вещества (от 2 до 10 мг С/л), на которых определялось развитие бактериальных ценозов (Романенко, Никифорова, 1974). Оказалось, чем беднее среда, тем медленнее протекает развитие и отмирание бактерий (рис. 3). Следовательно, продолжительность жизни отдельных особей на бедной питательной среде увеличивается. В итоге количество бактерий через 20–40 сут на богатой среде становится даже меньшим, чем на бедной. Здесь проявляется общая закономерность, отмеченная у организмов. Это наблюдается в мире микроорганизмов и в естественных условиях. В эвтрофных водоемах происходят неожиданные и резкие изменения численности бактерий в течение суток (Гак, 1975), в то время как в олиготрофных и дистрофных этого нет.

Итак, водные бактерии хорошо развиваются на бедных средах с содержанием органического вещества 1,4–13 мг С/л. Нарастающая биомасса их при этом во много раз меньше содержания органического вещества. По результатам опыта (табл. 5) биомасса бактерий в период максимального прироста составила 150 мкг С/л, а общее содержание органического вещества – 1400 мкг С/л. Поскольку на конструктивный обмен идет 1/3 органического вещества, то всего могло быть использовано не более 500 мкг С.

Темпы размножения бактерий на обедненных средах во много раз ниже, чем на исходной среде из естественной воды. Время удвоения общего количества организмов в промежутке между двумя ближайшими анализами замедляется быстрее, чем у сапрофитов. Из этого можно заключить, что среди общей массы бактерий у каких-то групп сильно тормозится рост и они элиминируются. Следовательно, при неблагоприятных условиях внешней среды (малая концентрация органического вещества, преобладание трудноусвояемых органических фракций, низкая температура и пр.), которые нередко наблюдаются на больших глубинах в океанах, морях и некоторых озерах, микроорганизмы могут существовать неопределенно долгое время, что в действительности и происходит.

Значительный интерес представляет совпадение темпов развития бактерий при совершенно разных условиях: относительно более высокое содержание органического вещества, низкая температура (13 мг С/л и 4 °С) и низкое содержание органического вещества и высокая температура (2,2 мг С/л и 24 °С). Вероятно, в первом случае в клетку попадает меньше молекул субстрата за счет замедления их движения, во втором – за счет снижения их концентрации (рис. 4).

Указанные эксперименты были произведены на относительно большом общем фоне органического вещества в воде, когда могло происходить не только использование внесенного, но и сожисление имеющегося субстрата.

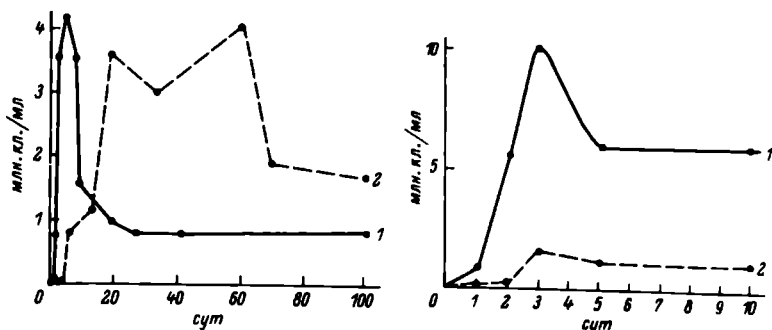


Рис. 4. Развитие бактерий на безбактериальных средах, приготовленных из натуральной воды, в зависимости от содержания органического вещества и температуры.

1 – 2,16 мг С/л, 26 °С; 2 – 13,4 мг С/л, 4 °С. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Рис. 5. Развитие бактерий на безбактериальной воде из Рыбинского водохранилища.

1 – натуральная простерилизованная вода с содержанием органического вещества 12 мг С/л; 2 – эта же вода, подвергнутая длительному облучению ультрафиолетом, в результате чего содержание органического вещества уменьшилось до 0,5 мг С/л. Остальные обозначения те же, что и на рис. 2.

Один из самых интересных вопросов: при каких минимальных количествах органического вещества прекращается размножение бактерий. В.О.Калиненко (1957) выразил эту задачу как „поиск границы, при которой обрывается рост гетеротрофных микроорганизмов“ (с.1387).

Впервые на возможность почвенных бактерий развиваться при минимальном количестве органического вещества с использованием его из воздуха обратил внимание Н.Г.Холодный (1957в), для чего он даже ввел термин „аэротрофность“. Холодный наблюдал в сухих препаратах на предметных стеклах размножение бактерий на пылевидных частицах почвы.

Интересные исследования произвели ЗоБелл и Грант (ZoBell, Grant, 1943). Путем длительного выдерживания морской воды в лаборатории они добивались затухания и стабилизации развития микроорганизмов. Затем в воду вносили минимальное количество глюкозы и ацетата, в результате чего опять наблюдалось оживление развития бактерий.

На основании работ Райта и Хобби (Wright, Hobbie, 1965), внесших в воду меченые соединения порядка 30–200 мкг/л, можно судить о малых количествах потребления отдельных соединений бактериями.

Мы в ряде исследований поставили цель получить среду с минимальным содержанием органического вещества, чтобы проследить за характером развития микроорганизмов (Романенко, Лалтева, 1973). Для этого был использован метод фотоокисления органического вещества по Армстронгу, Вильямсу и Стрикланду (Armstrong, Williams, Strickland, 1966). Аналогичный способ применяли также Гамильтон и Карлуччи (Hamilton, Carlucci, 1966) для разрушения токсических веществ в воде при изготовлении питательной среды для водорослей.

На воде, облучаемой в течение 24–36 ч в кварцевой посуде ртутно-кварцевой лампой ПРК-2 мощностью 375 Вт с максимумом излучения 0.28–0.32 мкм, содержание органического вещества снижается до величин, не поддающихся количественному анализу. Косвенно, по перманганатной окисляемости большого объема обработанной воды, было установлено, что его остается значительно меньше (0.3 мг С/л). Наиболее устойчивы к воздействию ультрафиолета клетки микроорганизмов, которые начинают исчезать лишь после 6–8 ч непрерывного облучения. К концу обработки в среде накапливаются минеральные соли азота и фосфора. Сразу же после обработки на такой среде микроорганизмы не развиваются вследствие накопления в ней перекиси водорода. Поэтому ее следует в течение 1–2 сут выдерживать на ярком солнечном свете.

После заражения такой среды маленькой каплей свежееотобранной воды бактерии размножаются медленно (рис. 5). По сравнению с контролем (необлученная вода) численность их в период максимального развития была в 5–10 раз меньше. Характерно, что размеры бактериальных клеток при этом резко уменьшаются. Поэтому, если судить по биомассе, прирост ее на облученной среде будет во много раз меньше, чем на необлученной. Прирост численности бактерий в сосудах, закрытых ватными пробками, заметно больше, чем в склянках со стеклянными притертыми пробками. Из сказанного следует, что в первом случае микроорганизмы могут использовать часть органического вещества из воздуха, а это подтверждает предположение Н.Г. Холодного (1957в).

Если принять молекулярную массу оставшегося органического вещества равной массе глюкозы, исходя из числа Авогадро, можно рассчитать, что возле бактериальной клетки находится 2–4 тыс. молекул, которые тем не менее обеспечивают ее энергоресурсы.

Вышеприведенные опыты свидетельствуют о том, что водные микроорганизмы развиваются в основном за счет органических веществ, содержащихся в воде при постоянном пополнении их в процессе фотосинтеза и аллохтонного стока. Несомненно, газообразные органические соединения атмосферы постоянно используются бактериями воды и почвы, хотя в общем балансе круговорота они составляют незначительную величину. „Аэротрофное“ питание лишь небольшое дополнение к рациону водных и почвенных микроорганизмов.

О поступлении органического вещества в водоемы из воздуха можно судить по содержанию его в атмосферных осадках. Зимой с декабря по май на поверхность Рыбинского водохранилища вместе

со снегом, с частицами и адсорбирующимися газообразными соединениями поступает 170 мг С/м^2 , что составляет 0.2% от углерода, содержащегося в воде, или от продукции фитопланктона за вегетационный период (Романенко, Безлер, 1971).

Если учесть, что примерно столько же органического вещества поступает с дождевыми водами, то можно подсчитать, что эта величина составит не более 0.5% от его запаса в воде. Какая-то часть летучих органических соединений используется микробами на границе раздела воздух-вода и в процессе оседания пылевидных частиц на поверхность водоема.

Из вышеприведенных данных следует, что бактерии для своего развития могут использовать даже ничтожные количества органического вещества и получить воду, полностью лишенную его, — задача практически невыполнимая. На средах с естественными и малыми концентрациями органического вещества бактерии размножаются так же, как на питательных средах: с латентным периодом, периодом логарифмического роста и фазой замедленного развития и отмирания. В период логарифмического роста численность бактерий, способных развиваться на богатых органическими веществами средах, приближается к их численности по прямому счету. Таким образом, в любых открытых системах часть органического вещества поступает к клеткам из атмосферы, и при заражении таких сред натуральными комплексами микроорганизмов развитие происходит со сменой одних форм другими.

В специальных опытах было установлено, что бактерии развиваются совершенно идентично на воде, простерилизованной как путем автоклавирования, так и путем холодной стерилизации через асбестовые фильтры.

У ч е т ж и в ы х б а к т е р и й н а с р е д а х с н а т у р а л ь н ы м и в е л и ч и н а м и о р г а н и ч е с к о г о в е щ е с т в а

Как известно, из каждых 5000–10 000 находящихся в воде бактериальных клеток лишь одна дает рост на МПА. После того как была установлена способность микрофлоры интенсивно развиваться на натуральной воде, мы предприняли попытку определить численность живых организмов в воде и донных отложениях способом последовательных разведений на них с нахождением границы развития по количеству бактерий в предельном разведении на безбактериальной среде.

Рассмотрим один из экспериментов, в котором безбактериальная среда в первых пробирках была инокулирована 1 мл свежесобранной воды, содержащей 1.5 млн. кл., поскольку она несет интересную информацию не только о границе развития в десятикратных разведениях, но и о состоянии микробных популяций в целом (табл. 7).

Т а б л и ц а 7

Количество живых бактерий в пробе воды из Рыбинского водохранилища при посеве на безбактериальную жидкую среду методом последовательных десятикратных разведений

Номер разведений	Повторность опыта	Исходный посев из разведений		Конечный посев из разведений		Общее количество бактерий по прямому счету после 5 сут роста, млн. кл./мл
		на МПА	на МПА : 10	на МПА	на МПА : 10	
1	I	100	1570	Сплошной рост	Сплошной рост	12.7
	II	190	1790	То же	То же	14.2
	III	120	1730	"	"	11.4
2	I	10	150	"	"	13.6
	II	20	190	"	"	7.3
	III	60	170	"	"	15
3	I	0	1	"	"	10.2
	II	0	0	"	"	9.5
	III	0	0	"	"	12
4	I	0	0	"	"	6
	II	0	0	"	"	7.4
	III	0	0	"	"	9.9
5	I	0	0	"	"	1.4
	II	0	0	1	"	0.04
	III	0	0	6	"	9.4
6	I	-	-	1	4	0.05
	II	-	-	0	0	0.04
	III	-	-	0	0	0.04
7	I	-	-	0	0	0.09
	II	-	-	0	0	0.05
	III	-	-	0	0	0.08
8	I	-	-	0	0	0.02
	II	-	-	0	0	0.06
	III	-	-	0	0	0.03
Контроль	I	0	0	0	0	0.02
	II	0	0	0	0	0.04
	III	0	0	0	0	0.09

П р и м е ч а н и е. „0“ - нет роста, „-“ - посев не производился.

Высев сапрофитных бактерий из всех разведений сразу после засева свидетельствует о том, что они присутствовали только в первой и второй пробирках, т.е. в исходной пробе их было менее 1000 в 1 мл. Следовательно, соотношение между клетками, растущими на МПА, и общей численностью равнялось 0,2%. Такая величина часто наблюдается в природе и характерна для мезотрофных водоемов. Поэтому можно предположить, что в последующие после 2-3-го разведения попадут какие-то виды, доминирующие во всех водоемах и не способные развиваться на богатых питательных средах (1).

При повторном анализе через 5 сут инкубации проб (конечный посев) в термостате при 28 °С сапрофиты были обнаружены в 5-м разведении там, где обрывалась граница развития микроорганизмов по прямому счету. Отсюда следует, что все присутствующие здесь

организмы способны расти на МПА. Итак, несмотря на то что бактерии развивались в пробирках на бедной питательной среде и не соприкасались с большими концентрациями органического вещества, все они приобрели способность расти на богатой белками среде.

Эти результаты были подтверждены неоднократно (Романенко, 1974; Лаптева, 1977). Вполне вероятно, что при интенсивном развитии клеток активизируются все ферментные системы независимо от того, на какой питательной среде они развиваются. Но тогда не ясно, почему на МПА в естественных водоемах способно расти такое малое число организмов. Возможно, большинство из них или не развивается и находится в состоянии латентности, что противоречит результатам по скорости размножения бактерий и интенсивности потребления кислорода на дыхание в натурных наблюдениях, или имеются специфические виды олигокарбофильных бактерий, которые растут только на бедных средах и не растут на средах, богатых органическими веществами. Однако этому противоречат результаты описанного выше эксперимента. Таким образом, вопрос пока остается открытым.

Граница развития бактерий при использовании воды в качестве оптимальной питательной среды может быть значительно легче определена с помощью меченого гидролизата белка по радиоактивности бактерий (Романенко и др., 1976), стоит только после недельной инкубации проб за 2 ч до фиксации их формалином внести пастеровской пипеткой по 1 капле меченого ^{14}C гидролизата (табл. 8).

Из результатов, представленных в табл. 7 и 8, следует, что в исходном посевном материале как минимум было 100 000 живых бактериальных клеток при общем количестве, установленном методом прямого подсчета, 1,5 млн. кл./мл в первом и 0,8 млн. кл./мл во втором случае. Таким образом, этим методом было учтено такое количество живых бактерий, которое приближается к общему их содержанию. Если вспомнить, что ранее на МПА определялось всего несколько десятков или сотен клеток, то данный результат можно считать большим достижением.

В семи рейсах, проведенных в разные месяцы в Рыбинском водохранилище на четырех станциях, способом предельных разведений на стерильной воде живые микроорганизмы были обнаружены в 5–6–м разведениях, а в некоторых пробах в 4–7–м десятикратных разведениях. Отсюда количество живых бактерий в воде находилось в пределах 0,1–1 млн. кл./мл и в высказывающихся результатах 0,01–10 млн. кл./мл воды при общем количестве бактерий в водоеме по прямому счету 1–2 млн. кл./мл (табл. 9).

В этом и других опытах методом десятикратных предельных разведений учтено такое количество микроорганизмов, которое близко к прямому подсчету. Иногда оно совпадает с общим количеством бактерий, но чаще получаются величины на один порядок меньше. Это несоответствие определяется уже сущностью самого способа разведений. При десятикратных разведениях каждое последующее отличается от предыдущего сразу на порядок. Следовательно, при

Т а б л и ц а 8

Развитие бактерий и ассимиляция ими меченного ^{14}C гидролизата белка при росте на натуральной воде в десятикратных разведениях проб из Рыбинского водохранилища

Номер разведения	Количество бактерий на без-бактериальной среде, млн. кл./мл				Интенсивность ассимиляции гидролизата белка, имп/мин			
	I	II	III	среднее	I	II	III	среднее
1	7.9	4.5	5.0	5.8	1500	1600	2100	1700
2	3.0	5.0	6.8	4.9	2200	3400	2500	2700
3	0.29	3.4	-	1.79	45	2500	-	1300
4	1.0	1.7	3.7	2.1	1200	1300	1900	1500
5	1.3	0.3	0.8	0.8	970	1	290	420
6	0.17	0.15	0.13	0.15	0	3	0	1
7	0.18	0.18	0.17	0.17	4	0	0	1
8	0.10	0.20	0.15	0.15	0	6	0	2
Контроль	0.15	0.16	0.17	0.16	0	0	0	0

П р и м е ч а н и е. I-III - номер опыта.

Т а б л и ц а 9

Количество живых бактерий в воде Рыбинского водохранилища в 1974 г., определенное методом предельных разведений на стерильной воде

Место расположения станции	13 V	28 У	12 УІ	27 УІ	15 УІІ	18 УІІІ	4 ІХ	14 X
С. Коприно	10^7	10^6	10^5	10^6	10^6	10^4	10^5	10^4
Затопленный г. Молога	10^6	10^6	10^5	10^5	10^6	10^5	10^6	10^5
С. Наволок	10^6	10^6	10^6	10^5	10^5	10^4	10^6	10^4
С. Средний Двор	10^5	10^4	10^5	10^6	10^6	10^5	10^6	10^5
Среднее	10^6	10^6	10^5	10^5	10^5	10^6	10^5	10^5

однократной повторности вероятность попадания клеток в последующую степень разведения равна $1/10$, при двойной повторности - $1/5$. При использовании пятикратных разведений результаты возрастают в 2 раза. Если же учесть, что часть бактерий находится в агрегатах, то учет их, вероятно, близок к пределу. Продвинуться вперед можно еще, если разрушать агрегаты путем миксирования (Никифорова, 1975) и создавать более дробные разведения (1:3, 1:2).

Все встречающиеся в водоемах микроорганизмы по отношению к органическому веществу можно подразделить на три группы.

Группа бактерий

Род

Предпочитает богатые органические среды (поликарбофилы)

Sarcina, *Staphilococcus*,
Bacterium coli

Группа бактерий

Род

Предпочитает бедные органические среды (олигокарбофилы)
Микроорганизмы с широким диапазоном использования сред от малых до высоких

Caulobacter, *Arthrobacter*, *Planctomyces*
Mycobacterium, *Pseudomonas*

В данном случае можно говорить только о предпочтении к бедной или богатой среде. К богатым органическими соединениями средам тяготеют болезнетворные организмы, которые встречаются в воде случайно и могут существовать там непродолжительное время. В то же время, по данным Даубнера (Daubner, 1975), такие бактерии, как *Bacterium coli communis*, могут существовать в воде неопределенно долго, но при этом изменяются физиологические свойства микроорганизмов. При обильном засеве в чистых культурах такие бактерии, как *Caulobacter*, растут и на МПА.

В процессе исследований бактериальных ценозов в водоемах были вскрыты неизвестные ранее особенности микрофлоры и даны им объяснения.

Итак, начатое в конце 30-начале 40-х гг. изучение общего количества бактерий в водоемах и их деятельности постепенно привело к пересмотру и уточнению роли микрофлоры в круговороте веществ в водоемах. Выявились многие стороны жизни бактерий: распределение, размножение, связь с другими организмами. Окончательно стало очевидно, что в основе круговорота элементов лежит органическое вещество, поэтому в водоемах доминируют гетеротрофные сообщества, использующие в качестве источника энергии и конструктивного материала органические соединения углерода. Круговорот всех элементов – азота, фосфора, серы, железа, марганца, кальция и др. – теснейшим образом связан с метаболизмом углерода как прямо, так и косвенно через изменения физико-химических условий среды.

За последние 40 лет написан ряд обобщающих работ по водной микробиологии (ZoBell, 1946; Рубенчик, 1948; Кузнецов, 1952; Салимовская-Родина, 1958; Крисс, 1959; Соколова, Каровайко, 1964; Кузнецов, 1970; Горленко и др., 1977; Сорокин, 1982).

За это время подытожены результаты исследований по содержанию и деятельности бактерий в отдельных водоемах (Разумов, 1962; Гамбарян, 1968; Цыбань, 1970; Новожилова, 1973; Богданов, 1975; Гак, 1975; Гулая, 1975; Драбкова, 1981). Предложены и улучшены многие методические приемы изучения бактерий, обобщенные в соответствующих руководствах (Перфильев, Габе, 1961; Салимовская-Родина, 1965; Wright, Hobbie, 1965; Jannasch, 1969; Rheinheimer, 1974; Романенко, Кузнецов, 1974), обобщены результаты изучения отдельных групп микроорганизмов: сульфатредуцирующих (Иванов, 1964), тионовых (Соколова, Каровайко, 1964), хемосинтезирующих (Заварзин, 1972), метанооксиляющих (Малашенко и др., 1978) и т.д.

Наблюдаемое явление

Из 1000-10000 эк. в водоемах лишь одна прорастает в колонию на МПА

В период интенсианого разамтия на среде из воды количество сапрофитных бактерий совпадает с общим

Скорость размножения бактерий в водоемах равна таковой многих планктонных растений, простейших и ракообразных, хотя потребление кислорода на дыхание свидетельствует об интенсивном метаболизме и разрушения органического вещества бактериями

В предельных десятикратных разведении на стерильной воде растущие на МПА бактерии вначале обнаруживаются во 2-3-х, а после инкубации в 5-8-х разведениях, что совпадает с количеством учетных методом прямого подсчета. Не удается найти разведения, в которых были бы обнаружены бактерии методом прямого счета и не было бы роста на МПА

В водоемах по мере возрастания трофия и в загрязненных органическими веществами водах соотношение между общим количеством бактерий и сапрофитами уменьшается

Его возможное объяснение

В естественных условиях у большинства олигокарбовых бактерий утеряны адаптивные ферменты роста на богатых органическими веществами средах

В период интенсианого роста на воде при времени удвоения численности 2-3 ч в клетках активируются все ферментные системы и клетки приобретают способность расти на средах, подобных МПА

В естественных условиях бактериальные популяции состоят из активно размножающихся и медленно размножающихся бактерий. Большие величины λ получаются в результате введения в формулу при расчетах значительного количества балластных клеток. Основную роль в разрушительных процессах играют быстро размножающиеся микроорганизмы, время удвоения которых приводит к быстрому получаемых в водоемах величинам

В последующие разведения вначале попадают олигокарбовые клетки, не способные расти на МПА, но после интенсианого разведения в процессе инкубации они приобретают эту способность

По мере возрастания трофия все большее количество бактерий соотносится с большими концентрациями органического вещества и все большее количество клеток имеет полный набор ферментов; возрастает также количество сапрофитных организмов

Постепенно стала выясняться и еще одна важнейшая роль бактерий как источников питания для беспозвоночных животных (Гаевская, 1938; Салимовская-Родина, 1948; Сорокин, 1966; Монаков, 1976). Стало очевидным, что у истоков пищевой цепи в водоемах также находятся бактерии. Несмотря на малые размеры, их высокая воспроизводительность позволяет синтезировать в течение года значительную биомассу, зачастую соизмеримую с первичной продукцией органического вещества в процессе фотосинтеза. Бактерии непрерывно поставляют пищу для самых многочисленных групп животных – простейших, червей, моллюсков, ракообразных. Этот мощный и постоянный источник пищи сказывается на всей пирамиде питания, так как находится у ее основания. Роль бактерий велика еще и потому, что они превращают растворенные и трудноусвояемые для животных органические соединения, такие как гуминовые, клетчатку, газообразные и жидкие углеводороды, в полноценные белки и углеводы.

Таким образом, бактерии стоят во главе двух мощных потоков – минерального для автотрофных организмов и органического для питания животных.

Все более высокоорганизованные существа буквально погружены в среду, насыщенную микроорганизмами, которые находятся и на поверхности, и внутри организмов.

Г л а в а 2

ТИПОЛОГИЯ ВОДОЕМОВ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ МИКРООРГАНИЗМОВ

Общее содержание бактерий в воде находится в теснейшей связи с трофическим типом водоема.

Преимущество микробиологической индикации степени трофии состоит в стабильности этого показателя в течение года, так как по сезонам содержание бактерий не изменяется так резко, как это происходит с водорослями или беспозвоночными животными. Поэтому о типе водоема можно судить по пробам, отобранным в любой период, с некоторыми поправками.

Становится все более очевидно, что в воде и донных отложениях микроорганизмы распределяются не хаотично, а подчиняются определенным закономерностям, т.е. они располагаются по специфическим экологическим нишам, в которых находят наиболее благоприятные условия существования. Учение об экологических нишах микроорганизмов только еще начало развиваться (Горленко и др., 1977; Романенко, 1978; Кузнецов, Романенко, 1979).

КЛАССИФИКАЦИЯ И ТИПОЛОГИЯ ВОДОЕМОВ

Классификация, типология и систематика – термины, отражающие понятие упорядочения. По существу же они сильно различаются между собой.

Систематика – явление высшего порядка, здесь устанавливаются филогенетические, родственные признаки, когда разные организмы имеют одного предка и устанавливается их историческое родство. Такова систематика живых организмов от микроорганизмов до высших голосеменных, цветковых растений и животных.

Классификация – искусственно созданный человеком порядок вещей для удобства расположения, нахождения или изучения. Имеется множество классификаций водоемов, предложенных разными специалистами по признакам, не имеющим между собою никаких связей или со слабо выраженными связями.

Разными авторами в зависимости от цели в основу классификации водохранилищ положены различные признаки и принципы: по морфометрии и соотношению площадей и объемов литорали, пелагиали и бентали (Долгов, 1948), по полезной емкости и объему (Фортунатов, 1963), по комплексу геоморфологических признаков и расположению над уровнем моря (Авакян, Шаралов, 1962), по химическому составу воды (Баранов, 1961), по ландшафтным зонам и ценным породам рыб (Дрягин, 1957), по происхождению и морфометрии (Жадин, 1958), по развитию донной фауны (Иoffee, 1961), по рыбопродуктивности (Тюрин, 1961), по хозяйственному использованию (Thomas, Harbeck, 1956). Энергетики классифицируют водоемы по потенциальной возможности получения энергии при определенном перепаде воды, в сельском хозяйстве их подразделяют по объему используемой воды для ирригационных надобностей, рыбоводы – по площади зарыбления, альгологи – по развитию преобладающих видов водорослей, географы – по географическому расположению, по высоте над уровнем моря, гидрологи – по характеру ложа, площади, глубине, объему воды и т.д.

Все классификации в значительной степени искусственные, в основу их положен какой-либо один или ряд признаков, имеющих наиболее важное значение для специалистов того или иного профиля.

В основу классификации озер различными авторами положены разные признаки аazonального и зонального характера (Абросов, 1962). Форель (Forel, 1901) подразделил все озера по температуре воды и особенностям стратификации на три типа: теплые, холодные и смешанные. Хатчинсон (Hutchinson, 1957) разделила озера на два типа, исходя из перемешивания воды: голомиктические, подвергающиеся полному перемешиванию в течение года, с подразделением на мезомиктические и димиктические (перемешивание воды происходит соответственно 1 или 2 раза в год), и меромиктические, не подвергающиеся перемешиванию или перемешивающиеся только в верхних слоях. В голомиктических в период стратификации выделяются слои эпи-, мета- и гипolimниона, в меромиктических – миксо-, хемо- и монимолимниона (Фортунатов, 1968).

Биологи, особенно специалисты, изучающие биологические процессы, пользуются всем известной азональной системой подразделения озер Тинеманна (Thienemann, 1925) и Науманна (Naumann, 1921). Это в сущности не классификация, а типизация, в основе которой заложены интегрирующие показатели, объединяющие множество факторов. Указанные авторы в качестве основного критерия типизации приняли содержание и распределение кислорода в толще воды. Первоначально они выделили два типа озер – олиготрофный и евтрофный, а затем был выделен дистрофный¹ тип. В первом типе озер кислород присутствует и мало изменяется в толще воды в течение года; во втором наблюдаются резкие изменения содержания кислорода по сезонам и по глубине от полного дефицита в гипolimнионе до пересыщения в эпилимнионе; в третьем типе кислород присутствует по всей толще, а вода окрашена гуминовыми соединениями.

В дальнейшем были выделены озера с промежуточными показателями между первыми двумя типами – мезотрофные. Б.А. Грезе (1933) предложил ввести дистрофирующий тип.

Все водоемы в северных и умеренных широтах хорошо укладываются в рамки этой типизации, и лишь в тропических широтах кислород не может служить интегрирующим признаком. При высокой температуре даже при малом содержании органического вещества микробиологические процессы протекают настолько интенсивно, что в олиготрофных по всем другим показателям водоемах в гипolimнионе кислорода мало или совсем нет (Ruttner, 1963; Coche, 1968; Perez Eiris, 1977). Необходимо также учесть, что при повышенной температуре растворимость кислорода резко уменьшается. Следовательно, для типизации здесь следует использовать другие показатели.

Абдин (Abdin, 1949) полагает, что типизацию Тинеманна и Науманна, разработанную для озер, можно применять и для водохранилищ.

За последние 50 лет в гидробиологии накопилось много данных, которые могут быть использованы в качестве критериев, определяющих тип озер и водохранилищ.

Количество организмов и интенсивность биологических процессов также являются интегрирующими величинами. Развитие организмов определяется условиями окружающей среды: морфометрией водоема, прозрачностью воды, содержанием биогенных элементов, кислорода, температурой, pH, Eh и т.д. Поэтому по численности бактерий и особенно по интенсивности процессов фотосинтеза, деструкции, гетеротрофной ассимиляции CO₂ можно легко определить тип водоема (Винберг, 1960; Романенко, 1964б).

Степень трофии водоема дает наиболее полное представление об экологических условиях существования организмов и наиболее точно характеризуется набором признаков.

¹ Термины олиготрофный, евтрофный и дистрофный переняты у ботаников.

Олиготрофные водоемы отличаются большой глубиной, чаще всего их ложе образовано кристаллическими породами, а донные отложения состоят из гальки, песка, бедных органическими веществами глинистых отложений с высоким окислительно-восстановительным потенциалом ($\tau H_2 = 25-30$). В озерах, расположенных в северных районах, в донных отложениях часто идет образование железомарганцевых конкреций. Вода имеет низкую окисляемость и содержит мало взвешенных органо-минеральных частиц, прозрачность по диску Секки достигает 4-20 м. Сток биогенных элементов мал, содержание общего азота равно 0.005-0.08 мг N/л, фосфора - 0.005-0.02 мг/л, карбонатов - 2-7 мг C/л. Кислород присутствует во всей толще воды. Продукция органического вещества колеблется от 4 до 40 г C/(м²·год), количество бактерий - от 0.05 до 0.5 млн. кл./мл, гетеротрофная ассимиляция CO₂ летом разна 0.01-0.1 мкг C/(л·сут), летом pH 6.8-7.2. Почти никогда не наблюдается процессов образования и окисления метана, за исключением локальных прибрежных участков.

Особый тип олиготрофии наблюдается в водохранилищах пустынь и предгорных зон с громадным количеством взвешенных минеральных частиц, содержание которых доходит до 10-20 кг/м³ (Старостин, 1955). Прозрачность воды в них снижается до нескольких сантиметров, а численность микроорганизмов достигает десятков миллионов в миллилитре. Характерный признак таких водоемов - несоответствие между численностью бактерий и интенсивностью протекающих процессов, низкая продукция фитопланктона, малочисленное животное население (аргиллотрофный тип лимногенеза) (Naumann, 1932).

Мезотрофные водоемы характеризуются промежуточным набором признаков между олиготрофными и евтрофными. Они наиболее многочисленны на подзолистых почвах лесной и лесостепной зон, но встречаются во всех географических зонах. В мезотрофных водоемах преобладают серые, глинистые донные отложения или песчаные с детритным наилком. Как правило, это водоемы с глубинами 5-30 м, прозрачностью воды 1-4 м. Содержание общего азота 0.1-0.05 мг N/л, фосфора 0.005-0.05 мг/л, карбонатов 7-20 мг C/л. Продукция фитопланктона в них колеблется от 40 до 150 г C/(м²·год), общая численность бактерий составляет 0.5-2 млн. кл./мл, а гетеротрофная ассимиляция летом - 0.1-5 мкг C/(л·сут). Часто дефицит кислорода регистрируется в самых придонных слоях воды, иногда он охватывает всю толщу гипolimнича и усиливается зимой. Однако полное отсутствие кислорода во всей толще воды наблюдается локально и не каждую зиму. Нередко в донных отложениях развиваются метанобразующие бактерии, а в воде, особенно в придонных слоях, - метанооксиляющие. Зимой на отдельных участках водоема в зависимости от интенсивности процессов газотделения со дна метанооксиляющие бактерии развиваются вокруг "шалок" метана и тогда может наблюдаться явление "перевернутого дня", при котором кислорода у поверхности содержится меньше, чем в сере-

дине и даже в придонных слоях воды. Летом pH 7.2–8, rH_2 в илу равен 15–25.

Е в т р о ф н ы е водоемы встречаются повсеместно, но чаще в лесостепной и степной зонах на богатых черноземах. Чаще всего это неглубокие водоемы с обильным поступлением биогенных элементов с водосборной площади, содержание которых в воде достигает 0,5–1,5 мг N/л, 0,1 мг P/л. Различаются первично- и вторичноэвтрофные озера и водохранилища, т.е. с естественной евтрофикацией и возникшей под воздействием бесхозяйственной деятельности человека. Донные отложения богаты органическими соединениями и биогенными элементами, но в ряде случаев, в южных районах с высокой температурой воды и при глубине 30–40 м, основная часть поступающих взвешенных веществ „сгорает“ в толще воды, где и осуществляется круговорот биогенных элементов, а в иловые отложения попадают сильно минерализованные остатки. Прозрачность воды в таких водоемах составляет 0,3–2 м, а растворенный кислород чаще всего находится лишь в поверхностном слое воды, где летом наблюдаются значительные суточные перепады в его содержании. Зимой, особенно в мелководных озерах, наступает резкий дефицит кислорода. Постоянно происходит интенсивное метановое брожение и газоотделение со дна водоема с окислением растворенного газа в аэробной зоне под воздействием метанокисляющих бактерий, что также отрицательно влияет на кислородный режим. При наличии в воде сульфатов бурно развиваются процессы их редукиции с образованием свободного сероводорода и понижением в илах окислительно-восстановительного потенциала ($rH_2 = 7-17$). Продукция фитопланктона в эвтрофных водоемах колеблется от 150 до 600 г C/(м²·год), численность бактерий – от 2 до 15 млн.кл./мл со значительным изменением в течение суток, а гетеротрофная ассимиляция – от 5 до 70 мкг C/(л·сут), летом pH 8–9,5, содержание карбонатов равно 15–40 мг C/л.

Д и с т р о ф н ы е водоемы представляют собой особый вид олиготрофии с наличием в воде значительного количества окрашенного органического вещества и слабо идущими процессами его минерализации. Располагаются они чаще всего в лесной северной и южной подзоне тайги. Питают их болотные воды, с цветностью от 200 до 1000° по хромово-кобальтовой шкале с активной кислотностью среды 4–6,5, содержащие большие количества гуминовых веществ. Прозрачность воды до 2–4 м. Карбонатов чрезвычайно мало, от миллиграммов углерода на литр до нулевых величин, биогенных элементов 0,001 мг N/л, 0,01 мг P/л. Выше обычного содержание фенольных соединений естественного происхождения (Ромаченко, Кузнецов, 1976). Первичная продукция органического вещества в результате фотосинтеза фитопланктона составляет 10–20 г C/(м²·год), а численность бактерий – 1,5–2 млн.кл./мл при слабой их активности, гетеротрофная ассимиляция – 0,05–0,1 мкг C/(л·сут). Донные отложения часто представлены торфяниками, песками или обедненными почвами подзолистого типа, богатыми органическими соединениями.

Вода насыщена кислородом от поверхности до дна. Окислительно-восстановительный потенциал высокий ($rH_2 = 18-25$).

Границы между отдельными типами в какой-то мере условные, особенно это проявляется при сравнении водоемов разных широт. Олиготрофный водоем севера Канады или на Аляске, установленный специалистами, отличается от аналогичного в южных штатах Северной Америки или средней полосы Европы. Так, олиготрофными называются озера севера Канады и Аляски с продукцией фитопланктона $0,7-4-10 \text{ г С/(м}^2 \cdot \text{год)}$ (Hobbie, 1964) и озера средних широт, где она колеблется в пределах $30-70 \text{ г С/(м}^2 \cdot \text{год)}$. Не все водоемы хорошо укладываются в указанную систему. Среди сотен тысяч озер и водохранилищ по любому признаку можно составить непрерывный ряд от самых малых до предельно высоких наблюдаемых величин. Многие водоемы находятся как бы на стыке двух типов, например мезотрофных и евтрофных, или выходят за пределы крайнего в ряду. В литературе уже появились такие термины, как ультраолиготрофные, гиперевтрофные. Поэтому возникла необходимость установить промежуточные типы. Любопытно, что идентичная типизация с похожими терминами опубликована почти одновременно (Романенко, 1973б; Wetzel, 1975).

Можно указать также на ряд водохранилищ и озер, которые нельзя еще причислить к евтрофным, но в то же время их нельзя считать и мезотрофными, например Ивановское водохранилище на Волге. Естественно поэтому было расширить интервал названий, который позволил бы точнее характеризовать крайние и промежуточные типы (табл. 10).

В табл. 10 наблюдаемые величины интенсивности фотосинтеза разбиты на семь интервалов, возрастающих в порядке арифметической прогрессии с коэффициентом 2¹. Также водоемы подразделены по величине прозрачности воды по диску Секки, по которой можно определить толщину эвфотической зоны, приняв, что она равняется утроенной прозрачности. При сравнении приведенного ряда с натурными величинами многие из них неплохо укладываются в указанную систему. Тем не менее как и ранее, при сопоставлении водоемов по продукции фитопланктона под 1 м² площади в ряде случаев наблюдаются неувязки. Действительно, такие совершенно разные по трофии водоемы, как оз. Байкал и Рыбинское водохранилище, при использовании в качестве критерия интенсивности фотосинтеза в столбе воды под 1 м² попадут в один и тот же тип водоемов, что совершенно неверно. Первое из них — громадный глубокий водоем с почти дистиллированной водой на больших глубинах, с прозрачностью от 6 до 40 м, малым содержанием биогенных элементов. У второго прозрачность 1-2 м, высокая плотность фитопланктона и бактерий. Однако продукция органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона в обоих водоемах выражается близкими величинами порядка $76-120 \text{ г С/(м}^2 \cdot \text{год)}$. Конечно же, степень

¹ В ряде случаев сделаны отступления, исходя из натуральных данных.

Т а б л и ц а 10

Расширенная типизация водоемов по степени трофии и примерные величины интенсивности фотосинтеза, численности бактерий и их активности

Типизация водоемов		Прозрачность воды по дис- ку Секки, м	Интенсивность фотосин- теза за год		Количес- тво бакте- рий, млн.кл./мл	Гетеротрофная ас- симляция CO_2 в наиболее теп- лый месяц, мкг C/(л.сут)
по Тинеману и Науману	с расширенным интервалом		г C/м ²	мг C/л в трофогенном слое		
Олиготроф- ный	Ультраолиготрофный	12 и больше	1-15	0.03-0.4	0.01-0.05	0.001-0.03
	Олиготрофный	6	15-60	0.4-3.3	0.05-0.18	0.005-0.1
	Олиготрофно-мезотроф- ный	3	60-90	3.3-10	0.18-0.5	0.02-0.15
Мезотроф- ный	Мезотрофный	1.5	90-120	10-22	0.5-1.38	0.1-3
	Мезотрофно-евтрофный	0.75	120-180	22-80	1.38-3.8	1-7
Евтрофный	Евтрофный	0.38	180-360	80-315	3.80-10.5	3-20
	Гиперевтрофный	0.25	360-640	315-853	10.5-30	10-70
Дистрофный	Дистрофный	3	5-20	0.5-2.2	0.5-3	0.05-0.5
	Умеренно-дистрофный	2	20-40	2.2-7	1.5-2	0.1-3

П р и м е ч а н и е. В каждой группе доверительный интервал величин равен ± 1.5 .

Т а б л и ц а 11

Интенсивность фотосинтеза в эвфотической зоне ряда водоемов в середине лета в абсолютных и относительных единицах

Тип водоема	Водоем	Местонахождение	Интенсивность фотосинтеза, мг С/(л·сут)	Относительные единицы
Ультраолиготрофный	Урозеро	Карелия	0,005	1
Олиготрофный	Пертозеро	"	0,032	7
Олиготрофно-мезотрофный	Алауксте	Латвия	0,056	11
Мезотрофный	Рыбинское водохранилище	Ярославская обл.	0,1	20
Мезотрофно-евтрофный	Иваньковское водохранилище	Калининская обл.	0,2	40
Евтрофный	Цимлянское водохранилище	Ростовская и Волгоградская области	0,5	100
Гиперевтрофный	Оз. Доткас	Латвия	11,4	9000
Дистрофный	Оз. Слокас	"	0,05	10

трофии определяется не суммой во всей толще воды, а содержанием в единице объема — организмов, биогенных элементов, интенсивности процессов, т.е. удельной продукцией, деструкцией или плотностью населения.

В табл.10 приведены данные по продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона в расчете на 1 л трофогенного слоя в разных водоемах, которые более чем в 4 раза отличаются один от другого. Количество бактерий в табл.10 распределено таким образом, что по их содержанию один тип водоема от другого отличается примерно в 2,75 раза, а гетеротрофная ассимиляция CO_2 произвольна. Как показатель интенсивности развития бактерий последняя хорошо коррелирует с разными типами водоемов, но пока еще мало получено натуральных данных.

Необходимо отличать также интенсивность фотосинтеза в конкретных физико-географических условиях местности и продукционные возможности воды данного водоема. Вода олиготрофных или мезотрофных озер крайнего севера в умеренных или тропических широтах дала бы продукцию, соответствующую богатым водоемам. Например, оз.Гурон (север США) и оз.Ильвайнэ в Африке (Родезия) сходны между собой по содержанию биогенных элементов, химическому составу воды и прозрачности, между тем первое олиготрофное, второе евтрофное (Beeton, 1965; Marshall, Falconer, 1973).

Вероятно, недалеко время, когда в зависимости от химического состава воды, термических условий и солнечной радиации возможно будет производить расчеты продукции фитопланктона хотя бы в первом приближении.

Исходя из конкретных результатов (табл.11), по удельной величине продукции фитопланктона в эвфотической зоне, выраженной в относительных единицах, водоемы разного типа различаются в десятки, сотни и тысячи раз.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ В ВОДОЕМАХ

Микроорганизмы распределяются в водоемах не хаотично, а в определенном порядке в зависимости от условий, „благоприятствующих“ их развитию. Экологическая ниша – это часть среды обитания организмов с характерными для нее топографическими, геометрическими, физико-химическими и биологическими условиями. Последние теснейшим образом связаны с типами водоемов, а также с температурным и кислородным режимом.

Одни микроорганизмы способны жить в широком диапазоне, другие локализируются лишь в узких пределах изменяющихся условий среды. Из наиболее существенных параметров среды можно назвать содержание различных органических веществ и кислорода, pH, окислительно-восстановительный потенциал, температуру, наличие определенных минеральных или газообразных компонентов, свет, течение, ветровое перемешивание, наличие стратификации и т.д.

В водоемах имеется три среды обитания микроорганизмов: водная толща, донные отложения, поверхность различных предметов, в которых можно выделить ряд экологических ниш.

ВОДНАЯ ТОЛЩА

Э п л и м н и о н

Поверхностная пленка воды.

Ниша активного фотосинтеза.

М е т а л и м н и о н

Ниша активных деструкционных процессов.

Верхняя зона температурного скачка – первичной деструкции фитопланктона и регенерации биогенных элементов.

Нижняя зона температурного скачка – окисление метана и водорода в мезотрофных и евтрофных водоемах.

Г и п о л и м н и о н

Ниша дрякисления взвешенных органических соединений (в аэробных условиях – вся толща гипolimниона в олиготрофных и мезотрофных водоемах, в анаэробных – в евтрофных).

Ниша окисления восстановленных соединений железа и марганца (придонные слои воды в олиготрофных водоемах), метана, водорода и сероводорода (в мезотрофных).

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ

Экранирующий слой донных отложений.

Формирование железо-марганцевых конкреций (в олиготрофных озерах).

Микроаэрофильные процессы окисления органического вещества, метана, сероводорода и водорода (в мезотрофных водоемах).

Образование метана и сероводорода (в евтрофных водоемах).

Ниша анаэробных процессов на некоторой глубине в илу (метановое, маслянокислое брожение и редукция сульфатов в мезотрофных и евтрофных водоемах).

Ниша затухания микробиологических процессов и консервации органического вещества в глубоких слоях ила.

ПОВЕРХНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ ПРЕДМЕТОВ

Ниша перифитонных организмов на неживых субстратах.

Ниша перифитонных микроорганизмов на подводной части погруженных растений, на животных.

Само собой разумеется, ниши выделены с некоторой долей условности. Некоторые бактерии могут существовать в нескольких экологических нишах. Схема дана для стратифицированных водоемов. В период стагнации в тех из них, где не бывает температурного расслоения воды, ниши будут смешаться. В меромиктических озерах появляется ниша фотосинтезирующих бактерий и ниша сероводородного слоя. Приведенное ниже описание ниш микроорганизмов следует рассматривать лишь как схему, которая в дальнейшем будет детализироваться, тем не менее подразделение водоемов на экологические ниши полезно. Мы не останавливаемся на подробном описании каждой экологической ниши и даем лишь их краткую характеристику.

1. Поверхностная пленка воды характеризуется высокой плотностью бактериального населения с повышенной концентрацией в естественных условиях легких фракций органического вещества (углеводороды, липиды). Здесь интенсивно развиваются *Caulobacter*, *Hyphomicrobium*, низшие грибы.

2. Ниша активного фотосинтеза — это эвфотическая зона водоема, где господствует фитопланктон (живые, активные, молодые, успешно борющиеся с бактериями клетки водорослей). Она характеризуется высоким содержанием кислорода, щелочными величинами pH, малым содержанием биогенных элементов. Большинство бактерий находится здесь во взвешенном состоянии.

3. Ниша активных деструкционных процессов характеризуется тем, что сюда в массовых количествах из вышележащего слоя попадают оседающие клетки водорослей. В результате температурного изменения плотностей ниже- и вышележащих слоев воды они концентрируются в узком диапазоне, мертвые или ослабленные при попадании в неблагоприятные условия (отсутствие света) быстро атакуются бактериальным населением и подвергаются минерализации. Эта ниша характеризуется еще достаточным содержанием кислорода, но тем не менее уже происходит понижение окислительно-восстановительного (О-В) потенциала. На водорослях в массовом количестве обнаруживаются прикрепленные бактериальные клетки, в нижележащих слоях встречаются бесформенные детритные частицы органического вещества. В результате разложения в первую очередь белковой фракции интенсивно протекает регенерация биогенных элементов и в массовых количествах развиваются животные бактериофаги. Здесь на частицах детрита и отмирающих водорослях постоянно встречаются *Caulobacter*, аммонифицирующие и нитрифицирующие бактерии. При отсутствии кислорода в гипolimнии в нижнюю зону температурного скачка снизу поступают метан,

водород и сероводород, которые концентрируются в гипolimнионе ввиду повышенной растворимости при более низкой температуре воды, а окисляются на стыке гипо- и металимниона. Поэтому в нижней зоне температурного скачка наблюдается высокая плотность метан- и водородокисляющих бактерий.

4. В нижележащей нише, которая во многих олиготрофных озерах представлена многометровой толщей, взвешенные частицы органического вещества с малой удельной массой, подвергаясь дальнейшему окислению, медленно перемешаются ко дну. Скорость их минерализации зависит от температуры, глубины водоема, содержания кислорода и других факторов. В евтрофных озерах в этой нише преобладают анаэробные процессы, а следовательно, и анаэробные микроорганизмы. В ряде случаев здесь развиваются бактерии, характерные для донных отложений – сульфатредуцирующие, денитрифицирующие, а вероятно, и метанообразующие. Общая плотность бактериального населения в этой нише меньше, чем в вышележащей.

5. В олиготрофных водоемах на нижней границе гипolimниона в придонных слоях воды подвергаются окислению медленно диффундирующие из донных отложений соли закисного железа и трехвалентного марганца. В мезотрофных озерах в случае, когда гипolimнион не лишен кислорода, окисление озерного газа происходит также в придонных слоях воды. Поэтому в первом случае в этой зоне будут встречаться железо- и марганецокисляющие бактерии, во втором метан- и водородокисляющие, нитрифицирующие.

6. Самый поверхностный слой иловых отложений – экранирующий – с полным основанием можно назвать поверхностной пленкой. Зачастую концентрация бактерий здесь настолько велика, что даже в прямом смысле название соответствует действительному положению вещей. На экранирующем слое концентрируются все „падающие“ сюда частицы, как минеральные, так и органические, которые здесь разрушаются. В нижележащий слой органического вещества может попадать лишь в результате диффузии или переноса олигохетамми (Robbins, 1981), перемешивания или бентосными рыбами и т.д. В олиготрофных водоемах здесь наряду с придонными слоями воды (предыдущая ниша) происходит окисление восстановленных соединений железа и марганца, которые образуют железо-марганцевые конкреции. При наличии в донных отложениях сульфатов в олиготрофно-мезотрофных водоемах в процессе образования сероводорода даже в незначительном количестве железо и марганец постоянно растворяются и поступают в придонные слои воды или поверхностный слой ила и вновь выпадают в осадок, т.е. возникает своего рода микрокруговорот этих элементов, служащих переносчиками электронов между восстановленной серой донных отложений и кислородом воды.

В мезотрофных водоемах на поверхности ила интенсивно идут процессы окисления метана, водорода, сероводорода, аммония. Поэтому в первом случае постоянно присутствуют железобактерии, во втором – метанокисляющие, водородокисляющие, тионовые и нитрифицирующие.

В евтрофных и меромиктических озерах на поверхности донных отложений имеются достаточно благоприятные условия для жизнедеятельности метанообразующих и сульфатредуцирующих бактерий.

7. В подавляющем большинстве мезотрофных и евтрофных водоемов на некоторой глубине от поверхности ила господствуют процессы образования метана, редукции сульфатов и маслянокислого брожения. Соответственно здесь преобладают и микроорганизмы, осуществляющие данные процессы. Как правило, в этих слоях отмечены наиболее низкие значения О-В потенциала, летучие органические кислоты (от муравьиной до валериановой), которые легко расщепляются с образованием метана. Вся толща ила пропитана пузырьками метана, водорода и углекислоты. В олиготрофных водоемах отмечено микрозональное строение иловых отложений. Отдельные группы бактерий концентрируются в виде тонких слоев в несколько десятых долей миллиметра.

8. С глубиной микробиологические процессы постепенно затухают в результате уменьшения легкоусвояемых фракций органического вещества, уменьшения биогенных элементов и других факторов. Зачастую даже О-В потенциал в этих слоях донных отложений повышается. Процессы разложения органического вещества протекают медленно, увеличивается относительное содержание бактериальных спор, возрастает содержание минеральных компонентов. Это — зона затухания процессов.

9. На любом погруженном в воду предмете моментально поселяются бактерии, водоросли, а затем более крупные организмы — простейшие, рачки, моллюски, в результате чего возникают своеобразные биоценозы с присущим для них потоком энергии и биотическими связями. Субстратом для них могут служить камни, стволы деревьев, железобетонные сооружения, трубы и пр. Состав населения таких перифитонных биоценозов будет зависеть от местонахождения предметов — в аэробной или анаэробной зоне, освещаемой или без доступа света, в темноте. Соответственно этому будут развиваться аэробные или анаэробные микроорганизмы, фотосинтезирующие или гетеротрофные.

10. Особая ниша — перифитонных организмов — образуется на стеблях и листьях погруженных или полупогруженных высших водных растений. Перифитонные биоценозы в течение вегетационного периода изменяются, так как меняется сам субстрат. Основная масса бактерий развивается осенью в период отмирания растений. Поселяющиеся здесь организмы хорошо обеспечены органическими веществами в виде прижизненных выделений растений или отмирающих их частей. Поэтому в этой нише относительно много сапрофитных бактерий, многие из которых содержат амилалитические ферменты, как например, клетчатковые бактерии. На поверхности стеблей и листьев часто встречается *Azotobacter* (Салимовская-Родина, 1939). Таким образом, учение о типизации водоемов нашло новое обоснование и дальнейшее развитие в области водной микробиологии. Численность бактерий и интенсивность процессов, подобно кислороду в системе Тинеманна и Науманна, есть показатели интегрирующие,

отражающие состояние окружающей среды. В свою очередь в каждом типе водоемов жизнедеятельность специфических групп микроорганизмов приурочена зачастую к очень узким, специфическим условиям среды, которые мы еще не всегда можем очертить.

Определение численности микроорганизмов и деятельности их в отдельных нишах – важнейшая задача для микробиологов на ближайшее будущее.

Глава 3

НЕКОТОРЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ

Процессы продукции и деструкции органического вещества в водоемах настолько тесно переплетаются между собой, что их зачастую невозможно разделить. Продукты фотосинтеза почти сразу же частично используются самими автотрофными организмами, в результате чего разрушаются до конечных продуктов метаболизма.

Применение меченых атомов в середине XX в. изменило наши представления о биохимических процессах жизнедеятельности организмов. В настоящее время хорошо отлаженная теория автотрофии и гетеротрофии требует пересмотра. Стало ясно, что многие автотрофные организмы ассимилируют органические вещества, а гетеротрофные – свободную углекислоту. Интенсивность продуцирования органического вещества в процессе фотосинтеза только начала изучаться, а наши познания в этом вопросе еще недостаточны.

Первые методы определения продукции фитопланктона были предложены еще в начале века (Pütter, 1908). Наиболее верную схему определения продукции под 1 м² водоема дал Г.Г. Винберг (1934, 1937). Интенсивно этим вопросом занялись лишь после разработки радиоуглеродного метода (Steemann-Nielsen, 1952), высокая чувствительность которого позволяет проводить анализы в бедных водах с минимальным количеством водорослей.

В СССР впервые радиоуглеродный метод был применен в 1950 г. С.И. Кузнецовым (1955), а его особая модификация разработана Ю.И. Сорокиным (1956).

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ РЕЗУЛЬТАТАМИ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА, ПОЛУЧЕННЫМИ КИСЛОРОДНЫМ И РАДИОУГЛЕРОДНЫМ МЕТОДАМИ

Скляночный кислородный и радиоуглеродный методы определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона в настоящее время преобладают над другими и применяются большинством исследователей. Сравнение обоих методов диктуется насущной необходимостью сопоставления величин, получаемых разными авторами, использующими тот или иной из них.

Впервые сравнение этих методов было произведено Стиманном-Нильсеном (Steemann-Nielsen, 1954). Он пришел к выводу, что величина фотосинтеза фитопланктона, определяемая с помощью ^{14}C , соответствует валовой продукции. По его мнению, к ошибкам скорее приводит кислородный метод, поскольку, как он полагал, развитие бактерий в темных склянках не соответствует их развитию в светлых, так как в последних оно может задержаться коротковолновой радиацией, особенно при длительной экспозиции. Иными словами, в темных склянках потребление кислорода на дыхание бактерий идет гораздо интенсивнее, чем в светлых.

Подробно этот вопрос обсужден в работе Ваккаро и Райтера (Vaccaro, Ryther, 1954). В ней авторы излагают результаты своих опытов по влиянию света на развитие бактерий в светлых и темных склянках. Опыты проводились с водой без фитопланктона. Результаты сравнивались по количеству бактерий и потреблению кислорода. Авторы пришли к выводу, что коротковолновая радиация задерживается стенками склянок и что на глубине 10 дюймов от поверхности воды в море летального влияния радиации на бактерии не наблюдается.

Сравнивая кислородный и радиоуглеродный методы при определении фотосинтеза в чистой культуре диатомовых водорослей, Райтер и Ваккаро (Ryther, Vaccaro, 1954) пришли к выводу, что в опытах, длящихся 6-24 ч, оба метода дают сходные результаты. При экспозиции культуры более 24 ч величина продукции, полученная с помощью ^{14}C , была ниже, чем валовой фотосинтез. В дальнейшем Райтер (Ryther, 1954) установил, что суточная величина фотосинтеза, определяемая радиоуглеродным методом, равна чистой продукции, а это, по его мнению, объясняется реассимиляцией выдыхаемой водорослями углекислоты, которая по каким-то причинам для водорослей предпочтительнее, чем CO_2 среды.

Опыты (Ryther, 1956) были произведены с чистой культурой жгутиковых водорослей, помеченных сплошной меткой ^{14}C . В темноте активность водорослей за 24 ч снижалась на 20% от исходной величины, а на свету нет. При этом не учитывались клеточные выделения водорослей на свету и в темноте, что могло сказаться на результатах.

Стиманн-Нильсен и Холи (Steemann-Nielsen, Kholy, 1956), однако, утверждают, что мнение Райтера, по которому с помощью радиоуглеродного метода определяется чистая продукция, ошибочно. По их представлению, разница в результатах, полученных кислородным и радиоуглеродным методами, является следствием того, что дыхание бактерий ослабевает за счет выделения водорослями антибиотических веществ. Этого не происходит в темных склянках. В подтверждение авторы приводят данные своих опытов, в которых склянки экспонировались 4 ч.

Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов было произведено также Г.Г. Винбергом и В.Л. Калером (1960). Опыты велись в озерах различной продуктивности и на разных глубинах. Дыхательный коэффициент был принят за 0.8, поправка на дискриминацию ^{14}C не вводилась. Авторы пришли к выводу, что с помощью радиоуглеродного метода при экспозиции склянок в течение суток получается валовая продукция.

Резюмируя свои опыты, Волленвейдер и Науверк (Vollenweider, Nauwerk, 1961) пришли к выводу, что величина фотосинтеза, установленная радиоуглеродным методом, относится к величине, полученной кислородным методом, как 1 : 1.6 или 1 : 1.7 с колебаниями 1 : 0.9 и 1 : 4.

Роде (Rodhe, 1958) считает, что радиоуглеродный метод позволяет получить величины, средние между валовой и чистой продукцией.

Наконец, подводя итоги изучения первичной продукции органического вещества морей и океанов, Стиманн-Нильсен (Steemann-Nielsen, 1964) пришел к заключению, что при кратковременных экспозициях склянок радиоуглеродный метод дает величину, равную валовой продукции, а при суточных экспозициях — чистой.

Разница в результатах у различных авторов более чем на 30% получается только за счет того, что при пересчетах единиц кислорода на углерод принимался разный дыхательный коэффициент.

Значительное влияние на величину продукции, определяемую радиоуглеродным методом, оказывают выделения клеток водорослей, которые проходят через фильтр и не учитываются счетчиком Гейгера. Это очень убедительно показано в работе Фогга с соавторами (Fogg et al., 1965).

В водохранилищах Волги и Дона в 1965 г. на 49 станциях кислородным и радиоуглеродным методами было произведено определение интенсивности фотосинтеза фитопланктона (Романенко, 1967). Дыхательный коэффициент при пересчете кислородных единиц в углерод принят за единицу. Поправка на изотопический эффект при расчетах интенсивности фотосинтеза не вводилась, так как она недостаточно отработана и неопределенна (Винберг, Калер, 1960; Рудаков, 1961).. Поправочный коэффициент на самопоглощение бета-излучения в осадках BaCO_3 первоначально был внесен по калибровочной кривой Ю.И. Сорокина (1962б). В дальнейшем при уточнении калибровочной кривой на самопогло-

Т а б л и ц а 12

Сравнение величин продукции фитопланктона, полученных кислородным и радиоуглеродным методами, в водохранилищах Волги и Дона

Число станций	Кислородный метод, мг С/(л·сут)		Радиоуглеродный метод, мг С/(л·сут) с поправками		Отношение по „А“		Отношение по „В“	
	валовая	чистая	по Сороскину „А“	по Романенко „В“	валовой/ ¹⁴ С	чистой/ ¹⁴ С	валовой/ ¹⁴ С	чистой/ ¹⁴ С
49	1169	0.808	0.772	0.901	1.51	1.05	1.29	0.9

шение бета-излучения в осадках $BaCO_3$ (Романенко, 1971в) результаты были пересчитаны вновь. В табл. 12 приведены лишь средние: по уточненным данным отношение валовой продукции к продукции, определенной с помощью ^{14}C , равно 1.29, чистой к ^{14}C - 0.9.

При нанесении на графики соотношений валовой и чистой продукции к величине, полученной радиоуглеродным методом, в первом случае 92% точек ложатся влево от медианы в сторону оси ординат, во втором они разделились поровну (рис. 6). Из этого следует, что интенсивность фотосинтеза, полученная радиоуглеродным методом, меньше валовой и почти равна чистой.

Близкие результаты, которые после соответствующих перерасчетов приближаются к коэффициентам, приведенным нами, были получены В.М. Кудрявцевым (1974).

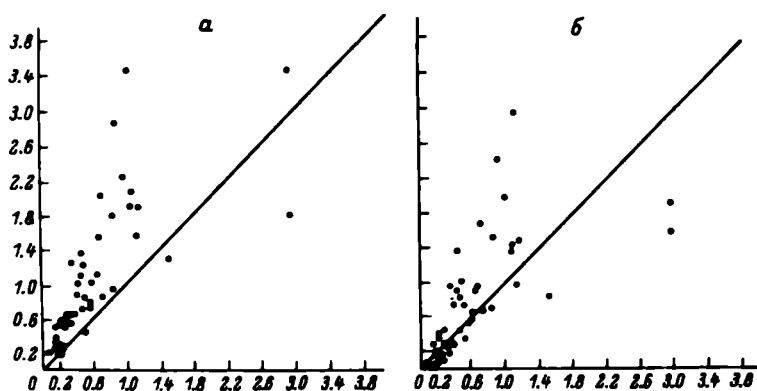


Рис. 6. Соотношение между величинами интенсивности фотосинтеза при использовании скляночного метода в кислородной и радиоуглеродной модификациях.

а - валовая к радиоуглеродной продукции; б - чистая к радиоуглеродной. Расположение точек - соотношение величин вокруг медианы. По оси ординат - валовая (а) и чистая (б) продукция; по оси абсцисс - результаты, полученные радиоуглеродным методом.

Таким образом, разницы в величинах интенсивности фотосинтеза, определенная скляночным методом в кислородной и радиоуглеродной модификациях, обуславливается рядом причин.

1. Неопределенностью дыхательного коэффициента, который разными авторами при расчетах применяется в пределах 0.8–1.2 (разница между крайними величинами от одного этого коэффициента равна 40%).

2. Временем экспозиции проб: чем короче экспозиция, тем результаты ближе к валовой продукции, и наоборот.

3. Поправками на величину самопоглощения бета-излучения в осадках карбоната бария при использовании для подсчета радиоактивности счетчиков Гейгера-Мюллера.

4. Самопоглощением бета-излучения в кремневых оболочках диатомовых водорослей.

5. Реассимиляцией выдыхаемой водорослями $^{14}\text{CO}_2$ и пр.

Задача настолько сложная, что, вероятно, следует идти по пути формального установления соотношений величин, получаемых кислородным и радиоуглеродным методами в каждой лаборатории, где проводятся подобные анализы. Таким образом, в этом вопросе мы должны пока удовлетвориться чисто формальными результатами.

Из вышеизложенного следует, что продукция органического вещества в водоемах в результате фотосинтеза фитопланктона – явление чрезвычайно сложное. В ряде случаев применение ^{14}C приводит к известным трудностям, тем не менее использование ^{14}C увеличило наши возможности, расширило рамки наших представлений и мы ощутили более сложное состояние продукционного процесса даже на первых его этапах.

РАСХОД СВЕЖЕСИНТЕЗИРОВАННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА КЛЕТКАМИ ВОДОРosЛЕЙ И РЕАССИМИЛЯЦИЯ CO_2 ПРИ ФОТОСИНТЕЗЕ

Вопрос, с какой скоростью свежесинтезированное органическое вещество начинает выделяться из клеток водорослей, представляет большой интерес. Оно расходуется в виде прижизненных выделений или в процессе дыхания. По данным Фогга (Fogg et al., 1965), прижизненные выделения колеблются от 5 до 50%.

Нами при определении потерь свежесинтезированного органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктоном водоросли метились с использованием $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ в течение суток при естественных освещении и температуре. Затем часть пробы профильтровывалась через мембранный фильтр, на котором определялась радиоактивность организмов, и оставшиеся пробы помещались в темноту. Через 24–48 ч анализ повторялся.

Летом, спустя сутки после прекращения фотосинтеза, водоросли теряли в среднем 19.4% органического вещества (табл.13). На

Потери свежеинтегрированного органического вещества фитопланктоном в Рыбинском водохранилище (1967 г.)

№ станции	Август				Сентябрь					
	Первичная продукция органического вещества, мкг С/(л·сут)	Потери органического вещества через 24 ч		Потери органического вещества через 48 ч		Первичная продукция органического вещества, мкг С/(л·сут)	Потери органического вещества через 24 ч			
		мкг С/л	% от продукции	от исходной величины	от остатка после 24 ч		мкг С/л	% от остатка после 24 ч		
									мкг С/л	%
1	305	55	18.0	64	20.8	9	3.6	39	9	23.1
2	256	24	9.4	25	9.8	1	0.4	81	19	23.1
3	300	44	14.6	48	16.0	4	1.6	55	10	18.2
4	483	78	16.1	112	23.2	34	8.4	36	10	27.8
5	687	77	11.2	150	21.8	73	11.9	16	6	37.5
6	810	130	16.1	215	26.5	85	12.5	20	4	20.0
7	776	111	14.4	181	23.3	70	10.5	45	17	37.8
8	775	90	11.8	191	24.6	101	14.6	33	8	24.2
9	670	170	25.4	205	30.6	35	7.0	29	2	6.9
10	722	87	12.0	175	24.2	88	13.9	66	7	10.6
11	271	110	40.5	-	-	-	-	-	-	-
12	810	255	31.4	-	-	-	-	-	-	-
13	376	54	14.4	-	-	-	-	-	-	-
14	1230	450	36.5	-	-	-	-	-	-	-
15	427	80	18.7	-	-	-	-	-	-	-
Среднее	-	-	19.4	-	22.1	-	8.4	-	-	22.9

Примечание. Прочерки означают, что определения не проводились.

2-е сутки потери составили 8.4% от остатка после первых 24 ч. Осенью, несмотря на то что интенсивность фотосинтеза уменьшалась более чем в 10 раз, относительные потери были такие же, как летом (Романенко, 1971e).

Подобные результаты были получены В.М. Кудрявцевым (1973) и на других водохранилищах (% от исходной величины):

Водохранилища	Через 1 сут	Через 3 сут	Через 5 сут
Шекснинское	31.8	36.4	-
Рыбинское	22.1	39.2	56.5
Горьковское	26.1	41.4	53
Горьковское и Волгоградское	17.7	29.7	36.6
Среднее	24.4	36.6	48.7

Через 5 сут теряется почти половина синтезированного органического вещества. Эти потери представляют собой суммарную величину и состоят из прижизненных выделений органических соединений (Хайлов, 1971; Бульон, 1977) и образовавшейся в процессе дыхания CO_2 .

В опытах с чистой культурой хлореллы нами было установлено, что непосредственное выделение из клеток органического вещества, которое расходуется преимущественно на дыхание, составляет 5.7–19.7% (табл.14) от исходной интенсивности фотосинтеза. Интенсивность выделения $^{14}\text{CO}_2$ зависит от продукции водорослей и времени их пребывания в темноте. Самое любопытное, что свежесинтезированное органическое вещество очень быстро поступает в дыхательный цикл.

В дальнейшем было проверено (Романенко, 1971e; Кудрявцев, Романенко, 1972) высказанное Райтером (Ryther, 1956) соображение, что выделенная при дыхании водорослей CO_2 на свету сразу же реассимилируется. Райтер сделал этот вывод на основании того, что радиоактивность меченых водорослей *Dunaliella* на свету длительное время оставалась стабильной, а в темноте уменьшалась. Это могло быть не только в результате реассимиляции, но и в том случае, если на свету и в темноте интенсивность дыхания водорослей изменяется. Но Браун (Brown, 1953) с помощью изотопа кислорода еще ранее показал, что на свету и в темноте водоросли дышат с одинаковой скоростью.

В экспериментах, поставленных нами при прямом определении образовавшейся в процессе дыхания $^{14}\text{CO}_2$, установлено, что на свету CO_2 выделяется почти в 10 раз меньше, чем в темноте (табл.15). Почему же для организмов выдыхаемая углекислота предпочтительнее, чем находящаяся в окружающей среде? Можно предположить, что каждая клетка окружена облачком выдыхаемой CO_2 , которая сразу же используется вновь в процессе фотосинтеза. Реассимиляция CO_2 в описанных экспериментах составила 73–97%. Попытки разобщить клетки и выделенную углекислоту путем интенсивного перемешивания не привели к ожидаемым результатам.

Т а б л и ц а 14

Потери свеже синтезированного органического вещества
Chlorella pyrenoidosa при дыхании

Метилась на свету, ч	Стояла в темноте, ч	Интенсивность фотосинтеза за время ме- чения, мг С/л	Потери органического веще- ства в виде CO_2 при дыхании	
			мг С/л	% от синтезированно- го вещества
2	5	8,39	1	11.9
2	22	8.39	1.82	21.7
4	4	27.1	1.55	5.7
4	20	27.1	5.22	19.3
4	44	27.1	5.34	19.7
7	17	38.7	5.17	13.4

Т а б л и ц а 15

Реассимиляция CO_2 , выдыхаемой водорослями

Вид	Продолжи- тельность опыта, ч	Выделение CO_2 в среду на свету		Выделение CO_2 в среду в темноте		Реассими- ляция CO_2 , % от вы- деленной	
		мкг С/л	% от фо- тосинтеза	мкг С/л	% от фо- тосинтеза		
Chlorella pyrenoido- sa	Без перемешивания (исходное содержание меченого вещества на свету 1775, в темноте 2057 мкг С/л)						
	2	6.05	0.35	43.2	2.1	78	
	5	15	0.85	66	3.2	73	
	12	20.5	1.15	92	4.5	74	
	24	20	1.13	120	5.8	80	
	С перемешиванием (исходное содержание меченого орга- нического вещества 2400 мкг С/л)						
	5	9	0.37	79.5	3.3	89	
	12	8.7	0.36	119	4.9	93	
	24	28	1.16	141	5.9	80	
	Scenedes- mus quad- ricauda	Без перемешивания (исходное содержание меченого ор- ганического вещества 3115 мкг С/л)					
		2	12.5	0.4	125	4	90
		5	9.5	0.3	160	5.1	94
12		26.5	0.85	270	8.6	89	
24		32	1.02	315	10.1	90	
С перемешиванием (исходное содержание меченого орга- нического вещества 7300 мкг С/л)							
2		12	0.16	190	2.6	94	
5		10	0.13	385	5.2	97	
12		17.5	0.17	475	6.4	97	
24		20.5	0.27	565	7.7	97	

Таблица 16

Реассимиляция CO_2 хлореллой при разном содержании в среде карбонатов

Содержание карбонатов, мг С/л	Выделение CO_2 , % от меченого органического вещества		Реассимиляция CO_2 на свету, % от выделяемой при дыхании
	на свету	в темноте	
5.3	0.15	6.8	98
1000	4.8	8.3	42
2000	3.7	7.2	48

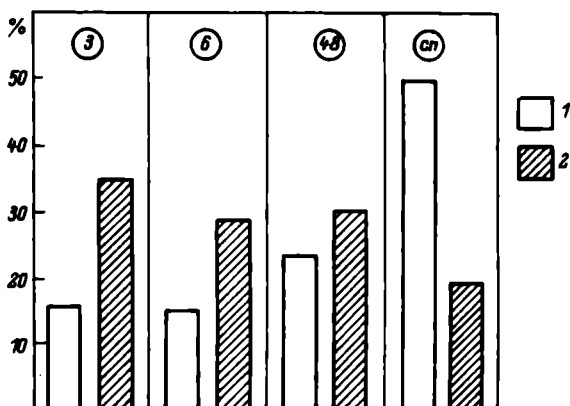


Рис. 7. Потери свеже синтезированного органического вещества клетками водорослей *Chlorella pyrenoidosa* за сутки в зависимости от продолжительности фотосинтеза, % от исходной продукции.

Цифры в кружках - время фотосинтеза на свету, ч; СП - сплошная метка. 1 - потери на свету; 2 - потери в темноте.

(Результаты получены нами совместно с венгерским ученым Лайошем Верешем и публикуются впервые).

При малом содержании карбонатов в окружающей среде выдыхаемая углекислота почти полностью реассимилируется (табл. 16), и лишь при очень большом содержании карбонатов, когда возле клетки создается громадная концентрация ионов CO_3 , реассимиляция уменьшается более чем наполовину. Из этого следует, что выдыхаемая CO_2 поступает в какой-то тонкий слой возле клетки.

Таким образом, часть свеже синтезированного органического вещества очень быстро выделяется из клеток водорослей. В водоемах за 24 ч от синтезированного за предыдущие сутки органического вещества теряется около 20%. Часть его выделяется в виде органического вещества, а часть в виде CO_2 , из чего следует, что

свежесинтезированное вещество быстро вступает в деструкционные процессы в организме водорослей.

Выдыхаемая в дневное время углекислота в большинстве случаев почти полностью реассимилируется, а в ночные часы выделяется во внешнюю среду. Этот процесс также влияет на соотношение величин фотосинтеза, получаемых кислородным и радиоуглеродным методами.

Образовавшееся в процессе фотосинтеза свежесинтезированное органическое вещество настолько быстро поступает в дыхательный цикл, что меченные ^{14}C водоросли в воронках на мембранном фильтре практически невозможно отмыть от выделяемой радиоактивной углекислоты. При этом выделение клетками CO_2 при кратковременной метке (3–6 ч) интенсивнее происходит в темноте, при сплошной метке организма на свету выделение CO_2 происходит почти в 2 раза быстрее (рис.7).

СУТОЧНАЯ ДИНАМИКА ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОЕМАХ

Под суточной динамикой продукции органического вещества подразумевается прирост его через ряд последовательных равных интервалов времени в течение суток. В печати подобных сведений немного. Это объясняется, по-видимому, тем, что определять прирост органического вещества за малые интервалы времени кислородным методом, который был основным до 1952 г., не представлялось возможным. Такие анализы, да и то в интервалах через 4 ч, были произведены лишь в евтрофных водоемах (Винберг, 1960; Uhlmann, 1975). С помощью ^{14}C наиболее тщательно проведены анализы Волленвейдером и Науверком (Vollenweider, Nauwerck, 1961).

Исследование суточной динамики интенсивности фотосинтеза позволяет выяснить оптимальные условия фотосинтеза, количество органического вещества, образуемого в первую и вторую половину дня, и его потери в темное время суток.

Для определения динамики прироста органического вещества в склянки с водой из водохранилища вносился меченный ^{14}C карбонат. Склянки экспонировались в водоеме у поверхности. Через каждые 2 ч из сосудов отбирались равные пробы воды, в которых определялась радиоактивность водорослей.

В умеренных широтах летом на рассвете прирост органического вещества происходит медленно – за 2 ч (4–6 ч по астрономическому времени) он равен 2–5% от суточной величины. После 6 ч в яркие солнечные дни интенсивность фотосинтеза стремительно нарастает и достигает максимальных величин между 8–12 и 14–18 ч при освещенности 10–30 тыс.лк. Во многих случаях в середине дня при освещенности 50–80 тыс.лк в результате избыточной инсоляции наблюдается депрессия фотосинтеза (Романенко, Кудрявцев, 1970; Романенко и др., 1971; Кудрявцев, 1974), особенно интенсивно

Т а б л и ц а 17

Продукция фитопланктона в Рыбинском водохранилище
в августе в первую и вторую половину суток, %
от суточной величины

Показатель	Период суток (время астрономи- ческое)	Результаты анализов			
		1966 г.	1967 г.	1968 г.	\bar{X}
Интенсивность фотосинтеза	0-12 ч	67	54	52	57.7
	12-21 ч	33	46	48	42.3
Потери органического вещества	За 2 ч в сумерки	4	4.5	2.5	3.7

Т а б л и ц а 18

Продукция фитопланктона в озерах Карелии в первую
и вторую половину суток, % от суточной величины

Озеро	1-12 ч	12-1 ч
Пуннус-Ярви	43	57
Кончозеро	51	49
Укшозеро	56	44
Урозеро	51	49
Пертозеро	54	46
Габозеро	56	44
Святозеро	61	39
Среднее без евтрофированного Святозера	52	48
Среднее по всем озерам	53	47

это происходит в горах, что свидетельствует о воздействии коротковолновой радиации (Романенко, 1981а).

Ассимиляция CO_2 прекращается к 20 ч, после чего органическое вещество, синтезированное за сутки, постепенно теряется. За 2 ч экспозиции в темноте потери составляют 2.5-4.5%. Как правило, в первую половину суток (до 12 ч) органического вещества образуется несколько больше, чем во вторую (табл.17).

В озерах Карелии в июне-июле продукция органического вещества при фотосинтезе (табл.18) также была несколько больше в первую половину суток (Кузнецов и др., 1971). Возможно, это происходит потому, что ночью в процессе деструкции высвобождаются биогенные элементы.

В тех случаях, когда интенсивность фотосинтеза в одной и той же пробе воды определялась в течение нескольких суток, наблюдалась следующая картина. С утра в течение светлого времени суток происходит прирост органического вещества, с 22 до 5 ч утра

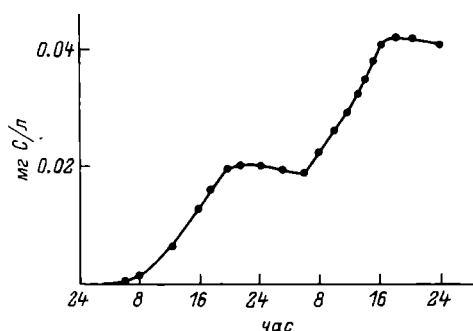


Рис. 8. Динамика прироста органического вещества фитопланктона в процессе фотосинтеза на свету и потерь в темное время суток в оз. Дрицзас (Латвия) в течение 48 ч.

По оси ординат — интенсивность фотосинтеза; по оси абсцисс — время.

наблюдается его убыль, на другие сутки утром происходит прирост новых порций и одновременно убыль старого и свеже синтезированного вещества, и т.д. (рис. 8). Отсюда можно представить, что в многодневном аспекте продукция фитопланктона может быть выражена как многоступенчатый пульсирующий процесс, в котором ранее синтезированное вещество уменьшается и сходит на нет — лишь очень небольшая часть его переходит в трудноразрушаемую фракцию, а свеже синтезированное — пополняет убыль. При этом прирост и расходы компенсируются в каком-то отдаленном времени.

Несмотря на громадную разницу в абсолютных величинах продукции (в олиготрофном Урозере в конце суток она составила 5 мкг С/л, в евтрофном Святозере — 400 мкг С/л), соотношение между приростом в конце и начале суток в разных озерах не столь велико (табл. 19).

По данным Хефера и Толлинга (Heffer, 1962; Tolling, 1965), в тропических водоемах в период с 10 до 14 ч продукция фитопланктона за 1 ч равняется 1/9, или 11% от дневной величины. Близкие результаты были получены на водохранилищах Кубы (Романенко, Перес Ейрис, Кудрявцев и др., 1979).

В среднем по многолетним данным в ясные дни в Рыбинском водохранилище (58° северной широты) в июле-августе за 2 ч с 10 до 12 ч образуется 19.3% органического вещества от суточной величины, в озерах Латвии — 18.4%. В озерах Карелии (62° северной широты) в июне-июле в то же самое время продуцируется 14.8% органического вещества фитопланктона (рис. 9). Как видно, интенсивность фотосинтеза в одно и то же время зависит от широты местности. В Карелии в период белых ночей график суточной динамики продукции фитопланктона растянут, южнее он более компактен.

Одна из особенностей продукции фитопланктона состоит в том, что на больших акваториях отношение интенсивности фотосинтеза в течение суток к таковой за короткий промежуток времени при постоянном освещении в люминостате для каждого суток есть величина постоянная, варьирующая в пределах аналитических ошибок.

На этом принципе основан метод определения продукции фитопланктона в больших водоемах в течение суток (Романенко, 1970а).

Т а б л и ц а 19

Динамика прироста органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона в озерах Карелии разной трофии, мкг С/л

Озеро	Время экспозиции												Время экспозиции								в темноте после 24 ч
	0-2	2-4	4-6	6-8	8-10	10-12	12-14	14-16	16-18	18-20	20-22	22-24	Часы от начала опыта								
	Часы от начала опыта												Часы от начала опыта								
	Часы от начала опыта												Часы от начала опыта								
	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	Часы от начала опыта								
Пункус-Ярви у озера	1.3	3.2	27	65	97	122	156	183	206	260	280	260									-
	0.7	0.17	0.7	1.4	2	2.6	4	4.2	4.5	5	5	5									-
	0.14	0.28	3.1	4	4.9	6.8	8.1	11	12	12	14	13									-
	0.27	0.59	2.7	7.3	12	16	20	22	25	27	28	28									24
Пертозеро: у биостанции	0.42	1.12	7.8	17	27	38	46	52	61	66	68	70									66
	3.9	8	18	28	29	38	34	28	29	30	32	32									-
	0.36	0.76	4.6	9.3	14	18	20	26	29	32	34	34									32
	2.7	44	91	132	187	246	262	284	311	317	350	400									-

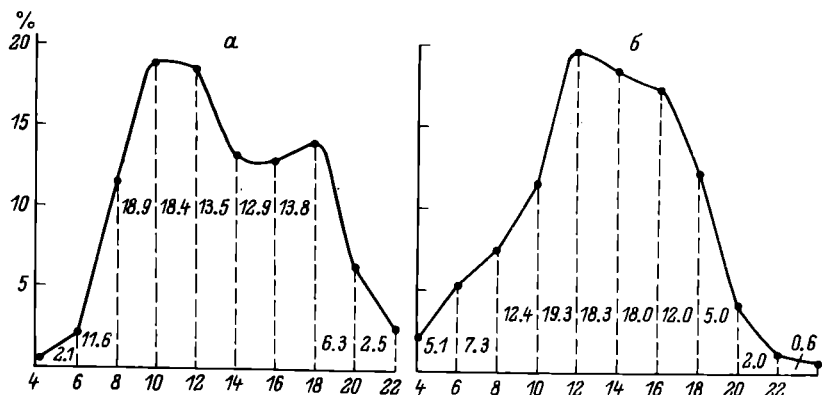
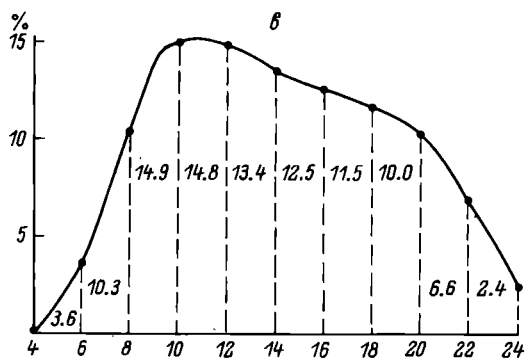


Рис. 9. Осредненные данные суточной динамики интенсивности фотосинтеза в водоемах различных регионов.



а - Рыбинское водохранилище; б - озера Латвии; в - озера Карелии. По оси ординат - интенсивность фотосинтеза, процент от суточной величины (цифры на графике - то же за каждые 2 ч); по оси абсцисс - часы декретного времени.

Т а б л и ц а 20

Отношение суточных величин продукции фитопланктона при естественном освещении к часовым при искусственном освещении 2300 лк в воде Рыбинского водохранилища

№ станции	Август			Сентябрь		
	Суточная продукция фитопланктона, мкг С/л, А	Часовая продукция фитопланктона, мкг С/л, Б	А : Б	Суточная продукция фитопланктона, мкг С/л, А	Часовая продукция фитопланктона, мкг С/л, Б	А : Б
1	305	21.9	13.9	39	12	3.2
2	256	21.5	11.9	37	25	1.5
3	300	17.8	16.8	81	20	4
4	483	35.5	13.6	57	31	1.8
5	687	44.9	15.3	55	14	3.8
6	810	49.2	16.5	36	13	2.8
7	776	55.5	14	16	6.6	2.5
8	775	44.5	17.4	20	7.4	2.6
9	670	43.4	15.4	45	10.4	4.3
10	376	25.3	14.7	33	8.8	3.8
11	272	22.1	12.3	29	9.5	3.1
12	-	-	-	24	9.5	2.1
Среднее	-	-	14.7	-	-	3

Т а б л и ц а 21

Изменение отношений суточной величины интенсивности фотосинтеза при естественном освещении к часовым при постоянном освещении в зависимости от абсолютной продукции фитопланктона

Август			Сентябрь		
Суточная продукция, мкг С/л, А	Часовая продукция в люминостате, мкг С/л, Б	А:Б	Суточная продукция, мкг С/л, А	Часовая продукция в люминостате, мкг С/л, Б	А:Б
283	20.7	13.7	22.2	8.5	2.6
554	37.7	14.7	36.2	12.9	2.8
787	49.2	16	59.5	17	3.5

При малых абсолютных величинах продукции вариабельность отношений возрастает (табл. 20). Но оказывается, в названном соотношении суточных и часовых величин наблюдается небольшая диспропорция в зависимости от обилия фитопланктона: если расположить цифры в порядке увеличения суточных величин продукции и осреднить их, то это повлечет за собой и некоторый прирост коэффициентов (табл. 21).

Вероятно, наблюдаемая диспропорция коэффициентов есть результат фотосинтеза отродившейся в течение суток генерации водорослей, которых образовалось больше в тех пробах, где больше было исходное их содержание. По разности между отдельными группами данных можно рассчитать прирост биомассы водорослей.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ТОЛЩЕ ВОДЫ, СВЕТОВАЯ ДЕПРЕССИЯ И СВЕТОВОЕ ГОЛОДАНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Ю.И.Сорокин (19586) впервые показал, что график (рис. 10) интенсивности фотосинтеза фитопланктона по глубине (K_f) может быть разделен на две самостоятельные кривые. Первая кривая – распределение живых водорослей в толще воды (K_B). Вторая кривая – изменение интенсивности фотосинтеза по глубине в зависимости от поступающей радиации (световые кривые) (K_c). Он же предложил и методы их определения с помощью радиоактивного изотопа ^{14}C . Первая величина определяется как потенциальная способность фитопланктона к продукции органического вещества при одинаковом освещении. Для этого в пробы воды с разных глубин вносится меченый карбонат. Затем они непродолжительное время при одинаковом освещении экспонируются на палубе судна. Вторая величина определяется как интенсивность фотосинтеза фитопланктона при одинаковом содержании водорослей в пробах, экспонируемых на разных глубинах после внесения меченого карбоната.

Не совсем точно автор рассматривает световое голодание водорослей как разницу между первой и второй кривой в системе координат. Правильно световое голодание надо рассчитывать как

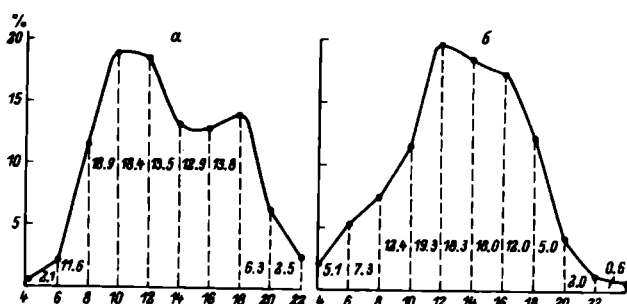


Рис. 9. Осредненные данные суточной динамики интенсивности фотосинтеза в водоемах различных регионов.

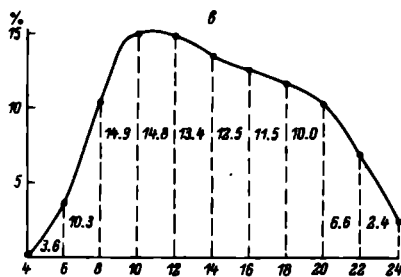


Таблица 20

Отношение суточных величин продукции фитопланктона при естественном освещении к часовым при искусственном освещении 2300 лк в воде Рыбинского водохранилища

№ станции	Август			Сентябрь		
	Суточная продукция фитопланктона, мкг С/л, А	Часовая продукция фитопланктона, мкг С/л, Б	А : Б	Суточная продукция фитопланктона, мкг С/л, А	Часовая продукция фитопланктона, мкг С/л, Б	А : Б
1	305	21.9	13.9	39	12	3.2
2	256	21.5	11.9	37	25	1.5
3	300	17.8	16.8	81	20	4
4	484	35.5	13.6	57	31	1.8
5	687	44.9	15.3	55	14	3.8
6	810	49.2	16.5	36	13	2.8
7	776	55.5	14	16	6.6	2.5
8	775	44.5	17.4	20	7.4	2.6
9	670	43.4	15.4	45	10.4	4.3
10	376	25.3	14.7	33	8.8	3.8
11	272	22.1	12.3	29	9.5	3.1
12	-	-	-	24	9.5	2.5
Среднее	-	-	14.7	-	-	-

Т а б л и ц а 21

Изменение отношений суточной величины интенсивности фотосинтеза при естественном освещении к часовым при постоянном освещении в зависимости от абсолютной продукции фитопланктона

Август			Сентябрь		
Суточная продукция, мкг С/л, А	Часовая продукция в люминистате, мкг С/л, Б	А:Б	Суточная продукция, мкг С/л, А	Часовая продукция в люминистате, мкг С/л, Б	А:Б
283	20.7	13.7	22.2	8.5	2.6
554	37.7	14.7	36.2	12.9	2.8
787	49.2	16	59.5	17	3.5

При малых абсолютных величинах продукции вариабельность отношений возрастает (табл. 20). Но оказывается, в названном соотношении суточных и часовых величин наблюдается небольшая диспропорция в зависимости от обилия фитопланктона: если расположить цифры в порядке увеличения суточных величин продукции и усреднить их, то это повлечет за собой и некоторый прирост коэффициентов (табл. 21).

Вероятно, наблюдаемая диспропорция коэффициентов есть результат фотосинтеза отродившейся в течение суток генерации водорослей, которых образовалось больше в тех пробах, где больше было исходное их содержание. По разности между отдельными группами данных можно рассчитать прирост биомассы водорослей.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ТОЛШЕ ВОДЫ, СВЕТОВАЯ ДЕПРЕССИЯ И СВЕТОВОЕ ГОЛОДАНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ

Ю.И. Сорокин (1958б) впервые показал, что график (рис. 10) интенсивности фотосинтеза фитопланктона по глубине (K_z) может быть разделен на две самостоятельные кривые. Первая кривая — распределение живых водорослей в толще воды (K_B). Вторая кривая — изменение интенсивности фотосинтеза по глубине в зависимости от поступающей радиации (световые кривые) (K_C). Он же предложил и методы их определения с помощью радиоактивного изотопа ^{14}C . Первая величина определяется как потенциальная способность фитопланктона к продукции органического вещества при одинаковом освещении. Для этого в пробы воды с разных глубин вносится меченый карбонат. Затем они непродолжительное время при одинаковом освещении экспонируются на палубе судна. Вторая величина определяется как интенсивность фотосинтеза фитопланктона при одинаковом содержании водорослей в пробах, экспонируемых на разных глубинах после внесения меченого карбоната.

Не совсем точно автор рассматривает световое голодание водорослей как разницу между первой и второй кривой в системе координат. Правильно световое голодание надо рассчитывать как

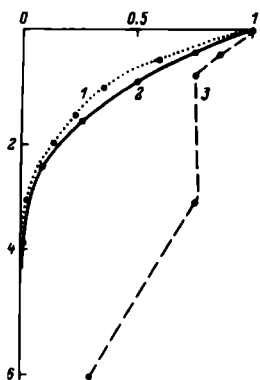


Рис. 10. Разложение интенсивности фотосинтеза фитопланктона в толще воды на составляющие величины (по: Ю.И. Сорокин, 1958б).

1 - интенсивность фотосинтеза по глубине (K_{ϕ}); 2 - то же при равномерном распределении водорослей в толще воды (световая кривая K_s); 3 - то же при естественном распределении фитопланктона и поверхностном освещении проб с разных глубин (распределение водорослей K_B).

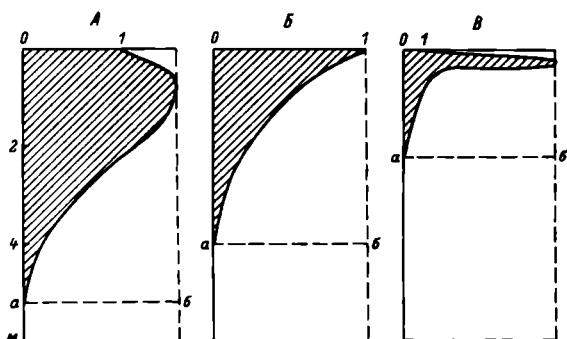


Рис. 11. Формализованные кривые интенсивности фотосинтеза в эвфотической зоне водоемов.

А - наиболее часто встречаемые; Б - чаще встречаются осенью при слабой радиации; В - в середине лета в евтрофных водоемах при интенсивности развития фитопланктона. Линия а-б - глубина эвфотической зоны. По оси ординат - глубина; по оси абсцисс - относительные единицы.

разницу между истинной интенсивностью фотосинтеза на разных глубинах, т.е. произведение результатов K_B и K_s и потенциальной величины фотосинтеза при поверхностном дневном освещении - K_{ϕ} .

Как правило, водоросли в результате ветрового перемешивания и оседания всегда находятся значительно ниже эвфотической зоны.

Таблица 22

Световое голодание водорослей в некоторых водоемах,
% от потенциально возможной интенсивности фотосинтеза

Водоем	Глубина станции, м	Световое голодание			Световая депрессия	Литера- турный источник
		пол- ное	частич- ное	сум- мар- ное		
Рыбинское во- дохранилище	6	31	51	82	0	Сорокин, 1958б
Братское водо- хранилище	6	29	45	74	0	Тот же
Оз.Доткас (Латвия)	50	85	9	94	0	Калащникова, Со- рокин, 1966
Оз.Слыгин (Куба)	3	27	53	80	2	Романенко и др., 1971
	8	71	16	87	0,3	Перес Ейрис и др., 1978

В перемешиваемых неглубоких водоемах, например в водохранилищах Волжского каскада, фитопланктон в подавляющем большинстве случаев распределен равномерно, но в глубоких озерах содержание его в толще воды постепенно уменьшается.

Интенсивность фотосинтеза по глубине чаще всего выражается тремя типами кривых (рис. 11). Первая наблюдается в подавляющем большинстве водоемов (Винберг, 1937; Сорокин, 1956; Tolling, 1957; Rodhe, 1969). Вторая чаще всего встречается осенью при слабой солнечной радиации. Третья бывает в водоемах с малой прозрачностью воды. При этом световая депрессия, как и оптимум фотосинтеза, часто наблюдается в тонких поверхностных слоях воды, измеряемых несколькими сантиметрами. В некоторых случаях интенсивность фотосинтеза на глубине 15-25 см в 3-5-9 раз больше, чем у самой поверхности (Wetzel, 1966; Hübel, 1968; Романенко, Даушшта, 1969).

В большинстве внутриконтинентальных водоемов световое голодание испытывают 70-80% водорослей (табл. 22).

СВЯЗЬ МЕЖДУ ИНТЕНСИВНОСТЬЮ ФОТОСИНТЕЗА ПОД 1 М² ПЛОЩАДИ ВОДОЕМА И ПРОЗРАЧНОСТЬЮ ВОДЫ ПО ДИСКУ СЕККИ

Прозрачность по диску Секки - одно из важных свойств воды. Ошибка ее определения в разные периоды светлого времени суток и разными людьми не превышает 10%, что соответствует ошибке многих инструментальных и химических анализов. Теоретически возможные ошибки (Hutchinson, 1957) встречаются, вероятно, крайне редко. Диски, размером от нескольких сантиметров до нескольких метров, исчезают из поля зрения практически на одной и той же глубине (Aberg, Rodhe, 1942; Hutchinson, 1957). Простейший прибор, каким является круглый белый

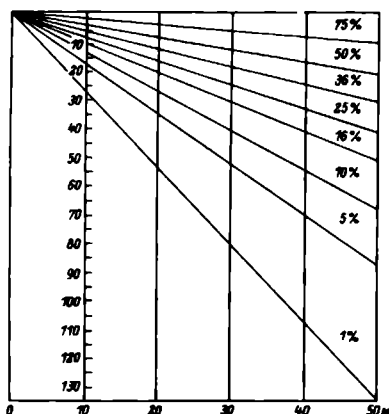


Рис.12. Зависимость между прозрачностью воды по диску Секки и количеством света, проникающим на разные глубины по Мак Геру (по: Doty, 1961).

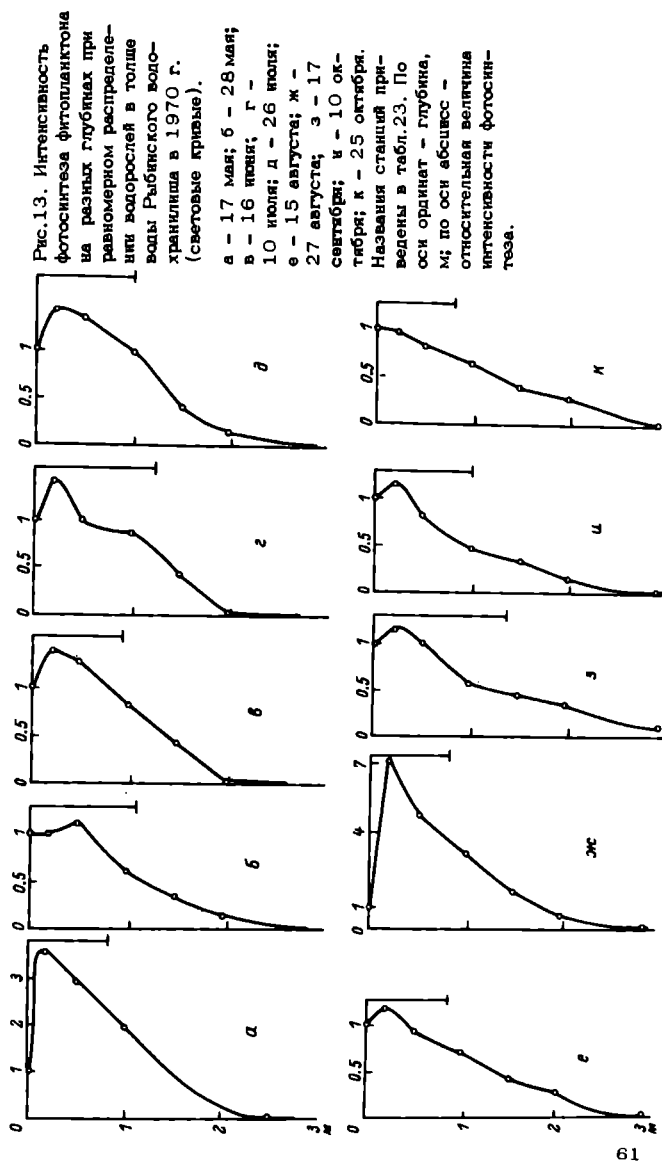
Прямые линии, выходящие из левого верхнего угла в точках пересечения с вертикальными линиями (прозрачность воды), позволяют определить (достаточно провести прямую от точки пересечения до оси ординат), на какую глубину проникает количество света, обозначенное возле каждой линии в процентах. По оси ординат — глубина, м; по оси абсцисс — прозрачность воды по диску Секки, м.

диск диаметром 30 см, в совокупности с человеческим глазом, способным к аккомодации в широком диапазоне, позволяет охарактеризовать оптические свойства воды самым совершенным образом.

Еще в 40-е гг. Йошимура (цит. по: Hutchinson, 1957) при обработке данных Берджи и Джеди установил, что диск Секки при погружении в воду исчезает на той глубине, куда доходит 5% от падающей на поверхность солнечной радиации. Мак Гери (цит. по: Doty, 1961) рассчитал и начертил для водоемов с большой прозрачностью график зависимости между прозрачностью воды по диску Секки и количеством проникающей на разные глубины солнечной радиации (рис.12).

График, где на оси ординат представлена глубина в метрах, а на оси абсцисс — относительные величины интенсивности фотосинтеза при одинаковом содержании водорослей в склянках на всех глубинах (по отношению к поверхностной пробе), Ю.И.Сорокин назвал „световые кривые“. По существу — это кривые, соединяющие точки интенсивности фотосинтеза на разных глубинах эвфотической зоны при заданном равномерном распределении водорослей в зависимости от проникающей на данную глубину солнечной радиации.

Наибольшее количество световых кривых получено на Рыбинском водохранилище, где съемка была выполнена в течение навигационного периода в 1970 г. через каждые 15–20 сут при экспонировании проб воды на семи горизонтах (рис.13). Из десяти графиков на двух наблюдалось резкое подавление процесса фотосинтеза в самом поверхностном слое воды, и optimum его находился, как было отмечено ранее, на глубине 0,25 м.



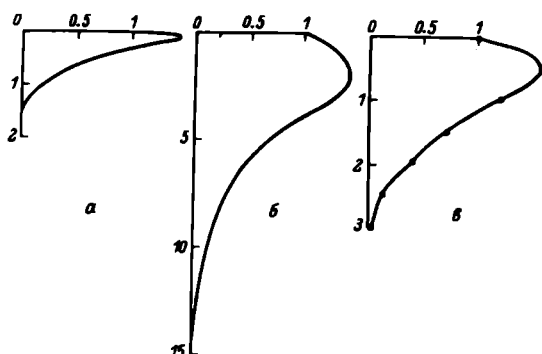


Рис. 14. Формализованные световые кривые в различных водоемах.

а - евтрофные; б - олиготрофные; в - выравненный результат из а и б при использовании в качестве единицы измерения глубины прозрачности воды по диску Секки. По оси ординат: а и б - глубина, м; в - глубина в единицах прозрачности воды по диску Секки. По оси абсцисс - относительные единицы фотосинтеза.

В зависимости от толщины эвфотической зоны, определяемой по прозрачности воды, в водоемах разного типа световые кривые могут изменяться по глубине в размере от десятых долей до десятков метров. При анализе световых кривых водоемов разного типа было установлено (Романенко, 1973г), что чаще всего они различаются лишь размером, как подобные геометрические фигуры. Если в качестве масштаба глубины брать не метрическую систему, а величину прозрачности воды по диску Секки, то графики выравниваются и становятся близкими по размеру (рис.14).

Интенсивность фотосинтеза на одной и той же глубине в различных пунктах одного и того же водоема за одни сутки или в одном и том же пункте в разные периоды года может колебаться в 3-5 раз. Примерно так же различаются между собой коэффициенты К, представляющие отношение рабочей площади графика к заданному масштабу, полученные в различных пунктах водоема или в разные периоды года. Но средняя величина из пяти-десяти кривых в одном и том же водоеме выражается довольно стабильными показателями в том случае, когда по оси ординат в качестве единицы измерения принята прозрачность воды по диску Секки (табл.23).

При пяти-десятикратном осреднении с выравниванием эвфотической зоны в различных водоемах по прозрачности (описано выше) световые кривые выражаются сходными графиками, а коэффициенты К - близкими цифровыми величинами (табл.24).

Для облегчения расчетов интенсивности фотосинтеза под 1 м² поверхности на больших акваториях крупных водоемов Ю.И.Сорокин

Таблица 23

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона на разных глубинах при равномерном распределении водорослей в зависимости от прозрачности воды (в относительных единицах к к поверхностной пробе). Рыбинское водохранилище, 1970 г.

Место проведения опыта	Дата	Прозрачность воды по диску Секки, м	Доля прозрачности по диску Секки						
			0	0.5	1	1.5	2	2.5	3
С.Коприно	17 мая	0.8	1	3	2.5	1.5	0.9	0.1	0.01
Весьегоновское расширение	28 "	1.1	1	1.1	0.6	0.3	0.1	0.03	0.01
Нижне устья р.Суда	16 июня	0.9	1	1.3	0.9	0.5	0.1	0.04	0.01
С. Коприно	10 июля	1	1	0.9	0.7	0.1	0.01	0.01	-
Дарвинский заловедник	26 "	1	1	1.4	0.9	0.4	0.2	0.04	0.01
Нижне р.Мокша	15 августа	0.8	1	0.9	0.8	0.6	0.4	0.3	0.1
С. Коприно	27 "	0.8	1	5.2	3.7	2.5	1.4	0.6	0.1
Устье р.Себла	17 сентября	1.4	1	0.8	0.5	0.3	0.1	0.01	0
Шексинский плес	10 октября	1	1	0.8	0.5	0.4	0.1	0.04	0.01
Устье р.Себла	25 "	0.8	1	0.9	0.7	0.7	0.4	0.3	0.1
Среднее		0.96	1	1.6	1.2	0.7	0.4	0.1	0.04

(19586) предложил использовать коэффициенты K_f , которые включают в себя совместное влияние световых кривых и кривых распределения фитопланктона в толще воды. Умножая интенсивность фотосинтеза в поверхностной пробе воды на указанный коэффициент с учетом толщины эвфотической зоны, можно произвести расчеты продукции фитопланктона под 1 м^2 поверхности водоема. Поскольку графики строились с использованием метрической системы мер по ординате, а распределение фитопланктона по глубине чаще всего неравномерное, то время от времени в ряде пунктов водоема приходилось проводить суточные наблюдения.

После установления факта, что коэффициенты K , рассчитанные только по световым кривым, одинаковы во всех водоемах (Романенко, 1973а), возникла возможность упростить методы определения продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона без проведения суточных станций на одном месте. В водоемах с водой из эвфотической зоны, перемешиваемой ветром или при искусственном выравнивании содержания водорослей по глубине (интегрируемые пробы), между прозрачностью воды по диску Секки и интенсивностью фотосинтеза под 1 м^2 поверхности водоема наблюдается тесная связь. В этом случае соотношение между производительным и общим объемом эвфотической зоны, или между действительной и возможной продукцией, при равномерном освещении эвфотической зоны и прочих равных условиях K равно постоянной величине - 0.7. Отсюда

$$\Phi_M^2 = \Phi_N \cdot 0.7 \cdot 31 \cdot 1000,$$

где Φ_M^2 - продукция фитопланктона под 1 м^2 водоема (г), Φ_N - продукция фитопланктона в 1 л интегрируемой пробы воды по эв-

Т а б л и ц а 24

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона на разных глубинах при равномерном распределении водорослей по глубине в зависимости от прозрачности воды по диску Секки (в относительных единицах)

Регион или водоем	Годы проведения анализа	Количество станций	Пределы колебания прозрачности по диску Секки, м
Рыбинское водохранилище	1967-1968, 1970	6 10	0.6-1.1 0.8-1.4
Р.Сухога (приток Рыбинского водохранилища)	1969-1971	5	1-1.5
Озера Карелии	1966-1967	6	1-4
Озера Латвии, Вологодской обл., Азербайджана	1962-1967	6	0.35-7.5
Среднее			

Т а б л и ц а 24 (продолжение)

Регион или водоем	Доли прозрачности по диску Секки							Коэффициент К
	0	0.5	1	1.5	2	2.5	3	
Рыбинское водохранилище	1	1.33	0.87	0.41	0.096	0.017	0.004	0.57
Р.Сухога (приток Рыбинского водохранилища)	1	1.63	1.17	0.72	0.37	0.14	0.04	0.7
Озера Карелии	1	1.52	0.67	0.43	0.15	0.07	0	0.58
Озера Латвии, Вологодской обл., Азербайджана	1	2.09	1.33	0.64	0.14	0.04	0.002	0.8
Среднее	1	1.44	0.98	0.63	0.34	0.15	0.09	0.67
Среднее	1	1.6	1	0.57	0.22	0.083	0.027	0.7

фотической зоне (г/л), 0.7 - описанный выше коэффициент К, l - прозрачность воды на станции по диску Секки (м).

Следовательно, в каждом конкретном случае отношение продукции органического вещества фитопланктона под 1 м² к продукции в 1 л интегрированной пробы воды, помноженной на прозрачность, - величина константная (2100). В настоящее время эта величина получена для десятков водоемов умеренных и тропических широт. Вероятно, она будет уточнена в дальнейшем в зависимости от типа водоема. Уже сейчас мы склонны считать, что в евтрофных водоемах К больше 0.7, а в олиготрофных - меньше 0.7. Правда, при

определении К в высокоэвтрофных водоемах при эвфотической зоне в несколько десятков сантиметров возникают большие ошибки, так как при малейшем волнении расстояние от поверхности воды до склянок изменяется.

Приведенные в главе результаты исследования метаболизма планктонных водорослей на уровне организма и сообщества позволили уточнить как механизм фотосинтеза, так и продуктивность фитопланктона. Особую значимость имеет установленная функциональная связь между интенсивностью фотосинтеза под 1 м² поверхности водоема и прозрачностью воды по диску Селки. Представленные здесь разработки были использованы при определении и расчетах продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона.

Г л а в а 4

ХЕМОСИНТЕЗ И ГЕТЕРОТРОФНАЯ АССИМИЛЯЦИЯ CO₂

После открытия явления хемосинтеза (Виноградский, 1952) в природных условиях никому не удавалось определить интенсивность этого процесса и продукцию бактериальной биомассы за счет его. После того как Стиманн-Нильсен (Steemann-Nielsen, 1952) разработал метод определения продукции фитопланктона с помощью меченого карбоната (¹⁴Nu CO₃), появилась надежда, что таким же способом можно определить и ассимиляцию органического вещества из углекислоты в процессе хемосинтеза. При определении интенсивности фотосинтеза в водоемах исследователями ставился контроль на темновую ассимиляцию углекислоты, но ее источники никто не анализировал.

Впервые целенаправленно ассимиляцию CO₂ в отсутствии света, которая и была принята за хемосинтез, определил С.И.Кузнецов (1955) в озерах Белом, Глубоком и Байкале. Было доказано, что ассимиляция CO₂ микрофлорой воды в темноте выражается ничтожно малыми величинами — 0.1–1 мкг С/(л·сут), и таким образом, в противоположность мнению некоторых исследователей, доказано, что хемосинтез не может играть существенной роли в продуцировании органического вещества. Вслед за этим была проведена серия исследований интенсивности „хемосинтеза“ в системе волжских водохранилищ (Сорокин, 1955а, 1955б, 1956, 1961б; Романенко, 1959а).

Ю.И.Сорокиным (1955б) был разработан способ определения темновой ассимиляции CO₂ в донных отложениях, где она оказалась на один–два порядка выше, чем в воде.

Хотя в указанных выше работах неверно трактовался конечный результат, тем не менее они стимулировали дальнейшее исследование данной проблемы, при их выполнении были разработаны новые приемы, что привело к изменению понятий и позволило в конце концов разобратся в ассимиляции углекислоты микрофлорой водоемов.

ГЕТЕРОТРОФНАЯ АССИМИЛЯЦИЯ CO_2 КАК ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС

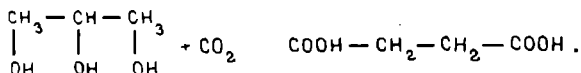
Утвердившаяся в конце прошлого века концепция, что автотрофные организмы в качестве единственного источника углерода используют углекислоту, а гетеротрофные только органические соединения, постепенно была опровергнута. Окончательный удар по ней был нанесен после применения в исследованиях радиоактивных изотопов в 40–50-е гг. Было установлено, что гетеротрофные организмы способны использовать углекислоту, а многие автотрофные, в том числе зеленые растения, ассимилировать те или иные органические соединения.

В настоящее время можно утверждать, что все без исключения гетеротрофные микроорганизмы в процессе роста в том или ином количестве ассимилируют углекислоту из окружающей среды, отсутствие которой угнетает их развитие. По всей вероятности, CO_2 ассимилируется в основном через цикл Кребса при взаимодействии с пировиноградной кислотой с образованием в качестве первичного продукта шавелевоуксусной кислоты (см. схему). Косвенным доказательством этого пути является нахождение радиоактивных меток в глутаминовой и аспарагиновой аминокислотах. Но, вероятно, имеются и другие пути ассимиляции CO_2 , что следует и из приведенной схемы цикла Кребса.

Впервые это явление было исследовано в 1913–1914 гг. А.Ф.Лебедевым (1921), но результаты опытов были потеряны во время первой мировой войны. В 1921 г. было опубликовано лишь краткое резюме. Лебедев выдвинул своеобразную концепцию, из которой следовало, что между автотрофными и гетеротрофными организмами различие существует лишь в источниках энергии, а конструктивный обмен в обоих случаях осуществляется за счет ассимиляции CO_2 (Аристовская, 1944; Работнова, 1950; Шапошников, 1952).

В 30-х и начале 40-х гг. проводилась серия работ, где было показано, что для нормального развития большинства гетеротрофных бактерий в питательной среде требуется наличие углекислоты (Rockwell, 1923; Gladston et al., 1935; Hes, 1938, и др.).

В экспериментах с пропионовыми кислотными бактериями Вуд и Веркман (Wood, Werkmann, 1936) показали, что при сбраживании глицерина в присутствии карбонатов образуется янтарная кислота



В этом случае, как справедливо замечает В.Н.Шапошников (1952), углекислота попадает в продукты брожения. Но в дальнейшем ими же было показано, что CO_2 может присоединяться к пировиноградной кислоте с образованием шавелевоуксусной.



Реакции подобного типа в дальнейшем получили название реакций Вуда-Веркмана.

В дальнейшем большинство исследований по влиянию углекислоты проводилось в двух направлениях: изучение торможения в развитии различных видов микроорганизмов при отсутствии углекислоты и выявление первичных продуктов конденсации ее с различными органическими соединениями с целью выяснения механизма фиксации CO_2 .

В серии работ было установлено, что у ряда плесневых грибов и у дрожжей - *Aspergillus niger*, *Asp. flavus*, *Penicillium chrysogenum*, *Rhizopus nigricans* и др. - без CO_2 задерживаются рост и дыхание (Барикова, 1954; Pine, 1960; Уварова и др., 1970). З.Г.Разумовская и Т.З.Белоусова (1952) наблюдали такое же явление у уксуснокислых организмов *Bacterium schutzenbachii*, Н.М.Матюшева (1952) у бактерий, окисляющих сорбит в сорбозу, И.С.Скалон (1955) у молочнокислых (*Streptobacterium plantarum* и *Betabacterium*).

Из 107 обследованных видов микроорганизмов (Valley, Retger, 1927) ни один не размножался при удалении из среды углекислоты. В дальнейшем это было подтверждено при тщательном исследовании аммонифицирующих бактерий Т.В.Аристовской (1941) и М.В.Куплетской (1955). Широко распространенные в почвах и воде виды *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas fluorescens*, *Proteus vulgaris* и другие развивались и давали прирост биомассы только в присутствии углекислоты.

Темновая фиксация углекислоты наблюдается также у высших растений и животных. При этом она оказывает сильное воздействие на фотопериодизм. У растений (*Perilla ocymoides* L., *Kalanchoe daigremontiana* Jacoba), лишенных в темновой период углекислоты, задерживается развитие репродуктивных точек роста, появившиеся зачатки бутонов не дают цветения, отстает в развитии vivипарий (Мошков, Одуманова-Дунаева, 1970). Имеются также данные по ассимиляции меченого углерода турбелляриями после выдерживания их в растворе карбоната (Hammen, Lum, 1962) и рыбами (Вельтишева, 1961), но в этих экспериментах нет полной гарантии чистоты опыта, поскольку меченый карбонат прошел предварительно через бактериальное звено кишечника. После введения меченого карбоната в кровь теплокровных животных ^{14}C был обнаружен в гликогене (около 12% C/CO_2 от всего углерода гликогена). Берль с соавторами (Berl et al., 1962) наблюдал фиксацию CO_2 мозговой тканью кошки, из которой затем были изолированы пометившиеся глутаминовая, аспарагиновая, гамма-аминомасляная кислоты, глутамин и глутатион. Авторы пришли к заключению, что ассимиляция CO_2 и включение ее в аминокислоты осуществляются через цикл трикарбоновых кислот.

Таким образом, ассимиляция углекислоты гетеротрофными организмами — процесс универсальный и протекает у всех автотрофных и гетеротрофных организмов. По крайней мере пока еще нет ни одного сообщения, в котором было бы показано обратное.

Имеется большое количество работ по изучению механизма гетеротрофной ассимиляции CO_2 . Еще в 1895 г. Креес с соавторами (цит. по: Кришман, 1944) установил, что в печени голубя из аммиака и пировиноградной или шавелевоуксусной кислот синтезируется амид глютаминовой кислоты, что в дальнейшем было подтверждено и другими исследователями. Резюмируя данные, полученные биохимиками на разных объектах о синтезе дикарбоновых аминокислот, Кришман пишет, что первая фаза процесса состоит в образовании шавелевоуксусной кислоты из пировиноградной и CO_2 , за которой, вероятно, следует образование альфа-кетоглутаровой кислоты через цикл трикарбоновых кислот Кребса.

При работе с *Escherichia coli* Абельсон с соавторами (Abelson et al., 1952) установил, что на каждый моль потребленной глюкозы ассимилируется 0.21 моль CO_2 и последняя входит в белки и что добавление в питательную среду смеси аминокислот снижает включение CO_2 в белковую фракцию.

Разными исследователями на *Pseudomonas fluorescens* (Wang, Iceda, 1961), на *Bacillus anthracis* (Eastin, Thorne, 1963), на фотосинтезирующих бактериях (Benedict, Rinne, 1964), на азотфиксирующих бактериях из рода *Achromobacter* (Hamilton et al., 1965), при изучении *Clostridium acetivum* (Linke Harald, 1966), при работе с экстрактами клеток рода *Streptococcus* (Lachica, Hartmann, 1969) показано, что CO_2 включается вначале в глютаминовую и аспарагиновую кислоты, а затем в белки. По Свинчику и Гартману (Swiencicki, Hartman, 1967), покойщиеся клетки *Streptococcus faecalis* в присутствии CO_2 более интенсивно образуют протеиназу. При этом даже у фотосинтезирующих организмов около 3% углерода углекислоты проходит через реакцию карбоксилирования фосфоэнолпировиноградной кислоты, которая ответственна за гетеротрофную ассимиляцию CO_2 . Из вышесказанного следует, что у большинства гетеротрофных микроорганизмов ассимиляция CO_2 осуществляется в цикле Кребса с образованием дикарбоновых кислот с последующим их аминированием, в результате чего образуются дикарбоновые аминокислоты (см. схему). Этот же путь ассимиляции CO_2 в темноте наблюдается и у высших растений (Abrahamsen, Mayer, 1967).

Интересно, что Бушанан с соавторами (Buchanan et al., 1967) указал на возможность синтеза альфа-кетоглутаровой кислоты в цикле Кребса в противоположном направлении обычно принятому течению реакций: шавелевоуксусная НАДН₂ → яблочная → фумаровая и т.д., сукцинат + углекислота + ферродоксин → кетоглутаровая кислота.

При разработке способа определения интенсивности фотосинтеза планктонных водорослей в водоемах Стимани-Нильсен (Ste-

emann-Nielsen, 1952) указывал на необходимость постановки контроля на темновую ассимиляцию CO_2 . В поверхностных слоях воды и при обильном развитии водорослей она представляет собой ничтожно малую величину по отношению к продукции фитопланктона, но на относительно больших глубинах, а также при слабом развитии фитопланктона может составить около 30–50% от углерода, ассимилированного планктоном.

Джерлетти (Gerletti, 1968) показал, что при определении первичной продукции с помощью ^{14}C в олиготрофных водоемах необходимо постоянно ставить контроль на темновую ассимиляцию CO_2 , так как зачастую абсолютная величина ее близка к интенсивности фотосинтеза.

ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ МИКРОФЛОРЫ ВОДОЕМОВ К ХЕМОСИНТЕЗУ И ГЕТЕРОТРОФНОЙ АССИМИЛЯЦИИ CO_2

Итак, хотя специалисты по водной микробиологии знали о существовании гетеротрофной ассимиляции углекислоты, тем не менее исходили из предположения, что она составляет ничтожно малую величину. Поэтому считалось, что все количество ассимилированного в темноте C/CO_2 образуется в процессе хемосинтеза. Утверждению этого мнения способствовала работа, в которой в качестве ингибитора для разделения хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции CO_2 был использован энзиматический яд, азид натрия (NaN_3), в концентрации 0,005 моль (Сорокин, 1955б). По сложившимся ранее представлениям считалось, что он подавляет только автотрофные процессы ассимиляции CO_2 и не влияет на гетеротрофные. Соответствующий эффект был получен, но в дальнейшем оказалось, что азид натрия в адекватных концентрациях подавляет и автотрофные, и гетеротрофные процессы (рис.15). Из вышеупомянутого опыта были сделаны выводы, что фиксация CO_2 в темноте как в воде, так и в донных отложениях осуществляется преимущественно хемосинтезирующими бактериями. Это мнение настолько утвердилось, что даже резкая стимуляция потребления микроорганизмами CO_2 при внесении в донные отложения органических соединений рассматривалась как быстрая диссимиляция их с выходом продуктов, влияющих на ускорение хемосинтеза (H_2 , H_2S , CH_4).

Картина проявилась при определении потенциальной способности натуральной микрофлоры к ассимиляции углекислоты при внесении избыточного энергетического субстрата для провоцирования процессов в аэробных и анаэробных условиях (Романенко, 1963б, 1964а, 1964в). В экспериментах с водой из различных водоемов было установлено, что ассимиляция углекислоты резко увеличивается при внесении в воду органических соединений, стимулирующих рост гетеротрофных бактерий, — пептона, углеводов, жирных кислот — и лишь немного возрастает при внесении субстратов, кото-

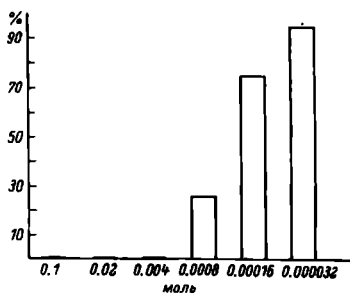


Рис.15. Влияние азид натрия на ассимиляцию CO_2 гетеротрофными бактериями. (За 100% принята ассимиляция у бактерий, не обработанных азидом).

По оси абсцисс - концентрация азид натрия.

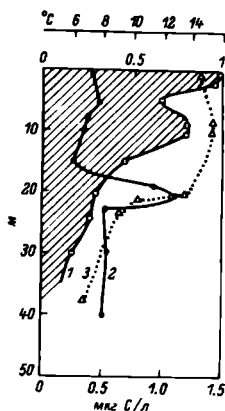


Рис.16. Распределение живых клеток фитопланктона и бактериальной ассимиляции CO_2 в Онежском озере.

1 - фитопланктон, относительные единицы; 2 - ассимиляция CO_2 , $\mu\text{г C}/(\text{л} \cdot \text{сут})$; 3 - температура. По оси ординат - глубина; по осям абсцисс сверху вниз - температура; интенсивность фотосинтеза, относительные единицы (за единицу принят результат у поверхности); ассимиляция CO_2 .

рые должны были стимулировать развитие хемосинтезирующих бактерий - нитрифицирующих (NH_4Cl), тионовых (Na_2S), водород-окисляющих (H_2) (табл.25).

Такие же результаты были получены Т.В.Жаровой (1963), а в дальнейшем В.М.Кудрявцевым (1973). В илах в ряде случаев (табл.26) наблюдалась заметная стимуляция хемосинтезирующих бактерий, особенно водородокисляющих, нитрифицирующих, тионовых, метанокисляющих. В Сиверском озере при внесении нитратов, вероятно, за счет вспышки развития денитрифицирующих бактерий была исключительно высокая фиксация CO_2 .

Следовательно, в доинных отложениях темновая ассимиляция CO_2 осуществляется автотрофными и гетеротрофными микроорганизмами, хотя доля хемосинтезирующих бактерий здесь выше, чем в воде, но в большинстве случаев гетеротрофные процессы ассимиляции CO_2 также преобладают. Последнее наблюдается чаще всего в илах с относительно более высоким потенциалом, что свидетельствует о доминировании в этих условиях гетеротрофных микроорганизмов над автотрофными.

Таблица 25

Влияние добавок различных веществ на ассимиляцию CO_2 микрофлорой воды

Вещество	Количество вещества на 50 мл воды	Число мкм/мл на 50 мл			Ассимилировано С/(л·сут)	
		параллельные		среднее из двух параллельных	общее	за вычетом контроля
		1	2			
Контроль (без добавлений)	0	394	391	392	5.88	0
Хлористый аммоний	10 мг	436	498	466	6.99	1.11
Азотнокислый калий	10 "	400	458	429	6.39	0.51
Сульфид натрия	1 "	352	404	378	5.76	0
	10 "	14	72	43	0.64	0
Тиосульфат	10 "	438	390	414	6.21	0.33
Водород	1 мл	488	492	490	7.35	1.47
Метан	1 "	524	498	511	7.66	1.78
Метиловый спирт	0.05 "	460	798	679	10.18	4.3
Этиловый спирт	0.05 "	668	520	594	8.91	3.04
Муравьинокислый натрий	10 мг	394	395	394	5.91	0.03
Уксуснокислый натрий	10 "	532	520	526	7.89	2.01
Лимоннокислый натрий	10 "	472	614	543	8.14	3.26
Глюкоза	10 "	1078	984	1020	15.3	9.42
Глюкоза + пептон	(5+5) "	1668	2072	1870	28.05	22.17
Лактоза	10 "	1328	1184	1256	18.84	12.96
Сахароза	10 "	740	708	724	10.86	4.98
Крахмал	10 "	1314	1430	1372	20.58	14.17
Пептон	10 "	4920	4656	4788	66.85	60.97
Бензин	0.05 мл	258	100	179	2.63	0
Керосин	0.05 "	444	350	397	5.95	0.07
Солнечное масло	0.05 "	418	388	403	8	0.12

Во многих водоемах повышенные величины темновой ассимиляции CO_2 наблюдаются в зоне температурного скачка (Сорокин, 1961б), особенно резкие перепады зарегистрированы в тропиках (Perez Eiriz et al., 1976), но здесь также происходит скопление гетеротрофных микроорганизмов за счет концентрации органического вещества. Одновременно в нижней части температурного скачка задерживаются поднимающиеся продукты анаэробного распада (H_2 , NH_4 , CH_4), которые могут стимулировать развитие хемосинтезирующих бактерий. Тем не менее в этом слое должны также доминировать гетеротрофные процессы, так как количество анаэробных продуктов брожения должно составлять малую долю по сравнению с поступающим сюда органическим веществом фитопланктона. Об этом свидетельствуют и факты относительно высокой ассимиляции CO_2 в зоне температурного скачка (рис.1б) в глубоких олиготрофных водоемах, где не наблюдается образования продуктов анаэробного распада (Романенко, 1965а). Хемосинтезирующие бактерии могут развиваться на узком участке нижней части

Т а б л и ц а 26

Потенциальная способность микрофлоры илов к хемосинтезу и гетеротрофной ассимиляции CO_2 ,
мкг $\text{C}/(\text{д} \cdot \text{сут})$

Место взятия проб ила	Тип высоема	Ассимиляция CO_2	Вещества, которые были внесены в ил при постановке опыта									
			конт- роль без до- завок	пеп- ток	глю- коза	ацетат- нат- рия	соле- вое масло	гно- суль- фат	хлор- ный амо- ний	азот- ный аммо- ний	водо- род	метан
Од. Белое, в центре	Олиготроф- ное	Общая За вычетом контроля	27.8 -	121.5 93.7	168 140.2	101 73.2	38.2 10.4	89.2 61.4	81.5 63.7	55 27.2	168.5 140.7	118 90.2
	То же	Общая За вычетом контроля	6.3 -	11.1 4.8	8.4 2.1	6 -	8.2 -	- -	8.4 2.1	- -	- -	- -
Од. Окж- ское, у о-ва Кили	Мезотроф- ное	Общая За вычетом контроля	387 -	1465 1078	720 333	1119 737	995 616	1254 867	835 448	4900 4613	512 125	711 324
	То же	Общая За вычетом контроля	710 -	895 185	1215 505	795 85	690 -	795 85	795 85	730 29	761 51	695 -
Од. Кубен- ское, вос- точная часть	"	Общая За вычетом контроля	430 -	835 405	752 322	510 80	770 340	556 126	956 520	684 254	- -	- -
	Пруд в пос. Борок											

этого слоя, в придонных слоях воды, куда поступают продукты разложения органических соединений, и в тонком поверхностном слое ила (поверхностной пленке), чаще всего в мезотрофных и евтрофных водоемах.

Анализ состава водной микрофлоры путем посева на питательные среды свидетельствует о том, что наряду с сапрофитными, гетеротрофными и гетеротрофно-олигокарбофильными бактериями в воде и донных отложениях почти всегда присутствуют в значительном меньших количествах водородокисляющие, тионовые, нитрифицирующие бактерии, что подтверждается и стимуляцией всех процессов (табл. 25, 26).

Следовательно, темновая ассимиляция углекислоты в воде и донных отложениях озер, рек и водохранилищ с количественной стороны представляет собой суммарную величину за счет хемосинтеза и гетеротрофной фиксации CO_2 с большим преобладанием последней. Лишь в меромиктических озерах, где происходит скопление тионовых бактерий, и в придонных слоях воды в водоемах с большим содержанием органических веществ и газифицирующими иловыми отложениями могут развиваться водородокисляющие и метанокисляющие бактерии (Романенко, 1966б), значительная часть углекислоты может быть ассимилирована в процессе хемосинтеза. Но поскольку гетеротрофные бактерии доминируют во всех биосеннозах и пронизывают все экологические ниши, то и в донных условиях основная часть CO_2 фиксируется ими.

СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ БИОМАССОЙ, ДЫХАНИЕМ И АССИМИЛЯЦИЕЙ CO_2 У ГЕТЕРОТРОФНЫХ И АВТОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ

Количество усвояемой углекислоты у метанокисляющих бактерий было определено Летбеттером и Фостером (Leatbet-ter, Foster, 1958) и у разных видов составило 30–70% от биомассы. По данным Ю.И. Сорокина (1961б), у ряда аэробных и анаэробных микроорганизмов при развитии на глюкозе и пептоне в конструктивный обмен вовлекается от 1.5% углекислоты у плесневых грибов до 8.03% у бактерий (в среднем 7–8%). Лишь у метанокисляющих и сульфатредуцирующих количество ассимилированной CO_2 достигает 23–43% (табл. 27).

Как оказалось, C/CO_2 потребляется клетками гетеротрофных бактерий на белковых питательных средах и в натуральной воде пропорционально приросту биомассы (Романенко, 1964а). Константные величины были получены при росте натуральной бактериальной флоры на естественной воде и при внесении в нее пептона, которые стимулировали прирост численности бактерий на порядок (табл. 28).

Из вышесказанного следует, что углекислота ассимилируется не в отдельные периоды роста микроорганизмов, как предполагали

Т а б л и ц а 27

Использование углерода из CO_2 при биосинтезе
у различных микроорганизмов (выборочные данные)

Организм	Окисляемый субстрат	Количество C/CO_2 , вов- лекаемое в био- синтез, % от биомассы
<i>Bacterium coli</i>	Глюкоза	8.1
<i>Bact. macerans</i>	"	7.2
<i>Lactobacterium cereale</i>	"	8
<i>Bacillus mesentericus</i>	"	7.5
<i>Aspergillus repens</i>	Глюкоза + пептон	3.7
<i>Torula utilis</i>	Глюкоза	1.5
	"	1.8
Метанокисляющие бактерии	Метан	42.6
Пропанокисляющие бактерии	Пропан	13.3
<i>Vibrio desulfuricans</i>	Молочная кислота	28.4
	Этиловый спирт	33.1
	Молочная кислота + + водород	28.1

некоторые исследователи (Барикова, 1960), а постоянно, пропорционально приросту биомассы. Это нашло подтверждение (Романенко, 19646) в экспериментах на чистых культурах, где количество бактерий определялось методом прямого подсчета, а объем — измерением их линейных размеров под микроскопом (табл.29).

При этом у подавляющего большинства сапрофитных бактерий, как и у естественной водной микрофлоры (табл.28, 29), из CO_2 ассимилируется 6–8% углерода биомассы бактерий. Лишь у некоторых видов бактерий в биосинтез вовлекается примерно в 2 раза меньше CO_2 (табл.30). Чаше всего повышенная ассимиляция наблюдается у спорообразующих бактерий, но в водоемах, как известно, на 90% доминируют неспороносные виды.

Поэтому в дальнейшем величина 6% стала применяться (Кузнецов, Романенко, 1963а; Кузнецов и др., 1966) для определения продукции бактериальной биомассы гетеротрофных микроорганизмов. Овербек (Overbeck, 1968) для поверхностного слоя оз.Плюсзее получил аналогичную цифру, но в дальнейшем на большей глубине в этом же озере было получено 30% (Overbeck, 1974). Подобные большие величины были установлены в оз.Кивнерет (Coche et al., 1977).

Странно, что указанные авторы упустили тот факт, что в рассматриваемых озерах в нижележащих слоях содержится сероводород, который должен стимулировать развитие хемосинтезирующих бактерий. В методических руководствах (Кузнецов, Романенко, 1963а; Романенко, Кузнецов, 1974) сказано, что в водоемах подобного

Т а б л и ц а 28

Ассимиляция углекислоты гетеротрофными бактериями

Время опыта, ч	Вода					Вода с перитонем				
	Количество бактерий на фильтре, млн.кл.	Радикальная-ность бактерий-при на фильтре, мкл/мин	Количество CO_2 , ассими-лированное на фильтре, мкл/мин	Средний объ-ем бактери-альной клет-ки, мкл ³	% утилиза-ции углерода бактериями, ассими-лировавшими CO_2 из CO_2	Количество бактерий на фильтре, млн.кл.	Радикальная-ность бактерий-при на фильтре, мкл/мин	Количество CO_2 , ассими-лированное на фильтре, мкл/мин	Средний объ-ем бактери-альной клет-ки, мкл ³	% утилиза-ции углерода бактериями, ассими-лировавшими CO_2 из CO_2
5	24,6	96	0,038	0,5	4,1	27,1	135	0,053	0,5	5,2
12	28,1	161	0,063	0,5	5,9	41,7	403	0,158	0,5	10
22	29	177	0,069	0,5	6,4	166,7	1234	0,483	0,52	7,4
24	36,7	215	0,084	0,5	6,1	271	1767	0,692	0,5	6,8
26	-	233	0,091	-	-	331	1819	0,712	0,45	6,4
28	41,7	231	0,091	0,5	5,8	330	2005	0,788	0,44	7,2
30	42	243	0,095	0,52	5,8	-	2080	0,806	-	-
36	45,5	245	0,096	0,52	5,4	384	2268	0,892	0,4	7,7
556	61	293	0,115	0,52	4,9	134,2	1607	0,63	0,58	10,8
72	-	295	0,115	-	-	73,2	1418	0,555	1,06	9,6
84	36,2	289	0,113	0,53	7,9	165	1262	0,495	1,06	3,8
96	30,4	276	0,108	0,52	9,1	-	1200	0,47	-	-
Среднее	-	-	-	-	6,14	-	-	-	-	7,49

Примечание. Прочерк означает, что определения не проводились.

Таблица 29

Гетеротрофная ассимиляция CO_2 на единицу биомассы при развитии бактерий на белковых питательных средах*

Влияние питательных сред на						
Время от нача- ла опы- та, ч	Ассими- лировано C/CO ₂ , мкг	Колличес- тво бакте- рий, млн.кл.	Размеры бактериаль- ных клеток			Количество C/CO ₂ , вовле- каемое в био- синтез, % от С биомассы
			длина	ширина	объем, мкм ³	
Bacillus mycoides						
30	0.22	31	2.92	0.74	1.26	7.7
31	0.32	53	2.92	0.74	1.26	6.4
32	0.71	91	4.57	0.7	1.76	5.9
33	0.98	101	4.8	0.67	1.69	7.6
37	2.54	221	4.41	0.9	2.79	6.7
48	2.98	197	2.62	1.2	2.69	6.7
Среднее	-	-	-	-	-	6.6
Bacterium coli						
5	0.24	291	0.94	0.45	0.15	7.3
23	0.54	530	0.74	0.58	0.2	6.8
26	0.54	669	0.79	0.55	0.19	5.7
37	0.7	853	0.6	0.54	0.12	9.3
48	0.68	997	0.86	0.21	0.13	4.7
Среднее	-	-	-	-	-	6.8

* Никакие поправки на определение биомассы не вносились, так как в поправках еще много неясного.

Таблица 30

Соотношение между биомассой *Bacillus megatherium* и ассимиляцией C/CO_2 при развитии на среде с пептоном

Время от начала опыта, ч	Ассимилированное C/CO_2 , мкг	Количество бактерий, млрд.кл.	Размеры бактериальных клеток			Количество C/CO_2 , вовлекаемое в биосинтез, % от С биомассы
			длина	ширина	объем, $мкм^3$	
3	4,2	0,85	3,1	0,91	2,02	3,3
6	17,8	3,37	3,9	0,88	2,42	2,9
7	34,2	7,3	4,2	0,8	2,1	3
10	68,9	15,7	3,5	0,85	1,95	3
24	158	28,2	3,8	0,81	1,96	3,8
Среднее	-	-	-	-	-	3,2

типа на ассимиляцию CO_2 следует вносить поправку, исходя из биомассы бактерий, скорости их размножения и количества потребленной CO_2 .

В дальнейшем было установлено, что прямая пропорциональность существует не только между приростом биомассы и потреблением CO_2 , но и между ассимиляцией углекислоты и количеством кислорода, используемого микроорганизмами на дыхание (Романенко, 1964а, 1965б).

У подавляющего большинства бесспорных бактерий и у ряда спорных при развитии на белковых питательных средах или на естественной воде с небольшим количеством пептона на 1 мг

Т а б л и ц а 31

Соотношение между потреблением кислорода и ассимиляцией CO_2 чистыми культурами гетеротрофных бактерий при развитии на воде с пептоном

Вид	Мкг C/CO_2 на 1 мг потребленного O_2
<i>Actinomyces violaceus</i>	6,04
<i>Achromobacter stutzeri</i>	6,37
<i>Pseudomonas fluorescens</i>	6,33
<i>Ps. pyocyanea</i>	5,55
<i>Ps. caudata</i>	7,8
<i>Ps. denitrificans</i>	9,75
<i>Escherichia coli</i>	6,15
<i>Bacterium imperiale</i>	10,2
<i>Bact. prodigiosum</i>	6,93
<i>Pseudobact. cocciformis</i>	9,04
<i>Micrococcus agilis</i>	9,7
<i>M. roseus</i>	8,8
<i>Mycobacterium luteum</i>	9,7
<i>Bacillus cereus</i>	6,93
<i>Bac. pumilus</i>	7,7
<i>Bac. filaris</i>	7,56
<i>Bac. brevis</i>	5,8
<i>Bac. virgulus</i>	8,5
<i>Bac. megaterium</i>	6,38
Среднее	7,63
<i>Bacillus mesentericus</i>	2,54
<i>Bac. idosus</i>	2,54
<i>Bac. idosus</i> (повторно)	3,18
<i>Bac. mycoides</i>	3,5
<i>Bac. anthracoides</i>	3,6
<i>Bac. subtilis</i>	2,96
<i>Pseudomonas scissa</i>	3,12
<i>Sarcina flava</i>	2,75
Среднее	2,7

потребленного на дыхание кислорода ассимилируется около 7 мкг C/CO_2 . Лишь у некоторых в основном споровых бактерий на единицу потребленного кислорода ассимилируется примерно в 2 раза меньше C/CO_2 (табл.31).

Каково соотношение указанных параметров в воде с натуральной микрофлорой? Из результатов, полученных на 35 станциях в водохранилищах Волги и Дона летом 1965 г., следует, что на 1 мг кислорода в среднем было ассимилировано 7,93 мкг C/CO_2 с колебаниями от 4 до 16,97 мкг C/CO_2 при подавляющем количестве цифр, близких к 7. При этом интенсивность дыхания колеба-

Таблица 32

Соотношение между потреблением кислорода
и ассимиляцией CO_2 микрофлорой в водохранилищах
Волги и Дона

№ станции	Место отбора проб воды	Ассимиляция CO_2 , мгг C/л.сут	Интенсивность дыхания, $\text{мг O}_2/\text{л.сут}$	Ассимилируется C/CO_2 на 1 мг O_2 , мгг
1	Рыбинское водохранилище	2,31	0,32	7,22
2	Волга:			
3	ниже г.Ярослава	2,26	0,39	5,79
4	у г.Кострома	2,86	0,49	5,84
5	ниже г.Кинешмы	3,51	0,43	8,16
6	Горьковское водохранилище:			
7	у г.Юрьевца	2,85	0,39	7,31
8	у г.Пучежа	2,9	0,35	8,29
9	верхний бьеф	2,14	0,51	4,2
10	Волга:			
11	у г.Васильсурск	4,75	1	4,75
12	ниже г.Чебоксары	4,17	0,62	6,73
13	у г.Зеленодольска	2,98	0,5	5,96
14	Куйбышевское водохранилище:			
15	у р. Шеланги	5,46	1,01	5,41
16	у с.Тетюши	4,57	0,53	8,62
17	у г.Ульяновска	5,62	0,73	7,69
18	у с.Березовка	6,3	1,1	5,73
19	Волга:			
20	ниже г.Куйбышева	5,58	0,42	13,28
21	ниже г.Сызрани	6,45	0,38	16,97
22	Варваринское водохранилище	14,5	2,1	6,9
23	Карповское водохранилище	12,06	2,01	6
24	Дон:			
25	у г.Калач	8,3	1,1	7,55
26	ниже г.Калач	12,1	1,2	10,08
27	у ст-цы Вертячая	5,8	1,45	4
28	Шимширское водохранилище:			
29	у ст-цы Верхнехвирской	9,55	1,09	8,76
30	между ст-цами Первомайской	11,7	1,3	8,69
31	и Нижнехвирской			
32	на правой пойме у ст-цы	35	4,97	7,04
33	Нижнехвирской			
34	у ст-цы Попова	36,6	4,14	9,37
35	ниже ст-цы Попова	7,2	0,85	8,47
36	залив у ст-цы Чаусы	7,13	0,74	9,66
37	залив у ст-цы Нижнеяблочной	13,6	1,64	8,29
38	центр напротив ст-цы Нижнеяблочной	19	1,69	11,24
39	у с.Красное	13	1,3	10
40	залив у ст-цы Нижнеширокой	11	0,98	11,22
41	у убежища Жуковская	5,71	0,88	6,49
42	центр напротив убежища Жуковская	5,04	0,63	8
43	возле плотины	5,01	0,9	5,57
44	русло Дона у ст-цы Нижнеширокой	6,59	0,79	8,34
45	Среднее	-	-	7,93±2,5

Т а б л и ц а 33

Соотношение между потреблением микрофлорой кислорода на дыхание и ассимиляцией CO_2 по осредненным данным стандартных наблюдений в Рыбинском водохранилище

Год наблюдений	Деструкция органического вещества, $\text{мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$	Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , $\text{мкг C}/(\text{л} \cdot \text{сут})$	Ассимилируется C/CO_2 на 1 мг O_2 , мкг
1966	0.608	2.72	4.5
1967	0.459	2.66	5.8
1968	0.208	1.43	6.9
1969	0.299	2.39	8
1970	0.237	1.41	5.9
1971	0.28	1.66	5.9
1972	0.533	2.35	4.4
1973	0.304	3.08	10.1
1974	0.261	1.42	5.4
1975	0.243	1.41	5.8
1976	0.184	0.7	3.8
1977	0.381	1.98	5.2
1978	0.213	1.43	6.7
1979	0.224	3.35	14.9
1980	0.373	1.55	4.2
1981	0.562	2.29	4
Среднее	-	-	6.3

лась в диапазоне от $0.32 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ в Рыбинском водохранилище до $4.97 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ в Цимлянском, а ассимиляция CO_2 — от 2.14 до $38.8 \text{ мкг C}/(\text{л} \cdot \text{сут})$ (табл.32).

На некоторых станциях (станции 15, 16, 29, 31) соотношение между дыханием и ассимиляцией CO_2 свидетельствует в пользу того, что часть углекислоты ассимилировалась в хемосинтезирующими бактериями.

В ежегодных стандартных наблюдениях на Рыбинском водохранилище, которые проводятся на шести станциях с мая по ноябрь через каждые 15 сут, наряду с другими параметрами определяются потребление кислорода на дыхание микробноценозов и темновая ассимиляция CO_2 . Из расчетов соотношения между ними по средним данным² (60–70 анализов на сезон) следует, что на 1 мг потребленного кислорода микрофлорой ассимилировалось $6.3 \text{ мкг C}/\text{CO}_2$. Хотя анализы были выполнены разными лаборантами и в разные годы, т.е. с меньшей точностью, так как, кроме систематической ошибки, здесь могли быть индивидуальные, тем не менее соотношение согласуется с полученными ранее величинами как у чистых культур бактерий, так и у естественной микрофлоры водохранилищ. В разные годы на 1 мг кислорода потребляется от 4.4 до $10.3 \text{ мкг C}/\text{CO}_2$ (табл.33). Итак, ясно, что в многолет-

нем аспекте темновая ассимиляция CO_2 осуществляется в основном гетеротрофными организмами.

Из постоянства величины ассимиляции CO_2 в расчете на единицу потребления кислорода следует, что в олиготрофных водоемах, где прямое определение дыхания микрофлоры ввиду низкой чувствительности кислородного метода затруднено, можно использовать темновую ассимиляцию углекислоты с применением меченого ^{14}C карбоната и производить расчеты дыхания и деструкции (Романенко, 1971а) органического вещества, исходя из приведенных выше соотношений.

$$D = C\alpha \times 142,$$

где D - потребление кислорода на дыхание микрофлоры, $\text{мкг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$, 142 - соотношение между потреблением кислорода и ассимиляцией $\text{C}/\text{CO}_2 (1000 : 7)$.

При определении ассимиляции CO_2 в процессе развития бактериальных культур было установлено (Романенко, 1969а; Крылова, Романенко, 1977), что ее величину можно непосредственно использовать для расчета времени удвоения биомассы бактерий. В известную формулу

$$g = \frac{t \cdot \lg 2}{\lg B - \lg b},$$

где g - время удвоения количества бактерий, B и b - конечное и исходное количество их в пробе воды, профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром 3-5 мкм для удаления зоопланктона, t - минимальное время экспонирования пробы, за которое улавливается достоверная разница между B и b . Вместо количества клеток (B и b) можно подставить величину ассимилированной углекислоты, определенной за два промежутка времени (табл.34). Хорошее совпадение результатов, полученных двумя указанными способами, еще раз убеждает нас в строгой пропорциональной зависимости между приростом биомассы и ассимиляцией углекислоты.

При использовании времени удвоения ассимиляции CO_2 по отношению к естественным бактериальным ценозам величины времени удвоения численности бактерий и ассимиляции CO_2 заметно различаются. Величины с использованием меченой ^{14}C углекислоты получаются заметно меньше, чем при определении g по количеству бактерий (табл.35). Это объясняется тем, что при ассимиляции CO_2 определяется размножение лишь активной части бактерий, в то время как при расчетах с использованием общего количества бактерий в формулу подставляются данные по какому-то неопределенному количеству балластных клеток: мертвых или малоактивных.

В отличие от гетеротрофных бактерий у хемосинтезирующих, конструктивный обмен которых полностью осуществляется за счет CO_2 , на единицу использованного кислорода ассимилируются значительно большие величины углерода CO_2 .

Т а б л и ц а 34

Время удвоения количества бактерий и ассимиляции CO_2 гетеротрофными бактериями в чистых культурах

Время от начала посева, ч	Количе- ство бак- терий в 1 мл, млн.кл.	Радиоак- тивность, нмд/млн	Ассими- лирова- ние C/CO ₂ , мкг/л	Время удвое- ния бактерий за период вре- мени		Время удвое- ния ассимиляции CO ₂ , ч
				от-до, ч	ч	
Bacillus mycoides						
3	0.95	52	14.2	3-7	2.2	2.8
7	3.44	143	38.9	7-19	13.5	10.8
19	6.5	296	80.5	3-19	6.1	6.5
Bacillus anthracoides						
0	1.12	0	0	0-5	1.6	-
5	10.73	215	49	5-9	5.9	4.9
9	17.35	383	87.4	9-12	5.7	5.2
12	25.26	577	132	5-12	5.8	5

У водородокисляющих бактерий (*Hydrogenomonas facilis*) при развитии на минеральной питательной среде с водородом (рис.17) на 1 мг кислорода, пошедшего на окисление H_2 , ассимилируется до 414 мкг C/CO_2 (табл.36). При этом по мере развития культуры ассимиляция углекислоты осуществляется не пропорционально потреблению кислорода. Не ясно, как в естественных условиях, но в ограниченном объеме среды в экспериментах, так же как у бактерий ацетово-бутилового брожения (Шапошников, 1952), четко проявляется двухфазность процесса. В первой фазе происходит потребление растворенного кислорода из среды почти до полного его исчезновения, во второй наблюдается усиленная ассимиляция CO_2 (рис.18).

То же самое наблюдается и у метаноокисляющих (рода *Methylobacter*, розовый штамм) бактерий при росте на среде с метаном или метанолом (рис.19). В расчете на 1 мг потребленного кислорода на окисление метанола используется до 300 мкг C/CO_2 .

Эти данные подтверждают мнение Умбрейта (цит.по: Lis, 1958) о разобщенности во времени процессов образования макроэргических связей и синтеза органического вещества. При этом как в чистых культурах бактерий, так и в водоемах (Perez Eiriz et al., 1976) максимальные величины темновой ассимиляции CO_2 наблюдаются в микроаэрофильных условиях. Возможно, карбонат не только служит дополнительным источником углерода в биохимических реакциях в организме, но и дополнительным источником кислорода в конструктивном обмене.

Из вышеизложенного следует, что количественная сторона соотношений между ассимиляцией углекислоты и потреблением кислорода у гетеротрофных и хемосинтезирующих бактерий заметно различается. На этом основании был предложен способ разграничения (Романенко, 1971г) величин хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции CO_2 в водоемах, для чего в исследуемых пробах во-

Таблица 35

Время удвоения ассимиляции CO_2 естественной микрофлорой

Время от начала опыта, ч	Количество бактерий в 1 мл, млн.кл.	Ассимилировано CO_2 , мкг С/л	Время удвоения количества бактерий за период		Время удвоения ассимиляции CO_2 , ч
			от-до, ч	ч	
4	1.82	0.85	4-21	33	11
21	2.65	2.64	21-28	12	5
28	4.02	7.93	4-28	22	8

ды одновременно определяются потребление кислорода на дыхание, темновая ассимиляция CO_2 и рассчитывается количество C/CO_2 , ассимилированное на 1 мг потребленного кислорода. Если на 1 мг потребленного микроорганизмами кислорода ассимилируется не более 12 мкг C/CO_2 (максимальная для гетеротрофных бактерий), следует считать, что в испытуемой пробе воды протекали лишь гетеротрофные процессы потребления CO_2 . В случае, когда цифра

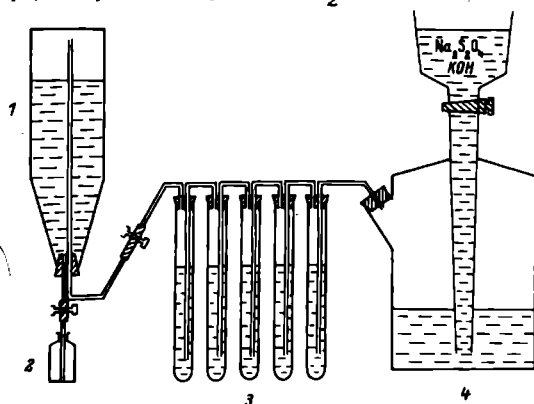


Рис. 17. Установка для культивирования хемосинтезирующих бактерий.

1 - сосуд для культивирования бактерий; 2 - склянка для анализа в среде кислорода по Винклеру (здесь же отбираются пробы на радиоактивность клеток бактерий); 3 - пробирки с щелочным раствором пирогаллола для очистки азота от следов кислорода; 4 - газометр с азотом и щелочным раствором гидросульфита натрия (для предварительной очистки азота от кислорода).

Таблица 36

Потребление кислорода и ассимиляция CO_2 культурой хемосинтезирующих водородокисляющих бактерий (*Hydrogenomonas facilis*) при развитии на минеральной питательной среде с водородом

	Часы от начала опыта							
	0	6	12	22	30	46	54	118
<u>Опыт с H_2</u>								
Содержание O_2 по ходу опыта, мг/л	6.65	5.76	4.72	1.27	0.29	0.2	0	0
Потребление O_2 (сумма), мг/л	0	0.89	1.93	5.38	6.36	6.45	6.65	6.65
Ассимилировано CO_2 по ходу опыта, мкг С/л	0	0.1	13.9	23.3	440	585	649	846
Ассимилировано CO_2 на 1 мг потребленного O_2 , мкг С/л	0	0.1	7.2	4.3	69	91	97	127
<u>Контроль без H_2</u>								
Содержание O_2 по ходу опыта, мг/л	6.34	5.32	4.27	2.95	1.99	0.74	0.5	0.2
Потребление O_2 (сумма), мг/л	0	1.02	2.07	3.4	4.35	5.6	5.84	6.14
Ассимилировано CO_2 по ходу опыта, мкг С/л	0	0	1.3	6.7	7.5	9.5	9.8	11.9
Ассимилировано CO_2 на 1 мг потребленного O_2 , мкг С/л	0	0	0.6	2	1.7	1.7	1.7	1.9
<u>Результат за вычетом контроля</u>								
Потребление O_2 на окисление H_2	0	0	0	1.98	2.01	2.01	2.01	2.01
Ассимилировано CO_2 , мкг С/л	0	0	12.6	16.6	333	578	639	834
Ассимилировано CO_2 на 1 мг потребленного O_2 , мкг С/л	0	0	0	8.4	166	287	318	414

ассимиляции углекислоты в расчете на 1 мг кислорода выше 12, из нее надо вычесть 12 и рассчитать соотношение между 12 и полученной разностью (как $a:b$). В таком соотношении будут находиться между собою величины ассимиляции CO_2 в результате гетеротрофных и автотрофных процессов. Для нахождения абсолютных величин обоих процессов необходимо исходную цифру темновой ассимиляции разделить в соответствии с полученной пропорцией.

Расчеты можно произвести по формуле

$$\Gamma = \frac{C_b \cdot a}{a + b},$$

где Γ - гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мкг С/(л.сут); C_b - бактериальная ассимиляция CO_2 за счет гетеротрофных и хемосинтезирующих бактерий в испытуемой пробе воды, мкг С/(л.сут); a и b - соотношение величин ассимиляции CO_2 в расчете на 1 мг потребленного кислорода в указанной выше пропорции. Интенсивность хемосинтеза (X) будет равна $X = C_b - \Gamma$.

В любом водоеме продукция бактериальной биомассы осуществляется в результате автотрофных и гетеротрофных процессов, так как нет ни одного образца воды или грунта, где бы сразу не присутствовали обе группы бактерий. Но в подавляющем большинстве открытых водоемов во всей толще воды, в донных отложениях, в

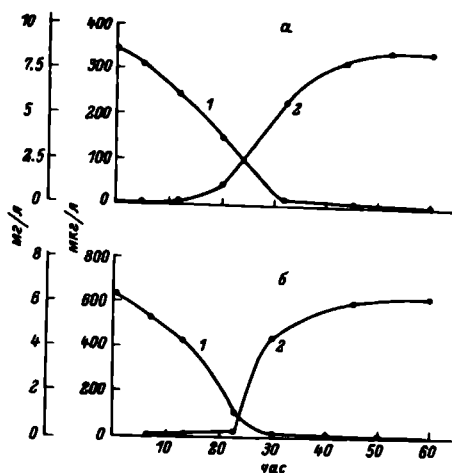


Рис.18. Динамика потребления кислорода (1) и ассимиляции CO_2 (2) чистыми культурами бактерий в замкнутой системе.

а - *Methylomonas* sp. (розовый штамм) при росте на метаноле; б - *Hydrogenomonas facilis* при росте на водороде. По оси ординат: слева - кислород, справа - ассимиляция C/CO_2 ; по оси абсцисс - время.

обрастаниях на поверхности косного и живого субстрата преобладают органотрофные бактерии, продукция биомассы которых несравненно больше продукции хемосинтезирующих микроорганизмов. Лишь в очень узких экологических нишах, которые заранее можно очертить, исходя из трофического состояния водоема, кислородного режима и химического состава воды, возможно их развитие. Последнее совершенно исключено в олиготрофных водоемах с большой прозрачностью воды, большим содержанием кислорода от поверхности до дна, хотя отдельные клетки хемолитотрофных бактерий можно обнаружить и здесь. Более интенсивно бактерии развиваются в неглубоких водоемах с высокой продукцией органического вещества, с незначительным ветровым перемешиванием воды. В донные отложения таких водоемов попадает значительное количество органического вещества, подвергающегося здесь разрушению с образованием аммиака, метана и водорода.

Исходя из обилия химических соединений, которые могут быть использованы хемосинтезирующими бактериями, учета их численности следует, что из хемосинтезирующих бактерий в подавляющем большинстве водоемов мезотрофного и евтрофного типов доминиру-

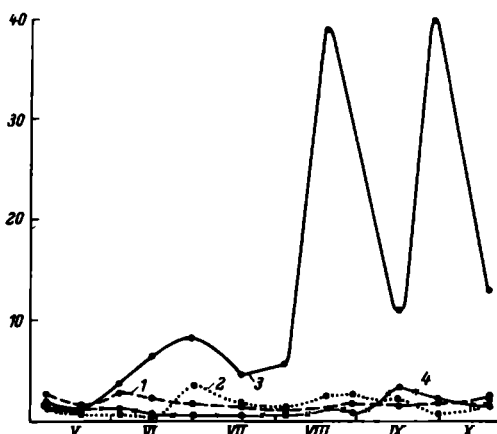


Рис. 19. Отношение численности микроорганизмов и интенсивности процессов в естественной воде Рыбинского водохранилища к численности и интенсивности процессов в воде, профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 3-6 мкм.

1 - количество бактерий; 2 - гетеротрофная ассимиляция CO_2 ; 3 - интенсивность фотосинтеза; 4 - потребление O_2 на дыхание. По оси ординат - отношение величин; по оси абсцисс - месяцы.

ют водородокисляющие (Романенко, 1966б). Так же широко, но в меньшем количестве в водоемах распространены нитрифицирующие бактерии, методы количественного учета которых несовершенны. Развитие последних в водной среде лимитируется гетеротрофными организмами в результате конкуренции за аммиак как источник азота, а в эвфотической зоне - дополнительным развитием водорослей. В некоторых водоемах, в том числе в меромиктических озерах, при условиях, благоприятных сероводородному брожению, развиваются тионовые бактерии. Нитрифицирующие микроорганизмы распределяются во всей толще аэробной зоны. Водородокисляющие и тионовые бактерии чаще всего встречаются в придонных слоях воды или в поверхностных слоях ила, а также на стыке аэробной и анаэробной зон, в которые со дна поступают восстановленные соединения, а с поверхности - кислород.

Таким образом, углерод продуцируемой биомассы органотрофных бактерий на 94% образуется из органического вещества и на 6% из углекислоты, хотя у некоторых видов, как например у метано-кисляющих бактерий, углекислоты в биосинтез вовлекается значительно больше.

Исходя из пропорциональности между ассимиляцией CO_2 и продукцией бактериальной биомассы, был разработан метод определе-

Т а б л и ц а 37

Экономические коэффициенты (Υ) использования органического вещества в процессе продукции бактериальной биомассы в воде Рыбинского водохранилища

Год наблюдения	Деструкция органического вещества, г С/м ²	Продукция бактериальной биомассы, г С/м ²	Υ
1965	116	55	0.47
1966	214	39	0.18
1967	150	28	0.19
1968	64	21	0.33
1969	113	35	0.31
1970	92	24	0.26
1971	70	30	0.37
1972	153	36	0.24
1973	94	42	0.45
1974	121	30	0.25
1975	99	25	0.25
1976	72	12	0.17
1977	161	32	0.2
1978	73	23	0.32
1979	85	43	0.5
1980	118	22	0.19
1981	208	37	0.18
Среднее	118	32	0.29

ния продукции гетеротрофных бактерий в водоемах по темновой ассимиляции CO_2 (Романенко, 1964а; Кузнецов и др., 1966).

Количество ассимилированной углекислоты в пробах воды принимается за 6% от продуцируемой биомассы, отсюда

$$P_b = C_a \cdot 16.6,$$

где P_b - продукция бактериальной биомассы, мкг С/(л·сут), C_a - количество ассимилированной углекислоты в темноте, мкг С/(л·сут), 16.6 - соотношение углерода всей биомассы и углерода биомассы, синтезируемой из углекислоты (100 : 6).

Реальность получаемых величин можно проверить по экономическим коэффициентам (Υ).

$$\Upsilon = \frac{\text{Количество образовавшейся биомассы}}{\text{Количество использованного субстрата}}.$$

В течение 18 лет на Рыбинском водохранилище параллельно с темновой ассимиляцией CO_2 в воде определялось потребление кислорода на дыхание. По ассимиляции рассчитывалась продукция бактериальной биомассы, по кислороду - количество разрушенного органического вещества. Из сопоставления этих величин были рассчитаны экономические коэффициенты (табл.37). В течение

18 лет они варьировали от 0.17 до 0.50. Поскольку эти анализы полевые, то такая вариабельность вполне закономерна. Средняя величина 0.29 характерна для подавляющего числа бактерий, для которых она была определена в чистых культурах (Работникова, Иванова, 1971).

Многолетнее изучение ассимиляции CO_2 бактериями дало возможность в первом приближении разобраться в этом явлении. Обнаружен ряд новых закономерностей, которые позволили избавиться от целого ряда ошибок и дали возможность использовать гетеротрофную ассимиляцию для определения продукции бактериальной биомассы, времени удвоения, дыхания и индикации состояния популяции при действии токсических соединений (Романенко, 1971; Романенко, Джонсон, Микряков, 1979). Они с успехом были использованы и в иммунологии (Микряков и др., 1967).

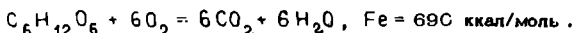
Г л а в а 5

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ДЕСТРУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ

В воде и донных отложениях непрерывно протекают процессы разложения органического вещества. Давно уже было доказано (Кузнецов, 1952), что лишь очень ничтожная часть его переходит из одного состояния в другое в результате простых химических реакций. На 99% оно разрушается под воздействием живого населения. Отдельные химические реакции протекают более интенсивно, но лишь потому, что в результате автолиза и разрушения тех или иных существ во внешнюю среду изливаются высокоактивные специфические соединения — ферменты, витамины, а также целые блоки биологических структур, в том числе мембран, на которых упорядочены ферментные системы. В противном случае химические реакции протекали бы еще медленнее.

Все внешние факторы, особенно такие, как свет, температура, кислотность, доступ газов, способствуют или тормозят те или иные реакции.

В зависимости от О-В потенциала протекают аэробные или анаэробные процессы разложения органического вещества. Если в первом случае из-за избытка кислорода конечными продуктами являются углекислота и вода, то во втором образуются еще водород и метан. В конечном итоге деструкция органического вещества выражается химическим уравнением, обратным фотосинтезу, с эквивалентным выделением энергии



При этом выделяются в окисленном, восстановленном или свободном виде все химические элементы, куда входят более 60 элементов таблицы Менделеева — P, N, Mg, Fe, S и мн. др.

СОДЕРЖАНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДЕ РАЗНЫХ ВОДОЕМОВ И РОЛЬ ОСНОВНЫХ ГРУПП ОРГАНИЗМОВ В ЕГО ДЕСТРУКЦИИ

Содержание органического вещества в воде и донных отложениях колеблется в чрезвычайно широких пределах и зависит от ландшафта водосборной площади, климата и температурных условий, степени трофики водоема, его глубины. В водоеме постоянно действуют факторы, ведущие к пополнению и элиминации органического вещества, поэтому содержание его есть всегда результирующая величина. В водоемах разного типа количество органического вещества колеблется от 0.5 до 270 мг С/л (табл. 38)¹. Наименьшие величины его (0.5–0.8 мг С/л) обнаружены на больших глубинах в олиготрофном оз. Байкал (Вотинцев, 1961; Вотинцев и др., 1975; Тарасова, 1975). Такое количество органического вещества соответствует содержанию его в дистиллированной воде. Наибольшее количество его (до 270 мг С/л) находится (Кузнецов, 1970) в дистрофных водоемах с большой цветностью воды. В мезотрофных и евтрофных водоемах содержание органического вещества колеблется от 7 до 15 мг С/л, и часто его количество выражается близкими величинами, в то время как продуцирование в результате фотосинтеза фитопланктона в первых протекает во много раз интенсивнее, чем во вторых. Таким образом, количество органического вещества не всегда отражает степень трофики водоема.

Содержание органического вещества в водоемах разного типа по сезонам года изменяется не более чем в 1.3 и 1.5 раза. Например, в Рыбинском водохранилище в маловодном 1964 г. с февраля по ноябрь оно в среднем равнялось 9.9 мг С/л с колебаниями по плесам от 9.1 до 11.1 мг С/л и по сезонам года от 8.3 зимой до 11.2 мг С/л весной, 11 летом и 10.2 мг С/л поздней осенью. Наименьшая средняя отличается от наибольшей средней всего на 29% (табл. 39).

Примерно такая же картина наблюдается на оз. Байкал, перманганатная окисляемость воды которого с мая по декабрь в южной, средней и северной частях озера колеблется от 0.9 до 1.3 мг С/л и в среднем равняется 1.11 мг С/л (Вотинцев и др., 1975). Авторы отмечают, что и межгодовые колебания в содержании органического вещества в озере незначительные. Примечательно, что в евтрофном Дубоссарском водохранилище в течение года

¹ Здесь и далее мы принимаем, что перманганатная окисляемость, выраженная в кислороде, соответствует примерно количеству органического вещества, выраженному в углеводе (Скопичев, Бакулина, 1966).

Т а б л и ц а 38

Содержание органического вещества в воде водоемов
разного типа

Водоем	Тип водоема	Перманганатная окисляемость		Литературный источник
		мг О/л или мг С/л	г С/м ²	
Водохранилища				
Рыбинское	Мезотрофный	12	64	Скопинцев, Бакулина, 1966
Куйбышевское	"	8,8	79	Скопинцев, Бикбулатова, 1978
Волгоградское	"	10,5	105	Сиденко, 1971
Саратовское	"	8,5	60	Сиденко, 1978
Иваньковское	Мезотрофно-эвтрофный	15	51	Волга и ее жизнь, 1978
Каловское	Эвтрофный	10	84	Майстренко, 1965
Киевское	"	14,4	58	Майстренко, Шаки, 1972
Дубоссарское	"	13	98	Ярошенко, Бызгу, 1964
Озера				
Байкал	Олиготрофный	1,5	1050	Воткинцев, 1961
Ладожское	"	8,4	428	Расплетина, 1982
Пеггозеро	Олиготрофно-мезотрофный	15	-	Кузнецов, 1970
Копчезеро	Тот же	15,3	-	Новобранцев, 1937
Габозеро	"	15,8	-	Тот же
Глубокое под Москвой	Мезотрофный	12,8	119	Шербаков, 1967
Воже	"	15,2	14	Расплетина, 1979
Лача	"	21,5	28	Гусаков, 1979
Белое (Костно)	Эвтрофный	32,1	-	Новобранцев, 1937; Кузнецов, 1970
Торфяные карьеры	Дистрофный	226,6	-	Тот же

количество органического вещества колеблется в среднем не более чем в 1,5 раза. У с. Цыбулевка (Ярошенко, Бызгу, 1964) перманганатная окисляемость в мае, апреле, июне, августе и октябре выражается близкими величинами, равными соответственно 11,8, 13,5, 11,9, 15,1, 13,1 мг О/л.

Такое постоянство свидетельствует о хорошо отрегулированном в природе динамическом балансе: сколько органического вещества образуется и поступает в воду, столько же примерно и элиминируется.

Питательная ценность содержащихся в воде и донных отложениях органических веществ зависит от путей поступления их в водоемы. Автохтонные органические вещества, как правило, более питатель-

Т а б л и ц а 39

Содержание органического вещества в воде
Рыбинского водохранилища в различные сезоны года
(по: Скопинцев, Бакулина, 1966), мг С/л

Плес	Фев- раль	Ап- рель	Май	Ав- густ	Но- ябрь	Сред- нее
Центральный	8,5	9,9	10,4	10,3	12,2	10,3
Волжский	8,3	8,5	8,9	10,1	9,7	9,1
Моложский	8,3	-	14,5	12,6	9,1	11,1
Шекснинский	-	-	11	11	9,9	10,6
Среднее	8,3	9,2	11,2	11	10,2	-

ные для микроорганизмов, и первоначально, т.е. в период отмирания фитопланктона, соответствуют химическому составу водорослей, господствующих в том или ином водоеме (Барашков, 1972). Если в водоем более интенсивно поступают трудноусвояемые аллохтонные вещества, то может происходить более интенсивное соокисление его с легкоусвояемыми веществами. Как известно, при накоплении малоусвояемых фракций органических соединений состав микроорганизмов изменяется в сторону увеличения количества видов, способных использовать их.

До настоящего времени остается нерешенной важная проблема: какую долю в общей деструкции органического вещества играют отдельные группы организмов. Несмотря на то что в ряде водоемов подведены биотические балансы с использованием при расчетах биомассы и коэффициентов K_2 (Биологическая продуктивность..., 1970; Рыбинское водохранилище, 1972; Продукционно-биологические исследования..., 1973; Шербаков, 1967, и др.), их следует рассматривать как предварительные, хотя и весьма важные для данного этапа развития гидробиологии.

Сложность подобных расчетов можно продемонстрировать на примере определения биомассы бактерий. Во-первых, при использовании микроскопов разных марок (Романенко, 1971б) на одном и том же препарате можно учесть в 2 раза больше или меньше бактерий. Хотя разрешающая способность обычных световых микроскопов теоретически равна 0,2 мкм, тем не менее четкость оконтуривания клеток, освещение, абберация и прочее у разных микроскопов заметно различаются и могут играть существенную роль при просмотре препаратов. Очень маленькие бактериальные клетки видны лишь в живом состоянии, а при высыхании исчезают из поля зрения. Во влажных препаратах особенно много мелких клеток, видимых при использовании ультрафиолетового микроскопа. Во-вторых, не ясно, какие следует вносить поправки на уменьшение объема клеток при усыхании, поскольку в большинстве случаев размеры клеток определяются на высушенных препаратах. На уменьшение размера клеток указывало в ряде работ (Мишустин, Мирзоева, 1946; Knaysi, 1951). Но

эти результаты получены на крупных бактериях, в то время как в водоемах, особенно в олиготрофных, клетки очень малы и едва различимы под микроскопом. По мнению одних исследователей (Троицкий, Сорокин, 1967), объем клеток следует увеличить в 3 раза, по мнению других (Локк, 1971), в 1.6 раза, по мнению третьих (Романенко, Добрынин, 1978), удельную массу сухой биомассы следует принять за 1.6.

Много неясностей и с содержанием воды в клетках. Во многих исследованиях количество сухого органического вещества принимается за 15-20, иногда за 25%. Биомасса бактериальных колоний на мясо-пептонном агаре содержит: *Pseudomonas denitrificans* - 17.6%, *Brevibacterium imperiale* - 15.5% сухого вещества (Романенко, Добрынин, 1978). Но как известно, одни колонии имеют густую консистенцию, а другие совершенно жидкую. Можно предположить, что в естественных условиях в воде клеточные стенки и сами клетки более гидрированы и влажность их может достигнуть 90% и более. Хотя погрешности анализов отдельных параметров бактериальных клеток могут быть направлены как в сторону завышения, так и в сторону занижения расчета их биомассы, т.е. некоторые из них могут нивелироваться, тем не менее конечный результат не может быть точным.

То же относится и к коэффициенту K_2 . Одни исследователи принимают его равным 0.3 (Биологическая продуктивность..., 1976), а иногда и 0.25, другие - 0.4 и 0.5 (Биологическая продуктивность..., 1970) и т.д., что может повлиять на конечный результат определения бактериальных процессов в 2 раза. Поэтому прямое определение интенсивности деструкционных процессов отдельными группами организмов имеет важное значение. В естественных и профильтрованных через мембранные фильтры с диаметром пор 3-6 мкм пробах воды одновременно определялась численность бактерий, интенсивность фотосинтеза, дыхания и гетеротрофная ассимиляция CO_2 (Романенко, Добрынин, 1973). Анализы проводились с мая по ноябрь в 1971 г. на Рыбинском водохранилище. . Отношение численности организмов и интенсивности процессов в натуральной воде к численности бактерий и интенсивности процессов в профильтрованной воде позволило определить, как изменяется содержание основных групп организмов и как это влияет на некоторые процессы (табл.40). По интенсивности фотосинтеза было установлено, что содержание активных водорослей после фильтрации уменьшилось в среднем в 7.8 раза, количество бактерий почти не изменилось. Как это повлияло на дыхание и темновую ассимиляцию углекислоты? В пробах воды произошло лишь незначительное колебание этих параметров. Учитывая, что вместе с фитопланктоном при фильтрации была снята и основная масса зоопланктона, а содержание бактерий осталось на прежнем уровне, можно утверждать, что решающую роль в деструкционных процессах играют только бактерии. Изменение содержания фитопланктона почти в 8 раз не сказалось на потреблении биоценозом кислорода и асси-

Т а б л и ц а 40

Отношение средних величин количества бактерий и интенсивности процессов в натуральной воде к тем же величинам в фильтрованной воде (Рыбинское водохранилище)

Стация	Число бактерий	Потребление O_2	Темновая ассимиляция CO_2	Интенсивность фотосинтеза
Охотинко	1.1	1.52	1.5	6.5
Коприно	1	1.32	1.1	8.6
Наволох	1.1	1.66	1.3	5.8
Весьегонск	1	1.58	1.5	7.2
Устье Суды	1	1.03	1.1	7.5
Среднее	1	1.42	1.3	7.8

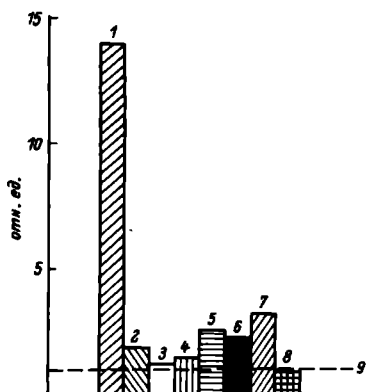


Рис. 20. Осредненные отношения численности микроорганизмов и процессов, происходящих в природной воде, к численности и процессам, происходящим в профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 3-6 мкм воде из Рыбинского водохранилища, в среднем за навигационный период.

1 - интенсивность фотосинтеза; 2 - количество бактерий; 3 - потребление кислорода на дыхание; 4 - гетеротрофная ассимиляция CO_2 ; 5 - потребление фосфатов на свету; 6 - потребление фосфатов в темноте; 7 - потребление сульфатов на свету; 8 - потребление сульфатов в темноте; 9 - линия равновесия процессов.

милляции CO_2 . Из этого следует, что ассимиляция CO_2 в темноте также определяется в основном деятельностью бактериопланктона.

В экспериментах, проведенных вторично в 1982 г. на этом же водоеме по усложненной схеме, были получены такие же результаты. В период развития синезеленых водорослей (крупные клетки) содержание фитопланктона в фильтрованных пробах уменьшалось в 40 раз, но тем не менее это не повлияло на дыхание биосенсора и гетеротрофную ассимиляцию (рис.19). В среднем за навигационный период отношение численности бактерий в натуральных пробах к их численности в профильтрованных водах было равно 1.9, фитопланктона - 14, дыхания - 1.25 и ассимиляции CO_2 - 1.58 (рис.20). Дополнительно в этих экспериментах определялась ассимиляция ценозом фосфатов и сульфатов на свету и в темноте. На свету фосфатов было ассимилировано немногим больше, чем в темноте, из чего следует, что в потреблении фосфатов бактерии играют такую же роль, как и фитопланктон. Сульфаты больше потребляются фитопланктоном (рис.20).

В микрограммовых величинах в воде присутствует большое количество органических соединений, о чем свидетельствуют данные не только по прямому их определению, но и расчетные (Parsons, Strickland, 1961; Wright, Hobbie, 1965; Hobbie, Wright, 1968). При большом разнообразии микроорганизмов в естественных условиях деструкцию можно себе представить как одновременное воздействие на субстрат множества ферментных систем и потока возникающих метаболитов в среде, концентрация которых то повышается, то понижается. В течение длительного времени, при сбалансированных процессах фотосинтеза и деструкции, должна существовать некоторая стабильность и в потоке метаболитов. Но на разных глубинах водоема, в разных экологических нишах доминирует свой, присущий данному сообществу организмов „поток“. Многие микроорганизмы самостоятельно способны разрушать взвешенные органо-минеральные соединения до углекислоты и воды или до каких-то промежуточных продуктов обмена. В естественных же условиях доминируют сложные метаболические связи, в которых продукты обмена одних групп микроорганизмов сразу же подхватываются другими.

БАКТЕРИАЛЬНОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Поскольку планктонные водоросли являются одним из основных источников органического вещества, то в течение многих лет исследователи проводили работы по разложению их в экспериментальных условиях. Следует отметить, что существенный недостаток многих из них - использование в опытах чрезвычайно больших концентраций биомассы в сыром виде - 15-20 г/л, каких обычно в природе не бывает. Такие величины явно искажают процессы в экспериментах.

Естественно, возникает вопрос, с какой скоростью протекают процессы минерализации водорослей, какие соединения разлагаются в первую очередь и какие промежуточные продукты разложения при этом образуются.

Уже в 40-х гг. было показано (Новобранцев, 1937), что количество бактерий в водоемах определяется в первую очередь содержанием легкоусвояемого органического вещества. Исходя из минерального состава клеток водорослей и образовавшегося на поверхности донных отложений детрита в оз. Белом, С.И. Кузнецов (1952) рассчитал, что полная минерализация отмерших водорослей происходит за 30 сут.

В большинстве работ по разложению водорослей в экспериментальных условиях изучалась скорость регенерации биогенных элементов. Во всех случаях вначале уменьшается содержание белкового азота и фосфора, в среде накапливаются минеральные формы их соединений. Б.А. Скопичев (1938) показал, что выделение аммония и минерального фосфора протекает по уравнению реакций первого порядка. Интенсивность процесса минерализации прежде всего зависит от того, были ли взяты в эксперименте живые или убитые водоросли. В первом случае минерализация их происходит медленнее, но в обоих случаях подчиняется одним и тем же закономерностям.

По данным Б.А. Скопичева и Е.С. Брук (1940), за 60 сут окисляемость среды, в которую был внесен фитопланктон, уменьшилась с 8 до 5,7 мг С/л, содержание альбуминового азота — с 0,66 до 0,2 мг/л, а концентрация фосфатов возросла с 0,01 до 0,1 мг Р/л. В экспериментах, где диатомовые водоросли предварительно месяц выращивались на свету в больших бутылках (Grill, Richard, 1964), после выдерживания их в темноте в течение 130 и 414 сут содержание азота во взвешях уменьшилось на 45 и 49%, фосфора — на 54 и 61%.

Ганнисон и Александер (Gunnison, Alexander, 1975) показали, что различные виды живых водорослей, принадлежащие даже к одному и тому же семейству, разлагаются с различной скоростью. Последняя, с одной стороны, зависит от обилия внесенных при заражении микроорганизмов, с другой — от каких-то особенностей, присущих тому или иному организму. По мнению авторов, на интенсивность бактериального разложения сильное влияние оказывает структура клеточной оболочки. Например, *Anacystis nidulans* при заражении микрофлорой воды разрушается за 2–6 сут, а при заражении почвой — за 1 сут, в то время как *Calothrix anomala* при тех же условиях полностью деградируют лишь за 12–30 сут.

По данным разных авторов (табл. 41), при температуре около 20 °С за 7–30 сут в аэробных условиях разлагается от 50 до 65% органического вещества от аэрированной навески водорослей, при более низкой температуре процессы замедляются в 2–3 раза. В зависимости от условий за год разлагается около 80–90% водорослей.

Т а б л и ц а 41. Интенсивность разложения водорослей в экспериментальных условиях

Доминирующий вид фитопланктона или культура	Условия эксперимента	Температура, °C	Время разрушения, сут	Количество разложившейся биомассы, % от исходной	Литературный источник
Фитопланктон	Аэробные	20	60	29	Скопнищев, Брук, 1940
Смешанный планктон	"	22	7	50	Скопнищев, 1947
			23	90	
			15	50	
			51	90	
			33	50	
Смесь водорослей	"	-	112	90	Воткинцев, 1970
			45	70	
			100	75.7	
			20	58	
			40	76	
Фитопланктон	"	20	100	84	Кудряшчев, 1979
			600	94	
			20	30	
				65, из них 10% перешло в раствор	
				от 14 до 79	
Серия чистых культур (34 опыта)	"	20	295-365		Jewell, McCarty, 1971
Убитые	Анаэробные	20	60	20% минерализовалось, 30% перешло в раствор, 50% осталось в виде взвешенных частиц	Otsuki, Nakya, 1968
Фитопланктон, отобран из водоема	"	20	100	76	Foree, McCarty, 1970
Фитопланктон выращенный	"	20	200	59	Тот же

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает, что данные по температуре не приводятся.

В анаэробных условиях при такой же температуре разложение их происходит в 1.5-2 раза медленнее и идет с образованием летучих органических соединений, в конечном итоге с выделением газа, который на 61% состоит из CH_4 , на 31% из CO_2 , на 2% из H_2 , на 4% из прочих (Golueke et al., 1957). Состав его приближается к составу болотного газа, выделяемого со дна водоемов. В оз.Белом (Россолимо, 1932) газ состоит из CH_4 - 80.4%, CO_2 - 1.5%, H_2 - 11.7%, N_2 - 5.2%; в оз.Накадзума-ко из CH_4 - 18.9%, CO_2 - 68.5%, H_2 - 4.1%, N_2 - 8.5%; в оз.Аоки-ко из CH_4 - 55.2%, CO_2 - 31.5%, H_2 - 6%, N_2 - 7.3% (Koyama, 1953, 1963). Из приведенных данных видно, что в разных озерах состав выделяемых газов сильно варьирует.

Мы произвели определение интенсивности разложения фитопланктона в течение года. Опыты велись в больших затененных бутылках, заполняемых водой из Рыбинского водохранилища. Фитопланктон отбирали из этого водохранилища в период массового развития *Aphanizomenon flos-aquae*.

Его вносили в воду в виде сухого растертого до пылевидного состояния порошка из расчета на каждый литр по 12.5 мг углерода водорослей. Через определенные промежутки времени после перемешивания из бутылей отбиралось по четыре сляпки воды, в двух из которых определялось исходное содержание кислорода, в двух других – после инкубирования в течение суток, в последующем – через много суток. Срок инкубирования определялся интенсивностью потребления кислорода микрофлорой в предыдущей сьемке. Данный способ был применен в некоторых работах (Романенко, 1972) с учетом того, что дыхание микроорганизмов протекает с одинаковой скоростью как в больших, так и малых бутылках (Романенко, 1969б).

По осредненным данным из трех экспериментов (рис.21) следует, что интенсивное разложение водорослей происходило на 2-3-и сутки, через 7 сут процесс резко замедлялся. В этот же период количество бактерий достигло максимальных величин – 13 млн.кл./мл. После 10 сут процесс выходит на первое плато, но протекает еще с заметной скоростью до 35 сут, а затем выходит на второе, более стабильное плато. На графике можно выделить три фракции органических веществ, подвергающихся разрушению: 1 – легкоразлагаемые вещества, куда входят белковые вещества, отдельные аминокислоты, сахара и легкоусвояемые полисахариды, разрушения которых заканчивается к 10-м суткам; 2 – слабоусвояемые вещества, которые используются значительно труднее, чем первая фракция; 3 – трудноусвояемые и медленно разлагающиеся соединения, куда должны входить сложные полисахариды, гуминовые соединения и т.п.

Если вещества первой фракции важны для бурного развития процессов в водоемах (при их разложении наблюдается интенсивный прирост бактериальной биомассы), а следовательно и питания бактерийотрофных организмов, то фракция медленно усвояемых химических соединений поддерживает биологические процессы, хотя и на „Голодном пайке“, но зато в течение длительного времени. До первого плато легкоразрушаемое органическое вещество составляет примерно 41%. За месяц разрушается около 72% от внесенной биомассы, за год 98% (табл.42). Несомненно, в водоемах в данном эксперименте микроорганизмами используются одновременно разные вещества – легко-, слабо- и трудноразрушаемые. Исходя из точек перелома кривой на графике (рис.21) и выхода на плато, результаты можно экстраполировать и в обратном направлении (на графике данные представлены разной штриховкой). Следовательно, в первом приближении можно определить количество органического вещества той или иной фракции, разрушаемой и в первые несколько суток эксперимента. Например, на 2-е сутки, в период

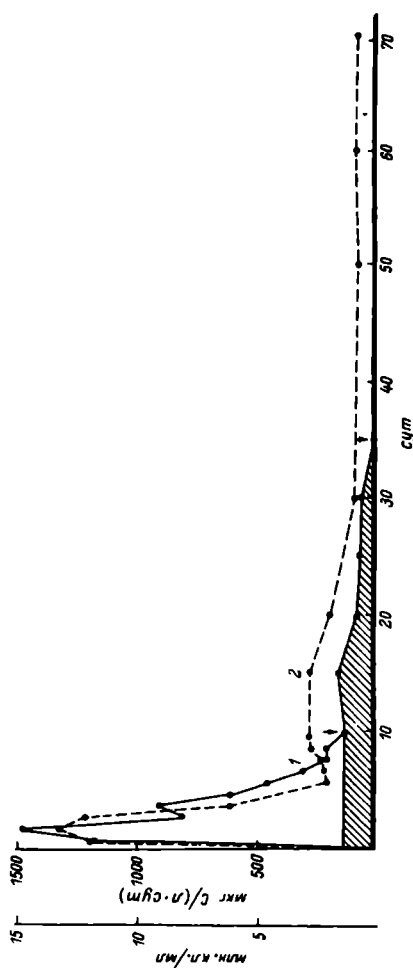


Рис. 21. Интенсивность бактериальной деструкции (1) водорослей и численность бактерий (2) в лабораторных условиях при температуре 19-22 °С в течение длительного времени.

Незаштрихованная часть - легкоусвояемые фракции; косая штриховка - слабоусвояемые фракции; черная часть графика - трудноусвояемые фракции. Стрелками обозначены моменты изменения фракции органического вещества. По оси ординат: слева - общая численность бактерий, справа - деструкция биомассы водорослей.

Т а б л и ц а 42

Осредненные данные деструкции органического вещества водорослей, полученные в течение года

	Разрушено в процессе эксперимента	
	мг С/л	% от исходного
Внесено органического вещества водорослей	12,5	100
Разрушено за 30 сут	9	72
Разрушено за 100 сут	10,6	85
Разрушено за 365 сут	12,2	98 (чаще 85-95)
Разрушено органического вещества по фракциям:		
легкоусвояемого до первого плато	5,1	41
слабоусвояемого до первого плато	0,94	7,5
трудноусвояемого до первого плато	0,98	2,2
слабоусвояемого за 100 сут	2,9	23
трудноусвояемого за 100 сут	2,2	18
трудноусвояемого за 365 сут	3,8	30
Потреблено за 2 сут в период самого интенсивного развития бактерий:		
всего органического вещества	1,59	100
легкоусвояемого	1,45	91
слабоусвояемого	0,12	7,5
трудноусвояемого	0,03	1,9

бурного развития бактерий, ими было использовано 91% легкоусвояемой фракция, 7,5% слабоусвояемой и 1,5% трудноусвояемой. До первого плато их соотношение (в процентах) равно 41 : 7,5 : 2,2. За год абсолютное потребление трудноусвояемых соединений составляет 30% от исходной биомассы, т.е. соизмеримо с легкоусвояемой фракцией. Только последняя используется за 10 сут, а первая за 365 сут.

Через год остаются ничтожно малые величины органических веществ водорослей (с учетом возможных ошибок около 2-5% от исходного материала), которые накапливаются и составляют трудноусвояемые гуминоподобные соединения. Прямые анализы свидетельствуют о том, что в водоемах постоянно присутствуют трудноусвояемые фракции органических веществ. Но ни в каких крупных водоемах, в том числе в морях и океанах, не наблюдается устойчивого накопления подобных соединений. Следовательно, они также подвергаются постепенному разрушению.

Деструкцию органических соединений можно рассматривать как их постепенное окисление, как постоянное уменьшение их молекулярной массы, как постоянный поток низкомолекулярных органических веществ от субстрата к клеткам с выделением последними в конечном итоге углекислоты и воды, как обмен продуктами метаболизма между различными клетками с продукцией бактериальной биомассы (1:3) по отношению к использованному субстрату,

как последующую деструкцию самой бактериальной массы животными-бактериофагами или лизис и потребление другими видами бактерий.

Ниже приведены данные по деструкции биомассы водорослей *Aphanizomenon flos-aquae* с прохождением ее через стадию глюкозы в экспериментальных условиях со смешанной микрофлорой, отобранной в Рыбинском водохранилище (Романенко, 1977). Интенсивность процесса разложения водорослей определялась по потреблению кислорода, содержание глюкозы и скорость ее потока в микробиоценозе - с использованием меченой глюкозы по методу Райта и Хобби (Wright, Hobbie, 1965). Анализы вначале производились через короткие промежутки времени - сутки, двое, затем через несколько суток. Потребление незначительного количества глюкозы микроорганизмами подчинялось закону ферментативных реакций и протекало с небольшой диспропорцией в зависимости от количества внесенного меченого препарата в воду (рис.22).

В контроле с водой, куда не были внесены водоросли, на 2-е сутки эксперимента количество бактерий достигало максимума - 1 млн.кл./мл, а в воде с водорослями - 10 млн.кл./мл. Интенсивность выделения и потока глюкозы в опыте превышала контроль в 25-50 раз, но в обоих случаях максимум наблюдался в первые 2 сут эксперимента. В воде с водорослями графически он выражался несколько более высоким пиком (рис.23). Исходя из скорости потребления глюкозы,

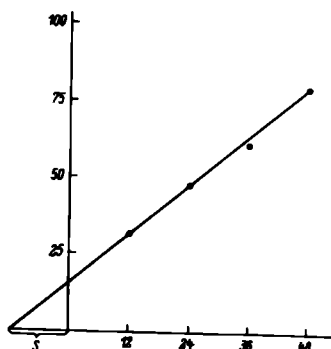
$$V = r(A + S) / R \cdot t,$$

где V - скорость потребления глюкозы, мкг С/(л·ч), r - радиоактивность микроорганизмов, имп/мин, $(A + S)$ - сумма внесенной и содержащейся в воде глюкозы, мкг С (согласно графику, величина S равна отрезку, отсекаемому прямой на абсциссе), R - радиоактивность внесенной глюкозы, имп/мин, t - время опыта, ч. Количество разрушенного за время опыта органического вещества и образовавшейся глюкозы рассчитывалось графически (рис.24). При совмещении приведенных графиков можно заметить, что потребление (а следовательно, и образование) глюкозы в целом согласуется с интенсивностью деструкционных процессов. В первые несколько суток поток глюкозы в контроле достигал 0.27 мкг С/(л·ч), в опыте 23.6; в конце эксперимента он равнялся в контроле 0.01, в опыте 0.1 мкг С/(л·ч).

От исходного количества органического вещества в натуральной воде за 205 сут было разрушено 4.7 мг С/л и образовалось 0.22 мг С/л глюкозы. В опыте за вычетом контроля из 12.5 мг внесенной биомассы водорослей разрушено 10.7 мг С, т.е. 85.6%, а 14.5% перешло в более стойкие к деструкции соединения. За это время через стадию образования глюкозы (возможно, моносакхаридов) прошло 5.18 мг С, или 48.4% разрушенного органического вещества (табл. 43). Среднеарифметическая величина содержания глюкозы в контроле была равна 4.1 мкг С/л с колебанием от 1 до 12, в опыте - 29 мкг С/л с колебанием от 7 до 132.

Рис. 22. Потребление микроорганизмами глюкозы при разных ее концентрациях в различных склянках по методу Райта и Хобби.

S - запас глюкозы в воде. По оси ординат - отношение $\frac{R \cdot t}{r}$ (R - радиоактивность внесенного изотопа, t - время, r - радиоактивность организмов); по оси абсцисс - концентрация глюкозы в склянках во время эксперимента, мг С/л .



Т а б л и ц а 43

Баланс органического вещества в воде
при бактериальной деградации водорослей в течение 205 сут

Органическое вещество	Исходная вода		Исходная вода с водо- рослями		Разница	
	мг С/л	%	мг С/л	%	мг С/л	%
Исходное	12	100	24.5	100	12.5	100
Конечное	7.3	61	9.1	37	1.8	14.4
Разрушенное	4.7	39	15.4	63	10.7	85.6
Прошло через стадию образования глюкозы	9.22	1.8	5.4	22	5.18	41.4
Прошло через стадию образования глюкозы, % от разрушенного вещества	4.8		35		48.4	

В серии экспериментов, проведенных в течение месяца, с водой, содержащей внесенные в нее водоросли, и с использованием различных меченых низкомолекулярных соединений было установлено, что наиболее интенсивно осуществляется поток глюкозы. Столь же энергично образуются пировиноградная и молочная кислоты, по-видимому, уже из гексоз. Процесс их образования и потребления

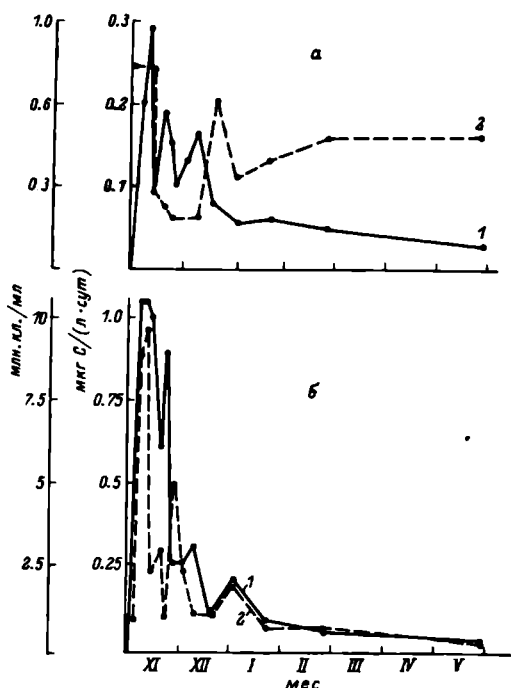


Рис.23. Динамика разрушения органического вещества водорослей (1) и численности бактерий (2).

а - чистая вода из водоема; б - вода с сухой биомассой водорослей.

микроорганизмами согласуется с общей интенсивностью разрушения органического вещества (рис.25). Из графиков следует, что в первую очередь на 2-е сутки одновременно с максимумом разрушения и общего количества бактерий наблюдается всплеск потока глюкозы. С небольшим отставанием продуцируются молочная и пировиноградная кислоты (табл. 44). Эти вещества в течение месяца образуются в то же время и в наибольших количествах, но в относительных единицах в натуральной воде поток их осуществляется в 2-3 раза слабее. Из этого следует, что какие-то сложные органические полимеры, возможно гуминовые кислоты, разрушаются другими путями.

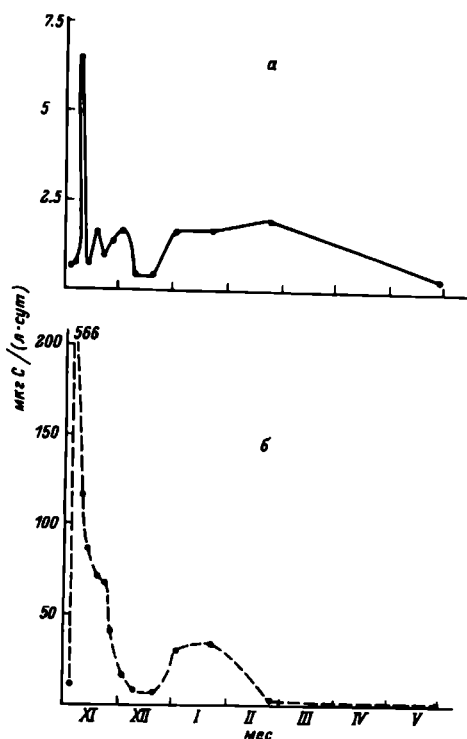


Рис. 24. Динамика продуцирования глюкозы при деструкции органического вещества.

а - чистая вода; б - вода с водорослями.

За месяц через стадию образования глюкозы прошло 10% в контроле и 21,9% в опыте с водорослями, 9,5 и 17,1% пировиноградной, 3,3 и 11,1% молочной кислоты от исходного органического вещества. В значительно меньшем количестве образуются уксусная кислота и фенол. Потребление микроорганизмами муравьиной кислоты было зарегистрировано лишь 2 раза за месяц в количестве 0,01 мгк С/(л.ч). В другие сутки точки величины $\frac{R \cdot t}{r}$ располагались в системе координат с таким разбросом, что по ним нельзя было провести прямую линию.

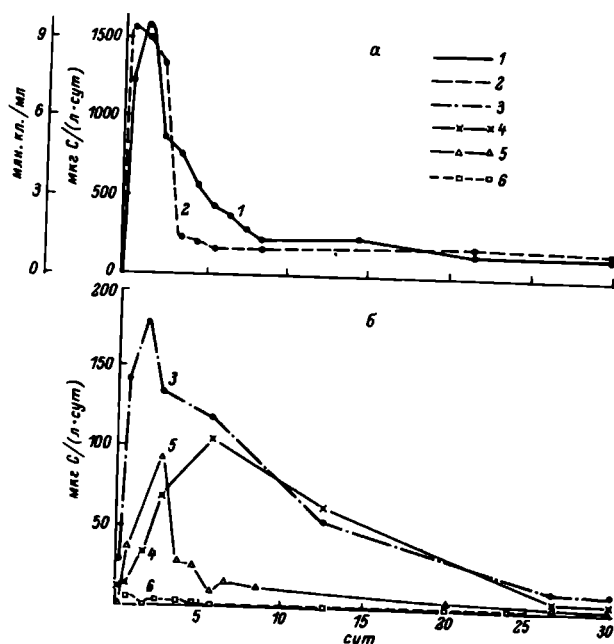


Рис.25. Динамика продукции низкомолекулярных органических соединений при разложении водорослей.

а. По оси ординат: слева – численность бактерий (1), справа – деструкция биомассы водорослей (2). б. По оси ординат: пируват (3) и лакват (4), ацетат (5) и фенол (6).

Следовательно, деструкция взвешенных и растворенных органических веществ в водоемах – процесс сложный, в котором участвуют сотни видов микроорганизмов из различных физиологических групп. Важную роль в самом процессе играют экзогенные ферменты, выделяемые микроорганизмами, находящиеся как в свободном состоянии, так и на внешней оболочке их клеток. Под их воздействием в воде образуются сотни метаболитов, которые можно представить в виде постоянного то уменьшаемого, то возрастающего потока, вызываемого и одновременно потребляемого организмами.

Таблица 14

Поток органических соединений с малой молекулярной массой в воде при деградации водорослей в течение 30 сут

Соединение	Время взятия пробы	Вода из водохранилища (контроль)			Вода с водорослями, 12,5 мг С/л (опыт)		
		разрушено органического вещества, мг С/л	мг С/л	% от разрушенного вещества	разрушено биомассы водорослей, мг С/л	мг С/л	% от разрушенной биомассы водорослей
Глюкоза	Июль	(4,2)	0,42	10	(11,6)	2,55	21,9
Пировиноградная кислота	"	(5)	0,477	9,5	(11,1)	1,898	17,1
Молочная кислота	"	(5)	0,163	3,3	(11,1)	1,226	11,1
Уксусная кислота	Февраль	(1,71)	0,0076	0,44	(11,7)	0,421	3,6
Фенол	"	(1,71)	0,0031	0,18	(11,7)	0,0301	0,26
Муравьиная кислота	"	(1,71)	Следы	Следы	Следы	Следы	Следы

ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ НАТУРАЛЬНОЙ ВОДЫ В ТЕЧЕНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО ВРЕМЕНИ

В отличие от водорослей, состав которых известен, органическое вещество воды озер и водохранилищ формируется под воздействием внутриводоемных и терригенных процессов и изучено далеко не полно.

Питательная ценность органических соединений, находящихся в воде, зависит от типа водоема, времени года и изучена слабо.

По нашим наблюдениям, присутствующее в различные периоды года в воде Рыбинского водохранилища органическое вещество способно длительное время обеспечивать жизнедеятельность бактерий. В любой порции воды, взятой из водоема, наиболее интенсивно процесс дыхания идет в 1-2-е сутки (рис. 26). В целом довольно интенсивное дыхание наблюдается в течение 3-7 сут, затем снижается, что на графике (рис. 26) выражается выходом кривых на плато. Так же как и при разложении чистой биомассы водорослей, здесь можно выделить ряд фракций: легкоусвояемая - до первого плато (3-5 сут), слабоусвояемая - от предыдущей фракции до устойчивого второго плато (5-55 сут), трудноусвояемая (после 50-55 сут). В воде, отобранной в разные периоды года, содержится различное количество усвояемых веществ. Больше их летом, в июле, в период интенсивного развития водорослей, меньше в осенне-зимний период. В воде, отобранной

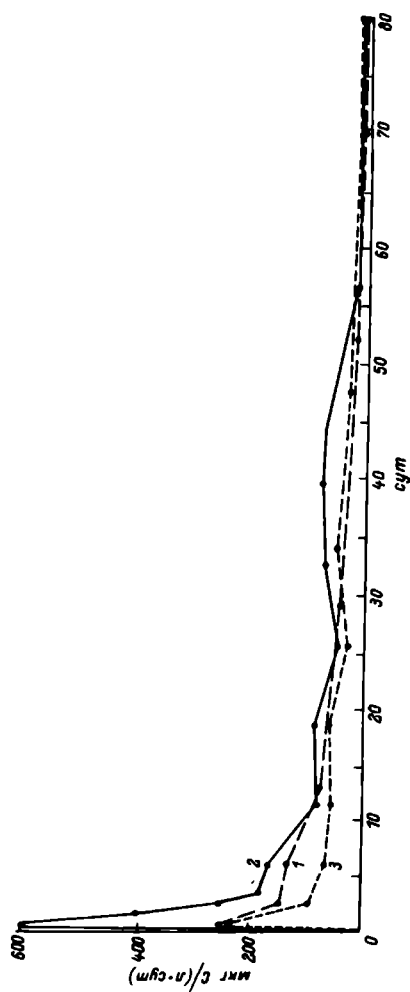


Рис. 26. Интенсивность бактериальной деструкции органического вещества воды из Рыбинского водохранилища при температуре 19–22 °С в течение длительного времени.

1 – вода отобрана 13 мая; 2 – то же 29 июня; 3 – то же 7 октября. На графике приведены результаты лишь за 80 сут. По оси ординат – органическое вещество; по оси абсцисс – время.

Т а б л и ц а 45

Деструкция органического вещества, находящегося в воде Рыбинского водохранилища, в разные периоды года при постоянной температуре (20 °С) в течение длительного времени

Параметры	Ноябрь, 1974 г.		Май, 1976 г.		Июнь, 1976 г.	
	мг С/л	% от исходного органического вещества	мг С/л	% от исходного органического вещества	мг С/л	% от исходного органического вещества
Исходное содержание органического вещества	10	100	13,2	100	14,5	100
Потреблено за:						
30 сут	1,7	17	2,6	20	4,5	31
100 сут	3,2	32	3,7	28	7,1	49
365 сут	5,1	51	7,1	54	10,7	74
легкоусвояемого (до первого плато)	1,2	12	0,9	6,8	1,9	13
слабо- и трудноусвояемого (от первого до второго плато)	2	20	0,8	6,1	1	6,9
То же за 100 сут	2,1	21	2,8	21	5,2	36
То же за 365 сут	3,9	39	6,9	52	8,8	61

Т а б л и ц а 45 (продолжение)

Параметры	Октябрь, 1976 г.		Февраль, 1977 г.		Июль, 1977 г.	
	мг С/л	% от исходного органического вещества	мг С/л	% от исходного органического вещества	мг С/л	% от исходного органического вещества
Исходное содержание органического вещества	14,2	100	13,4	100	15	100
Потреблено за:						
30 сут	1,7	12	1,7	13	6,4	43
100 сут	3,3	23	3,4	25	8,9	59
365 сут	7,2	51	8,3	62	13,9	93
легкоусвояемого (до первого плато)	0,32	2,3	0,42	3,1	4,8	32
слабо- и трудноусвояемого (от первого до второго плато)	0,3	2,1	0,2	1,5	1,2	8
То же за 100 сут	2,98	21	1,9	14	1,9	13
То же за 365 сут	6,9	49	6,9	51	7,2	48

Т а б л и ц а 46 Соотношение в потреблении микрофлорой различных фракций органического вещества, находящегося в воде Рыбинского водохранилища, в различные периоды года (при 20 °С)

Фракция	Ноябрь, 1974 г.		Май, 1976 г.		Июнь, 1976 г.	
	мг С/л	% от суммы потребленного	мг С/л	% от суммы потребленного	мг С/л	% от суммы потребленного
За 1-е сутки:						
легкоусвояемая	0,088	85	0,18	75	0,52	86
слабо- и трудно- усвояемая	0,022	15	0,06	25	0,08	14
До выхода кривой на первое плато:						
легкоусвояемая	1,2	87	0,32	52	1,9	66
слабо- и трудно- усвояемая	0,72	13	0,3	48	1	34

Т а б л и ц а 46 (продолжение)

Фракция	Октябрь, 1976г.		Февраль, 1977г.		Июль, 1977 г.	
	мг С/л	% от суммы потребленного	мг С/л	% от суммы потребленного	мг С/л	% от суммы потребленного
За 1-е сутки:						
легкоусвояемая	0,18	79	0,58	95	0,3	90
слабо- и трудно- усвояемая	0,05	21	0,03	5	0,033	10
До выхода кривой на первое плато:						
легкоусвояемая	0,32	52	4,8	87	0,45	75
слабо- и трудно- усвояемая	0,3	48	0,72	13	0,15	25

осеню, зимой и весной, за месяц разрушается 12-20% органического вещества, летом - 31-43% (табл.45). За год в тех же самых пробах в первом случае разрушается 51-62%, во втором 74-93%. Из точек перелома кривых на графике (рис. 26) результаты можно экстраполировать влево до пересечения с осью ординат и определять количество слабоусвояемых и трудноусвояемых веществ, разрушаемых в различные периоды времени. Соотношение между суммой слабо- и трудноусвояемой фракций и легкоусвояемой фракцией в 1-е сутки деструкции равно 1 : 3 и 1 : 20 в различные периоды года (табл. 46). Из вышеприведенных результатов видно, что за год без поступления новых порций извне разрушаются от 51 до 93% органического вещества при температуре 20 °С. В осенний, зимний и весенний периоды в воде преобладают труднодоступные для микроорганизмов фракции органических соединений. Из данных по деструкции чистой биомассы водорослей (см. наст. книгу, с.100-103) следует, что за год примерно 2-5% от их биомассы переходит в исключительно трудноусвояемую фракцию. Следовательно, при средней многолетней продукции фитопланктона 76 г С/(м²·год) в Рыбинском водохранилище через год образуется 3,3 г С/м², или 0,7 мг С/л, трудноусвояемых веществ. По-

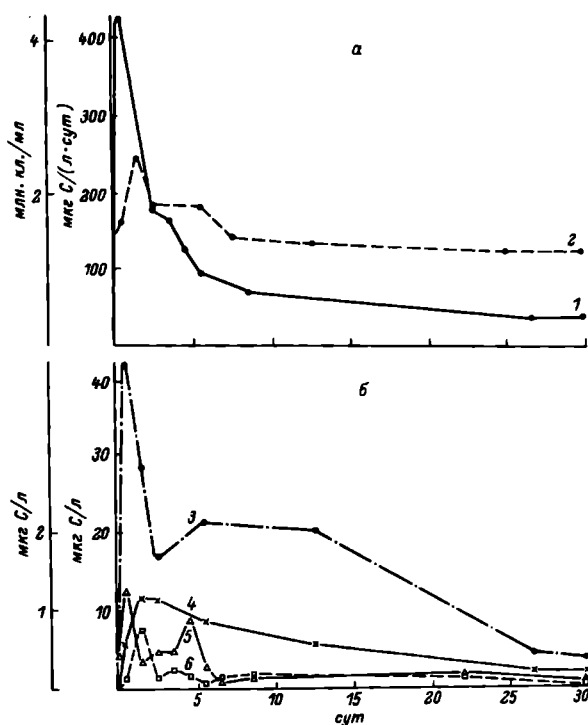


Рис. 27. Динамика продукции низкомолекулярных органических соединений при разложении органического вещества природной воды из Рыбинского водохранилища.

а. По оси ординат: слева количество бактерий (1), справа – разложение органического вещества воды (2). б. По оси ординат: слева – для ацетата (3) и фенола (4), справа – для пировата (5) и лактата (6).

сколько во многих экспериментах в пробах воды через год остается неразрушенным 5–7 мг углерода вещества, то из этого следует, что около 4–6 мг С/л его поступает с водосборной площади. Действительно, с водосборной площади в Рыбинское водохранилище поступают в основном окрашенные воды, в результате чего цветность в нем по хромово-кобальтовой шкале достигает 70–80% (Фортунатов, 1959).

Открытым остается вопрос, насколько быстро происходит соокисление трудноусвояемой фриккии вместе с легкоусвояемой, хотя экспериментально его также можно решить. Как и при деструкции водорослей, при разрушении органических веществ воды получают различные низкомолекулярные соединения. Из проанализированных соединений в наибольшем количестве летом образуются глюкоза, пировиноградная и молочная кислоты – до 566, 41.8, 199.9 мкг С/(л·сут) соответственно; в меньших количествах ацетат и фенол – 1.25, 0.77 мкг С/(л·сут). Динамика их продуцирования повторяет динамику при разрушении водорослей (рис. 27).

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ КАК СРЕДА ОБИТАНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ

Донные отложения водоемов (совершенно особая среда обитания микроорганизмов) сильно отличаются друг от друга по консистенции, обилию органического вещества, размеру и составу минеральных частиц, содержанию отдельных минеральных и органических соединений, окислительно-восстановительным условиям. Все это накладывает отпечаток на обилие и состав микрофлоры, на интенсивность и характерные особенности того или иного бактериального процесса, на обмен между водой и иловыми отложениями.

В отличие от водной массы донные отложения больше напоминают почву. Они богаче органическими и минеральными веществами. Если в 1 л воды содержится чаще всего 5–20 мг углерода органического вещества и 1–5 мг минеральных частиц, то в иловых отложениях – 1.5–20 г углерода органического вещества, около 100–500 мг сухого соответственно, т.е. в сотни и тысячи раз больше, чем в воде. В соответствии с этим резко различаются они и по оптическим свойствам, в воде эвфотическая зона обычно толщиной в несколько метров, а в иловых отложениях даже при наличии освещения фотосинтезирующие организмы развиваются лишь на поверхности.

Тем не менее донные отложения существенно отличаются и от почвы (Муравейский, 1936; Комшин, Кузнецов, 1975). Во-первых, они постоянно находятся в воде, в то время как увлажнение почвы происходит периодически; во-вторых, иловые отложения существуют в свободном состоянии, в то время как грунты пронизаны корнями высшей водной растительности вплоть до образования дернины. Резко различаются они также по растительному и животному населению, воздействию метеорологических условий, промерзанию в умеренных и северных широтах и т.д.

На формирование донных отложений оказывают воздействие многие факторы окружающей среды, которые по отношению к водоему можно подразделить на внешние и внутриводоемные. Наряду с климатическими условиями местности (температурный режим, обилие

осадков, длительность вегетационного периода и т.д.) наиболее существенное влияние оказывают материнские породы и характер почвенного покрова водосборной площади. Сток с богатых черноземов Украины и сток с подзолистых почв подзоны тайги производят совершенно разное воздействие на химический состав воды и ила, содержание взвешенных частиц, а следовательно, и на многие биологические и биохимические процессы в самих водохранилищах и озерах.

Из внутриводоемных процессов на формирование донных отложений наиболее существенное влияние оказывают интенсивность фотосинтеза фитопланктона и седиментация водорослей. При этом на состав илов особенно влияет глубина водоема, а в более мелководных еще и интенсивность ветрового перемешивания. В озерах и водохранилищах глубиной более 30–40 м илы, как правило, не богатые, так как клетки водорослей успевают минерализоваться за время оседания. В результате на дно попадают уже более стойкие к разрушению органические соединения. Белки и многие углеводы подвергаются деструкции в толще воды, при этом высвобождаются основные запасы биогенных элементов. Примером может служить Цимлянское водохранилище. В оз. Шлкензее (Ohle, 1962) в слоях воды 0–20, 20–30 и 30–40 м минерализуется соответственно 77,6, 9,8 и 1,5% фитопланктона, а во всей толще – 98,5% взвешенных органических частиц. В озерах с глубинами 3–5 м, подверженных частому и сильному ветровому перемешиванию, фитопланктон разрушается в основном в водной толще; в результате взмучивания и многократного подъема органического вещества процессы разрушения протекают в аэробных условиях значительно быстрее, чем на дне.

Следующий наиболее важный фактор – направленность микробиологических процессов в донных отложениях. В анаэробных условиях могут наблюдаться два пути: при большом содержании сульфатов начинается интенсивное сероводородное брожение, при их отсутствии – метановое. Зачастую протекают оба процесса. В зависимости от того, какой из них имеет место, соответственно будут изменяться состав донных отложений, влияние продуктов минерализации на жизнедеятельность более высокоорганизованных организмов и на обратную связь: донные отложения–вода.

К л а с с и ф и к а ц и я д о н н ы х о т л о ж е н и й и и х м и к р о з о н а л ь н о е с т р о е н и е

В различных водоемах толщина залегания донных отложений колеблется от нескольких миллиметров до десятков метров. За образованием илов можно проследить на примере созданных в последнее время водохранилищ. Формирование их начинается прежде

всего с интенсивного преобразования залитых почв. Вначале быстро разрушаются остатки наземной растительности – стебли, корни, листья, почвенный перегной, а далее и стволы деревьев. В результате быстрого потребления кислорода в почвах возникают анаэробные условия и усиливаются процессы анаэробного брожения с образованием метана, сероводорода, соединений азота, углекислоты. В некоторых случаях наблюдается столь интенсивное образование метана, как это было в Рыбинском водохранилище, что на поверхность воды всплывают целые острова залитых торфяников, насыщенных газами. Постепенно почва начинает покрываться тонкими наилками из детрита, остатков водорослей, переработанного материала береговой линии и взвесями аллохтонного происхождения. В ряде случаев, спустя многие десятилетия, под слоем наилка проглядывают остатки бывшей почвы, пронизанной неразложившимися корнями растений, которые после перекрытия их илами надолго консервируются. В водохранилищах Средней Азии, Кавказа во многих случаях (Старостин, 1955) дно покрывается наносами песка и глины с такой скоростью, что внутриводоемные процессы не оказывают существенного влияния на их генезис.

Толщина и консистенция иловых отложений в водоемах характеризуются большим разнообразием. Сапропели толщиной до 7 м на глубине в 1 м отмечены в оз. Пявочном (Кузнецов, 1970). В озерах Неро и Сомино Ярославской обл. находятся сапропели толщиной 20 и 41 м соответственно (Фортуналов, Московский, 1970), содержащие органического вещества в которых в среднем равно 25%.

Одна из первых классификаций донных отложений была предложена Лундквистом (Lundquist, 1927). В основу ее положены размер минеральных частиц, содержание органического вещества и визуальные особенности ила. В дальнейшем эти признаки были использованы для подразделения илов и другими исследователями (Буторин и др., 1975).

Для практики наиболее удобна классификация Лундквиста, упрощенная С.И. Кузнецовым (1970).

- I. Сильно минерализованные иловые отложения.
 1. Преобладают глинистые частички – озерные глины.
 2. Преобладают частички углекислого кальция – озерный мел.
 3. Преобладают видимые глазом железистые включения – озерные руды.
 4. Преобладают створки диатомовых водорослей – диатомовый ил.
- II. Слабоминерализованные иловые отложения (потери при промывании составляют более 15%).
 1. Богатые органическими остатками желеобразной консистенции, светлеют при высушивании.
 - а. Основная масса под микроскопом состоит из тонких разложившихся структур, природу и происхождение которых невозможно установить, – тонкодетритный ил.
 - б. Основная масса под микроскопом состоит из остатков вышедших растений, мхов, частично зоопланктона и водорослей – грубодетритный ил.

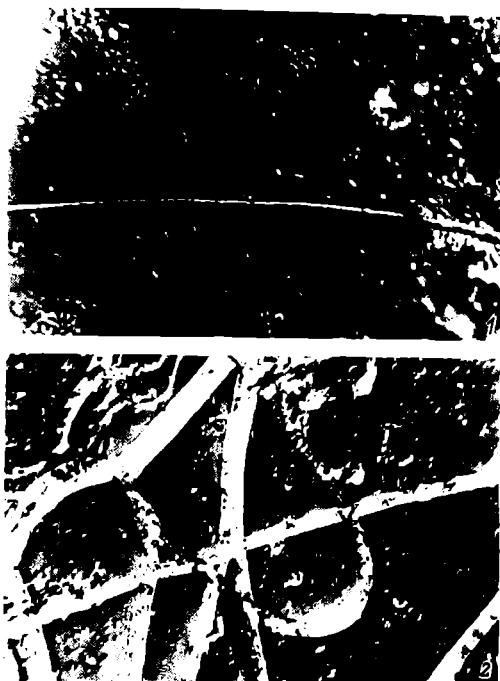


Рис. 28. Микроорганизмы, обитающие на экранирующем слое донных отложений.

1 - цианобактерии на фоне мелких бактериальных клеток; 2 - низшие грибы. Засняты на предметном стекле в живом виде под микроскопом "Zetopan". Объектив х64, окуляр х10.

в. Основная масса состоит из остатков водорослей и частичек детрита - водорослевый ил.

2. Богатый торфянистыми частицами, не светлеющий при высушивании, - торфянистый ил.

На практике часто пользуются визуальными и органолептическими признаками и выделяют:

илы глинистые (светлые, с большим количеством мелких глинистых фракций, вязкие, прилипающие к пальцам, сильно минерализованные);

песчаные илы (с большой примесью песка, подразделяемые на мелкопесчаные и крупнопесчаные);

торфянистые илы (с преобладанием частичек торфа);
озерные или болотные руды (с большим содержанием железомарганцевых концентраций);

мелообразные илы (с включениями из твердых частиц мела, вскипающих под действием кислоты);

серые илы (серого или темного цвета, богатые органическим веществом и насыщенные пузырьками газа, разрывающими столбик ила, извлеченный на поверхность водоема);

лечебные грязи (чаще всего с большим содержанием сульфидов; при обработке кислотой издают сильный запах сероводорода, черные, вязкой консистенции).

Донные отложения подразделяются на отдельные зоны и фракции. Б.В.Перфильев (1932) разработал на этой основе теорию микроразонального строения ила. Им выделены три типа микроразона: нарастания, осаждения, превращения.

Первый тип — это бактериальные обрастания на границе раздела фаз вода-частицы песка, детрита, оформленные органические частицы. В ряде случаев это сплошная бактериальная „пленка“ на поверхности ила.

Второй тип — экранирующий (самый поверхностный) слой донных отложений, на который оседают опускающиеся из воды частицы. Этот слой сильно гидрирован и содержит большое количество свежесосажденного органического вещества. Здесь интенсивно протекают микробиологические процессы. Во многих водоемах в нем еще присутствуют следы кислорода, поэтому здесь сосуществуют аэробные микроаэрофилы и анаэробные микроорганизмы и процессы. На поверхности отложений в большом количестве обитают ползающие микроорганизмы — цианобактерии и флексибактерии, часто встречаются гифы грибов (рис. 28). Насыщенность этого слоя микроорганизмами настолько велика, что зачастую можно говорить о бактериальной пленке поверхностного слоя ила. Здесь же происходит и наиболее интенсивное потребление кислорода. Микроразоны осаждения — это слой осаждения органических и минеральных частиц.

Третий тип — глубоко залегающие, старые и устойчивые илы. Между тем в ряде случаев они подвергаются перемешиванию под воздействием бентосных организмов. В этих слоях происходят сложные физико-химические превращения веществ. В них большую роль играют микроорганизмы, отдельные виды которых обитают в крайне узком диапазоне физико-химических условий среды, что было показано Б.В. Перфильевым и Д.Р. Габе (1961) при использовании разработанных ими капиллярных и пелоскопических методов анализа.

По представлениям Б.В.Перфильева (1932), в колонках ила возникают встречные потоки: в глубь ила перемешаются окисленные, из ила в воду — восстановленные соединения. Сопреженность химических реакций и окислительно-восстановительных условий в тонких слоях приводит к образованию микроразональной структуры иловых отложений.

Не последнюю роль в этом процессе, несомненно, играют чередование лет с высокой и низкой продукцией органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона, а также поступление его в донные отложения.

В некоторых неглубоких озерах (Белое в Вологодской обл.) и водохранилищах (Рыбинское) с большой площадью водного зеркала при ветровом перемешивании донные отложения постоянно взмучиваются и органическое вещество под действием микроорганизмов интенсивно окисляется. Грунты таких водоемов, как правило, сильно минерализованные.

За год во внутренних водоемах откладывается от десятых долей до нескольких миллиметров осадков, в океанах 1 мм осадков образуется за 1000 лет. Слов эти неравномерные, в них отражены также цикловые и аномальные изменения, происходящие в природе. На Камчатке и в Италии в озерных отложениях отмечены прослойки вулканических извержений. В периоды интенсивного цветения воды формировались прослойки с большим содержанием органического вещества, которые затем перекрывались минеральными частицами, где доминируют протекающие интенсивные процессы редукции сульфатов. В такие годы откладывались черные прослойки сульфидов, которые хорошо прослеживаются, например, в оз. Белом Вологодской обл. По сравнению со светлыми близлежащими слоями в них отмечены значительно более низкие величины O_2 -В потенциала (Кузнецов, Романенко, 1963б).

Окислительно-восстановительный потенциал в донных отложениях

Как показатель состояния среды в воде и донных отложениях водоемов O_2 -В потенциал введен в гидробиологию Г.С. Карзинкиным и С.И. Кузнецовым (1931) и с успехом используется по настоящее время (Hutchinson, 1939; Pearsall, Mortimer, 1939; Кузнецов, Романенко, 1963б; Семенович, 1963; Stumm, 1967).

В экспериментах с колонками ила Олах (Olah, 1970b) показал, что в илах, содержащихся на свету, потенциал намного выше, чем в илах, содержащихся в темноте, а это несомненно зависит от развития водорослей, повышающих потенциал, и бактерий, понижающих его.

Наибольшее влияние на понижение O_2 -В потенциала оказывают три бактериальных процесса: потребление кислорода аэробными микроорганизмами и снижение его до нулевых значений, выделение свободного водорода при маслянокислом брожении, образование свободного сероводорода или сульфидов в результате редукции сульфатов. Первый из них не приводит к глубокому анаэробизму. Дальнейшее понижение потенциала связано с двумя другими выше-названными процессами и в каждом конкретном случае зависит от их интенсивности.

Т а б л и ц а 47

Микробиологические процессы в зависимости от rH_2 среды

Род	Условия	rH_2	Процесс
Methanobacterium, Methanococcus	Глубоко-анаэробные	6-18	Образование метана
Desulfovibrio, Desulfotomaculum.		6-18	Редукция сульфатов
Chromatium	Микроаэрофильные	7-15	Фотосинтез анаэробных бактерий
Clostridium		15-20	Маслянокислое брожение
Pseudomonas		18-25	Денитрификация
Thiobacillus		17-20	Окисление сероводорода тионовыми бактериями и серобактериями
Metallogenium, Gallionella, Leptothrix	Аэробные	20-25	Окисление Fe и Mn и образование железо-марганцевых конкреций
Caulobacter, Bacillus, Pseudomonas		20-30	Окисление органических соединений аэробными сапрофитными бактериями
Methylomonas, Hydrogenomonas		20-30	Окисление CH_4 и H_2
Melosira, Aphanozomenon		20-35	Фотосинтез у водорослей

Наравне с Eh микробиологи предпочитают использовать показатель rH_2 , введенный Кларком (цит. по: Работнова, 1957), хотя против него есть ряд теоретических возражений (Зырин, Орлов, 1964). Имеются также данные, что величина $O-E$ потенциала сильно зависит от размеров платиновых электродов (Hayes, 1958). Но при использовании одинаковых электродов (лучше из платиновой проволоки) показания, как правило, стабильные, а отдельные микробиологические процессы настолько хорошо укладываются в определенные пределы потенциалов, что от этого показателя отказываться не следует. Кроме того, показания электродов подтверждаются и колориметрическими методами (Кузнецов, 1935).

rH_2 объединяет в себе Eh и pH среды. Без учета pH не всегда можно сказать, как пойдет тот или иной бактериальный процесс. К тому же, показатель rH_2 более компактный, теоретически он изменяется от 1 до 40, а на практике чаще всего от 5 до 30 ед.

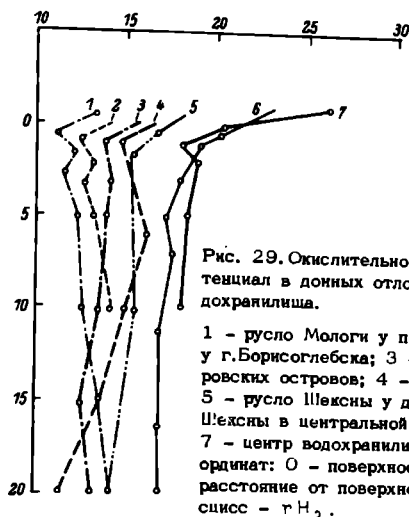


Рис. 29. Окислительно-восстановительный потенциал в донных отложениях Рыбинского водохранилища.

1 - русло Мологи у пос.Брейтово; 2 - то же у г.Борисоглебска; 3 - русло Волги у Шумаровских островов; 4 - то же у Бабьих гор; 5 - русло Шексны у д.Хвошевих; 6 - пойма Шексны в центральной части водохранилища; 7 - центр водохранилища у д.Наволоки. По оси ординат: 0 - поверхность ила, ниже и выше - расстояние от поверхности, см. По оси абсцисс - rH_2 .

В табл. 47 представлен перечень процессов, протекающих наиболее интенсивно в указанных пределах rH_2 . Жизнедеятельность бактерий может осуществляться и за пределами указанных величин, но слабо.

О-В потенциал даже в одном водоеме в зависимости от состава донных отложений может изменяться в широких пределах. Это свидетельствует о том, что в различных пунктах конкретного озера или водохранилища протекают очень разные процессы с неодинаковой интенсивностью.

В Рыбинском водохранилище rH_2 колеблется от 12 до 24. Низкие значения потенциала отмечаются в серых илах по затопленным руслам рек (Волги, Мологи, Шексны), высокие - в центре, на мелководьях, в песчанистых грунтах и перемытых торфяниках (рис. 29). Высокие величины потенциала ($rH_2 = 25-27$) наблюдаются в олиготрофном Онежском озере (рис. 30), где в поверхностных слоях донных отложений, состоящих из песка и тонкого ила, происходит интенсивное образование железо-марганцевых конкреций. В подобных условиях в больших количествах развиваются железобактерии (Дубинина, 1977). Низкий О-В потенциал отмечен в глубокой впадине оз.Сиверского Вологодской обл., в его черных с зеленым оттенком илах постоянно присутствуют сульфиды. В оз. Белом Вологодской обл. глинистые илы имеют хорошо выраженное слоистое строение. По глубине колонок постоянно встречаются резко выделяющиеся черные микрозоны, захоронения некогда

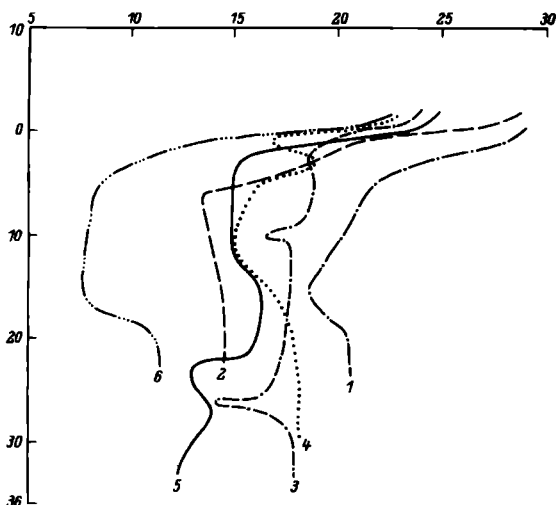


Рис. 30. Окислительно-восстановительный потенциал в донных отложениях озер разного типа.

1 - оз.Онежское у Кижей; 2 - то же в центре; 3 - оз.Белое Вологодской обл. у четвертой пирамиды; 4 - оз.Заулосское в центре; 5 - оз.Кишемское в центре; 6 - оз.Сиверское в центре. 4-6 - озера Северо-Двинской системы. Остальные обозначения те же, что и на рис.29.

сильно прошедших процессов редукции сульфатов, характеризующиеся низкими значениями потенциалов, где при введении платинового игольчатого электрода происходит резкий всплеск показаний прибора (рис. 30).

Резкий перепад О-В потенциала чаще всего происходит на границе фаз вода-ил. Однако различные озера или их отдельные участки имеют свои особенности. Например, в донных отложениях озер Беломорско-Балтийского канала при средней величине $\gamma\text{H}_2=15$ наиболее низкие значения потенциала наблюдаются на глубине 2-3 см от поверхности (рис. 30). Это объясняется тем, что в песчаных илах анаэробные микроорганизмы, выделяющие восстановленные соединения, находят относительно наиболее благоприятные условия развития на глубине 2-3 см. В вышележащих слоях их угнетает поступающий из воды кислород (как правило, в этих озерах кислород присутствует на всем протяжении от поверхности до дна), в нижележащих слоях отсутствует легкоусвояемое органическое вещество. Такой ход кривых О-В потенциала наблюдается и в других озерах подобного типа.

Т а б л и ц а 48

Микробиологическая характеристика иловых отложений в озерах

Место отбора проб ила	Глубина		Зольность, % на сухую навеску	Еh, мв	рН	Число бактерий, тыс.кл./г сырого ила			
	станции, м	отбора проб от поверхности ила				денитрификаторы	сульфат-восстанавливающие	метабозирующие	
								на ацетоне	на этиловом спирте
Оз.Онежское:									
южная часть	73	0-1	85	+230	5,5	-	0	0,2	0,1
пелагическая	52	9-10	85	+25	6,45	-	0	0	0,1
против Шох-шинского залива		0-1	95	+350	6,6	0	0,1	0	25
		9-10	-	+30	7,1	0	0	0	0,2
у Кижей	8	0-1	-	+420	6,8	550	0	0,2	21
		9-10	-	+190	6,7	0,1	0	0,1	39
Оз.Белое:									
середина	5	0-1	94	+78	7,3	500	0,6	0	0
		9-10	-	+59	7,3	60	0	0	0
у четвертой пирамиды		0-1	-	+225	6,6	56	0	0	5,4
		9-10	-	+90	6,7	0	0	4	3
Оз.Зауломское, середина	10	0-1	74	+130	7	70	0,3	0	9
		9-10	69	+30	7	260	0,4	21	128
		14-15	60	+75	7	0	0	81	15
Оз.Кишемское, середина	4	0-1	25	+230	7,2	-	0,5	3	0
		9-10	60	+20	7,2	520	0	5	97
Оз.Покровское, середина	4,5	0-1	54	+210	7	440	0,1	0	85
		9-10	-	+53	7	250	0,2	9,4	0
		14-15	-	+25	7	0	0,1	0	-
Оз.Сиверское: середина	26	0-1	75	-5	6,5	450	100	110	0
		9-10	85	-150	6,5	0	0	0	0
северная часть	18	0-1	-	-10	6,5	160	100	40	0
		9-10	-	-120	6,6	7	0,4	0	0

В соответствии с окислительно-восстановительными условиями в илах развиваются анаэробные физиологические группы бактерий. В донных отложениях Онежского озера в виде единичных клеток встречаются сульфатредуцирующие и метабозирующие бактерии, зато в озерах с пониженным потенциалом эти бактерии встречаются чаще и в больших количествах (табл. 48).

Таким образом, с одной стороны, микроорганизмы требуют определенного оптимального для их развития O_2 -В потенциала, с другой — сами создают его и „передают“ по типу метаболитических связей в наследство другим организмам.

Химический состав донных отложений и предпосылки определения деструкции органического вещества

Донные отложения как среда — чрезвычайно сложная система, состоящая из воды, органических, минеральных и газообразных веществ. Соотношение последних меняется от водоема к водоему. Влажность илов колеблется от 10 до 90% от массы. Органические и минеральные фракции в свою очередь можно подразделять на нерастворимые, твердые, уплотнившиеся взвеси и растворимые.

Из органических полимеров доминируют различного рода углеводы, гуминовые соединения, белковоподобные фракции, жиры. Из растворимых преобладают сахара, летучие жирные кислоты, аминокислоты, гуминовые кислоты, каротиноиды и фотосинтезирующие пигменты или их дериваты; в меньшем количестве эфиры, спирты, витамины.

В минеральных фракциях чаще всего преобладают пески (силикаты), или глинистые часты (алюмосиликаты), значительно реже железо-марганцевые конкреции.

Или олиготрофных водоемов более бедны органическими веществами. Грунты мезотрофных и евтрофных озер и водохранилищ не только по общему содержанию, но и по питательной ценности для населяющих их организмов богаче олиготрофных.

Серые илы озер характеризуются следующим составом органического вещества: лигнино-гумусовый комплекс — 60%, геммеллюлозы — 14.1, воск и битумы — 8, клетчатка — 7.5% (Кузнецов и др., 1939).

Валентин и Бидвелл (Vallentyne, Bidwell, 1956) в илах оз.Кеннедикут и Витткер и Валентин (Whittaker, Vallentyne, 1957) в оз. Онтарио методом хроматографии на бумаге обнаружили следующие сахара: мальтозу, сахарозу, арабинозу, ксилозу, фруктозу, галактозу, рибозу, глюкозу в первом озере в количествах от 13 до 191 мг, во втором до 2.5 г на 1 кг сухой массы. В оз.Опизикон (штат Орегон) в поверхностном слое ила от 0 до 50 см, по данным последних авторов, постоянно присутствуют моно- и дисахариды (глюкоза, мальтоза, сахароза) в количестве от 0.2 до 1.6 г на 1 кг органического вещества ила, содержание которых с глубиной резко уменьшается.

Из донных отложений озер Калифорнии, имеющих возраст от 20 до 100 тысяч лет, выделено 20 каратиноидов из группы гидропорфиринов и каротинов (Vallentyne, 1957, 1960). По данным Хашимото и Сато (Hashimoto, Sato, 1954), иловые отложения прудов чрезвычайно богаты витамином В₁₂.

Особое значение в иловых отложениях представляют летучие жирные кислоты. Эта группа низкомолекулярных органических соединений наряду со спиртами и кетонами — один из главных источ-

Т а б л и ц а 49. Содержание уксусной и капроновой кислот в илах Рыбинского водохранилища (мг/л сырого ила) в разное время

Станция	Характер ила	Октябрь			Февраль		
		Влажность	Уксусная	Капроновая	Влажность	Уксусная	Капроновая
Русло Волги:							
у с.Коприно	Серый	-	-	-	14,5	80	0
у затопленного г. Молога	"	-	-	-	11,8	173	0
у с. Переборы	"	-	-	-	16,7	680	0
у с. Павлово	"	-	-	-	17	305	206
у Каменниково-ского Мыса	"	81	40	7	16,7	676	23,8
Русло Шексны	"	84	217	0	-	-	-
у с.Городок	"	-	-	-	-	-	-
Левая пойма Шексны	Торфяник	93	206	0	5,5	360	0
у с.Давшино	"	-	-	-	-	-	-
Русло Шексны	Серый	86	29	0	4,5	65	0,2
у с. Ягорбы	"	-	-	-	-	-	-
Русло Мологи:							
у с.Брейтово	"	60	85,2	81	-	-	-
там же	"	60	103	100	-	-	-
у с.Лентьевское	"	-	-	-	15,7	139	0
у с.Борисоглебск	"	64	90	0	-	-	-
Гидрометеостанция	Желтый песок	36	0	0	9	0	0

ников образования метана в донных отложениях (Омелянский, 1953; Barker, 1956; Wiken, 1957).

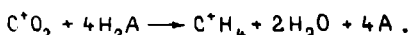
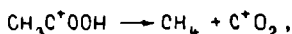
Используя отгонку с водяным паром с последующим окислением отдельных фракций хромовой смесью, Т.А. Сперанская (1935) обнаружила в илах муравьиную, уксусную и масляные кислоты. При хроматографии кислот на бумаге в виде гидраксамовых проявляющих (Романенко, 1962) в илах Рыбинского водохранилища установлено наличие шести кислот: муравьиной, уксусной, пропионовой, масляной, валериановой и капроновой. В наибольших количествах всегда присутствуют уксусная, муравьиная и капроновая. Количество капроновой кислоты в зависимости от состава ила колеблется от нулевых значений до 7-100 мг/л, уксусной от 29 до 680 мг/л сырого ила (табл. 49).

Во многих озерах и водохранилищах летучие жирные кислоты в илах встречаются повсеместно от десятых долей до нескольких сот миллиграммов на литр сырой массы. В наибольших количествах они присутствуют в середине лета и поздней осенью (Монакова, 1979).

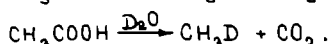
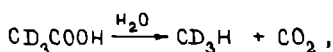
Все органические соединения, тем более низкомолекулярные, быстро поступающие в биотический круговорот, следует рассматривать как результирующие величины, определяемые процессами поступления и одномоментного потребления.

Используя радиоактивную метку в составе жирных кислот, ряд исследователей (Koyama, 1953; Barker, 1956) установили, что

метан образуется как из метильной группы, так и из карбоксильной.



При помощи тяжелой воды и ацетата, помеченного дейтерием, Пайн (цит. по: Barker, 1956) установил в этих реакциях преобладание в атомах водорода.



Интенсивность разложения органического вещества в илах определяется не валовым содержанием его, а количеством легкоусвояемых азотсодержащих соединений, что может быть выражено отношением легкогидролизуемого углерода к азоту (Комшин, 1939; Кузнецов и др., 1939). Чем меньше это соотношение, тем интенсивнее протекают бактериальные процессы. На практике чаще всего оно колеблется от 5 до 40.

Особый интерес представляет газовый состав донных отложений. По данным многих исследователей, в грунтах преобладает метан (табл.50). Впервые на выделение горючего газа со дна водоемов

Т а б л и ц а 50

Состав газа в донных отложениях водоемов,
объемные проценты от общего содержания газов

Водоем	CH ₄	H ₂	O ₂	CO ₂	Литературный источник
Оз. Белое	80.4	11.7	5.2	1.5	Россолимо, 1932
Рыбинское водохранилище	62.8	6.4	-	2.9	Сорокин, 1960
Оз. Кизакки-ко	41.4	6.2	6.9	45.5	Koyama, 1963
Оз. Аюки-ко	55.3	8.1	6.2	30.4	Тот же
Оз. Иргень	70	5	20	5	Тополов, 1982

обратил внимание Вольта в 1777 г. (цит. по: Буткевич, 1958г). Гоппе-Зейлер (Hoppe-Seyler, 1886) пришел к выводу, что основным процессом образования метана в природе является разложение клетчатки. Содержание метана в водоемах, как правило, возрастает в направлении ко дну. В оз. Гарани (Birge, Juday, 1911) количество его достигало 10-15 см³/л воды, в придонных слоях воды оз. Белого - 0.1-7.1 см³/л при содержании 1-20.2 см³

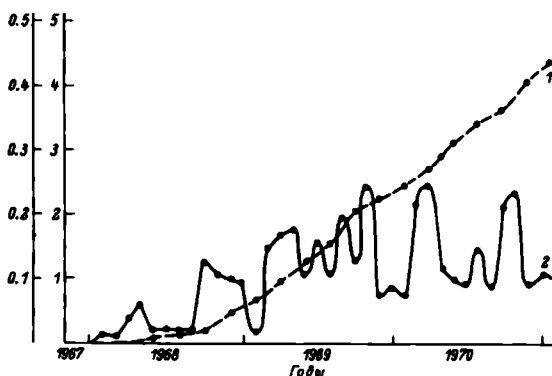


Рис.31. Выделение $^{14}\text{CO}_2$ в воду над илом в течение 3 лет при разложении ^{14}C -фитопланктона, заложенного в колонку на глубину 75 см, процент от заложенного препарата со сплошной меткой.

По оси ординат: слева - выделение CO_2 за месяц (2), справа - сумма выделившейся CO_2 (1).

водорода (Кузнецов, 1952). В Рыбновском водохранилище над илом количество метана колеблется от 0.01 до 1.83 $\text{см}^3/\text{л}$, водорода - 0-0.46 $\text{см}^3/\text{л}$; в Куйбышевском водохранилище соответственно 0.11-7.2 и 0.05-1.44 $\text{см}^3/\text{л}$ (Сорокин, 1960). При детальном изучении выделения газов (Россолимо, 1932) из донных отложений оз.Белого установлено, что за сутки зимой в воду поступает 335 см^3 метана, летом и осенью до 1420 см^3 с 1 м^2 . В тонну льда за зиму вмораживает 8-12 л газа.

Обмен продуктами метаболизма между донными отложениями и водой происходит постоянно. Самые поверхностные слои ила взаимодействуют с водой более активно. Из экспериментов, в которых в колонки серого ила, отобранного в стеклянные трубки, были заложены мембранные фильтры с малой биомассой, но большой удельной радиоактивностью водорослей, следует, что при разрушении органического вещества в воду постоянно поступает углекислота и тем активнее, чем ближе к поверхности ила расположено органическое вещество (Романенко, Романенко, 1969). С глубины 0.5 см максимальное количество $^{14}\text{CO}_2$ в воду выделяется с 5-х по 75-е сутки и затем резко уменьшается. С 10- и 20-сантиметровой глубины поступление идет медленнее, на 75-е сутки достигает максимума и затем выделяется в воду равномерными порциями в течение 250 сут и также начинает уменьшаться. В колонках ила, где фильтры с водорослями с радиоактивностью под счетчиком Гейгера $25 \cdot 10^6$ имп/мин были заложены в ил на глубину 75 см, первые порции радиоактивного углерода в виде

$^{14}\text{CO}_2$ в количестве 0.004% от исходной радиоактивности были обнаружены в воде через 3 мес. Каждые 30 сут в дальнейшем в течение 3 лет выделялось по 0.1–0.2% от заложенной величины. За 3 года и 4 мес с этой глубины в виде $^{14}\text{CO}_2$ выделялось 4.5% органического вещества (рис.31). Вероятно, трудноусвояемые вещества разрушаются гораздо медленнее и продукты их конечного метаболизма поступают в воду в еще меньших количествах.

Метод определения деструкции с использованием изолированных колонок грунтов впервые был применен Хаесом и Мак Эли (Haues, McAlway, 1959), а затем М.Е. Гамбаряном (1962).

В настоящее время для определения потребления кислорода донными отложениями чаще всего используются колонки ила, отобранные в стеклянные трубки диаметром 3.5 и длиной 35–40 см. Ил отбирается из дночерпателя и осторожно с помощью сифона на него наливается вода. О количестве потребленного кислорода судят по разности содержания его в контроле (трубка без ила) и опыте через сутки. Расчет интенсивности потребления кислорода илами (Романенко и др., 1969) можно произвести по формуле

$$O_2 = \frac{n \cdot 8 \cdot N \cdot \pi r^2 \cdot l \cdot 10\,000}{50 \pi r^2}, \text{ мг/м}^2,$$

где n – разность между контролем (трубка без ила) и опытом при титровании 50 мл пробы, мл тиосульфата; 8 – эквивалент кислорода; N – нормальность тиосульфата; $\pi r^2 \cdot l$ – объем воды над илом (r и l – см); πr^2 – площадь ила в трубке, см^2 ; 10 000 – площадь 1 м^2 в квадратных сантиметрах.

После сокращения формула принимает следующий вид:

$$O_2 = n \cdot N \cdot l \cdot 1600, \text{ мг/м}^2$$

(за период опыта).

Поскольку через сутки в трубке с илом наблюдается стратификация кислорода, то воду перед отбором на анализ по методу Винклера следует слегка перемешать барашком, изготовленным из стеклянной или виниловой палочки.

Хорошие результаты при использовании данного метода получают с песчанистыми, глинистыми, плотными и бедными илами, т.е. в олиготрофных и олиготрофно-мезотрофных водоемах. При проведении анализа в серых илах, богатых восстановленными продуктами, ошибки могут быть значительными как за счет взмучивания частиц ила при наполнении трубок водой, так и в результате потребления кислорода на химические реакции. В конечном итоге энергия в восстановленных соединениях есть результат предшествующих биологических процессов.

Потребление кислорода из воды илом в первые несколько суток выражается близкими величинами, но затем постепенно уменьшается, хотя продолжается неопределенно длительное время.

Поступление углекислоты из ила в воду можно рассматривать как результат выделения конечных продуктов метаболизма в аэроб-

Время, сут	Потребление O_2 , мг/(м ² сут) (среднее из трех анализов)
1	276
2	260
3	177
4	170

ных условиях в поверхностном слое ила и в анаэробных из глубины. На этом основании была сделана попытка разделить процессы аэробной и анаэробной деструкции органического вещества (Романенко, Романенко, 1969; Романенко, Кузнецов, 1972).

Общее количество выделившейся над илом углекислоты в идентичных экспериментах можно рассчитать по формуле

$$C/CO_2 = n \cdot N \cdot l \cdot 1200, \text{ мг/м}^2,$$

где n — разность между контролем и опытом при титровании 100 мл воды (количество миллилитров пошедших на титрование карбоната); N — нормальность карбоната; l — расстояние в трубке между верхним слоем ила и верхней пробкой, см.

При использовании вышеописанных способов анализа и расчетов было установлено, что за счет анаэробных процессов деструкции в донных отложениях Рыбинского водохранилища разрушается в 1.5 раза больше органических соединений, чем за счет аэробных процессов деструкции (табл. 51).

В илах с низким rH_2 (меньше 19) некоторая часть кислорода расходуется на окисление таких восстановленных соединений, как сероводород, тиосульфат и др. С энергетической стороны подобное окисление тоже определяется организмами, так как энергозависимых водородных атомов здесь в конечном итоге произошел через аденосинтезную систему.

Для разделения химического и биологического окисления А.Н.Дзюбан (1983) использовал антисептики и показал, что количество кислорода, идущее на химическое окисление в илах волжских водохранилищ, колеблется в пределах 10% от общей величины.

В богатых серых иловых отложениях потребление кислорода происходит только в самом поверхностном слое ила глубиной 0.5 см. Последовательное удаление нижележащих слоев ила совершенно не сказывается на балансе кислорода в воде над илом.

Толщина слоя ила, см*	Потребление O_2 , мг/(м ² ·сут)
0.5	350
1	370
3	380
5	340
10	370
20	330

* Создать колонку ила меньше 0.5 см не удается.

Следовательно, весь поток кислорода из воды в донные отложения перехватывается аэробными микроорганизмами, которые сосредоточены в самом поверхностном слое воды, толщиной в несколько

Т а б л и ц а 51

Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища за счет аэробных и анаэробных процессов, мг С/м²

Время исследования и станция	Деструкция		
	рассчитанная по потреблению С ₂ , „А“	рассчитанная по выделению СО ₂ , „В“	за счет анаэробных процессов, „В“-„А“
10 августа			
Коприно	117	560	443
Измайлово	320	605	285
Средний Двор	139	890	751
Наволоки	53	95	42
28 августа			
Коприно	270	134	
Средний Двор	139	350	211
Наволоки	165	280	115
Брейтово	90	290	200
27 сентября			
Коприно	143	226	83
Измайлово	34	197	163
Средний Двор	135	420	285
Наволоки	157	880	723
11 октября			
Коприно	37	34	
Средний Двор	64	150	86
Наволоки	45	165	120
Брейтово	110	30	
27 октября			
Коприно	37	16	
Измайлово	94	300	206
Средний Двор	45	230	185
Брейтово	41	65	24
Среднее	111	295	184

ко миллиметров. Вероятно, в донных отложениях олиготрофных водоемов этот слой будет толще. За сутки количество органического вещества, разрушаемого организмами в колонке, составляет сотые, иногда десятые доли процента от общего его содержания. Но если учесть, что основная его масса разрушается за счет аэробных процессов в тонком поверхностном слое ила, то относительная доля его будет больше. Из этого следует, что в донных отложениях содержится такое количество органических веществ, которое может обеспечить очень длительное существование обитающих здесь микроорганизмов.

Согласно микроэкологической теории строения илов (Перфильев, Габеев, 1961), отдельные группы микроорганизмов находят наиболее благоприятные условия жизнедеятельности на строго определенных глубинах. Для нас пока еще не ясно, перемещаются ли особи микробов в толще ила от поверхности в глубину и в обратном направлении.

нии и с какой скоростью? Предварительно (публикуется впервые) было установлено, что в стерильных колонках ила, зараженных с одной стороны натуральной смесью бактерий, отдельные виды появляются на противоположном конце колонок через 15-25 сут и первыми появляются подвижные формы.

В большинстве случаев температура донных отложений определяется температурой воды, и лишь в мелководных прозрачных водоемах проникающая солнечная радиация может непосредственно нагревать поверхностные слои ила. В умеренных широтах в мелководных водоемах температура поверхностных слоев ила может достигать 20-25 °C. В глубоких стратифицированных водоемах она соответствует температуре воды в гипolimнии - 5-10 °C. Поскольку теплоемкость донных отложений больше, чем воды, а теплообмен меньше, то осенью в умеренных и северных широтах они охлаждаются медленнее. Даже зимой, когда температура воды близка к нулю, в илах она составляет +1.5, +4 °C.

В многометровой толще донных отложений обмен теплом между водой и грунтом происходит медленно и достигает больших глубин. В оз. Мендота зимой и летом (Birge et al., 1928) разница температур в толще ила наблюдалась даже на глубине 5 м от поверхности. При слое воды в 8 м она составляла 1.2 °C, на станции глубиной 23 м - всего 0.4 °C. Таким образом, когда на поверхности температура донных отложений равнялась 11.5-22.3 °C, на глубине 5 м была „зима“ - наиболее низкие температуры, и наоборот, зимой на этой глубине наступало „лето“. Идентичные результаты были получены в Рыбинском водохранилище в грунтах толщиной 10 м (Тачалов, 1966).

В застойных участках Рыбинского водохранилища (Буторин и др., 1982) в результате образования запорного температурного слоя в придонном слое воды зимой поток тепла в грунте доходит до глубины 1 м, а в проточных местах всего лишь до глубины 0.5 м.

Несомненно, потоки тепла в донных отложениях оказывают громадное воздействие на жизнедеятельность микроорганизмов. Когда температура воды зимой близка к нулю, в донных отложениях она равна +2-4 °C, в результате чего бактериальные процессы не затухают, почему и происходит газоотделение из донных отложений и зимой.

Накопившиеся за лето запасы тепла в илах зимой прогревают придонные слои воды, что способствует развитию здесь специфических групп бактерий (сапрофиты, метанокисляющие, водородокисляющие, нитрифицирующие) и зимних форм зоопланктона.

До настоящего времени остается не выясненным вопрос, на какую глубину от экранирующего слоя проникают органические соединения. Известно, что в течение года до глубины 20-25 см заметно изменяется электропроводность поровых растворов, концентрация которых повышается зимой и снижается летом (Пельш, 1939). Поэтому можно предположить, что в жидкой фазе илов по глубине перемешаются и растворимые органические соединения. Этому могут способствовать изменение уровня воды, илоядные животные и взму-

чивание на мелководье. По данным исследователей Мичиганского университета (Robbins, 1981), радиоактивные элементы, помещенные на поверхности ила, переносятся тубифицидами на глубину 5-10 см, то же может происходить и с органическими соединениями.

Таким образом, в воде и донных отложениях водоемов протекают сложные микробиологические процессы разрушения органических соединений. Интенсивность их зависит от типа и особенностей водоема. Легкоусвояемые органические соединения, как правило, в течение года разлагаются почти полностью, а находящиеся в природных водах вещества - лишь частично. Это свидетельствует о поступлении в водоемы трудноусвояемых фракций с водосборной площади. При любом разложении органических веществ в окружающей среде наблюдается интенсивный поток метаболитов - постоянное их образование и потребление.

Особые условия для жизнедеятельности бактерий создаются в донных отложениях. Наиболее активно бактериальные процессы протекают на экранирующем слое, куда из воды постоянно поступают порции органического вещества. В мелководных водоемах - это легкоусвояемое вещество, в глубоководных основная масса его разлагается в толще воды и в донные отложения приходит малоусвояемая дика.

Между илами и водой наблюдается постоянный обмен сложными и простыми химическими соединениями. Наиболее интенсивно из ила вещества поступают с глубины 0-5 см, по мере углубления в ил процессы обмена замедляются, но все же продукты метаболизма диффундируют в воду даже с очень больших глубин. В результате бактериальной деятельности в поверхностном слое ила наблюдается его микроскопическое расслоение, которое может нарушаться в неглубоких водоемах под действием ветрового перемешивания, а во всех остальных случаях и под действием более высокоорганизованных организмов.

В каждом конкретном случае в илах возникает свой специфический О-В потенциал, который оказывает сильное воздействие на последующее формирование бактериальных процессов. Приблизительно интенсивность процессов разложения органического вещества в илах можно оценить по потреблению илами кислорода, а суммарную величину аэробных и анаэробных процессов в ряде случаев по выделению CO_2 , CH_4 , редукции сульфатов и пр.

Г л а в а 6

ДИНАМИКА И ВЗАИМОСВЯЗЬ БИОТИЧЕСКИХ И АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ (по стандартным наблюдениям на Рыбинском водохранилище)

В настоящее время микроорганизмы, их жизнедеятельность и биологические процессы в водоемах изучены недостаточно, для того чтобы можно было математически выразить и в цифрах

представить всю полноту их взаимосвязей. Мы располагаем лишь приближенными величинами, полученными чаще всего со значительными ошибками. Это определяется как несовершенством методов, так и исключительной сложностью и динамичностью в пространстве и во времени биологических объектов. Теперь уже окончательно стало очевидным, что для выявления основных закономерностей и связей между абиотическими и биотическими параметрами кратковременных и даже годичных наблюдений недостаточно, требуются многолетние, хотя бы для того, чтобы выявить их естественную вариабельность. Недостаток углубленных многолетних исследований на водоемах разного трофического уровня ограничивает наши возможности по прогнозированию евтрофирования, рыбной продукции, изменений качества воды. При любом прогнозе в первую очередь возникает вопрос, как изменится тот или иной параметр от года к году в результате естественных причин. Без этого нелегко прогнозировать нужные параметры и управление ими. Последнее особенно важно в эпоху нарастающего антропогенного воздействия на водоемы.

Из всех населяющих водоемы существ бактерии наиболее устойчивы к неблагоприятным воздействиям внешней среды и в то же время наиболее быстро и тонко реагируют на ее изменения. До настоящего времени у нас еще нет полной ясности о всех взаимосвязях между средой и микроорганизмами. Многочисленные наблюдения на озерах и водохранилищах свидетельствуют о сложности этих взаимоотношений, но многие из них не поддаются точному объяснению из-за отсутствия длительных стандартных рядов наблюдений.

С 1954 г. на шести станциях основной акватории Рыбинского водохранилища (рис.3.2) через каждые 15-17 сут производились определения численности бактерий по Разумову, а с 1964 г. - продукция фитопланктона, интенсивность разрушения органического вещества и гетеротрофная ассимиляция CO_2 . Последнее позволяло рассчитывать продукцию бактериальной биомассы и время удвоения количества бактерий. Параллельно регистрировались физические, гидрологические и некоторые химические параметры.¹

С полной уверенностью можно сказать, что в мире нет другого водоема, в котором с такой полнотой были бы изучены бактерии и интенсивность микробиологических процессов.

Ст.1 (напротив с. Коприно) находится в относительно узкой части Волжского плеса водохранилища на бывшем русле Волги с глубинами 10-12 м. Отсюда водные массы поступают в расширенную часть, где в результате замедления течения происходит ак-

¹ Данные, по биомассе фито- и зоопланктона любезно предоставлены нам Г.В. Кузнецким и И.К. Рязанер (ИБВВ АН СССР), по уровням воды, осадкам и пр. - Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией, по солнечной активности - геофизической станцией пос. Борок ИФЗ АН СССР, за что автор выражает всем искреннюю признательность.

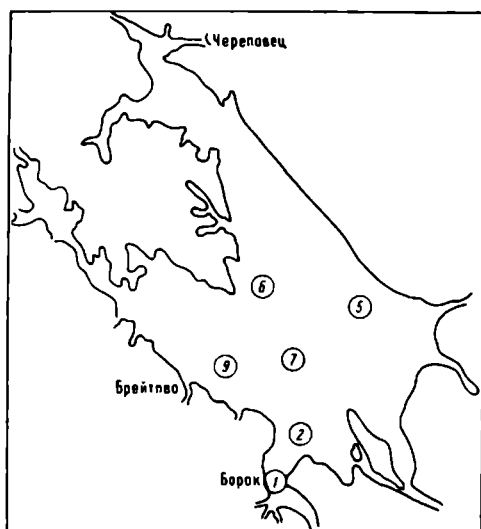


Рис. 32. Схематическая карта Рыбинского водохранилища.

Цифры в скобках – номера стаций стандартных наблюдений.

тивная седиментация взвешенных частиц. Этот участок характеризуется относительно большим содержанием биогенных элементов и интенсивным цветением воды. Донные отложения песчанистые с серым наилом.

Ст. 2 (затопленный г. Молога) располагается в южной части основной акватории в Волжском плесе, на бывшем русле Мологи, у места впадения ее в Волгу, с глубинами до 18 м. По содержанию биогенных элементов и интенсивности продукционно-деструкционных процессов это наиболее богатый район водохранилища. Илы серые, мощные.

Ст. 5 (напротив с. Измайлово) находится в восточной части Главного плеса на бывшей пойме Шексны с глубинами 4–6 м, где господствуют моложские воды. Донные отложения представлены песками с частицами размытого торфа.

Ст. 6 (у затопленного с. Средний Двор) – северная и северо-восточная части Главного плеса с глубинами 3–4 м, водные массы Шексны. Донные отложения бедные, представлены песками и частично торфяниками.

Ст. 7 (у бывшего с. Наволок) – центральный пункт Главного плеса. Под влиянием подпора мощного потока волжской воды водные массы здесь застаиваются и возникает круговорот воды про-

Т а б л и ц а 52

Результаты расчета интенсивности фотосинтеза
в зависимости от числа обследованных пунктов с частотой
отбора проб через 15 сут в течение навигационного периода

Число станций	На весь водоем, тыс. т С		Под 1 м ² , г С	
	1970 г.	1971 г.	1970 г.	1971 г.
6	340	197	81	50
12-15	370	216	88	55

тив часовой стрелки (Рыбинское водохранилище..., 1972). Средняя глубина около 5 м. Донные отложения бедные, песчаные, со слабым наилком.

Ст. 9 (напротив с.Брейтово) расположена на бывшем русле Мологи в западной части водохранилища, глубина 6-7 м. Кроме вод Мологи сюда поступают воды рек Сить, Себла, Чагодоша. Вода р. Мологи характеризуется повышенной цветностью, так как значительная площадь ее водосбора включает болота (Фортуатов, 1959). Донные отложения песчаные с наилком серого цвета.

Станции стандартных наблюдений на Рыбинском водохранилище расположены на основной акватории и охватывают водные массы главных рек (ст. 1 и 2 находятся в наиболее богатых участках водоема, остальные - в Главном плесе). Неоднократно делались попытки расширить число станций, но было показано (Кузнецов и др., 1974), что величины продукции фитопланктона (табл. 52) и деструкции органического вещества, рассчитанные по шести и двенадцати станциям, выражаются идентичными величинами, а это свидетельствует о репрезентативности данных, получаемых по шести станциям.

Из полученных данных следует, что в водохранилище многие средние параметры за вегетационный период (с середины мая по ноябрь) изменяются год от года в 1.3-5 раз (табл. 53). Большинство абиотических факторов - площадь, объем водохранилища, температура воды, содержание карбонатов, кислорода, электропроводность, прозрачность воды и др. - изменяется в 1.3-1.7 раза, скорость ветра, осадки дождя и снега - в 2-2.3 раза, солнечная активность - в 23 раза. Биотические параметры более изменчивы: интенсивность фотосинтеза год от года колеблется более чем в 5 раз, деструкция органических веществ в 3.3 раза, биомасса фитопланктона, зоопланктона, численность бактерий в 4-5 раз, продукция бактериальной биомассы и скорость размножения бактерий в 5-6 раз. Резкие отклонения наблюдаются примерно раз в 10 лет.¹

Сильные перемены в водохранилищах происходят при смене времен года. В половодье меняется объем поступающей воды и ее

¹ 28-летних данных недостаточно, чтобы сделать более точные выводы.

Некоторые элементы водосточной системы Рубинского водохранилища

Год	Площадь, км ²	Объем, км ³	Средняя ак- тивность за год (среднемесячная), числа Волга	Суммарная солнечная ра- диация, ккал/м ²	Скорость ветра на высоте 1,5 м, м/с	Осадки за год, мм	
						дождя	снега
1954	3685	18,03	6,6	741	4,03	540	421
1955	4355	23,74	38	726	4,23	662	412
1956	4265	22,97	142	688	6,07	689	523
1957	4500	24,99	190	654	6,05	648	440
1958	4360	23,79	185	639	6,17	638	390
1959	4545	25,38	160	643	6,05	608	395
1960	3726	18,37	113	658	4,3	492	297
1961	4555	25,47	55	607	5,23	662	474
1962	4649	26,28	38	570	5,35	639	485
1963	3856	19,48	27	-	5,37	502	365
1964	3627	17,83	8	-	5,03	582	364
1965	4195	22,37	15	571	5,17	656	397
1966	4148	21,94	45	633	5,17	743	439
1967	4160	22,01	88	675	5,4	612	357
1968	4125	21,78	108	628	5,72	659	536
1969	3998	20,66	107	584	5,43	590	378
1970	4205	22,45	102	652	4,88	689	360
1971	3897	19,82	65	625	5,12	521	316
1972	3550	18,93	66	671	2,8	412	237
1973	3325	15,24	38	622	3,78	615	341
1974	4130	21,85	36	616	2,81	628	412
1975	3681	17,99	19	652	3,37	562	304
1976	4183	22,29	18	633	4,89	557	310
1977	3979	20,4	36	623	4,89	744	432
1978	4431	24,24	126	449	4,89	680	498
1979	4022	21,35	179	586	4,98	586	362
1980	3963	20,36	180	559	5,36	693	484
1981	3919	20,09	-	615	4,95	606	382
Среднее	4072,5±324	21,35±2,7	81,1±59	627,5±56	4,91±0,88	616,3±76	396,2±70

Т а б л и ц а 53 (продолжение)

Год	Температура воды, °С		Прозрач- ность воды по диску Секки, см	Содержание		Электропро- водность, мксм	Фотосинтез фитопланктона	
	у м. Рокво- ского	по данным стандартных рейсов		карбонатов, мг С/л	О ₂ , мг/л		мг С/л (н.ст.)	г С/м ² (поверх.)
1954	13,6	-	-	-	-	-	-	-
1955	12,9	-	-	-	-	-	-	86
1956	11,5	-	124	-	-	-	-	-
1957	12,6	-	124	-	-	-	-	-
1958	12,2	-	118	-	-	-	-	99
1959	12,9	-	107	-	-	-	-	166
1960	13,9	-	125	-	-	-	-	49
1961	13,5	-	144	-	-	-	-	-
1962	12,9	13,6	96	-	-	-	-	-
1963	13,6	14,5	131	16,27	-	-	-	-
1964	13,6	15,9	156	16,64	-	-	0,169	45
1965	12,8	13,5	147	17,54	-	-	0,104	31
1966	14	13,8	138	15,36	9,87	-	0,171	93
1967	14,5	14,1	143	16,29	9,96	-	0,242	110
1968	10,3	13,5	128	15,87	9,89	-	0,105	51
1969	12,1	13,4	148	16,75	9,65	-	0,15	81
1970	13,8	13,6	138	14,77	7,55	171,3	0,211	101
1971	12,7	12,9	164	19,02	9,89	167,3	0,172	69
1972	14,5	15,3	163	20,22	9,43	205,3	0,339	158
1973	13,9	14,3	143	20,25	9,46	214,5	0,498	161
1974	14	14,5	151	19,15	8,66	200,8	0,128	75
1975	14,5	14,3	130	17,72	9,23	209,2	0,113	60
1976	14,8	12,8	123	18,93	8,59	202,4	0,117	74
1977	14,4	14,4	109	18,53	9,06	173	0,105	71
1978	12,6	12,6	111	18,03	8,35	173	0,091	49
1979	-	14,8	107	19,39	8,05	178	0,108	48
1980	-	13,8	118	21,33	8,34	169,1	0,074	42
1981	-	15,9	124	19,56	8,55	198,2	0,264	191
Среднее	13,29±1,03	14,06±0,89	131,2±18	18,1±1,76	9,03±0,73	187,5±18,8	0,17±0,1	86,5±44

Таблица 53 (продолжение)

Год	Деструкция органического вещества		Биомасса (сырая), мг/л		Количество бактерий, млн.кл./мл	Гетеротрофная ассимиляция CO ₂ , мгг C/(л·сут)	Продукция бактериальной биомассы	
	мг C/(л·сут)	г C/(м ² ·сут)	фитопланктона	зоопланктона			мгг C/(л·сут)	г C/(м ² ·год)
1954	-	-	2.39	-	0.62	-	-	-
1955	-	-	2.46	-	0.82	-	-	-
1956	-	-	1.85	0.34	0.85	-	-	-
1957	-	-	1.9	0.38	1.72	-	-	-
1958	-	101	0.95	0.45	1.68	-	-	-
1959	-	-	1.2	0.43	2.13	-	-	-
1960	-	-	1.79	0.68	1.01	-	-	-
1961	-	-	1.38	0.39	1.54	-	-	-
1962	-	-	1	0.4	1.31	-	-	-
1963	-	-	1.25	0.67	1.69	-	-	-
1964	-	-	2.24	0.71	1.62	2.59	42.9	33
1965	0.138	116	1.43	0.41	1.73	4.32	71.7	55
1966	0.228	214	0.92	0.12	1.47	2.72	45.1	39
1967	0.172	150	1.84	0.27	1.72	2.06	34.2	28
1968	0.078	64	0.84	0.24	1.37	1.43	23.7	21
1969	0.112	113	1.66	0.67	1.59	2.39	39.7	35
1970	0.089	92	1.18	0.34	2.79	1.41	23.4	24
1971	0.105	70	3.06	0.69	1.17	1.66	27.6	30
1972	0.2	153	3.41	0.8	1.79	2.35	39	36
1973	0.114	94	1.82	0.49	1.01	3.08	51.1	42
1974	0.098	121	2.29	0.84	1.73	1.42	23.6	30
1975	0.091	99	1.64	0.69	1.64	1.41	23.4	25
1976	0.069	72	2.34	0.41	1.35	0.71	11.8	12
1977	0.143	161	2.23	0.6	2.18	1.98	33	32
1978	0.08	73	1.67	0.9	1.72	1.43	23.7	23
1979	0.084	85	-	-	1.33	3.35	55.5	43
1980	0.14	118	-	-	1.46	1.55	25.8	22
1981	0.211	208	-	-	3.12	2.5	41.3	-
Среднее	0.127±0.048	116.9±43	1.79±0.64	0.508±0.22	1.58±0.53	2.13±0.85	35.36±14.2	31.18±0.86

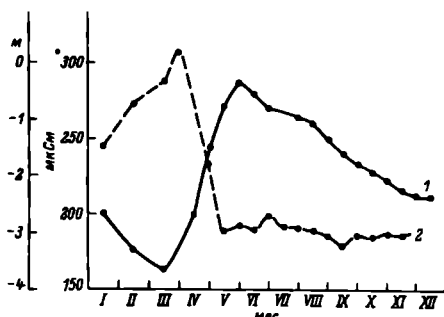


Рис. 33. Средний многолетний сезонная динамика электропроводности воды в Рыбинском водохранилище.

По оси ординат: слева - относительный уровень воды (1), справа - электропроводность (2).

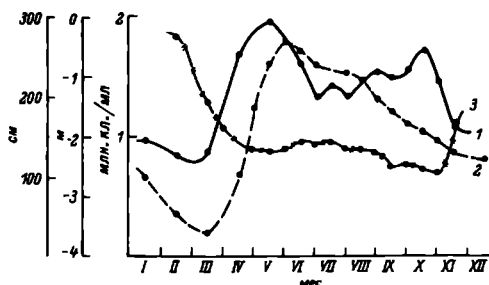


Рис. 34. Средняя многолетняя динамика гидрологических факторов и количества бактерий.

По оси ординат слева направо: прозрачность по диску Секки (3); относительный уровень воды (2); численность бактерий (1).

химический состав. В водоем поступает громадное количество снеговых мягких вод, о чем можно судить по резким перепадам электропроводности воды (рис. 33). Кроме того, полые воды приносят большое количество взвешенных частиц с суши, в результате чего уменьшается прозрачность воды и возрастает количество бактерий (рис. 34). В основном это - аллохтонная микрофлора, не характерная для водосмов.

Особенность большинства гидробиологических параметров (численность организмов, биомасса, интенсивность процессов продукции и деструкции органического вещества), а также ряд гидроло-

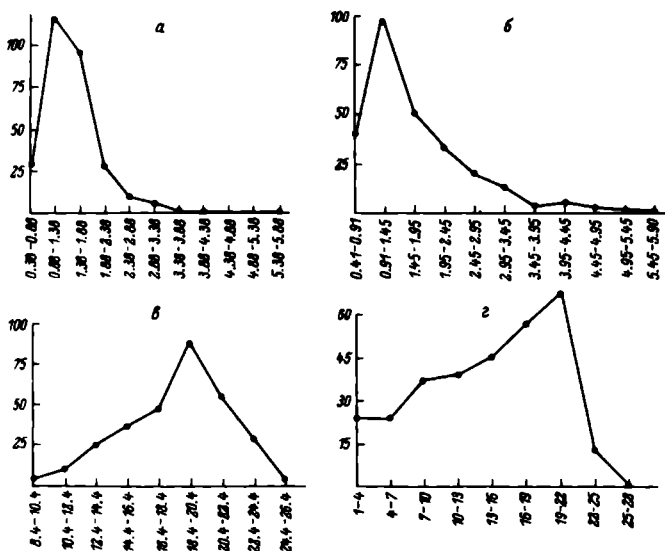


Рис. 35. Частота встречаемости абиотических и биотических величин в Рыбинском водохранилище по данным за 5 лет.

а - количество бактерий (млн. кл./мл) за 1970-1974 гг.; б - то же, 1960-1964 гг.; в - температура воды, °C; г - концентрация карбонатов, мг С/л. По оси ординат - количество результатов с данными параметрами в проанализированной совокупности анализов; по оси абсцисс - пределы величин при заданном масштабе.

гических и гидрохимических величин состоит в том, что частота² встречаемости их выражается асимметричными кривыми (рис. 35, 36).

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ БАКТЕРИЙ В ПРОСТРАНСТВЕ И ВО ВРЕМЕНИ

Ежегодно за навигационный период проводится от десяти до сорока рейсов, т.е. 60-74 анализа. Пробы отбираются с поверхностного слоя (глубина 0.5 м), так как в Рыбинском водохранилище бактериальная стратификация наблюдается редко (Новожилова, 1955).

² Следует отметить, что расчеты частот встречаемости верны лишь в том случае, когда пробы отбираются в течение сезона через равные промежутки времени.

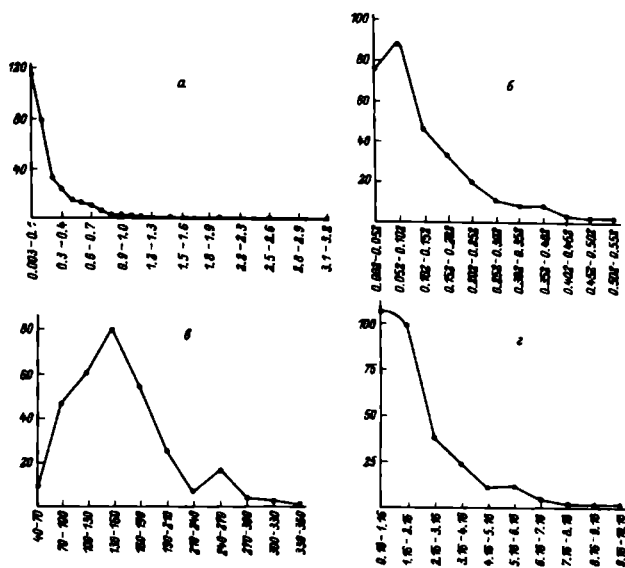


Рис. 36. Частота встречаемости абиотических и биотических величин в Рыбинском водохранилище по данным за 1970-1974 гг.

а - деструкция органического вещества, мг С/(л.сут); б - интенсивность фотосинтеза, мг С/(л.сут); в - прозрачность воды по диску Секки, м; г - гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мкг С/(л.сут). По оси ординат - количество результатов с данными параметрами в проанализированной совокупности анализов за 5 лет; по оси абсцисс - пределы величин при заданном масштабе.

Результаты наблюдений за численностью бактерий в Рыбинском водохранилище за отдельные годы, а также за продукцией в деструкцией органического вещества опубликованы в серии работ (Кузнецов, 1958, 1959; Новожилова, 1958; Кузнецов и др., 1966; Романенко, 1966б, 1971а). Первое обобщение за 13-летний период по численности микроорганизмов в водохранилище сделано в монографии „Рыбинское водохранилище и его жизнь“ (1972).

В табл. 54-55 приведены данные по численности бактерий в водохранилище: за 1954 г., характеризующийся низкими цифрами, и за 1970 г. - максимально большими. Примечательно, что в первом случае малые, а во втором большие величины численности были относительно стабильными в течение всего сезона по всем станциям. Это свидетельствует о том, что причины, вызывающие изменения

Т а б л и ц а 54

Количество бактерий в Рыбинском водохранилище в 1954 г., млн. кл./мл

№ станции	15 V	25 V	10 VI	24 VI	15 VII	25 VII
1	2.03	1.43	1.29	0.37	0.34	0.19
2	1.47	1.01	1.12	0.39	0.8	0.64
5	0.76	0.63	0.49	0.28	0.95	0.41
6	0.85	0.79	0.58	0.12	0.78	0.24
7	1.01	1.56	0.53	0.12	0.4	0.9
9	1.45	1.54	0.41	0.08	0.51	0.52
Среднее	1.26	1.16	0.74	0.23	0.63	0.48

Т а б л и ц а 54 (продолжение)

№ станции	13 VIII	27 VIII	17 IX	10 X	4 XI	Среднее
1	0.14	0.45	0.32	0.33	0.31	0.55
2	0.32	0.75	0.5	0.4	0.27	0.7
5	0.56	0.3	0.51	0.51	0.32	0.52
6	0.31	0.44	0.61	0.49	0.33	0.5
7	0.5	0.01	0.64	0.44	0.36	0.68
9	0.39	0.53	0.42	0.35	0.43	0.6
Среднее	0.37	0.58	0.5	0.42	0.34	-

$$\bar{X} = 40.99:66 = 0.62$$

Т а б л и ц а 55

Количество бактерий в Рыбинском водохранилище в 1970 г., млн.кл./мл

№ станции	15 V	27 V	19 VI	10 VII	25 VII	13 VIII
1	3.05	3.23	2.94	2.74	3.41	1.94
2	3.43	2.96	3.58	4	3.37	2.22
5	3.15	3	2.61	2.08	2.75	2.21
6	1.88	2.11	1.88	2.08	2.3	2.32
7	3.29	2.36	2.48	2.57	2.59	2.51
9	1.84	2.36	2.84	1.89	1.85	3.97
Среднее	2.78	2.67	2.72	2.54	2.71	2.53

Т а б л и ц а 55 (продолжение)

№ станции	26 VIII	15 IX	8 X	23 X	Среднее
1	4.21	1.62	4.09	2.04	2.93
2	5.86	1.97	2.88	3.19	3.35
5	2.52	2	4.22	1.64	2.62
6	2.25	1.83	4.05	2.78	2.35
7	3.24	1.8	4.5	2.02	2.74
9	3.3	1.87	4.48	3	2.74
Среднее	3.56	1.85	4.03	2.44	-

$$\bar{X} = 167.3:60 = 2.79$$

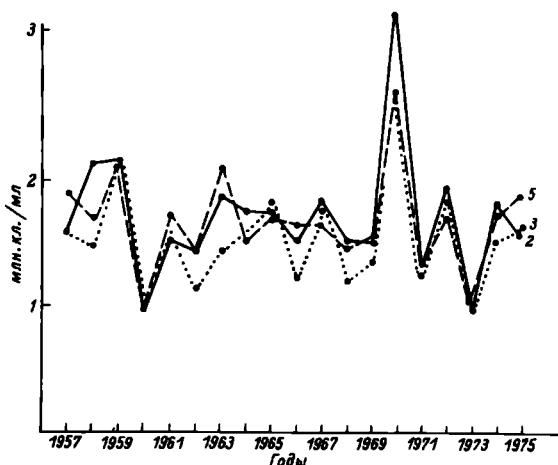


Рис. 37. Изменение содержания бактерий в воде в разные годы в различных пунктах Рыбинского водохранилища.

2, 3, 5 – номера станций стандартных наблюдений. По оси ординат численность бактерий.

в содержании бактерий, охватывают весь водоем и воздействуют продолжительное время (полный навигационный период), хотя на общем низком или высоком фоне количества микроорганизмов наблюдаются сезонные изменения.

Поразительно, что в столь сложном водоеме по водным массам, каким является Рыбинское водохранилище (Казаровец, 1960 ; Буторин, 1969), среднее количество бактерий за сезон в пунктах, отстоящих один от другого на десятки километров, выражается весьма близкими величинами (рис. 37). Еще более близки средние многолетние (табл. 56). Но на одной и той же станции количество бактерий в течение вегетационного периода может изменяться в 3–5 раз (табл. 54, 55). За 28-летний период наименьшая средняя величина наблюдалась на ст.6 (1.46млн. кл./мл) и максимальная – на ст.2 (1.69 млн.кл./мл), т.е. разница составила 14% и при строгой математической обработке находится на грани достоверности, но тем не менее это различие устойчивое.

Две станции из шести (1-я и 2-я), расположенные в Волжском плесе, от остальных отличаются не только повышенной численностью бактерий, но и по всем другим показателям. На них в 1.5–2 раза интенсивнее протекают процессы фотосинтеза, деструкции органического вещества, продукции бактериальной биомассы, а температура воды на 0.5 °C больше. Вместе с тем они характеризуются

Таблица 56

Средние многолетние физические и микробиологические показатели воды на станциях стандартных наблюдений в Рыбинском водохранилище

№ станции	Температура, °С	Прозрачность воды по диску Секки, см	Содержание		Электропроводность, мксм	Фотосинтез фитопланктона, мг С/(л.сут)
			карбонатов, мг С/л	О ₂ , мг/л		
1	14.65	124	18.8	9.01	184	0.219
2	14.20	121	17.5	9.44	186	0.261
5	13.96	134	17.9	9.32	191	0.149
6	13.80	147	18.1	9.37	190	0.143
7	13.76	138	18.3	9.34	196	0.135
9	13.95	136	17.8	9.27	183	0.164
Среднее	14.05	133	18.1	9.29	188	0.179

Таблица 56 (продолжение)

№ станции	Деструкция органического вещества, мг С/(л.сут)	Количество бактерий		Гетеротрофная ассимиляция СО ₂ , мкг С/(л.сут)	Продукция бактериальной биомассы, мкг С/(л.сут)
		общее, млн.кл./мл	сапрофитные в 1.мл		
1	0.142	1.65	377	2.37	39.3
2	0.153	1.69	274	2.60	43.1
-	0.115	1.59	269	1.95	32.2
6	0.121	1.46	282	1.68	31.2
7	0.087	1.54	290	1.93	32
9	0.115	1.51	224	2.12	35.1
Среднее	0.122	1.57	286	2.14	35.5

меньшей прозрачностью воды и повышенным содержанием в воде взвешенных частиц. Из двух рассмотренных станций (табл. 56) по всем показателям богаче вторая, лишь численность сапрофитных бактерий на ст.1 выше, так как водные массы у с. Коприно больше соприкасаются с берегами и в более узких пределах проходят караваны судов. Эти же станции постоянно богаче фито- и зоопланктоном (Рыбинское водохранилище..., 1972).

Таким образом, станции, расположенные в районе „промежуточного астуария Волги“, характеризуются повышенным содержанием организмов и относительно более интенсивными процессами круговорота органического вещества.

В течение года на общую численность бактерий исключительное воздействие оказывают сезонные изменения в природе. Минимальное количество микроорганизмов (0.5-1.5 млн.кл./мл) наблюдается зимой, когда водные массы не подвергаются ветровому перемешиванию, в результате чего взвешенные частицы оседают и вода осветляется. Количество бактерий в подледный период в 1972-1980 гг. в среднем было равно 1.06 млн.кл./мл (см. табл.90), а летом за эти же годы 1.65 млн.кл./мл.

Т а б л и ц а 57

Водный баланс Рыбинского водохранилища в 1971 г.,
млн./ км³

Составляющие баланса	Ян- варь	Фев- раль	Март	Апрель	Май	Июнь	Июль
Приток по Волге	343	583	873	1703	1203	365	343
Приток по Шексне	340	227	142	347	945	459	163
Приток по Мологе	83	88	74	810	434	147	122
Приток по малым рекам	259	247	220	3229	1849	399	263
Осадки на зеркало водохранилища	125	50	100	69	123	245	366
Суммарный приток	1150	1195	1409	6158	4554	1615	1257
Сброс через Ры- бинский гидроузел	1872	1142	1594	757	356	2359	2359
Аккумуляция	-722	+53	-185	+5401	+4198	-744	-1102

Т а б л и ц а 57 (продолжение)

Составляющие баланса	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь	Декабрь	Сумма
Приток по Волге	201	179	790	842	554	7979
Приток по Шексне	80	106	362	503	332	4006
Приток по Мологе	106	97	183	177	102	2423
Приток по малым рекам	222	254	446	409	290	8087
Осадки на зеркало водохранилища	89	200	194	114	114	1789
Суммарный приток	698	836	1975	2045	1392	24284
Сброс через Ры- бинский гидроузел	2550	1936	1947	1809	2156	20837
Аккумуляция	-1852	-1100	+28	-236	-764	+3447

Весной в водоеме происходят бурные изменения, поскольку в него начинают поступать большие объемы воды (табл. 57). По данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории, например, в 1971 г. поступление воды в водохранилище достигло максимума в конце мая. Наибольший уровень наблюдался в начале июля и примерно на 0,5 м не достигал нормального подпорного горизонта (НПГ). Падение уровня в результате сработки ГЭС началось во второй половине июля и продолжалось до середины октября. Максимальная площадь водного зеркала равнялась 4395 км². Всего в водохранилище в этом году поступило 24,284 км³ воды и за сезон было сброшено 20,837 км³. Без учета осадков, выпадающих на водное зеркало самого водоема, и испарения с водоема, которые выражаются одинаковыми величинами, водный баланс был положительным и равнялся 2,6 км³. В половодье в водохранилище поступает большое количество снеговых, мало минерализованных вод. Это заметно сказывается на общей минерализации воды, о чем можно судить по изменению электропроводности (см.рис. 33),

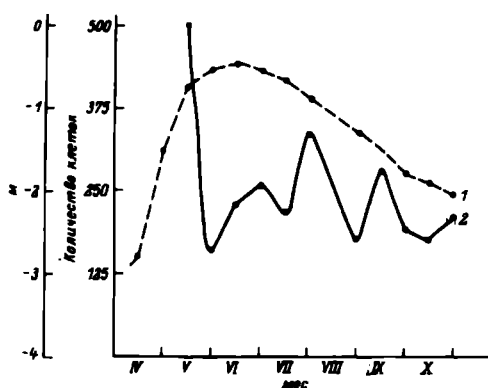


Рис. 38. Средние данные по изменению уровня воды (1) в Рыбинском водохранилище и содержанию в воде (2) сапрофитных бактерий в 1 мл.

По оси ординат: слева — относительный уровень воды, справа — численность бактериальных клеток.

которая примерно за 45 сут, по данным ряда лет, повышается с 308 до 190 мксм.

Уже в середине марта, задолго до бурного поступления талых вод, подо льдом наблюдается увеличение численности бактерий. В период с февраля до середины марта происходит резкое уменьшение прозрачности воды, продолжающееся до середины мая. Одновременно сразу же возрастает содержание бактерий в воде (рис. 38).

Весенний, наиболее высокий, пик численности микробов наблюдается в середине мая. Затем начинается постепенное снижение их численности, процесс этот растянут почти на месяц, и минимальная летняя величина отмечается в конце июня, после чего постепенно количество бактерий вновь возрастает и достигает второго максимума в середине октября. В то время как первый максимум обусловлен в основном абиотическими факторами (в этот период в результате низкой температуры бактерии размножаются очень медленно — время удвоения растянуто и достигает 3–7 сут), второй связан с поступлением легкодоступного органического вещества в результате отмирания фито- и зоопланктона, а также более частым ветровым перемешиванием и осенними паводками.

Таким образом, за год в водохранилище наблюдаются два максимума численности бактериопланктона — весной и осенью — и два минимума — зимой и летом (рис. 39). Зимний минимум можно назвать пассивным, летний — динамическим, так как он определяется

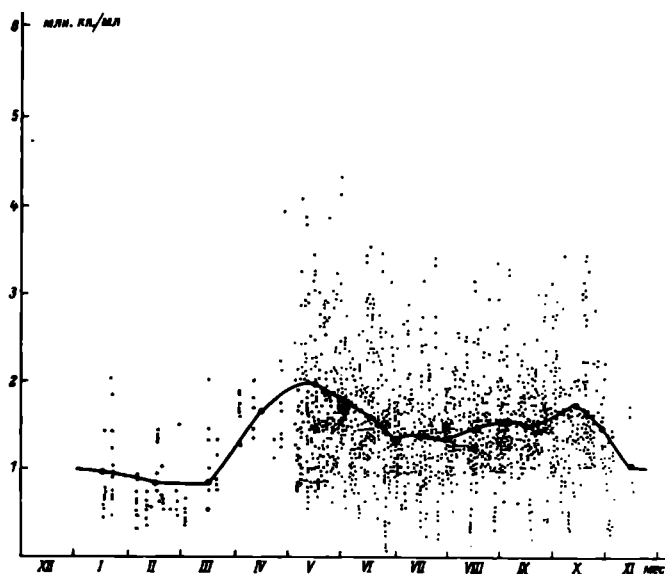


Рис. 39. Средняя многолетняя динамика общего количества бактерий в воде Рыбинского водохранилища по сезонам года.

Точки — отдельные результаты.

равновесием в процессе размножения, отмирания и потребления микроорганизмов животными. Следовательно, период малого количества бактерий летом совпадает с периодом наиболее интенсивного их размножения: сколько бактериальной биомассы образуется за единицу времени, столько же и теряется. Последнее было отмечено еще М.В. Ивановым (1955), и на этом был основан разработанный им метод определения продукции бактериальной биомассы.

Естественно, при столь громадном осреднении проявляются лишь основные закономерности и теряются индивидуальные особенности каждого года.

Разница между средними величинами в содержании бактерий весной и осенью по сравнению с летом и зимой математически достоверная, нормированное отклонение (T) равно 2.5–3.5.

Наблюдаемые сезонные изменения физических параметров в водоемах влияют не только на численность бактерий, но и на температурный состав микрофлоры. Как известно, микроорганизмы подразделяются на психро-, мезо- и термофильные. Границы этих подразделений в известной мере условные. В свою очередь в отдельных группах выделяются подгруппы. Например, термофильные

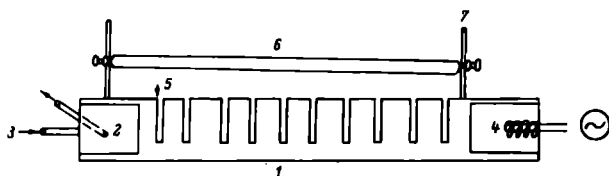


Рис. 40. Политермостат-люминостат для определения оптимальной температуры развития гетеротрофных и автотрофных фотосинтезирующих микроорганизмов.

Вид прибора в разрезе. 1 - металлический стержень с отверстиями для пробирок, изготовленный из дюралюми марки Д-16, длина стержня 100 см, диаметр 10 см, количество сверлений для пробирок - по 3 поперек (для 3 повторностей) и 10 сверлений вдоль стержня через каждые 8 см; 2 - охлаждающая камера, через которую проходит ток водопроводной воды; 3 - патрубок входа воды; 4 - нагревательная камера со спиралью; 5 - сверления для пробирок; 6 - люминесцентная лампа; 7 - стойка.

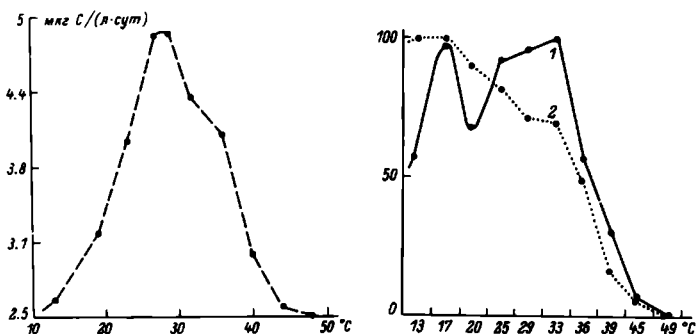


Рис. 41. Осредненные данные по развитию бактериальных сообществ в зависимости от температуры в пробках воды из Рыбинского водохранилища летом 1980 г.

По оси ординат - гетеротрофная ассимиляция CO_2 .

Рис. 42. Развитие бактериальных сообществ в зависимости от температуры в пробках воды из Рыбинского водохранилища в подледный период.

1 - январь; 2 - март. По оси ординат - ассимиляция CO_2 , % от максимальной.

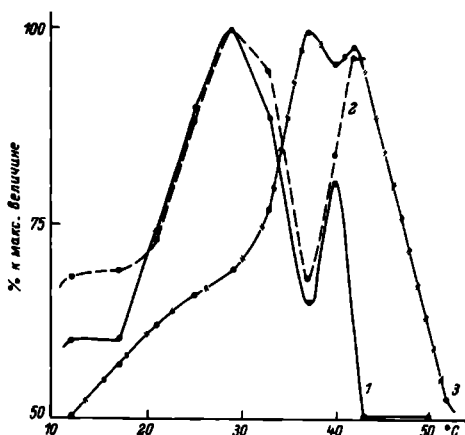


Рис. 43. Изменение температурного оптимума бактериопланктона после выдерживания воды, отобранной летом, в холодильнике и термостате в течение 17 сут.

Активность бактерий: 1 — в исходной воде; 2 — после выдерживания в холодильнике при 4 °C; 3 — после выдерживания в термостате при 37 °C. По оси ординат — гетеротрофная ассимиляция CO_2 , процент от максимальной величины; по оси абсцисс — температура в политермостате во время опыта.

бактерии делятся на три подгруппы: stenothermные, эвритермные и термотолерантные (Имшенецкий, 1944; Логина и др., 1966).

Данные по температурному оптимуму развития основной массы доминирующих видов водных бактерий отсутствуют. В 40-е годы ЗоБелл (ZoBell, 1946) установил, что температурный оптимум развития для морских бактерий, растущих на МПА, равен 20 °C. Каминский с Феррони (Kaminski, Ferroni, 1980) отмечают, что в процентном отношении количество изолированных психрофильных бактерий выделяется больше при низкой температуре воды, при этом многие мезофильные бактерии не развиваются при низкой температуре.

В 1964-1965 гг. нами при определении в воде Рыбинского водохранилища в течение подледного периода активности бактерий установлено, что при неизменной температуре воды (около 0,1 °C) к концу зимы как потребление кислорода на дыхание, так и гетеротрофная ассимиляция CO_2 заметно возрастают, что свидетельствует о селекции микрофлоры и увеличении количества бактерий, способных более активно развиваться при низкой температуре (Романенко, 19796).

Таблица 58

Интенсивность развития бактерий воды Рыбинского водохранилища в зависимости от температуры, 1980 г.
(ассимиляция CO_2 , мгт С/(л·сут))

№ ячейки	Температура, °С	2 VI	12 VI	30 VI	10 VII	24 VII	14 VIII
1	13	9,4	5	3,32	1,3	1,08	1,98
2	19	11,7	5,83	2,93	1,16	0,9	2,52
3	23	18,8 [*]	4,28	3,23	1,55	1,08	2,31
4	27	17,7	5,85 [*]	2,75	2,76 [*]	2,48 [*]	3 [*]
5	29	14,9	5,36	4,07 [*]	2,66	2,41	2,89
6	32	13,7	5,37	3,29	1,98	1,05	2,88
7	36	13,7	4,31	2,44	2,66	0,93	2,34
8	40	11,6	2,32	1,74	2,41	1,08	2,05
9	44	11,9	2,25	1,34	1,32	0,96	2,51
10	47	7	2,87	2,25	2,43	1,86	2,4

Таблица 58 (продолжение)

№ ячейки	Температура, °С	27 VIII	17 IX	2 X	16 X	18 XI	\bar{X}
1	13	1,23	2,17	1,27	0,89	1,33	2,63
2	19	2,1	2,36	2	2,77	1,9	3,29
3	23	4,47	2,83	2,49	1,48	2,15	4,06
4	27	8,17	3,11	2,43	1,85	2,45	4,77
5	29	8,96 [*]	3,52	2,75	2,62 [*]	3,41 [*]	4,87 [*]
6	32	8,57	2,93	2,78 [*]	2,5	2,54	4,33
7	36	7,61	3,04	2,47	2,64	2,14	4,03
8	40	5,83	1,77	1,93	1,1	1,44	3,02
9	44	2,8	2,26	1,4	0,18	1,53	2,58
10	47	1,25	2,82	0,66	0,18	1,63	2,3

* Максимальная величина ассимиляции CO_2 , соответствующая оптимальной температуре развития бактерий.

В любом биосенсе одновременно находятся психо-, мезо- и термофильные бактерии. Можно предположить, что в водоемах, расположенных на разных широтах, и в одном и том же водоеме в течение года, или на разных глубинах в слоях воды, имеющих разную температуру, биосенсы должны обогащаться соответствующей микрофлорой.

Для определения температурного оптимума пробы воды инкубировались в политермостате, изготовленном из металлического стержня длиной 100 см и толщиной 10 см, один конец которого подогревался спиралью, а другой охлаждался водопроводной водой (Романенко, 1982). На стержне устанавливался температурный градиент от 13 до 50 °С с интервалом около 3,5 °С (рис.40). Развитие бактерий в пробирках с водой регистрировалось по гетеротрофной ассимиляции CO_2 с помощью ¹⁴C.

В воде Рыбинского водохранилища постоянно присутствуют мезо- и психрофильные и, вероятно, отдельные термофильные микро-

организмы. Но в течение года под воздействием изменения температуры воды ($0,1-0,2^{\circ}\text{C}$ зимой, $3-15^{\circ}\text{C}$ весной и поздней осенью и $15-20^{\circ}\text{C}$ летом) происходит температурная перестройка бактериальных ценозов.

Летом в воде преобладают мезофильные организмы с оптимальной температурой развития $29-30^{\circ}\text{C}$ (табл. 58). С таким составом микрофлоры после осеннего понижения температуры воды водохранилище замерзает (рис. 41). При низкой осенне-зимней температуре скорость размножения мезофильных бактерий замедляется, и с этим набором микроорганизмов водохранилище „уходит“ под лед. В этих условиях интенсивнее начинают размножаться психрофильные бактерии. Постепенно количество их возрастает, а в начале и конце января у бактерий наблюдаются два температурных оптимума — при 17 и 33°C (рис. 42.). К концу подледного периода в пробах преобладают психрофильные бактерии. При испытании роста микрофлоры в зависимости от температуры в этом случае мы получаем максимум развития бактерий при низкой температуре или равномерное развитие их при изменении температуры от низких значений до высоких. В последнем случае также преобладает психрофильная микрофлора, но поскольку темпы роста мезофильных бактерий при оптимальной температуре намного выше, то даже при незначительном количестве в пробах по интенсивности размножения в эксперименте в политермостате они конкурируют с психрофильными видами.

Весной и ранним летом в воде доминируют психрофильные бактерии, которые постепенно сменяются мезофильными. В начале лета, в первых числах июня, при разной температуре в развитии микрофлоры иногда также наблюдаются два максимума, а затем явно начинают доминировать мезофильные виды. Смена видов бактерий наблюдается в отобранных летом пробах воды, при хранении их в холодильнике и в термостате (рис. 43).

Многолетнее изменение количества бактерий как показатель эвтрофирования водоема

По результатам многолетних стандартных наблюдений на Рыбинском водохранилище стало очевидным, что основные биологические параметры, по которым можно судить об эвтрофировании водоемов, изменяются год от года в силу естественных причин примерно в 3-6 раз. Поэтому суждения об изменениях, происходящих в озерах и водохранилищах, основанные на двух- и трехгодичных рядах наблюдений, безосновательны. Естественно, при прочих равных условиях скорость эвтрофирования зависит от размера водоема. Напомним, что площадь Рыбинского водохранилища равна 4550 км^2 , объем — 25 км^3 .

Скорость эвтрофирования Рыбинского водохранилища была определена по изменению общего количества бактерий. За все годы бактерии подсчитаны на ~~выбранных~~ фильтрах под одним микроскопом (МБИ-3) и за последние 21 год одним лаборантом.

Т а б л и ц а 59

Осредненные многолетние данные по численности бактерий
в Рыбинском водохранилище

Год исследо- вания	Количество бак- терий, млн.кл./мл	Осреднение за ряд лет			
		3	5	8	12
1954	0.62				
1955	0.82	0.763			
1956	0.85		1.138		
1957	1.72			1.296	
1958	1.68	1.843			
1959	2.13				1.393
1960	1.01				
1961	1.54	1.287	1.536		
1962	1.31				
1963	1.69				
1964	1.62	1.68			
1965	1.73				
1966	1.47		1.582	1.563	
1967	1.72	1.52			
1968	1.37				
1969	1.59				
1970	2.79	1.85			
1971	1.17		1.67		1.651
1972	1.79				
1973	1.01	1.51		1.708	
1974	1.73				
1975	1.64				
1976	1.35	1.723	1.724		
1977	2.18				
1978	1.72				

При средней численности бактерий за указанный период 1.5 млн.кл./мл количество их изменилось от 0.62 в 1954 г. до 2.79 млн.кл./мл в 1970 г. Результаты были осреднены за 3-, 5-, 8-ми и 12-летний периоды (табл.59). В ряду осреднений за 3 года не наблюдается какой-либо закономерности, уже при осреднении за 5 лет обнаруживается явная тенденция к малому, но явному последующему возрастанию количества бактерий.

В системе координат они точно укладываются (рис. 44) на прямую линию, за исключением первых 5 лет, когда анализы были проделаны в период становления лаборатории и разными специалистами. С учетом всей суммы данных различия между группами по 5 лет и тем более по 10 лет достоверны, что было подтверждено на ЭВМ.

Это позволяет экстраполировать данные и предсказать результаты изменения количества бактерий на ближайшие 5-10 лет впе-

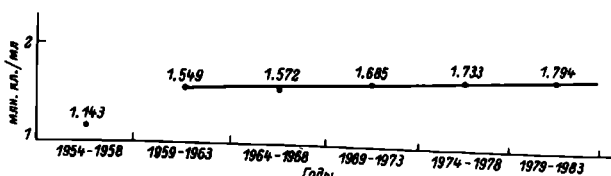


Рис. 44. Изменение численности бактерий в воде Рыбинского водохранилища по осредненным данным за 5 лет.

Каждая точка — средняя за 5 лет. Крайняя правая точка — предсказуемая величина на ближайшую пятилетку (1.794 млн.кл./мл). По оси ординат — количество бактерий; по оси абсцисс — годы осреднения.

ред. Например, средняя величина количества бактерий на ближайшие 5 лет (1979-1983 гг.) должна быть равна 1.794 млн. кл./мл, на 1984-1988 гг. — 1.842 млн./мл.

Мерой евтрофирования водоема может служить время удвоения количества бактерий, которое может быть рассчитано по формуле

$$T = \frac{t \cdot \lg 2}{\lg B - \lg b},$$

где T — время удвоения количества бактерий (лет), t — время между двумя периодами наблюдений (5 лет); B — среднее количество бактерий в последующую пятилетку; b — количество бактерий за предыдущую пятилетку.

Из произведенных расчетов следует, что в Рыбинском водохранилище количество бактерий удвоится через 120 лет, и тогда водоем может перейти из стадии мезотрофной в евтрофную, но вероятность такого перехода именно через 120 лет мала, так как это могло бы произойти лишь при прочих равных условиях. Полученную цифру следует рассматривать лишь как скорость евтрофирования этого водоема на настоящем этапе его развития, которая относительно мала.

ВЗАИМОСВЯЗЬ АБИОТИЧЕСКИХ И БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

В табл. 53 собраны многолетние данные по численности организмов, интенсивности процессов и абиотическим факторам (физические, гидрологические, гидрометеорологические, астрономические), которые могли играть определенную роль в развитии организмов. Отдельно вынесены максимальные и минимальные величины по многолетним данным (табл. 60). Из представленных результатов следует, что в многолетних рядах наблюдаемые параметры изменяются в несколько раз.

Как было показано выше (см. рис.37), многолетние изменения численности бактерий, их продукции, деструкции органического вещества и интенсивность прочих процессов охватывают весь водоем

Т а б л и ц а 80

Средние значения и пределы колебания ряда абioticных и биотических параметров по многолетним данным о мая во водоеме в Рубинском водохранилище (за 15-27 лет)

Выражение	Площадь, км ²	Объем, км ³	Солнечная активность за год, (средняя, минимальная, максимальная), тыс. чисел Вольфа	Суммарная площадь водоема, км ²	Средняя температура воды, °C	Прозрачность, м	Содержание		Энергетическая мощность, кВт/м ²				
							карбонатов, мг С/л	О ₂ в воде, мг/л					
Средняя	4073	21.35	81.1	618	4.91	618.3	396.2	13.29	14.06	1.31	18.1	9.03	187.5
Максимальная	4849	26.28	190	686	6.17	744	536	14.8	15.9	1.64	21.33	9.96	214.5
Минимальная	3325	15.24	6.6	449	2.8	411.7	237	10.3	12.6	0.98	14.77	7.55	167.3
Отношение максимальной к минимальной	1.4	1.7	29	1.53	2.2	1.8	2.3	1.4	1.3	1.7	1.5	1.3	1.3

Выражение	Фотосинтез		Деструкция органического вещества		Биомасса (суммарная, фито-, зоопланктон), мг/л		Количество бактерий, млн. кл./мл	Гетеротрофная ассимиляция СО ₂ , мгС/ (л.сут)	Продукция биотермальной биомассы, гС/м ²		Время уловения биомассы бактерий, ч
	мг С/ (л.сут)	г С/м ²	мг С/ (л.сут)	г С/м ²	фитопланктон	зоопланктон			мгС/ (л.сут)	гС/м ²	
Средняя	0.178	86.8	0.127	116.9	1.79	0.508	1.58	2.13	35.36	31.2	60
Максимальная	0.498	166	0.228	214	3.41	0.90	3.12	4.32	71.7	55	140
Минимальная	0.074	31	0.069	64	0.84	0.12	0.62	0.71	11.8	12	23
Отношение максимальной к минимальной	5.5	5.3	3.3	3.3	4.1	7.5	5.0	6.1	6.1	4.6	6.1

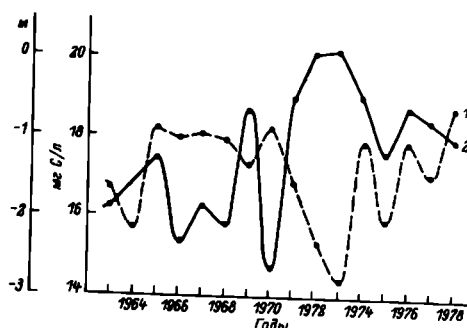


Рис. 45. Многолетняя динамика изменения уровня воды (1) и содержания в воде карбонатов (2) в Рыбинском водохранилище.

По оси ординат: слева – относительный уровень воды, справа – карбонаты.



Рис. 46. Многолетняя динамика количества бактерий (1) и уровня воды (2) в Рыбинском водохранилище.

По оси ординат: слева – относительный уровень воды, справа – численность бактерий.

в целом и, следовательно, определяются какими-то причинами более общего порядка. В разные годы по обилию организмов можно было бы определить тип водоема то как приближающийся к олиготрофному (3 года из 28), то к евтрофному (3 года из 28). Следовательно, степень трофии озер, водохранилищ год от года заметно флюктуирует и точно тип его можно установить лишь по средним многолетним наблюдениям. В 10% случаях (1 год из 10) мы мо-

жем прийти к совершенно неверному заключению даже о типе водоема.

Чем объясняются столь значительные изменения в содержании организмов и интенсивности процессов год от года и какова взаимосвязь между биотическими и абиотическими параметрами?

Для разрешения этих вопросов было использовано несколько способов: сопоставление графиков годовых и многолетних наблюдений, нахождение корреляционной зависимости (на ЭВМ), подразделение рядов наблюдений наиболее сильно влияющих факторов на организмы и процессы на величины больше средней и меньше средней по годам и сопоставление их с анализируемыми величинами, выборка наиболее сильно выскакивающих результатов в многолетних рядах наблюдений по какому-либо одному фактору и сопоставление их с результатами по другим показателям, упорядочение одной величины, например температуры, от самых малых до самых больших значений и привязка других величин к первой по датам анализа с последующим уплотнением информации, т.е. осреднение через определенные интервалы.

Подобная обработка многолетних рядов наблюдений, выполненных с большой частотой отбора проб, позволила выяснить некоторые связи между биотическими и абиотическими факторами.

Одним из таких мощных факторов является уровень воды. В свою очередь он определяется метеорологическими условиями года, в основном количеством выпадающих на годосборную площадь осадков. Вероятно, в годы с высоким уровнем в половодье в водоем поступает больше взвешенных частиц, а с ними и бактериальных клеток, органических веществ и биогенных элементов. В такие годы подтопляются громадные площади зон осушения, зарастающих в предшествующий вегетационный период.

В первую очередь водность года влияет на химический состав воды, особенно на его минеральную часть. Это следует из сопоставления изменений между уровнями воды с содержанием карбонатов (рис. 45). Они выражаются зеркально противоположными кривыми. Концентрация карбонатов достигает максимальных величин в сухие годы и заметно уменьшается в полноводные — от 20.1 до 14.2 мг С/л по средним данным за навигационный период. Единичные результаты колеблются от 5.4 после половодья до 33 мг С/л.

Из рис.46 видно, что между численностью бактерий и изменениями уровня воды год от года нет прямого соответствия, но в 18 случаях из 25 они совпадают по знаку (в годы с повышением или понижением уровня воды количество бактерий также увеличивалось или уменьшалось). Синхронное изменение обеих величин наблюдалось непрерывно с 1954 по 1961 г., далее они шли вразнобой. За 25-летний период было три резких максимума численности бактерий (1959, 1970, 1977 гг.). Первые два совпадают с высоким уровнем воды и отстоят один от другого на 11 лет, с 1976 г. намечилась тенденция к увеличению водности и, вероятно, в ближайшие годы будет отмечен еще один из максимумов.

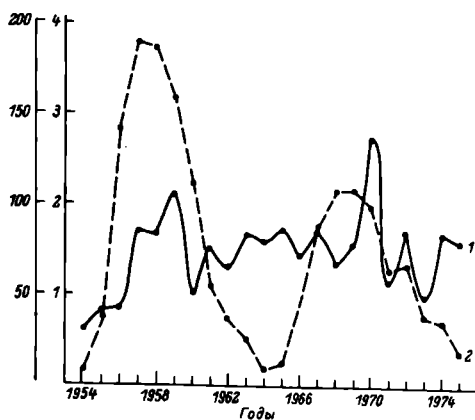


Рис. 47. Динамика количества бактерий (1) в воде Рыбинского водохранилища и солнечная активность (2).

По оси ординат: слева – среднемесячные числа Вольфа, справа – численность бактерий, млн. кл./мл.

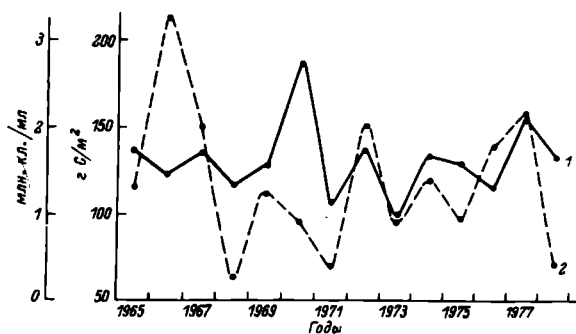


Рис. 48. Динамика количества бактерий (1) и деструкции органического вещества (2) за вегетационный период в воде Рыбинского водохранилища.

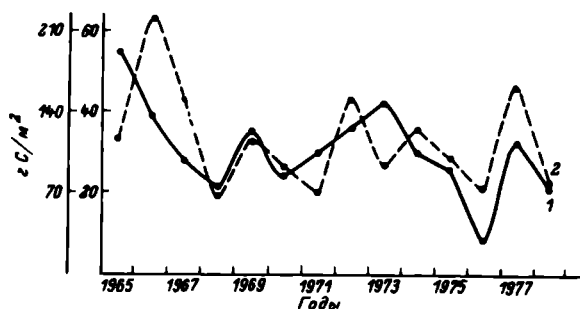


Рис. 49. Динамика продукции бактериальной биомассы (1) и деструкции органического вещества (2) за вегетационный период в воде Рыбинского водохранилища.

По оси ординат: слева - деструкция органического вещества, г С/м²; справа - продукция бактериальной биомассы, г С/м².

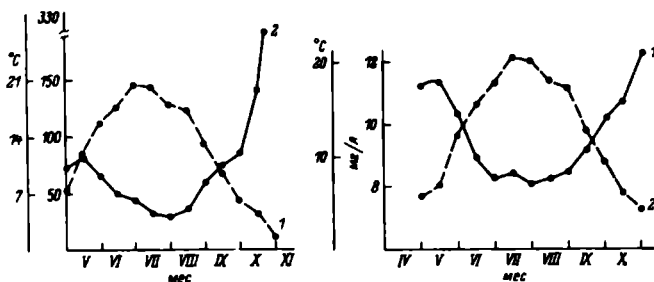


Рис. 50. Связь между температурой воды (1) и временем удвоения бактериальной биомассы („g“) (2) в воде Рыбинского водохранилища по осредненным многолетним данным.

Рис. 51. Связь между содержанием кислорода (1) и температурой воды (2) в воде Рыбинского водохранилища за вегетационный период по средним многолетним данным.

Несмотря на то что ряды наблюдений по связи между солнечной активностью и количеством бактерий в Рыбинском водохранилище охватывают всего лишь два 11-летних цикла солнечной активности, наблюдается определенная тенденция в параллельном изменении

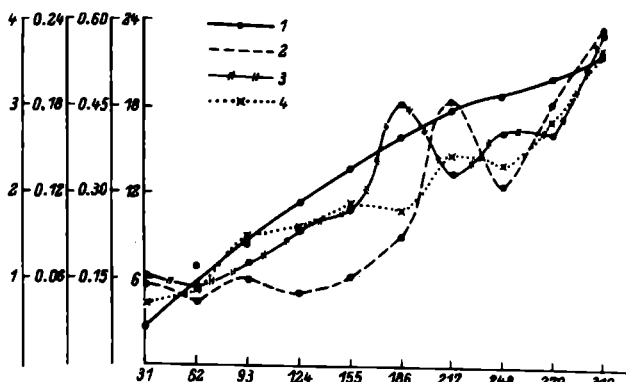


Рис. 52. Связь между температурой воды и основными биологическими процессами в Рыбинском водохранилище по данным за 1970–1974 гг.

По оси ординат: слева направо – гетеротрофная ассимиляция CO_2 , $\text{мг С/л}\cdot\text{сут}$ (4); деструкция органического вещества, $\text{мг С/л}\cdot\text{сут}$ (3); интенсивность фотосинтеза, $\text{мг С/л}\cdot\text{сут}$ (2); температура от малых до максимальных величин, $^{\circ}\text{C}$ (1). По оси абсцисс – ряд результатов за 5 лет, суммированных через 31 анализ.

обеих величин, что подтверждено и при последующей обработке материалов. В 1954 г. относительно низкий уровень воды совпадает с малым содержанием бактерий и слабой солнечной активностью (рис. 47). Серия лет (с 1957 по 1959 г.) различается высокими величинами по всем показателям. За период с 1961 по 1968 г. не наблюдалось резких изменений количества микроорганизмов, что в общих чертах совпадает с периодом пониженной активности солнца. Хотя в этом случае нет прямой корреляционной зависимости, поскольку такие связи опосредованные и осложняются влиянием других факторов среды, тем не менее наблюдается явная тенденция в параллельном изменении обеих величин, что было подтверждено при последующей обработке материала.

На рис. 46–48 нельзя уловить четкой зависимости между многолетними изменениями численности бактерий, интенсивностью фотосинтеза и деструкцией, между интенсивностью фотосинтеза фитопланктона и солнечной радиацией. Можно сказать, что между этими параметрами проявляется лишь общая тенденция к положительной связи, т.е. число лет с положительной связью больше, чем с отрицательной.

Значительно теснее наблюдается взаимосвязь между продукцией бактериальной биомассы и деструкцией органического вещества (рис. 49), лишь за редким исключением направленность процессов

Т а б л и ц а 61

Связь между биологическими процессами и температурой воды в Рыбинском водохранилище по данным за 1970-1974 гг.

Число анализов при осреднении, от-до	Средняя температура, °С	Прозрачность воды по диске Секки, м	Содержание		Фотосинтез, мг С/ (л·сут)	Деструкция органического вещества, мг С/ (л·сут)	Количество бактерий, млн. кл./мл	Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мкг С/ (л·сут)
			карбонатов, мг С/л	O_2 , мг/л				
0-62	4,~5	121	17,8	11,7	0,123	0,059	2	0,84
62-122	10,6	143	13,7	10,5	0,141	0,084	1,38	1,61
122-184	15	148	17,5	8,87	0,142	0,110	1,92	1,79
184-245	18,8	168	17,7	8,02	0,441	0,151	1,48	2,53
245-308	21,3	181	19,8	7,91	0,509	0,199	1,75	3,24

Параметры	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1 Площадь	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
2 Объем		+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
3 Прозрачность воды			+	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
4 Температура, °С				+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
5 Карбонаты					+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
6 Фотосинтез в литре						+	+	+	-	+	+	+	+	+
7 Фотосинтез под 1 м ²							+	+	-	+	+	+	+	+
8 Деструкция в литре								+	+	+	+	+	+	+
9 Деструкция под 1 м ²									+	+	+	+	+	+
10 Количество бактерий в 1 мл										+	+	+	+	+
11 Гетеротрофная ассимиляция CO_2 в 1 л											+	+	+	+
12 Продукция бактерий в 1 л, средняя взвешенная												+	+	+
13 То же, средняя арифметическая													+	+
14 То же, под 1 м ²														+

Рис. 53. Корреляция между различными параметрами в Рыбинском водохранилище по многолетним данным.

Пустые графы - нет связи; „+“ - слабая положительная связь; „+“ - сильная положительная связь; „-“ - слабая отрицательная связь; „-“ - сильная отрицательная связь. Объяснение в тексте.

Т а б л и ц а 62

Изменение биотических параметров в расчете на 1 °С
по данным за 1970-1974 гг.

Колебание температуры, от-до	Средняя температура, °С	Фотосинтез, мкг С/ (л·сут)	Деструкция, мкг С/ (л·сут)	Гетеротрофная ассимиляция CO ₂ , мкг С/ (л·сут)
0.2-8.0	4.85	25.4	12.2	0.17
0.8-12.9	10.6	13.3	7.9	0.15
12.9-17.5	15	9.5	7.3	0.12
17.5-19.7	18.8	23.5	8.0	0.13
19.7-25.3	21.3	23.9	9.3	0.15
Среднее	14.1	19.1	8.9	0.14

противоположная, чаще же они совпадают. Теснейшая корреляция проявляется между скоростью размножения бактерий и температурой воды (рис. 50). Кривые почти зеркально противоположные — чем выше температура, тем интенсивнее размножаются бактерии. Примечательно, что на рис. 50 кривые несколько смещены по оси абсцисс. Наименьшее время удвоения количества бактерий наблюдается в тот период, когда температура уже идет на убыль (конец июля — начало августа) и когда начинается отмирание фитопланктона.

Из сопоставления графиков по сезонной динамике численности бактерий (см. рис. 39) и интенсивности их размножения (рис. 50) вытекает, казалось бы, парадоксальное явление: летом наименьшая численность бактерий совпадает с наибольшей интенсивностью их размножения. Из этого следует, что количество бактерий определяется не приростом клеток, а абиотическими факторами: взмучиванием в результате ветрового перемешивания и приносом терригенной микрофлоры с водосборной площади. В период же наиболее активного размножения стабилизация численности определяется тем, что процессы продуцирования уравновешиваются процессами элиминации клеток, лизисом и выеданием зоопланктоном.

Для выявления воздействия температуры на биологические процессы результаты за одну из пятилеток (1970-1974 гг.) были преобразованы следующим образом. Температурные данные (308 анализов) были расположены в порядке возрастания от самых малых до самых больших величин, и к ним по датам анализа были приписаны данные других параметров. Информация была сжата путем осреднения через каждые 62 результата (табл. 61). Из полученных данных следует, что процессы (фотосинтез, деструкция, ассимиляция CO₂) в целом подчиняются изменению температуры, но некоторые, как, например, фотосинтез, не очень зависят от температуры. Количество же бактерий максимально при наиболее низкой температуре, а это еще раз подтверждает правило, что численность их наибольшей бывает весной, в половодье, и осенью

и определяется абиотическими факторами, а содержание кислорода минимально при высокой и максимально при низкой температуре воды. Последнее подтверждает правильность полученной информации. Эта зависимость особенно ярко проявляется при сопоставлении многолетних данных по содержанию кислорода и температуре (рис. 51).

При расчете интенсивности процессов деструкции органического вещества и ассимиляции CO_2 оказалось, что на каждый градус температуры в среднем разрушается 8.9 мкг С/л органического вещества и ассимилируется 0.14 мкг С/ CO_2 на 1 л воды (табл.62). В ряду от 0.2 до 25.3 °С указанные параметры выражаются очень близкими величинами, несколько завышенная величина деструкции органического вещества отмечена при самых низких температурах, в области наибольших ошибок данного анализа – 12.2 мкг С/(л·град). По интенсивности фотосинтеза отмечаются два максимума. Первый – при низкой температуре, соответствующей развитию диатомовых водорослей весной и осенью, второй – при высокой, в период господства синезеленых. В среднем на один градус в процессе фотосинтеза продуцируется около 19.1 мкг углерода органического вещества в 1 л воды за сутки.

При сжатии информации по всем данным за 5 лет до десяти точек по результатам, расположенным от малых до максимальных температурных величин, в целом они неплохо согласуются на графике (рис. 52).

При обработке всей суммы результатов на ЭВМ получены ряды корреляционной зависимости (рис.53). Часте коэффициенты корреляции невысоки, что указывает на слабую зависимость между явлениями, но некоторые результаты парной корреляции свидетельствуют о теснейшей связи между параметрами. Например, деструкция органического вещества в 1 л воды тесным образом связана с деструкцией во всей толще воды, с гетеротрофной ассимиляцией и продукцией бактериальной биомассы, но не связана с численностью бактерий. Интенсивность фотосинтеза в 1 л хорошо коррелирует с фотосинтезом под 1 м² площади водоема, слабо с деструкцией, что указывает на влияние аллохтонных поступлений и на то, что процессы разрушения часто доминируют в период отмирания фитопланктона. Нет связи между фотосинтезом и деструкцией органического вещества под 1 м² водоема, количеством бактерий и гетеротрофной ассимиляцией CO_2 . Высокая отрицательная связь наблюдается между фотосинтезом и площадью и объемом водохранилища, слабая положительная связь – между прозрачностью и содержанием карбонатов, высокая положительная – между деструкцией и гетеротрофной ассимиляцией CO_2 и температурой воды. Нет надобности разбирать все случаи корреляционных зависимостей, читатель может проследить за ними по рис.53.

Естественно, что микробиологов особенно интересует сопоставление численности бактерий с другими параметрами.

Прямое сопоставление количества бактерий с некоторыми факторами внешней среды в ряде случаев не позволяет получить чет-

Таблица 63

Взаимосвязь между площадью водного зеркала и абiotическими параметрами в Рыбинском водохранилище

Параметры	Площадь, км ²	Объем, км ³	Сол- нечная актив- ность (сред- неме- сячная) Числа Вольфа	Сол- неч- ная радиа- ция, ккал/ м ²	Скорость ветра на высоте 15 м у м. Рож- новско- го, м/с	Осадки за год, мм	
						дождя и снега	дождя
Количество лет, за которые произведен рас- чет	28	28	27	23	28	28	28
Величины при площадах, больших сред- ней арифмети- ческой „а“	4320	23,43	90	613	5,21	654	427
Величины при площадах, меньших сред- ней арифмети- ческой „б“	3503	18,95	70	620	4,35	572	369
Разница ме- жду „а“ и „б“	(+)817	(+)4,48	(+)20	(-)7	(+)0,86	(+)82	(+)67

Таблица 63 (продолжение)

Параметры	Температура воды, °С		Проз- рач- ность воды по диск Секки, см	Содержание		Повто- рляемые земли по Ба- кастову, км ²
	по дан- ным гид- рометео- службы у м. Рож- новского	по дан- ным стандарт- ных на- блюдений		карбона- тов, мг С/л	О ₂ , мг/л	
Количество лет, за которые произведен рас- чет	25	20	27	19	15	20
Величины при площадах, больших сред- ней арифмети- ческой „а“	13,03	13,7	128	17,5	8,95	1878
Величины при площадах, меньших сред- ней арифмети- ческой „б“	13,68	14,5	135	18,9	9,24	1258
Разница ме- жду „а“ и „б“	(-)0,61	(-)0,8	(-)7	(-)1,2	(-)0,29	(+)620

Т а б л и ц а 64

Взаимосвязь между площадью водного зеркала и биотическими параметрами в Рыбинском водохранилище

Параметры	Фотосинтез		Деструкция органического вещества		Биомасса (сырая), мг/л		Количество бактерий, млн.кл./мл	Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мгг С/ (л-сут)	Продукция бактериальной биомассы, мгг С/ (л-сут)
	мг С/ (л-сут)	г С/м ²	мг С/ (л-сут)	г С/м ²	фитопланктон	зоопланктон			
Количество лет, за которые произведены анализы	18	18	17	17	25	23	28	17	17
	0.14	71	0.115	110	1.55	0.42	1.6	2.11	35
	0.23	104	0.143	129	2.15	0.67	1.56	2.16	35.8
	(-)0.09	(-)33	(-)0.028	(-)19	(-)0.6	(-)0.25	(+)0.04	(-)0.05	(-)0.8

кого ответа на заданный вопрос из-за большой их вариабельности. По этой же причине нельзя получить окончательный ответ при обработке имеющихся данных на ЭВМ. Чтобы коэффициенты корреляции были надежные, нужны более длинные ряды наблюдений. Например, коэффициент корреляции при сопоставлении численности бактерий и уровня воды не позволяет сделать какого-либо окончательного вывода о их связи. В отдельные годы связь положительная, в других случаях она определяется тем, каким был предыдущий год (много- или маловодный).

В чередовании лет с большим и малым содержанием бактерий не отмечено какой-либо постоянной закономерности, но в первые 12 лет начиная с 1954 г. наблюдалась 3-летняя цикличность: 3 года с малым содержанием, затем 3 года с большим, затем опять 3 года с малым. После 1966 г. изменения приняли более неопределенный характер (см. табл. 59).

В табл. 63 и 64 представлены данные, полученные на основании подразделения рядов на две группы по отношению к ведущему фактору, по которым результаты осреднялись. Первая группа содержала величины выше средней, вторая - ниже средней. Например, при использовании в качестве главного фактора площади водного зеркала была установлена средняя площадь водохранилища за все годы, затем годы с величинами выше средней объединялись в одну колонку цифр, ниже средней - в другую, по которым опять же производился расчет средних величин.

Площадь водохранилища за 28 лет с мая по октябрь включительно составила 4072 км², из них 15 лет площадь была выше средней величины и равнялась 4320 км² и 13 лет ниже средней и равнялась 3503 км² (табл. 63). Затем каждый параметр экосистемы (см. табл. 53) также подразделялся на две колонки цифр по этим годам, которые также осреднялись. Но поскольку ряды наблюдений по отдельным показателям были разные, то приходилось делать пересчеты для каждого параметра, начиная с площади водохранилища, если она использовалась в качестве ведущего.

Из табл. 63 видно, что в годы с высоким уровнем воды была выше солнечная активность, зимой и летом выпадало больше осадков, больше подтоплялось осушаемых земель. Это были ветреные и более холодные годы. И в то же время уменьшались прозрачность воды, содержание кислорода, общая минерализация, падающая солнечная радиация. В годы с высоким уровнем воды отмечалась несколько большая численность бактерий, что свидетельствует о влиянии на их содержание абиотических факторов, но несколько меньшая продукция бактериальной биомассы, меньше интенсивность продукции и разрушения органического вещества, меньше биомасса фито- и зоопланктона.

Подобные расчеты были проделаны и для случаев, когда во главу угла были поставлены общее количество бактерий, температура воды, осадки дождя и снега, солнечная радиация, что подтверждает взаимосвязь всех этих параметров. Лишь когда в качестве ведущего фактора была принята общая численность бактерий, было

Т а б л и ц а 65

Характеристика лет с разным перепадом количества бактерий в воде Рыбинского водохранилища

Условия	Годы	Пло- щадь, км ²	Объем, км ³	Солнечная активность (среднеме- сячная), числа Воль- фа	Солнеч- ная радиа- ция, тис. ккал/ м ²		Осадки за год, мм		Темпе- ратура воды, °С	Проз- рач- ность воды по диску Сейки, м	Биомасса (сы- рая), мг/л			Колоче- ство бакте- рий (сред- нее), млн. мл.
					дожде- вая	и сне- га	дож- да	фито- планк- тона			зоо- план- ктона			
От больших величин к малым														
Годы с боль- шим коле- банием бактерий	1959, 1967, 1970, 1972, 1975	4028	20.95	87	659	648	417	14.04	136	1.85	0.51	2		
	1960, 1968, 1971, 1973, 1976	3851	19.49	68	633	569	360	13.12	141	1.97	0.50	1.16		
От малых величин к большим														
Годы с ма- лым коле- банием бактерий	1956, 1960, 1969, 1973, 1976	3898	19.91	83.6	624	589	370	13.24	133	1.89	0.52	1.16		
	1957, 1961, 1970, 1974, 1977	4270	23.03	83.6	630	680	424	13.76	134	1.6	0.51	1.99		
Годы с боль- шим коле- банием бактерий														

получено несколько противоречащих общей тенденции результатов и, вероятно, потому, что содержание их не определяется скоростью размножения, как было показано выше.

Известно, что на численность бактерий оказывают влияние перепады лет с высоким уровнем воды к низким, и наоборот. Выборка таких лет и результаты по отдельным параметрам представлены в табл. 65. Из всей совокупности рядов с такими перепадами удалось выбрать по 5 лет. В годы, следующие за резким изменением количества микроорганизмов от малых величин к большим (почти в 2 раза), наблюдается большая водность, несколько меньше биомасса фитопланктона, больше осадков дождя и снега, лишь биомасса зоопланктона не изменялась. Противоположным параметрами характеризуются годы с перепадом количества бактерий от малых величин к большим.

Следовательно, несмотря на сильную вариабельность отдельных параметров в многолетних рядах наблюдений, все элементы экосистемы связаны между собой в единое целое. Эти связи не столь жесткие, скорее лабильные, как и все связи в живой природе, но они устойчивые во времени.

Что же находится в основе сезонных и многолетних флюктуаций и изменений в численности организмов и интенсивности процессов? Несомненно, в каждом случае функционирования экосистемы имеются свои тонкости, пока еще трудно выявляемые при наших несовершенных анализах, тем не менее ясно, что в основе событий лежит не температура, не уровень воды и т.п., а явления высшего порядка, которые определяют и температуру, и изменения водности года. Таковыми являются: солнечная радиация, солнечная активность, погода, а возможно, и геомагнитная пульсация, воздействие которой пока еще плохо изучено (Дубров, 1974). Следовательно, водная система работает как частица биогеогеосферы.

Глава 7

БАКТЕРИИ И ПРОЦЕССЫ, ПРОИСХОДЯЩИЕ В ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛЕНКЕ ВОДЫ

Впервые на поверхностную пленку воды, как на своеобразную нишу, обратил внимание Науманн (Naumann, 1917). В ней обитают бактерии, грибы, водоросли и мельчайшие животные (Зайцев, 1970; Цыбань, 1970). Промадное количество бактерий (до 300 млн. кл./мл) в поверхностной пленке воды: впервые обнаружил Г.А. Заварзин (1955) при исследовании водоемов дельты Волги. При отборе проб он использовал метод Науманна - прикос-

новение стеклянной пластинки к поверхности воды – и метод Гылова – взятие пленки крупной бактериологической петлей. Оба исследователя таким способом определяли в пленке численность животных. С тех пор многие исследователи в опытах на разных водоемах подтвердили нахождение в пленке большого количества микроорганизмов (Богоров, 1967; Зайцев, 1970; Цыбань, 1970). С.М. Драчев с соавторами (1957) показали, что при посевах воды из поверхностной пленки на МПА вырастает большее количество сапрофитных бактерий, чем их содержится в водной толще. Бабенцин (Babenzen, 1967) выделил из пленки несколько редких микроорганизмов (*Caulobacter*, *Nevskia ramosa*) и показал, что в подпленочной воде О-В потенциал имеет более низкие значения, чем в глубоких слоях. В волжских водохранилищах (Беляев, 1967) в 1 мл пленочной воды было обнаружено от 1 до 100 тыс. бактерий рода *Caulobacter*.

Для отбора значительных объемов воды чаще всего используются большие металлические сетки (Цыбань, 1970), с которых вода после прикосновения их к ее поверхности стравливается. Харви (Harvey, 1966) сконструировал для этой цели специальное устройство, в основу которого был положен быстро вращающийся цилиндр, с одной стороны захватывающий поверхностный слой воды, с другой сбрасывающий его. Кроу с соавторами (Crow et al., 1975) для подсчета предложили отбирать бактерии способом прикосновения к поверхности воды сухим мембранным фильтром, с последующим высушиванием и микроскопированием его.

Столь большая концентрация микроорганизмов на разделе фаз вода-воздух объясняется рядом факторов. Как известно, в поверхностном слое воды в результате взаимодействия молекул возникает поверхностное натяжение, которое в дистиллированной воде равно 76 дин/см². В водоемах здесь концентрируются гидрофобные вещества с удельной массой меньше воды – жиры, углеводороды. Сюда же из воздуха постоянно попадают органико-минеральные пылевидные частицы, а также летучие органические соединения, постоянно имеющиеся в воздухе – углеводороды, спирты, эфиры, жирные кислоты. Не бывает здесь недостатка и в кислороде. Поэтому аэробные бактерии находятся в весьма благоприятных условиях.

Плотность бактериального населения в поверхностной пленке воды может быть охарактеризована двумя показателями – в расчете на единицу поверхности (см²) и на единицу объема (1 мл). В вышеупомянутых работах в пробах воды из пресных и солоноватых водоемов было обнаружено от 0.01 до 2-10 млн. бактериальных клеток на 1 см² поверхностного слоя и от 10 до 300 млн. кл. в 1 мл воды. Поскольку при расчетах авторами не принималась во внимание толщина этой пленки, то, как мы увидим дальше, цифры по количеству бактерий в 1 мл воды получаются заниженными. Как правило, производя расчеты количества бактерий в пленке, авторы исходят из всего объема воды, отбираемого петлей, стеклом или мембранным фильтром. Однако если сравнить массу жидкости

Т а б л и ц а 66
Навеска воды на одну петлю, площадью 19,8 мм²,
и глубина слоя отбираемой воды

№ навески	Навеска воды, мг	Толщина слоя отбираемой воды, мкм
1	19.1	965
2	19.8	1000
3	19.3	975
4	19	960
5	18.5	934
6	20	1010
7	19.4	980
8	19	960
9	18.9	955
10	21	1061
Среднее	19.4	980

П р и м е ч а н и е . При прикосновении сухими мембранными фильтрами к поверхности воды по Кроу пробы отбираются до глубины 310 мкм.

Т а б л и ц а 67

Количество бактерий в поверхностном слое воды при внесении поправок на толщину бактериальной пленки, млн. кл./мл

Время от начала опыта, сут	Количество бактерий	
	без поправки	с поправкой
0	4.7	4.7
1	11.7	975
2	159	3975
3	133	2660
4	328	6650
5	292	5840
Среднее	155	4002

с площадью бактериологической петли, то легко установить, что берется слой глубиной около 1000 мкм (табл. 66).

Из этого следует, что при толщине бактериальной пленки более 1000 мкм не все организмы будут отобраны, поэтому мы получили заниженные результаты в расчете на объем, а при меньших размерах пленки данные также будут занижены за счет неправильного расчета. Например, толщина пленки равна 10 мкм, а проба отобрана на 1000 мкм, на которые и производится расчет, следовательно, результат будет занижен в 100 раз. Как правило, толщина бактериальной пленки в водоемах равна 10-50-100 мкм, реже 300-500 мкм, и поэтому получаемые результаты чаще всего занижены.

Таблица 68

Динамика развития микрофлоры в лабораторных условиях в водорослевой пленке воды, отобранной из Рыбинского водохранилища, млн. кл.

	В пленке на 1 см ²						
	Сутки						
	0	1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	среднее
Вода дистиллированная	-	0.4	0.4	0.04	0.04	0.05	0.19
Вода из водохранилища:							
натуральная	0.07	0.15	1.43	2.54	4.34	3.34	1.98
с добавкой водорослей	0.1	0.98	3.2	5.55	4.4	3.6	3.14
с добавкой стеблей камыша	0.17	3.03	5.75	3.34	1.9	1.5	2.61

Таблица 68 (продолжение)

	В 1 мл водной воды						
	Сутки						
	0	1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	среднее
Вода дистиллированная	-	2800	900	80	160	550	720
Вода из водохранилища:							
натуральная	1.5	305	1240	830	2050	1800	1260
с добавкой водорослей	4.9	4400	2800	4800	1780	870	2930
с добавкой стеблей камыша	2.4	9300	5860	1300	640	560	3500

Таблица 68 (продолжение)

	В 1 мл воды на глубине 5 см						
	Сутки						
	0	1-е	2-е	3-е	4-е	5-е	среднее
Вода дистиллированная	-	0.17	0.17	0.13	0.16	0.28	0.18
Вода из водохранилища:							
натуральная	0.25	0.45	1.02	-	4.4	1.3	1.48
с добавкой водорослей	0.17	5.9	6.3	13	8.3	7.4	6.84
с добавкой стеблей камыша	0.15	9.2	37.1	21.8	14.8	12.2	15.8

Впервые толщина бактериальной пленки на поверхности воды в экспериментальных условиях была определена по интенсивности обрастания предметных стекол, помещенных в течение суток на границу раздела фаз вода-воздух (Романенко и др., 1978).

При микроскопии выявлены на толщину бактериальной пленки количество микроорганизмов в единице объема воды возрастает еще на один-два порядка (табл. 67). В ряде случаев оно достигает очень высоких значений - 4-9 млрд. кл./мл, характерных для донных отложений или таких питательных сред, как мясной бульон (табл. 68).

ФОРМИРОВАНИЕ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ПЛЕНКИ НА ПОВЕРХНОСТИ ВОДЫ

В тонком поверхностном слое стоячей воды формируется настоящая бактериальная пленка толщиной от нескольких до нескольких десятков микрометров, занимающая всю поверхность воды. Пленка образуется в дистиллированной воде, пресных внутренних водоемах, морях, океанах, в предельно соленых рваных соерах и испарительных бассейнах соляных провалов. Появляется она очень быстро, но количество бактерий в ней непостоянно и изменяется в зависимости от содержания органического вещества, температуры, влажности, выедания животными. В естественной воде уже через сутки плотность бактериального населения увеличивается на два-четыре порядка и достигает нескольких микрограмм в 1 мл воды (табл. 68). Из табл. 68 следует, что в любом сосуде с водой моментально начинает формироваться бактериальная пленка. Через 1-2 сут численность организмов достигает здесь максимальных величин, после чего происходит постепенное отмирание их и замещение одних видов другими. Большая концентрация бактерий на поверхности воды привлекает животных-бактериофагов, которые присутствуют в водоемах в большом количестве (Зайцев, 1970).

ОБРАСТАНИЕ ПРЕДМЕТНЫХ СТЕКОЛ И ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИХ СЕТОК В ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛЕНКЕ ВОДЫ И ИЛА И ГОСПОДСТВУЮЩИЕ ЗДЕСЬ ФОРМЫ БАКТЕРИЙ

На погруженных в воду предметных стеклах в поверхностной пленке образуется резкая полоса бактериального обрастания, которая является своего рода ответчиком слоя бактерий (Романенко и др., 1978; Романенко, 1979а). Толщина ее зависит от содержания в воде органического вещества, времени проведения опыта, температуры воды и других факторов. Самая тонкая пленка и полоска обрастаний (5-7 мкм) наблюдается через сутки на поверхности дистиллированной воды. Более и плотное обрастание в чистой воде мезотрофного водоема, отобранной эвфой (10-20 мкм) при внесении в эту воду трудноусвояемых органических соединений; толщина полоски даже за 1-е сутки достигает 40-50 мкм (рис. 54), а плотность 0.5-4.2 млн. кл./см², через несколько суток она доходит до 70 млн.кл./см² (табл. 69). При выдерживании стекол в течение 3-5 сут слой обрастания бактериями достигает 150-200 мкм (рис. 55). Толстая многослойная полоса обрастаний (около 50 мкм) на стеклах была получена после 2-суточного экспонирования стекол в воде водохранилища Сьерра-дель-Розарно на Кубе (рис. 55). Пробы воды были отобраны в аквариум после тропического ливня, когда в водоем было принесено большое количество лесной подстилки, в которой через 2 нед наблюдалось



Рис.54. Полоски бактериального обрастания предметных ст на границе раздела воздух-вода за сутки на второй день эл мента в сосудах с разной водой.

а - дистиллированная вода; б - воде из Рыбинского водохр в - то же со стеблями камыша. Заснято под микроскопом х 1250.



Рис.55. Обрастание бактериями предметных стекол на границе раздела воздух-вода в течение 2-3 сут.
а - вода из Рыбинского водохранилища летом; б - вода из водохранилища Сьерра-дель-Розарио на Кубе, отобранная после шторма; в - вода из Рыбинского водохранилища, на поверхность которой было нанесено несколько капель соляного масла (обрастание произошло выше и ниже слоя масла, в центре видна "стерильная" полоска, соответствующая толщине слоя нефтепродукта (400 мкм). Заснято под микроскопом "Zeiss", объектив х64, окуляр х10 (как и все последующие рисунки).



Рис. 56. Липидные фракции органических соединений, прилипающие к предметным стеклам на границе воздух-вода при интенсивном разложении в толще воды органических веществ.

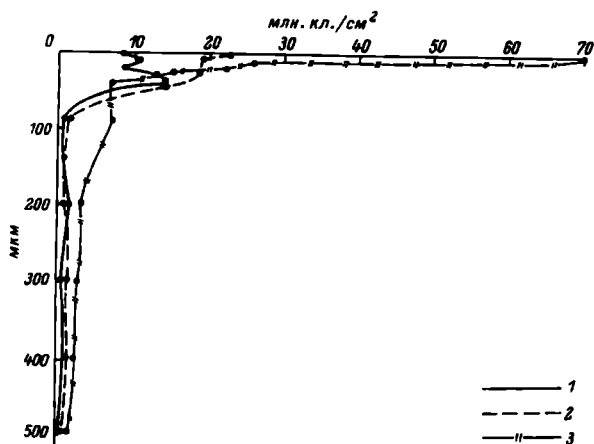


Рис. 57. Интенсивность обрастания бактериями предметных стекол на границе воздух-вода в сосудах с различным содержанием органического вещества в течение суток со второго на третий день.

1 - дистиллированная вода; 2 - вода из Рыбинского водохранилища; 3 - то же со стеблями камыша. По оси ординат - толщина слоя воды; по оси абсцисс - численность бактерий.



Рис. 58. Динамика интенсивности обрастания бактериями предметных стекол на границе воздух-вода за сутки.

1, 2, 3, 4 — дни обрастания. По оси ординат — толщина слоя обрастания от поверхности; по оси абсцисс — численность бактерий на стекле.

развитие клетчатковых бактерий, актиномицет, палочковидных и нитчатых микроорганизмов. При содержании в воде нефтепродуктов стекла обрастают бактериями выше и ниже этого слоя, в центре получается „стерильная“ зона, по которой можно определить толщину слоя нефтяной фракции (рис. 55).

В ряде случаев на снимках при интерферирующем фазовом устройстве микроскопа „Zetopan“ на разделе сред воздух-вода после суточного экспонирования стекол наряду с бактериями наблюдается полоса прилипших к стеклу каких-то органических соединений, вероятнее всего липидов (рис. 56). Прикрепление липидных фракций отмечается в воде в экспериментальных условиях при интенсивном разложении органического вещества водорослей. Вероятно, в процессе разложения фитопланктона высвобождаются легкие фракции органического вещества, которые и всплывают на поверхность. Эти соединения играют существенную роль в жизнедеятельности организмов, находящихся в этом слое.

Плотность обрастания стекла за 1 сут в самом поверхностном слое глубиной от 0 до 10 мкм достигает 70 млн. кл./см^2 , даже в дистиллированной воде она доходит до 18 млн. кл./см^2 (рис. 57). В стоячей воде максимальная плотность обрастания наблюдается на 2–3-и сутки при 24-часовом экспонировании стекол (табл. 69). На глубине 1–5 см она чаще всего равна 0.1–1, изредка 5–7 млн. кл./мл.

Интенсивность обрастания меняется во времени. Чаще всего максимальные величины обрастания стекол наблюдаются на 3-и сутки при температуре около 20°C . В последующие сутки, по-видимому, в результате отмирания или частичного изменения видового состава снижается и количество прикрепляющихся клеток (рис. 58).

Т а б л и ц а 69

Плотность обрастания бактериями предметных стекол в лабораторных условиях в поверхностном слое воды, отобранной из Рыбинского водохранилища, в течение 5 сут, млн.кл./ (см²·сут)

Глубина, см	Дистиллированная вода				Вода из водохранилища				
					натуральная				
	2-е	3-и	4-е	5-е	1-е	2-е	3-и	4-е	5-е
0	16	8.6	18	3.2	2.8	15.2	22.8	8	6.2
1	0.5	1.5	0.3	0.3	0.3	9	3.4	0.3	2.6
3	0.8	1.1	0.1	0.8	0.2	0.9	5.4	2.8	-
5	0.8	1.1	0.1	0.2	0.2	0.8	4.3	0.9	-

Т а б л и ц а 69 (продолжение)

Глубина, см	Вода из водохранилища									
	с добавкой водорослей					с добавкой стеблей камыша				
	1-е	2-е	3-и	4-е	5-е	1-е	2-е	3-и	4-е	5-е
0	1.6	7.2	7	16.6	15.2	4.2	11.2	16	11.8	6.4
1	0.7	2.8	6	1.1	0.1	0.5	2.1	7.1	0.6	0.2
3	0.5	0.9	0.9	5.7	0.8	0.8	1.6	1.1	1.3	0.7
5	0.6	1.3	1.1	3.8	1.1	0.9	2.5	0.9	0.9	2.1

При определении потенциальной способности воды (отбиралась в сосуды, и предметные стекла сутки выдерживались на границе раздела воздух-вода) к образованию бактериальной поверхностной пленки в Рыбинском водохранилище (рис. 59) было установлено, что весной и в первой половине лета чаще образуется тонкая полоса обрастания. В сентябре в период отмирания живого населения на предметных стеклах появляется слой липидообразных веществ, налипающих на стекло. Через несколько суток в такой воде стекла интенсивно обрастают бактериями.

Обрастание полупогруженных предметных стекол наблюдается и в средах с экстремальными условиями. В воде из болот с цветностью около 2000° и pH 5 за сутки образуется узкая полоса обрастания (около 10-15 мкм) (рис. 60). Медленнее прикрепляются бактерии к стеклу в рале соляных промыслов при содержании солей 127-230 г/л (рис. 61). Но при этом формируется очень широкая полоса обрастания, которая чаще всего постепенно переходит в слабое обрастание в более глубоких слоях воды. В рале с меньшим содержанием солей (127 г/л) бактериальные клетки значительно крупнее, а процесс обрастания протекает интенсивнее. Вокруг частиц детрита, прилипших к стеклу, образуются микроколонии, чаще всего морфологически сходных бактерий.

Интенсивность обрастания тесно связана с температурным оптимумом развития бактерий. При выдерживании предметных стекол в пробирках с естественной водой в политермостате наиболее широкая полоса обрастания образуется в ячейке с оптимальной температурой развития для данного ценоза (рис. 62). То же наблюдается и в чистых культурах бактерий - наибольшее количество клеток

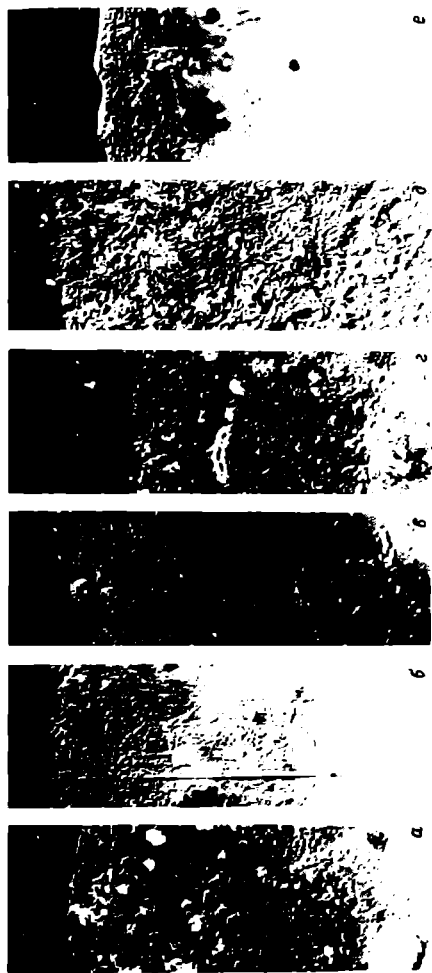


Рис. 59. Обрастание бактериями предметных стекол на границе воздух-вода в воде из Рыбинского водохранилища на ст. Коприно в 1978 г.

а - 18 мая; б - 20 июня; в - 20 июля; г - 16 августа; д - 21 сентября; е - 1 ноября.



Рис. 60. Обрастание бактериями предметных стекол на границе воздух-вода в высокоцветной болотной воде (20СОО по хр. кобальтовой шкале).

Бактериальные клетки по морфологии похожи на род *Nosa*

прикрепляется к стеклам в области оптимальной температуры данной культуры, при понижении и повышении температуры способность обрастания уменьшается (рис. 63). Зимой, когда бальные группировки состоят из психо- и мезофильных микробов, наблюдается и два максимума прикрепления бактерий к стеклам - при 20 и 29 °С (рис. 64).

Количество бактерий в поверхностной пленке воды в вод зависит от многих факторов, и в первую очередь от содержания органического вещества, температуры воды и особенно от pH. Большое число бактерий обнаруживается в малых озерах с



Рис. 61. Обрастание бактериями предметных стекол за 2 сут на границе воздух-рапа Сакского озера (127 г/л солей).

волнением. В 1978 г. в Рыбинском водохранилище пробы воды отбирались с поверхности путем прикасания сухими мембранными фильтрами, не содержащими бактерий. На борт судна вода поднималась с помощью специализированной воронки. Поскольку этот водоем в 95% случаев подвержен ветровому перемешиванию, то количество бактериальных клеток в поверхностной пленке было не очень велико ($0.36-0.99$ млн.кл./см²) (табл. 70). Для внесения поправки на толщину бактериального слоя предметные стекла сутки выдерживались на границе вода-воздух. В разные месяцы толщина обрастания оказалась равной 20-550 мкм, а количество бактериальных клеток после коррекции - 22-170 млн./мл пленочной воды, что на один-два порядка выше, чем в более глубоких слоях.

Формирование обрастания предметных стекол микроорганизмами на границе сред вода-ил пока еще плохо изучено. Можно указать лишь на единичные анализы (Карзинкин, 1934; Сорокина, 1938;

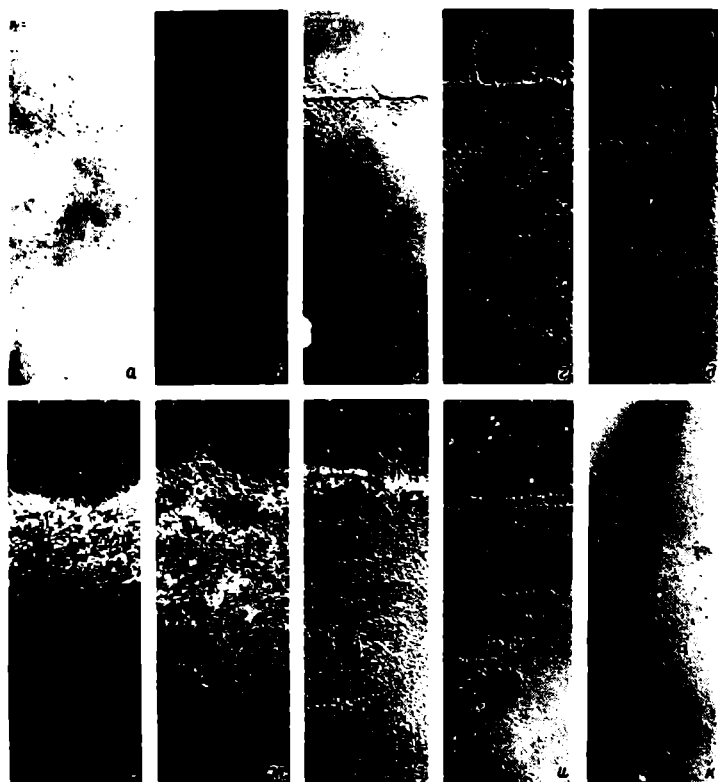


Рис. 62. Обрастание бактериями предметных стекол на границе раздела воздух-вода при разной температуре.

а - 14 °С; б - 18; в - 21; г - 25; д - 34; е - 35; ж - 36; з - 42; и - 46; к - 50 °С.

Романенко, 1979в). В отличие от поверхностного мениска воды зона обрастания здесь неровная и широкая, как и сама поверхность донных отложений. Обрастания формируются вокруг частичек почвы разного размера и формы, которые отпечатываются на стекле. Лю-

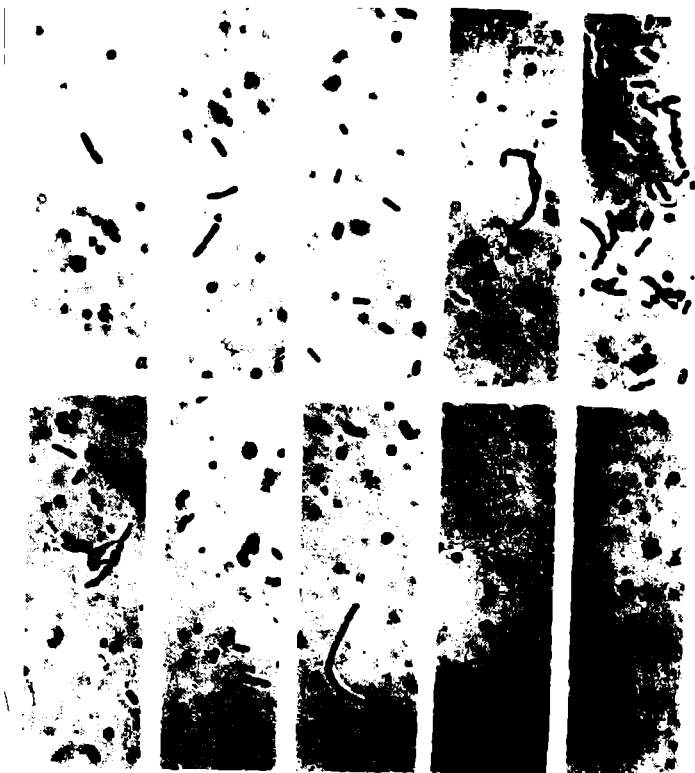


Рис. 63. Обрастание бактериями предметных стекол в среде, зараженной чистой культурой *Bacillus mycoides*, в зависимости от температуры.

а - 13 °C; б - 17 ; в - 20; г - 24; д - 29; е - 33; ж - 35; з - 41; и - 45; к - 50 °C.

отложениях, как известно, количество бактерий на три порядка выше, чем в воде. Еще более резкое снижение плотности обрастаний наблюдается в глубоких слоях ила (табл. 71). На расстоянии 1-5 см от поверхности она совсем уменьшается, даже после многосуточного выдерживания в поле зрения микроскопа попадают отдельные прикрепившиеся клетки как в серых, так и в песчаных илах. Возможно, само прикрепление клеток к твердой поверхности лакм-

Таблица 70

Содержание бактерий в поверхностной пленке воды
Рыбного водохранилища в 1978 г.

	18 У	1 У I	20 У I	4 У II	20 У II	2 У III
На поверхности воды, млн. кл./см ²	0.36	0.73	0.34	0.68	0.41	0.57
В пленке воды без поправки, млн. кл./мл	11.6	23.5	11	21.9	13.2	18.4
Толщина бактериального слоя, мм	-	110	20	40	100	120
В пленке воды с внесенной поправкой, млн. кл./мл	-	73	170	169	41	48
В толще воды, млн. кл./мл	2.01	4.17	1.37	1.55	1.16	1.79

Таблица 70 (продолжение)

	16 У III	21 I X	4 X	1 X I	\bar{X}
На поверхности воды, млн. кл./см ²	0.44	0.99	0.56	0.41	0.51
В пленке воды без поправки, млн. кл./мл	14.2	18	18.1	13.2	14.5
Толщина бактериального слоя, мм	200	550	180	40	175
В пленке воды с внесенной поправкой, млн. кл./мл	22	32	32	102	67
В толще воды, млн. кл./мл	1.01	2.05	1.87	0.95	1.79

Таблица 71

Интенсивность обрастания предметных стекол в различных экологических нишах Рыбного водохранилища (летом)

Экологическая ниша	Количество бактерий		Отношение количества бактерий в обрастании к количеству в субстрате, %
	в обрастании за 1 сут, млн. кл./см ²	в 1 г субстрата, млн. кл./г	
Поверхностная пленка воды	2.8	50	5.6
Толща воды	0.2	1.5	13
Поверхностная пленка донных отложений	1.5	1700	0.09
Толща ила	0.01	1300	0.0008

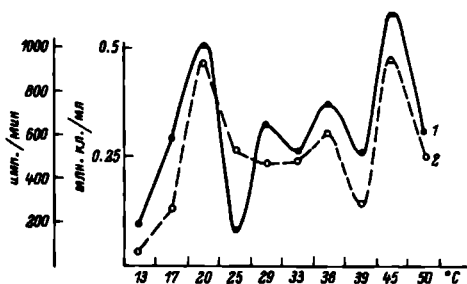


Рис. 64. Температурный оптимум бактерий (1) и обрастание предметных стекол (2) на границе раздела воздух-вода в одной из проб воды Рыбинского водохранилища.

По оси ординат: слева - радиоактивность бактерий, справа - численность бактерий. В воде отмечено наличие термофильных бактерий.

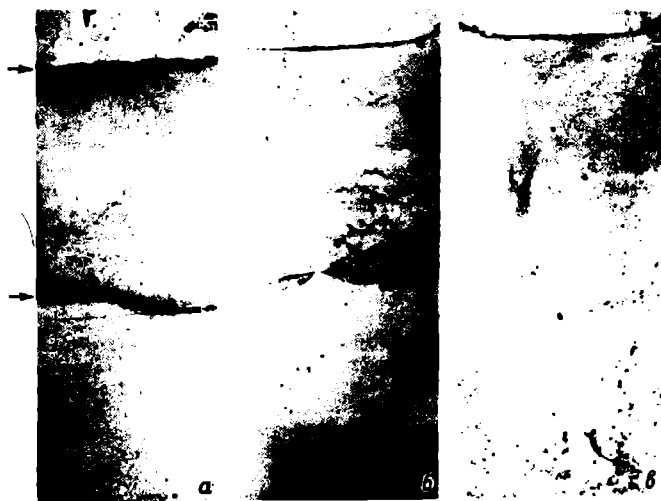


Рис. 65. Радиоавтографы бактериальных обрастаний с предметных стекол, обросших в среде с мечеными радиоактивными соединениями. а - ^{32}P -фосфат; б - ^{14}C -глюкоза; в - ^{14}C -карбонат. Стрелками указано: вверх - радиоавтограф на границе воздух-вода, вниз - то же на границе вода-ил.

то образом зависит от О-В потенциала. Условно мерой обрастания предметных стекол может служить отношение бактериальных клеток, прикрепившихся к стеклу за сутки, к общему содержанию их в субстрате. В толще ила (табл. 71) этот показатель в 16 000 раз меньше, чем в воде.

При внесении в воду и донные отложения ^{14}C -глюкозы, ^{14}C -карбоната или ^{32}P -фосфата через сутки наибольшая концентрация их отмечена в полосе обрастания стекол на границе раздела фаз воздух-вода, вода-ил. На радиоавтографах в этих областях наблюдаются две тонкие и резкие полосы почернения (рис. 65). В самом поверхностном слое ила в больших количествах находятся ползающие бактерии. Они не прикрепляются к стеклу, но их можно наблюдать в живом виде, если вынуть стекло после суточного экспонирования и прикрыть полоску на разделе вода-ил покровным стеклом, где эти организмы встречаются постоянно (см. рис. 28,1).

Часто в поле зрения микроскопа попадают также гифы грибов с характерным дихотомическим делением (см. рис. 28,2).

Столь же интенсивно клетки микроорганизмов прикрепляются к коллодию электронно-микроскопических сеток. Впервые подготовку препаратов для электронной микроскопии с использованием метода обрастания коллодиевых сеток в воде использовали Хирш и Павкратц (Hirsch, Pankratz, 1970). При помещении электронно-микроскопических сеток в поверхностную пленку воды и ила (Романенко, 1979в) эффективность их обрастания возрастает в сотни раз, т.е. через сутки весь коллодий покрывается прикрепившимися бактериальными клетками (рис. 66).

Встречаются в поверхностной пленке воды разные формы: палочковидные, кокковидные, извитые, нитевидные и пр., но господствуют виды рода *Caulobacter*, которые особенно бурно развиваются при отмирании синезеленых водорослей, когда в воду выделяется антоциан, в результате чего она принимает синеватую окраску (рис. 67). В этот период можно встретить всевозможные *Caulobacteriales*. Различаются они по форме (округлые, овальные, вытянутые), по длине стебелька (с короткими, длинными и необычайно длинными, превышающими размеры клетки в 4-5 раз) (рис. 67). В водохранилищах Кубы на поверхности воды часто встречаются клетки *Caulobacter* с очень толстыми стебельками (рис. 68). В болотных водах с цветностью 2000° по хромово-кобальтовой шкале и выше обитает много бактерий с фимбриями (рис. 69).

В последнем издании определителя бактерий Берджи описано два рода галофильных бактерий - *Halobacterium* и *Halococcus*. К большому удивлению, в поверхностной пленке рапы из Сакского озера при концентрации соли 127 г/л на электронно-микроскопических сетках наряду с доминирующими кокками и палочками были обнаружены (Романенко, 1979б) редкие формы - лимонкообразные (возможно, это своеобразные *каулобактер*), клинообразные, похожие на проростки фасоли (рис. 70). Некоторые кокки по размерам находятся на грани разрешающей способности световых микроскопов.

Рис. 66. Обрастание бактериями пленки коллодия на электронно-микроскопических сетках в поверхностной пленке воды за сутки.

Заснято под микроскопом „Zetopan“ объектив $\times 64$, окуляр $\times 10$.

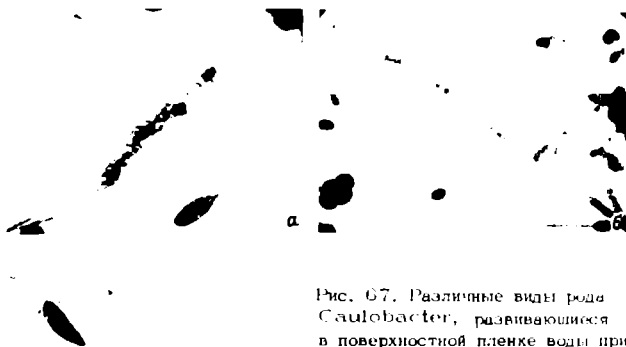


Рис. 67. Различные виды рода *Caulobacter*, развивающиеся в поверхностной пленке воды при разложении синезеленых водорослей (а-б-в).

Заснято под микроскопом СЕМ-100С, от $\times 4000$ до $\times 10000$.



Рис. 68. Виды рода *Caulobacter*, господствующие в поверхностной пленке воды тропических водохранилищ (Куба).

Заснято под микроскопом GEM-100C, $\times 4200$.



Рис. 69. Бактериальные клетки с фимбриями из поверхностной пленки высокоцветной воды (2000° по хромово-кобальтовой шкале).

Заснято под микроскопом GEM-100C, $\times 5000$.



Рис. 70. Сбычные (а) и редкие (б, в) формы бактерий, находящиеся в воде с высокой концентрацией солей.

а – род *Halosoccus*; б – клетки лимоннообразные; в – клетки, похожие на проростки фасоли. Заснято под микроскопом GEM-100C x7500.

В 1981 г. в рапе соленых луж на Синайском полуострове (Walsby, 1980) и в поверхностной пленке рапы Сакского озера в Крыму (Романенко, 1981б) были обнаружены своеобразные пакетобразные организмы. Первый автор назвал их „квадратными“ бактериями. По нашему мнению, это – микроколони бактерии, состоящие из слизи и погруженных в нее клеток (рис. 71).

В водохранилище Сьерра-дель-Розарио на Кубе, где константа равновесия карбонатов, согласно формуле Кольтгофа, сдвинута в сторону выпадения CaCO_3 , в поверхностной пленке воды содержится громадное количество кристаллов карбоната кальция – 19.1 г/м^2 . При этом в клетках бактерий (рис. 72) из поверхностной пленки под электронным микроскопом обнаружено много электропротуска-



Рис. 71. Квадратные бактерии Уэлсби из поверхностной пленки рапы Сакского озера.

а – тонкая фактура клетки, б – толстая фактура клетки. Заснято под микроскопом GEM-100C, x 14 000. Размер клеток $1.5 \times 3.0 \text{ мкм}^2$.



Рис. 72. Бактериальные клетки с включениями из поверхностной пленки воды водохранилища Сьерра-дель-Розарио на Кубе (а) и из поверхностной пленки аквариума с водой Рыбинского водохранилища (б) при сдвиге равновесия карбонатов в сторону выпадения CaCO_3 .

Заснято под микроскопом GEM-100С,
x4200.



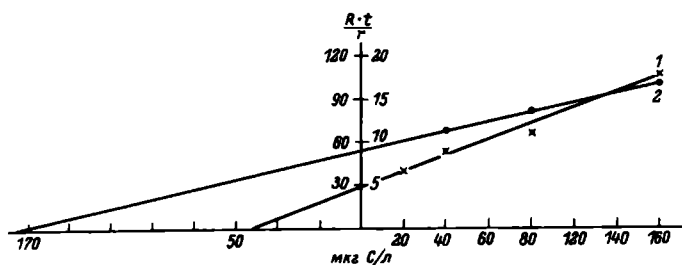


Рис. 73. Потребление микроорганизмами в поверхностной пленке воды глюкозы при заданной ее концентрации.

1 - в глубине, контроль (определено по методу Райта и Хобби); 2 - в поверхностной пленке воды (определено капельным микрометодом). По оси ординат: слева - для поверхностной пленки воды, справа - для воды, взятой из глубины. По оси абсцисс - заданная концентрация глюкозы.

ющих и электронплотных включений (Романенко и др., 1981), которые после обработки слабой соляной кислотой исчезают. Поэтому можно считать, что плотные включения - это кристаллы CaCO_3 . Не ясно, что представляют собой светлые пузырьки. Возможно даже, что это не пузырьки газа, а коллоидные растворы карбонатов.

В искусственных условиях, в аквариумах с водой, насыщенной CaCO_3 с избытком карбонатов при pH 8.7, во всех бактериальных клетках под электронным микроскопом были обнаружены такие же образования (рис. 73). До этого образование кристаллов CaCO_3 наблюдал на жидкой питательной среде и в гигантских клетках серобактерий Г.А. Надсов (1967), а возле колоний некоторых бактерий на МПА Дрю (Drew, 1914) и Молиш (Molisch, 1925).

ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ БИОМАССЫ, ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ПОТОК ГЛЮКОЗЫ В ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛЕНКЕ ВОДЫ

Если в толще воды давно уже определяются скорость размножения бактерий, продуцирование бактериальной биомассы, интенсивность деструкции органических соединений, то в поверхностном слое в этом направлении пока еще сделаны лишь первые шаги. Чаще всего исследователи шли по пути набора большого количества воды с поверхности при помощи сеток со множеством ячеек или крутящегося барабана, захватывающего поверхностную пленку воды. В пробах воды, отобранных указанным способом, активность мик-

Т а б л и ц а 72

Гетеротрофная ассимиляция CO_2 в поверхностной пленке воды из Рыбинского водохранилища при формировании пленки, $\text{мкг C}/(\text{л}\cdot\text{сут})$

Проба воды	Исходная	Через 1 сут	Через 2 сут	Через 3 сут
С глубины	3.19	3.55	6.38	13.2
С поверхностной пленки	3.19	3.31	20.2	52.5
То же с внесением поправки на толщину пленки и минус результат с глубины	0	0	1383	2617

рофлоры по потреблению кислорода на дыхание была в несколько раз выше, чем в толще воды. Правда, анализы были произведены без учета толщины бактериальной пленки, и поэтому результаты можно считать сильно заниженными. Дити с соавторами (Dietz et al., 1976) отбирали пленку способом прикосновения к поверхности стеклянной пластинкой, после чего вода отжималась с помощью резинового катка. При этом, вероятно, бактериальные клетки травмировались, так как активность бактерий в таких пробах была меньше, чем в глубинной воде.

Впервые продукция бактериальной биомассы и разрушения органического вещества в поверхностной пленке воды были определены в воде из Рыбинского водохранилища в лабораторных условиях. Вначале с помощью радиоактивного углерода в составе карбонатов была установлена интенсивность гетеротрофной ассимиляции углекислоты (табл. 72). Эксперименты произведены на предметных стеклах с лунками капельным методом с пробами по 60 мг , отбираемыми бактериологической петлей, в которые стерильной тонкой пипеткой Пастера вносились маленькие капли меченого раствора карбоната с высокой удельной активностью и с последующим инкубированием пробы в течение 5 ч в темноте. Сверху проба прикрывалась аналогичным стеклом. По слою обрастания предметного стекла было установлено, что уже на 2-е сутки толщина бактериальной пленки равнялась 10 мкм , на 3-ю – 15 мкм . Исходя из этого, в результате табл. 72 были внесены поправки на гетеротрофную ассимиляцию CO_2 , после чего стало ясно, что в единице объема воды она достигает 1383 $\text{мкг C}/(\text{л}\cdot\text{сут})$ и превосходит процесс в водной толще в 68 раз. Столь же больших величин достигает здесь и продукция бактериальной биомассы – около 22.9 $\text{мг C}/(\text{л}\cdot\text{сут})$ при времени удвоения численности 19 ч (табл. 73). Разрушения органического вещества, рассчитанная по соотношению гетеротрофной ассимиляции углекислоты и потребления кислорода на дыхание (Романенко, 1965б), достигает 198 $\text{мг C}/(\text{л}\cdot\text{сут})$. Вероятно, таких величин процессы могут достигать лишь на каком-то небольшом промежутке времени. Естественно также, что при этом постоянно должен осуществляться приток органического вещества. Следует иметь в виду, что при толщине

Т а б л и ц а 73

Продукция бактериальной биомассы и интенсивность
деструкции органического вещества в поверхностной пленке
воды из Рыбинского водохранилища

Объект исследования и время от начала опыта, сут	Деструкция органичес- кого веще- ства, мг С/(л·сут)	Количе- ство бактерий, млн. кл./мл	Продукция бактерий, мг С/л	Время уд- воения численно- сти бак- терий, ч
Вода				
2-е	0.91	1.5	0.1	37
3-я	1.69	2.5	0.2	43
Поверхностная пленка воды				
2-е	198	847	22.9	19
3-я	374	853	43.4	29

бактериальной пленки 10 мкм 1 л воды будет занимать площадь в 100 м², при 25 мкм - 40 м². Тем не менее деструкционные процессы в такой экологической нише могут играть существенную роль в водохранилищах и озерах. При площади Рыбинского водохранилища в 4500 км² за сутки деструкция органического вещества в поверхностной пленке воды составит 9 т углерода. Если из 190 сут вегетационного периода процесс разрушения органического вещества с такой интенсивностью будет протекать в течение 100 сут, это составит величину, равную 900 т углерода, что будет равняться 0.7-1.5% от количества вещества, разрушаемого в водной толще. Данные расчеты пока еще необходимо рассматривать как приблизительные, тем не менее ясно, что деструкционные процессы в поверхностной пленке воды следует учитывать и в общем балансе органического вещества в водоемах. Вместе с этим становится понятна и роль этой экологической ниши в питании мельчайших животных и мальков рыб.

Деструкция входящих в воде органических соединений осуществляется множеством микроорганизмов. Их можно представить себе как систему биологических мембран, через которые идет поток всевозможных метаболитов. В водной среде постоянно в малых количествах присутствует множество органических соединений - продукты экзогенных ферментативных реакций, автолиза, либо прижизненных выделений отдельных клеток. Любая разрушенная клетка, любая „вылившаяся“ во внешнюю среду протоплазма содержит огромный набор разных веществ.

В отличие от высших существ, активно пропускающих через себя потоки пищи и осуществляющих локализованное пищеварение, микроорганизмы используют молекулы органических соединений из

Т а б л и ц а 74

Запасы и скорость потока глюкозы в биоценозе
поверхностной пленки воды водохранилища
Сьерра-дель-Розарио на Кубе

Объект исследования	Запас, мкг С/л	Скорость потока	
		мкг С/(л·ч)	мкг С/(л·сут)
Вода с глубины	40	1.8	43.2
Поверхностная пленка воды:			
в расчете на взятую пробу	175	16.1	386
с поправкой на толщину пленки	2700	321	7704

окружающей среды, которые удерживаются и транспортируются через клеточные мембраны. Это своего рода разобщенная система „коллективного пищеварения“. Поражает постоянство потока отдельных органических веществ в микробиоценозах водоемов.

Наши познания пока еще ограничиваются в основном оценкой суммарного эффекта деструкционных процессов в воде и донных отложениях, определяемого по потреблению кислорода на дыхание или выделению углекислоты. Мы еще очень мало знаем о метаболизме отдельных соединений и о метаболических связях в сообществах организмов, населяющих водоемы. Метод Райта и Хобби (Wrught, Hobbie, 1965) позволяет частично проникнуть в эти взаимоотношения, проследить за перемещением микрограммовых количеств отдельных веществ. Сущность его проста и состоит в том, что путем добавок в пробы воды объемом 50 мл ничтожно малых количеств соединений, меченных ^{14}C , метят находящиеся в воде идентичные органические вещества и затем следят за скоростью использования их микроорганизмами.

Для определения интенсивности потока метаболитов в поверхностной пленке воды был разработан капельный вариант названного метода (Романенко и др., 1981). Анализы производились в четырех пробах воды (дано для одной повторности) по 60 мг. Пробы отбирались из поверхностной пленки бактериальной петлей 3 раза по 20 мг, инкубировались на кусочках стекла во влажной камере в течение 2 ч. Предварительно были приготовлены четыре стерильных раствора глюкозы с радиоактивностью 127–254–508–1016 имп/мин на одну каплю и с концентрацией соответственно 0.0011–0.0023–0.0047–0.0094 мкг углерода глюкозы. В каждую пробу воды пипеткой Пастера вносилось по одной капле соответствующего раствора массой 12.7 мг. После инкубации пробы фиксировались, высушивались, бактерии прикреплялись к стеклу путем подогрева на пламени горелки. Меченую глюкозу отмывали в физиологическом растворе и радиоактивность препаратов опре-

деляли под счетчиком Гейгера. При трехкратной повторности результаты анализов располагаются на наклонной прямой, по которой можно определить примерные запасы глюкозы (рис. 73) и рассчитать скорость потока ее в биопленке (табл. 74). По обрастанию предметных стекол была определена толщина бактериальной пленки (50 мкм) на поверхности воды, на основании чего внесена поправка на слой отбираемой воды. В поверхностной пленке запасы глюкозы ($K + S$) были в 68 раз больше, чем на глубине 3 см, а скорость ее потока здесь в 178 раз выше.

Таким образом, в лабораторных условиях в сосудах и в относительно спокойные периоды в водоемах на поверхности формируется настоящая бактериальная пленка с высокой удельной плотностью бактериального населения, достигающего нескольких миллиардов клеток в 1 мл. Толщина ее зависит от содержания органического вещества в водной среде и времени проведения опыта и примерно может быть определена по обрастанию предметных стекол в этом слое. Активность бактериальных процессов здесь в десятки и сотни раз выше, чем в глубинных слоях воды. Столь же интенсивно протекают процессы и на поверхности донных отложений. В этих экологических нишах наблюдается большое разнообразие бактериальных форм и видов.

РАЗДЕЛ II

Глава 8.

МИКРОФЛОРА И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ

В Советском Союзе находится громадное количество рек, озер, водохранилищ от крайнего севера до юга – в Карелии, Прибалтике, в полупустынных и пустынных зонах Средней Азии, горах Кавказа, Памира, Урала, в Сибири, на Дальнем Востоке, Камчатке и т.д.

Расположены они на разных широтах, и поэтому в воду проникает разное количество лучистой энергии, они по-разному прогреваются и различаются по продолжительности биологического лета. Жизнь в водоеме, основные биологические процессы теснейшим образом связаны с окружающими ландшафтно-географическими условиями, в которых решающее значение принадлежит почвам водосборной площади, характеру растительных ассоциаций, количеству атмосферных осадков.

В каждом большом географическом регионе выделяются некоторые мелкие регионы с определенными особенностями водосборной площади, своим микроклиматом, освоенностью пахотных земель, лесов, численностью народонаселения и большим или меньшим количеством сельскохозяйственных животных.

Теперь уже невозможно рассматривать водоемы без антропогенного воздействия на них, которое сказывается во всем. Промадные, в несколько тысяч километров реки – Волга, Кама, Днепр, Ангара превращены в каскады водохранилищ. Многие из них связаны с озерами, как например свирские водохранилища, которые питаются водой Онежского озера, ангарские – водой Байкала. В ряде случаев озера стали составной частью водохранилищ: Белое озеро Вологодской обл. вошло в Шекснинское водохранилище, но при этом ввиду незначительного подпора оно сохранило черты самостоятельности. В таких случаях для сохранения региональной целостности микробиологические процессы рассматриваются совместно – озера и водохранилища.

Все преобразования оказывают сильнейшее воздействие на биологический режим и на жизнедеятельность отдельных организмов. Любая деятельность человека сказывается на состоянии водоемов, ибо почти все производства связаны с использованием воды. Водные системы – это артерии Земли, на них отражаются изменения, происходящие по воле людей на суше, воде и в атмосфере.

В водоемах микроорганизмам принадлежит громадная роль в круговороте всех элементов, в продукции, трансформации и доведении до высших организмов органического вещества, в очистке водоемов и улучшении качества воды.

Ниже приводятся результаты изучения микробиологических процессов в водоемах нашей страны за последние 20-25 лет, многие из которых обследованы автором данной книги. В каждом конкретном случае даны ссылки на литературные источники. Во многих экспедициях участвовал известный микробиолог С.И.Кузнецов. В этих поездках были усовершенствованы методы, выработан и отшлифован гибкий комплекс анализов, позволяющий определить интенсивность процессов и численность микроорганизмов на данный момент, выявить особенности того или иного водоема, установить взаимосвязь между биотическими и абиотическими факторами.

Не все регионы нашей страны изучены в равной степени, поэтому по одним из них будут даны краткие, по другим более полные сведения. При многолетних наблюдениях произведены расчеты усредненных величин. Обследования водоемов в кратковременных экспедициях, как правило, производились в середине лета.

По далеко не полным данным на 1968 г. в мире зарегистрировано 12 000 водохранилищ с общей площадью 300 000 км² (Fels, Keller, 1973). По суммарной площади и объему водохранилищ наша страна занимает первое место в мире (Авакян и др., 1979).

Водоохранилища — это относительно молодые водоемы. Первые из них начали создаваться около 4 тыс. лет назад, строительство их резко возросло в середине XX в. После 1950 г. количество их увеличилось в 4 раза. Многие из них рассчитаны на непродолжительный срок существования и подвергаются заилению в течение 20-100 лет. Водообмен в них идет медленнее, чем у рек, на которых они созданы, и в то же время быстрее, чем у озер. Во многих водохранилищах в течение года наблюдаются заметные колебания уровня воды, в результате чего меняются глубины, а следовательно, нарушается взаимосвязь между толщей воды и донными отложениями, в ряде случаев осушаются большие площади, которые, начиная зарастать, вновь подтопляются следующей весной. Все это играет заметную роль в продукционно-деструкционных процессах, происходящих в водохранилищах.

Сильным толчком, способствовавшим усилению исследования количественных закономерностей в озерах и водохранилищах, послужила Международная биологическая программа (МБП).

Ранее в водной микробиологии были детально разработаны лишь принципиальные циклы круговорота отдельных элементов и выявлены осуществляющие их микроорганизмы (Кузнецов, 1952, 1970). И хотя количественные закономерности круговорота органического вещества разрабатываются в нашей стране с конца 30-х — начала 40-х гг. (Лимнологическая станция в Косине), интенсивно процессы изучаются с 1952 г., когда в гидробиологических исследованиях стали применяться радиоактивные изотопы (Stearmann-Nielsen, 1952; Кузнецов, 1955; Иванов, 1956; Сорокин, 1958б).

Общие закономерности развития микроорганизмов, описанные в главе 4, характерны для водохранилищ средней полосы СССР. В других регионах, как например в горах и предгорьях Средней Азии, где основная масса воды поступает летом во время таяния снегов, соответственно будут смещены и процессы. Тем не менее многолетняя вариабельность процессов, связь между развитием организмов и метеорологическими условиями года, водосборной площадью в целом, поступлением солнечной радиации должны наблюдаться и там, подобно тому как происходят изменения урожая наземных растений в зависимости от погоды.

Пока еще мало водохранилищ обследовано с должной полнотой, когда можно рассчитать приход и расход органического вещества и сопоставить его с другими величинами. Круговорот химических элементов и жизнедеятельность организмов в водоемах теснейшим образом связаны с поступлением органического вещества, его продукцией и деструкцией. Эти процессы определяют состояние всего живого населения водоема, его полезную продукцию и качество воды. Полезная продукция составляет лишь малую толику от синтеза и разрушения органических соединений, происходящих на уровне фотосинтезирующих и гетеротрофных микроорганизмов. К сожалению, в большинстве озер и водохранилищ проанализированы лишь минеральные формы азота и фосфора, содержание которых есть величина результирующая, зависящая от интенсивности фотосинтеза и деструкции органического вещества в данный момент. Отсутствие данных по общему их содержанию не позволяет установить точную взаимосвязь между химическими и биологическими факторами.

Ниже приводятся результаты по численности микроорганизмов, продукции и деструкции органического вещества в ряде водохранилищ разного трофического уровня. Естественно, были выбраны водоемы, в которых эти параметры изучены наиболее полно. При этом мы пошли по пути максимального осреднения результатов, для того чтобы выявить основные продукционно-деструкционные закономерности. Необходимо иметь в виду, что концентрированное выражение явлений, доведенное до одной или нескольких цифр, позволяет наиболее надежно судить о процессе в целом, но при этом теряется весьма важная информация о вариабельности явления. Приведенные ниже цифры получены из всего количества данных, опубликованных в той или иной работе или в серии работ. При осреднении в ряде случаев были выброшены лишь цифры, совершенно выходящие за рамки реальности.

ОЛИГОТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

Олиготрофия водохранилищ может быть обусловлена разными причинами. Одна из них — малое содержание биогенных элементов и низкая температура воды, что и определяет медленные

процессы оборота органического вещества. Как правило, такие водохранилища питаются водами, стекающими с кристаллических изверженных пород, покрытых лесными подзолистыми или торфянистыми почвами, или водами, вытекающими из крупных олиготрофных озер. Они характеризуются большой прозрачностью воды и глубокой эвфотической зоной.

Противоположный тип олиготрофных водохранилищ расположен в горах и предгорьях аридной или полупустынной зоны. Эти водоемы также не очень богаты биогенными элементами, так как питаются водами снеговыми или тающих ледников и располагаются на бедных почвах. Тем не менее высокая инсоляция и низкая температура воды могли бы обеспечить интенсивный круговорот органического вещества, но малая прозрачность воды, из-за большого содержания взвешенных минеральных частиц, обуславливает такую эвфотическую зону, что и тормозит процессы фотосинтеза. Кроме того, глинистые коллоиды при оседании, вероятно, сорбируют биогенные элементы, особенно фосфор, и захватывают водоросли, что в свою очередь снижает процессы продуцирования органического вещества.

В водохранилищах второго типа при малых абсолютных величинах продукции и деструкции органического вещества в расчете на всю толщу воды разрушается его в десятки и сотни раз больше, чем образуется.

Водохранилища с большой прозрачностью воды

Иркутское долинное водохранилище создано в 1956 г. Площадь его водного зеркала 154 км², объем 2.1 км³, с интенсивным водообменом (табл. 75). Средняя температура воды с мая по ноябрь равна 7.9 °С (Кожова, 1964б). Питается оно непосредственно холодными и бедными биогенными элементами водами Байкала. Еще в 1926 г. Г.Ю.Верещагин (1932) показал, что через Ангарагу стекают не только поверхностные, но подтягиваются и глубинные воды озера.

Братское водохранилище озерно-руслонное относится к водохранилищам-гигантам. Площадь водного зеркала равна 5500 км², объем - 179 км³. Расположено оно в каскаде водохранилищ на р. Ангаре после Иркутского. Замедленный водообмен и боковая приточность способствуют более интенсивному прогреву воды (с апреля по ноябрь включительно она равна в среднем 8.7 °С) и большому содержанию биогенных элементов. Зимой Братское водохранилище в основном питается водами Байкала через Иркутское водохранилище. Весной и летом поступления воды из озера и с боковой приточностью выражаются почти равновеликими величинами: 6.05 и 5.57 км³ соответственно (Бочков, Качурин, 1970).

Если в Иркутском водохранилище воды по гидрохимическому составу близки к водам Байкала, то в Братском общая сумма ио-

Таблица 75

Гидрологическая характеристика ангарских водохранилищ

Водохранилище	Река	Площадь, км ²	Объем, км ³	Средняя глубина, м	Температура воды средняя с IV по XI включительно, °С	Прозрачность воды по диску Секки (средняя в колебание), м	Водообъем, раз в год	Тип водоема
Иркутское	Ангара	154	2,1	14	6,7	6(1-17)	42,8	Олиготрофный
Братское	"	5500	179	40	8,7	3,5(2-8)	0,5	Олиготрофно-мезотрофный

Таблица 76

Гидрохимическая характеристика ангарских водохранилищ

Водохранилище	Сумма ионов	Ca	Mg	Fe _{общ}	Na+K	Содержание		
	мг/л					карбонатов, мг С/л	SO ₄ , мг S/л	Cl, мг/л
Иркутское	95	18.4	3.3	0.014	5.3	12.8	1.57	2
Братское	142	19.9	11.9	0.098	7.5	7.4	2.30	5.3
Водохранилище	Si, мг/л	Перманганатная окисляемость, мг O/л			N _{минер}		P _{минер}	
						мг/л		
Иркутское	1.08	1.09			0.037		0.016	
Братское	1.6	3.53			0.11		0.009	

нов почти в 1,5 раза больше, чем в оз. Байкал, а некоторых химических элементов в 2-3 раза больше (табл. 76). В Братском водохранилище примерно в 3 раза больше и перманганатная окисляемость, что свидетельствует о значительно большем содержании органического вещества. В нем по сравнению с Иркутским водохранилищем почти в 2 раза меньше средняя прозрачность воды (6 и 3,5 м соответственно).

По данным О.М.Кожовой (1970, 1973а), в Иркутском водохранилище зарегистрировано 43 вида планктонных водорослей, среди которых доминируют диатомовые (14), зеленые (14), золотистые (7), синезеленые (6), а по численности и биомассе преобладают диатомовые. Состав и сезонные изменения биомассы фитопланктона в этом водохранилище идентичны составу и сезонным изменениям в оз. Байкал и заливе Листьянском.

В Братском водохранилище отмечено 118 видов водорослей, из которых доминируют зеленые (47), синезеленые (20), диатомовые (17), пиррофитовые (14). По биомассе преобладают синезеленые и диатомовые (Кожова, 1970).

Т а б л и ц а 77

Продукция фитопланктона, разрушения органического вещества и количество микроорганизмов в ангарских водохранилищах за навигационный период

	Иркутское		Братское	
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м ² , г С	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м ² , г С
Фотосинтез фитопланктона	17.7	115	556	101
Деструкция органического вещества	19.6	127	3300	600
Биомасса (сырая) фитопланктона во всей толще воды, мг/л	0.035		2.3	
Эффективность использования солнечной энергии в процессе фотосинтеза, %	0.12		0.11	
Количество бактерий:				
в воде, млн. кл./мл	0.23		0.89	
в илу, млрд. кл./г	-		1.94	
Продукция бактериальной биомассы:				
тыс. т С/год	2.5		197	
мг С/(л·год)	1.2		1.1	
Время удвоения численности бактерий, ч (от-до)	92(12-301)		-	

В Братском водохранилище за навигационный период средняя биомасса водорослей в 7 раз, а численность бактерий в 4 раза больше, чем в Иркутском (табл. 77). Из сопоставления численности организмов и интенсивности ряда процессов в этих водохранилищах можно представить, какое громадное воздействие на внутриводоемные процессы оказывают аллохтонные поступления биогенных элементов и органического вещества.

Первичная продукция органического вещества фитопланктона в обоих водохранилищах выражается равновеликими величинами в расчете под 1 м² поверхности водоема, но в Иркутском водохранилище удельная величина продукции эвфотической зоны почти в 2 раза меньше, чем в Братском. Определенная разными методами - радиоуглеродным (Калашникова, Сорокин, 1966) и кислородным (Глазунов, 1969; Кожова, 1973б, 1973в) - в Братском водохранилище продукция фитопланктона, приведенная к валовой величине, колеблется от 38 до 146 г С/м² за вегетационный период. Автохтонные и аллохтонные поступления в этом водоеме обеспечивают превышение деструкции над продукцией почти в 6 раз. Исходя из данных Б.А.Скопичева и А.Г.Бакулиной (1966), со-

гласно которым 1 мг кислорода перманганатной окисляемости природных вод соответствует 1 мл углерода органического вещества, следует, что в Иркутском водохранилище содержание органического вещества равно 1.09 (Николаева, 1964), в Братском - 3.53 мг С/л (Бочков, Качури, 1970). Эти величины соответствуют олиготрофным и олиго-мезотрофным водоемам и представляют собой, как и всегда, среднюю результирующую процессов поступления и убыли. Э.П.Калашникова и Ю.И.Сорокин (1966) отмечают, что деструкция органического вещества спустя 3 года после затопления ложа превышала продукцию почти в 10 раз. Вероятно, в это время еще сказывалось выщелачивание органических веществ из затопленных угодий.

Среднее количество бактерий в воде Иркутского водохранилища 0.23 млн.кл./мл с колебанием от 0.05 до 0.7 млн.кл./мл. По акватории в разные периоды года и в разные годы содержание бактерий изменяется в 2-3 раза без каких-либо постоянных закономерностей (Кожова, 1964а; Кожова, Мамонтова, 1979). Меньше всего бактерий бывает зимой, наибольшие величины отмечены в августе. Время удвоения количества бактерий колеблется от 12 до 301 ч при средней величине 92 ч (Кожова, Казанцева, 1961).

В Братском водохранилище содержание бактериальных клеток в воде в среднем равно 1 млн.кл./мл с вариацей в пределах 0.4-1.6 млн.кл./мл (Калашникова, Сорокин, 1966; Кожова, Мамонтова, 1969, 1970, 1979; Григорьева, 1973; Мамонтова, 1976а, 1976б). Чаще всего наибольшее количество бактерий приурочено к нижней части эвфотической зоны. Водохранилище делится на две части - ангарскую (руслового типа) и окинскую (расширения лошинного типа). В обеих частях как общее количество бактерий, так и содержание сапрофитов выражено близкими величинами. Как и в больших водоемах, наименьшее содержание бактерий отмечается здесь в подледный период. Весной количество их увеличивается, и в целом максимум чаще всего отмечается в августе, но не каждый год.

В среднем по многолетним данным количество гетеротрофных бактерий, вырастающих на среде Горбенко (стандартный МПА, разведенный в 10 раз), равно 669 млн.кл./мл. Если принять, что на нормальном МПА учитывается примерно в 10 раз меньше бактерий, чем на указанной среде, то соотношение сапрофитов к общему количеству бактерий по многолетним данным по всем сезонам года для Братского водохранилища будет равно 0.007%, что характерно для водоемов с очень чистой водой. Близкие величины были получены И.А. Кибальнич и Т.З. Артемовой (1970 г.) для 1962 и 1963 гг. - 0.02%. Исключение составили данные в августе 1962 г. - 0.23%, но это было на второй год после затопления ложа.¹

¹ Соотношением сапрофитов и общей численности бактерий как показателей качества воды следует пользоваться лишь при применении стандартных растворов МПА или РПА.

Производство бактериальной биомассы выражена сугубо примерными величинами. Об этом свидетельствует грубая соразмерность отношения производства бактериальной биомассы к количеству разрушенного в водоеме органического вещества.

В грунтах Братского водохранилища среднее количество бактерий очень велико для водоемов этого типа – 1.94 млрд. кл./г сырого грунта (Путятин, 1976). В водной толще численность нитрифицирующих и денитрифицирующих бактерий колеблется от 0,2 до 20 кл./мл. Встречаются также единичные клетки клетчатковых бактерий, значительно больше железобактерий – до 53 кл./мл (Григорьева, 1973).

В о д о х р а н и л и щ а с м а л о й п р о з р а ч н о с т ь ю в о д ы

Этот подтип олиготрофных водохранилищ располагается на склонах гор и в долинах предгорий аридной и полупустынной зон. Олиготрофия их определяется громадным содержанием взвешенных водой взвешенных частиц. В таких водохранилищах, как правило, выделяются два участка: один находится в верховье с большим количеством взвешенных частиц, другой – в приплотинной части или отдельных расширениях, где в результате снижения скорости течения взвесь оседает и вода осветляется. Поэтому численность микроорганизмов, интенсивность и направленность процессов в них совершенно разная.

Водоохранилища подобного рода располагаются на реках Средней Азии и Кавказа (табл. 78). Они резко различаются по объему и площади водного зеркала. Средняя температура воды с апреля по ноябрь включительно колеблется в пределах 15,9–19,4 °С. Прозрачность в речном верхнем участке выражается сотыми долями метра, а у плотин нередко достигает нескольких метров. Количество взвешенных почвенных частиц, как, например, в водохранилищах р. Мургаб, достигает 1.5–3 кг/м³ (Старостин, 1955). Лишь немногим меньше взвешенных частиц в Саянском водохранилище на Кавказе (Садовский, 1972). Эти водоемы имеют среднюю или повышенную минерализацию (табл. 79). Такая особенность накладывает особый отпечаток на происходящие здесь процессы.

Как правило, в воде этих водохранилищ очень мало фитопланктона – лишь несколько десятков тысяч на 1 л воды (Коган, 1958; Арсенавили, 1972) в противоположность водохранилищам средней полосы СССР, где количество его достигает нескольких миллионов в 1 л. В связи с этим и интенсивность фотосинтеза в верховье зачастую равна темновой ассимиляции CO₂ (Романенко, 1963; Кузнецов и др., 1965).

Здесь отмечается громадная численность бактерий – до нескольких десятков миллионов в 1 мл воды (табл. 80). В основном это аллохтонные почвенные микроорганизмы. Большинство из них сидит на органико-минеральных частицах, при оседании которых содержание бактерий сильно уменьшается (Романенко, 1963а; Бог-

Гидрологическая характеристика некоторых водохранилищ Средней Азии и Кавказа

Водохранилище	Река	Пло- щадь, км ²	Объем, км ³	Средняя глуби- на, м	Темпера- тура воды с 1 м по X1, °C	Содержание взве- шенных частиц, мг/л		Прозрачность воды по дисту Секки, м		
						в верховье	у плотины	в вер- ховье	в сере- дине	у плоти- ны
Ташкентское	Мургаб	39,3	0,166	4,2	19,4	3086	4,3	0,002	0,015	0
Сарымынское		60	0,263	4,4	19,4	-	-	0,009	1,6	1,3
Кайракумское	Сырадарья	520	4,2	8	18,3	300	6	0,05	0,5	1
Чаркентское	Сулак	7,5	0,1	1,3	-	2750	-	0,01	0,3	0,4
Сюньское	Иорн	5,2	0,091	17,5	16,9	1416	6	0,05	1,4	3,2

Химический состав воды в некоторых водохранилищах Средней Азии и Кавказа

Водохранилище	Сумма ионов		Ca	Mg	Fe _{общ}	Na+K		Карбо- натов, мг С/л	SO ₄ , мг S/л	Cl, мг/л	Перманганат- ная окисле- мость, мг O/л	Р _{минер}	
												N _{минер}	мг/л
Ташкентское	369	63	11	-	-	26	32	23	38	38	2,4	-	-
Кайракумское	1320	-	-	0,05	-	-	-	-	-	-	1,9	-	-
Сюньское	219	39	6,5	-	-	6,6	29	5,8	1	1	2,9	0,042	0,007

Т а б л и ц а 80

Продукция фотопланктона, деструкция органического вещества и количество микроорганизмов в водохранилищах Средней Азии и Кавказа

Водохранилище и участок	Фотосинтез фитопланктона в середине лета за сутки		Деструкция органического вещества за сутки		Количество бактерий в воде		Гетеротрофная ассимиляция CO_2 , мг С/(л·сут)	Продукция бактериальной биомассы, мг С/(л·сут)	Время удвоения численности бактерий, ч
	в эвфритической зоне, мг С/л	мг С/м ²	мг С/л	мг С/м ²	общее, млн.кл./мл воды	сапрофитов в 1 мл			
Ташкентское* верховье серая у плотины	0.056	0.5	0.08	160	14.6	19500	1.4	23.2	387
	0.11	2.6	0.08	160	8.9	9500	1.5	24.9	245
	0.017	0.2	0.02	80	5.6	32100	0.43	7.1	505
Сарканджское: верховье серая у плотины	0.009	0.2	0.1	283	16	7393	0.6	9.9	1003
	0.008	5.2	0.12	800	0.68	453	0.5	8.3	59
	0.064	43	0.15	1536	0.75	153	0.78	12.9	23
Кайракунское: верховье серая у плотины	-	-	-	-	7.5	3000	-	-	-
	0.12	183	0.032	256	0.7	850	-	41	-
	-	-	-	-	0.2	200	-	-	-
Чирчикское: верховье серая у плотины	0	0	0.55	5500	21.8	261	5	83	174
	0.023	9.7	0.14	4000	2.6	200	2.2	37	52
	0.05	21	0.42	13440	5.6	69	2.2	37	52
Скопское в среднем	0.08	370	0.066	1151	0.21	134	-	7	26

* Ташкентское водохранилище почти полностью заилено, в поэтому нет четких различий между результатами в верховье и у плотины.

данов, 1967). Наблюдается также резкая диспропорция между численностью бактерий и интенсивностью процессов дыхания микрофлоры. Время удвоения численности бактерий здесь нередко равно многим суткам. Несмотря на благоприятный солевой состав – зачастую даже повышенную общую минерализацию (Кошкалда, 1958), благоприятный температурный режим и солнечную радиацию, продукция органического вещества планктонных водорослей в результате фотосинтеза в этих водоемах мала. Но она усиливается после оседания почвенных частиц. И в некоторых водохранилищах, как Кайраккумское (Богданов, 1973) и Сионское (Арсенашвили, 1972), в расчете под 1 м² площади водоема достигает таких же величин, как в водоемах мезотрофного типа.¹ В этих водохранилищах разрушения в расчете на весь объем воды или под 1 м² поверхности всегда во много раз превышает его продукцию за счет фотосинтеза фитопланктона.

Содержание сапрофитных бактерий относительно невелико, если учесть, что посевы производятся фактически из почвенной болтушки. Количество их резко уменьшается после оседания частиц – к центру водохранилища и у плотины (табл. 80). В водной толще присутствуют бактерии различных физиологических групп – азотфиксирующие, клетчатковые, метан- и водородокисляющие, а также анаэробные микроорганизмы, которые, как правило, живут в донных отложениях – метанообразующие и сульфатредуцирующие, т.е. неспецифичные для данной экологической ниши (Аливердиева, 1964; Якобашвили, 1972). Но относительно небольшое количество сапрофитных организмов свидетельствует о малом содержании легкоусвояемого органического вещества во взвешенных почвенных частицах, хотя потери при прокаливании колеблются от 2,3 до 33% (Кошкалда, 1958; Цискаришвили, 1972) и возрастают к концу лета и осенью.

ОЛИГОТРОФНО-МЕЗОТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

К водохранилищам переходного типа можно отнести Мингечаурское, Бухтарминское, Усть-Каменогорское. Из них первые два очень большие по площади и объему воды (табл. 81). По ряду показателей эти водоемы имеют признаки олиготрофных водоемов: повышенное содержание взвешенных частиц, что сказывается на содержании бактерий; большие глубины, достигающие 46–75 м;

¹ В.Г. Арсенашвили в своей работе приводит лишь исходные данные, нами был произведен пересчет продукции фитопланктона с использованием связи между продукцией и прозрачностью воды под 1 м² площади водоема.

Т а б л и ц а 81

Гидрологическая характеристика некоторых водохранилищ олиготрофно-мезотрофного типа

Водохранилище	Река	Площадь, км ²	Съем, км ³	Средняя глубина, м	Температура воды с 1У по XI, °С	Прозрачность воды, по диску Секки, м	
						в верховье	у плотины
Миктечуурское	Кура, Ала- зая, Юре Иргыш	600	16	26.5	19	0.1	5.3
Бухтарминское		5500	53.1	9.1	12.3	0.2	4.1
Усть-Каменогорское		37	0.6	17	12.1	0.8	2.5

Т а б л и ц а 82

Химический состав воды некоторых водохранилищ олиготрофно-мезотрофного типа

Водохранилище	Сумма ионов	Ca	Mg	Fe общ	Na+K	Карбо- наты, мг-С/л	SO ₄ , мг-С/л	Cl, мг/л	Si, мг/л	Перман- ганатная окисле- мость, мг О/л	N минер	
											1	p минер мг/л
Миктечуурское	212	47	15	0.05	11	20	17	13	7.2	2.7	1	0.008
Бухтарминское	170	18	4.5	0.2	16	17	4.3	7	-	9.6	1.5	-

П р и м е ч а н и е. Химический состав воды Усть-Каменогорского водохранилища будет близок к составу Бухтарминского, от которого оно наполняется.

резкое возрастание прозрачности при отстаивании воды – до 5–7 м. В то же время по продуктивности (первичная продукция), численности бактерий, интенсивности деструкционных процессов они подобны водоемам мезотрофного типа, но в расчете на единицу всего объема воды продуктивность у них ниже, чем у истинно мезотрофных.

Вода имеет среднюю минерализацию и относится к карбонатно-кальциевому классу (табл. 82).

В Мингечаурском водохранилище (Журавлев, 1954) содержится значительное количество сульфатов и хлоридов, а перманганатная окисляемость в среднем равна 2.7 мг O_2 /л, что свидетельствует об очень небольшом содержании органического вещества. В водохранилищах Иртыша, по данным А.Л. Козляткина (цит. по: Гулая, 1975), его в 3.5 раза больше.

В этом водохранилище обнаружено 232 вида водорослей (Рзаева, 1958), в Бухтарминском – 279 (Носков, Вотинова цит. по: Гулая, 1975). В первом доминируют зеленые (40.5%), диатомовые (37%), синезеленые (12.6%); во втором – диатомовые (50%), зеленые (26.2%), синезеленые (21.1%). Количество водорослей в период наиболее интенсивного цветения достигает нескольких миллионов в 1 л воды.

Интенсивность фотосинтеза в Мингечаурском водохранилище с июня по октябрь равна $138 \text{ г } C/m^2$, годовая величина должна быть примерно в 1.5 раза больше (Салманов, 1960). Если принять общую глубину водохранилища за 26.5 м и время, для которого была рассчитана продукция фитопланктона, за 153 сут, то получается, что первичная продуктивность воды будет соответствовать $0.033 \text{ мг } C/(л \cdot \text{сут})$. Количество разрушаемого органического вещества во всей толще воды без учета процессов в донных отложениях в 2 раза больше, чем образуется его в процессе фотосинтеза. Для Бухтарминского водохранилища имеются лишь примерные данные (табл. 83), но близкие к результатам для первого водоема с двухкратным превышением деструкции над продукцией.

Общее количество бактерий в Мингечаурском водохранилище в среднем равно 2.4 млн.кл./мл. Такие величины характерны для очень богатых водоемов, но здесь также необходимо принимать во внимание, что большую часть их составляют аллохтонные микроорганизмы. То же наблюдается и в Бухтарминском водохранилище, после создания которого содержание бактерий в Усть-Каменогорском уменьшилось до 1.4 млн.кл./мл (Гулая, 1966). Еще до создания водохранилища Н.К. Гулая (1961) отмечала резкое увеличение бактерий в паводки, особенно в р.Черный Иртыш.

Отношение численности сапрофитных бактерий к общему количеству равно 0.03–0.04% в водохранилищах на Иртыше, что свидетельствует о доброкачественности воды, и 0.1% в Мингечаурском водохранилище. Но в последний водоем, по-видимому, взвешенных частиц поступает больше, и поэтому соотношение между числом сапрофитов и общим числом бактерий выше. Вероятно, большую роль играет также взмучивание донных отложений на мелководьях при волнении.

Т а б л и ц а 83

Производство и разрушение органического вещества и количество микроорганизмов в олиготрофно-мезотрофных водохранилищах

Водохранилище	Фотосинтез фито- планктона за ве- гетационный период		Разрушение органиче- ского вещества за ве- гетационный период		Биомасса фитоплан- ктона, мг/л
	на весь водоем, т С	под 1 м ² , г С	на весь водоем, т С	под 1 м ² , г С	
Мингечаурское	82620	138	206550	344	0.35
Бухтармынское	896500	163	-	-	-
Усть-Каменно- горское	-	-	-	-	-

Т а б л и ц а 83 (продолжение)

Водохранилище	Количество бактерий в воде		Общее коли- чество бакте- рий в донных отложениях, млрд. кл./г	Время удвоения количества бактерий, ч
	общее, млн. кл./мл	сапрофитов в 1 мл		
Мингечаурское	2.4	3000	-	34
Бухтармынское	2.7	678	3.3	11.3*
Усть-Каменно- горское	1.4	515	1.8	15.4*

* Определено при температуре около 24 °С.

Общее количество бактерий в донных отложениях Иркутского водохранилища 1.8, Бухтармынского 3.3 млрд.кл./г сырого ила (Гулая, 1969).

Бактериальное население в этих водоемах играет не только большую разрушительную роль - основу круговорота вещества, но и синтетическую. Выход бактериальной биомассы даже по прикладным данным в конечном итоге выражается величинами, близкими к первичной продукции органического вещества. Вероятно, в питании планктонных животных - тонких фильтраторов - бактериальная пища играет громадную роль.

Во всех пробах воды в этих водоемах встречаются в том или ином количестве бактерии различных физиологических групп: азотфиксирующие, денитрифицирующие, клетчатковые и бактерии, мобилизующие и фосфорилирующие фосфаты (Ильяетдинов, Гулая, 1961).

МЕЗОТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

Примером типичных мезотрофных водоемов могут служить волжские водохранилища, за исключением Ивановского, которое можно отнести к мезотрофно-эвтрофным водоемам. Мезотрофно-эвтрофным должно быть вновь созданное Чебоксарское. Из всех рек Волга изучена наиболее полно во всех отношениях.

Микрофлора и микробиологические процессы в водохранилищах волжского каскада

Волга – крупнейшая река Европы. Исполон веков она была величайшим национальным достоянием, кормилицей и гордостью русского народа. Длина ее 3530 км (Кузин, 1971). Водосборная площадь равна 1 360 000 км² и располагается между 45°35' и 61°51' с.ш. Волгу подразделяют на три части – Верхнюю (до Рыбинского водохранилища), Среднюю (до плотины Волжской ГЭС) и Нижнюю (Фортунатов, 1971). На протяжении сотен километров она пересекает ряд климатических областей и ландшафтно-географических зон: лесную, лесостепную, степную, зону полупустынь и пустынь.

В настоящее время река почти полностью зарегулирована и превращена в каскад водохранилищ, лишь небольшой участок от Волгоградской ГЭС до Каспийского моря не имеет плотин.

Первое – Верхневолжское – водохранилище было создано в 1843 г., второе – Ивановское – через 85 лет и еще семь – после 1941 г. (рис. 74). История биологических исследований на Волге изложена в книге „Волга и ее жизнь“ (1978). Под влиянием хозяйственной деятельности человека река изменилась. На берегах ее выросли десятки городов. В результате поднятия уровня увеличился тоннаж и количество проходящих судов. Вследствие создания плотин изменился состав ихтиофауны, а с ростом химизации почв, создания гигантских промышленных комплексов произошло евтрофирование отдельных участков Волги. Поэтому одна из важнейших задач – сохранение чистоты данного водоема, его биологических ресурсов и рыбного богатства. Разработка прогнозов по евтрофированию, санитарному состоянию, влиянию крупных технических сооружений, транспортной нагрузки, роста населенных пунктов и промышленности – задачи многочисленных научных учреждений страны, и в первую очередь расположенных на Волге.

Гидрологические параметры и химический состав воды

В каскаде волжских водохранилищ имеются относительно небольшие водоемы, как Ивановское (329 км²), и водохранилища-гиганты, как Куйбышевское и Рыбинское (6450 и 4550 км²). На таких громадных водотоках, протянувшихся на тысячи километров, можно выявить влияние различных географических зон и широтности местности на биологические процессы, антропогенное воздействие, самоочищение воды и пр. Важное значение в исследованиях имеют как стационарные многолетние наблюдения на отдельных водоемах, так и разовые точечные поездки по всей водной системе.

Одним из важнейших показателей воды является ее прозрачность. Это самая элементарная характеристика воды, но в то же время

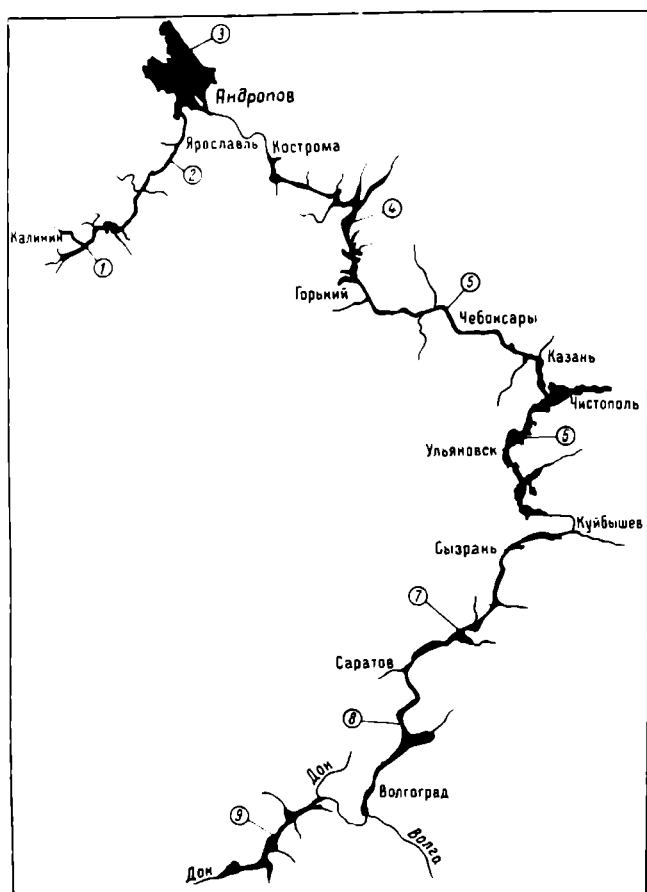


Рис. 74. Карта-схема водохранилищ Волги и Дона.

Водохранилища: 1 - Ивановское; 2 - Угличское; 3 - Рыбинское; 4 - Горьковское; 5 - Чебоксарское; 6 - Куйбышевское; 7 - Саратовское; 8 - Волгоградское; 9 - Цимлянское.

Таблица 84

Морфометрия волжских водохранилищ*, прозрачность воды по диску Секки и температура по осредненным данным за ряд лет

Водохранилище	Полный объем		Площадь водного зеркала		Средняя глубина, м	Температура воды с 1У по XI	Прозрачность воды по диску Секки, см
	км ³	% от суммы	км ²	% от суммы			
Иваньковское	1.12	1.09	327	1.6	3.4	12.3	93
Угличское	1.24	1.21	249	1.22	4.8	12.1	140
Рыбинское	25.42	24.7	4550	22.5	5.8	11.2	140
Горьковское	8.81	8.6	1591	7.8	5.5	11.4	115
Чебоксарское	13.85	13.5	2274	11.2	6.1	12.1	81
Куйбышевское	58	56.4	6450	31.6	8.9	12.5	107
Саратовское	12.86	12.5	1831	8.98	7	12	181
Волгоградское	31.45	30.6	3117	15.3	10	13.3	139
Низовые Волги	-	-	-	-	-	15.5	102
Сумма или среднее	102.76	100	20389	100	5	12.6	120

* Морфометрия приведена по Буторину и Фортунатову (1976), прозрачность воды по данным трех экспедиций в 1972 г. и одной экспедиции в 1975 г., температура воды - осредненные данные гидрометеорологической службы за 5 лет (1973-1977 гг.).

и наиболее емкая и важная, так как определяет толщину слоя фотосинтеза и содержание взвесей. Диск Секки в совокупности с человеческим глазом, обладающим аккомодацией в зависимости от освещенности, позволяют охарактеризовать самым совершенным образом эвфотический слой воды.

В отдельных пунктах Волги в различные периоды года прозрачность изменяется от 50 до 350 см, но по осредненным данным за навигационный период (табл. 84) она колеблется от 81 до 161 см и в целом хорошо согласуется с общей численностью микроорганизмов и активностью ряда биологических процессов в волжских водохранилищах.

Наименьшие величины прозрачности наблюдаются в наиболее евтрофированных участках - Чебоксарское и Иваньковское водохранилища, наибольшие - в Саратовском, Рыбинском, что определяется содержанием взвешенных минеральных и органических частиц, косных и живых.

Средняя температура воды в Волге в целом с апреля по ноябрь включительно равна 12.6 °С. Разница в температуре между водохранилищами, расположенными на севере и юге, достигает 4 °С.

Как было впервые показано Ю.И.Сорокиным (1958б), в волжских водохранилищах из-за малой прозрачности воды часть водорослей постоянно или частично испытывает световое "голодание" (рис. 75). В зависимости от экологических условий обитания, глубины и других факторов голоданию подвержены от 30 до 90% водорослей. В подавляющем большинстве случаев фитопланктон равномерно распределяется по эвфотической зоне в результате постоянного ветрового перемешивания. Во многих водохранилищах

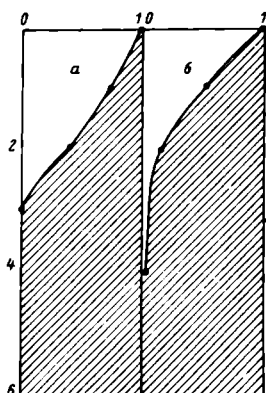


Рис. 75. Световое голодание водорослей в толще воды Рыбинского водохранилища (по: Сорокин, 1958).

а - весной; б - осенью. Незаштрихованная часть рисунка - зона фотосинтеза на разных глубинах, заштрихованная - зона голодания. По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс - относительные единицы интенсивности фотосинтеза.

в течение вегетационного периода отмечается смена руководящих форм фитопланктона: весной и осенью чаще всего доминируют диатомовые, летом - синезеленые. В соответствии с этим меняется и температурный оптимум фотосинтеза: для диатомовых около 22°C , а для синезеленых - около 26°C (рис. 76).

Процесс продуцирования органического вещества в ясные дни осуществляется с определенной суточной ритмикой: максимум его образуется в 10 и 15-16 ч по астрономическому времени, а в середине дня в поверхностных слоях воды наблюдается угнетение фитопланктона (рис. 77). В такие дни между 10 и 12 ч образуется 18-20% органического вещества от дневной величины. Для каждого суток отношение продукции фитопланктона при естественном освещении к продукции его при стандартном освещении в поминостате за короткий промежуток времени (1 ч) есть величина константная для больших акваторий (Романенко, 1970а).

По химическому составу воды волжские водохранилища относятся к гидрокарбонатно-кальциевому типу. В среднем по всему каскаду водохранилищ сумма ионов равна 219 мг/л , содержание карбонатов 20.6, хлоридов 18.5, сульфатов 12.2, кальция 37.4, общего азота 1.4 и общего фосфора 0.067 мг/л и т.д. (табл. 85). По всей трассе Волги содержание отдельных элементов меняется в 3-10 раз. Общая закономерность состоит в том, что содержание большинства элементов постепенно возрастает от верховья к дельте. Например, количество хлоридов возрастает в 7-9 раз, сульфатов - в 5, калия и натрия - почти в 8, кальция - в 2 раза. Несколько по-иному ведут себя основные биогенные элементы - фосфор и азот. Самые большие величины фосфора отмечены в наиболее евтрофированных участках Волги на трассе Чебоксарского и в Ивановском водохранилищах - 0.105 и 0.095 мг Р/л , в других водоемах содержание его близко к средней величине 0.067 . Исключение составляет Верхневолжское водохранилище, где его наименьшее количество 0.02 мг/л . Итак, фосфор распределяется по трассе в 3500 км более или менее равномерно. То же самое наблюдается и с общим азотом (табл. 85). Если исключить Верхневолж-

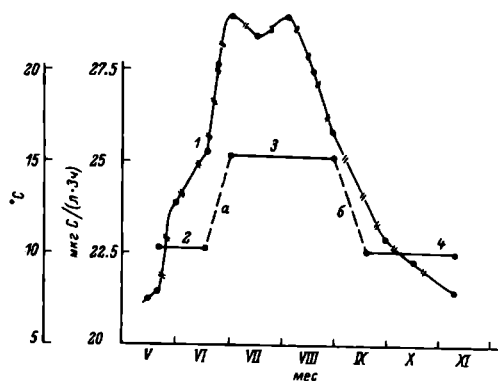


Рис. 76. Оптимальная температура развития сообществ фитопланктона в Рыбинском водохранилище.

2,4 - диатомовые водоросли; 3 - синезеленые водоросли, а, б - пореходный период. По оси ординат: слева - температура воды в водоеме (1), справа - интенсивность фотосинтеза в политермостате при освещении 1500 лк (2-4).

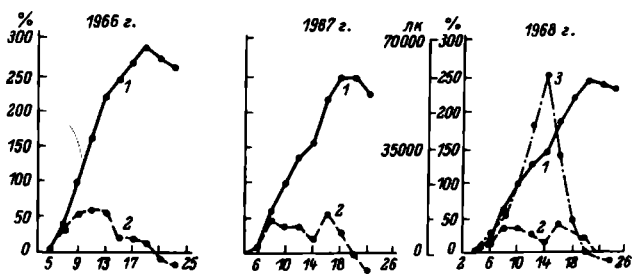


Рис. 77. Осредненные величины суточной динамики интенсивности фотосинтеза в Рыбинском водохранилище.

1 - прирост органического вещества в процессе фотосинтеза за сутки; 2 - то же, за каждые 2 часа; 3 - интенсивность освещения, лк. По оси ординат - интенсивность фотосинтеза (за 100% принят процесс между 8-10 ч); по оси абсцисс - декретное время, ч.

Химический состав воды Волжских водохранилищ в среднем за вегетационный период*

Водохранилище	Сумма ионов	мг/л					Перманганатная окисляе- мость, мг О/л	Р _{общ} мг/л	
		Ca	Mg	K+Na	Карбо- наты, мг С/л	SO ₄ , мг S/л			
Верхневолжское	122	25.2	3.88	2.63	14.7	3.59	-	0.48	0.02
Иваньковское	205	35.4	7.9	7.28	24.6	7.36	15.1	1.28	0.095
Угличское	196	33.9	7.27	6.92	22.8	8.26	14.6	1.45	0.073
Рыбинское	168	29.2	7.98	3.95	19.3	8.38	11.6	1.3	0.049
Горьковское	173	28.9	7.83	6.83	19	8.34	11.9	1.29	0.055
Чебоксарское	200	34.2	8.14	8.38	20.1	12.2	12.4	1.77	0.105
Кульбинское	280	43	10.5	23.6	22.8	17.8	9.29	1.76	0.076
Саратовское	291	44.7	12.1	23.4	22	18.5	10.4	1.5	0.057
Волгоградское	260	39	15.2	15.6	18.2	18.9	8.13	1.49	0.059
Нижовье Волга	292	50.1	10.1	20.5	22.99	18.4	7.6	1.68	0.078

* Представленные здесь результаты - средние значения нами полученные из данных, приведенных А. А. Былинкиной с соавторами в книге "Волга и ее жизнь" (1978).

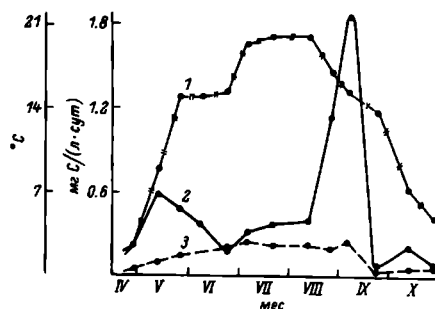


Рис. 78. Интенсивность разрушения органического вещества в воде Рыбинского водохранилища на ст. Коприно при естественной и оптимальной для бактерий температуре.

По оси ординат: слева — температура воды на станции (1); справа — разрушение при оптимальной температуре (2) (27 °C) и при температуре водоема (3).

ское водохранилище, которое отличается по всем показателям малыми величинами, то в остальных восьми водохранилищах концентрация общего азота в воде колеблется от 1.28 до 1.77 мг N/l, т.е. намного равномернее, чем других элементов. Это свидетельствует о том, что фосфор депонируется в донных отложениях по трассе, а связанные формы азота под действием микроорганизмов разрушаются и в конечном итоге в виде свободного выбрасываются в атмосферу, хотя часть его на некоторое время также депонируется в иловых отложениях.

Исключительный интерес представляет изменение перманганатной окисляемости в каскаде, по которой можно судить о содержании органического вещества. Несмотря на то что в средне- и нижне-волжских водохранилищах в процессе фотосинтеза его образуется больше, чем в верхневолжских, тем не менее концентрация органических веществ в воде убывает. Это происходит в результате того, что по мере продвижения воды на юг, с повышением температуры, разрушительные процессы усиливаются и содержание органического вещества уменьшается примерно на 5–6 мг C/l. Если принять, что за год по Волге проходит около 196 км³ воды, то разрушения органического вещества лишь в результате этого процесса составит около 1 млн. т углерода.

В умеренных широтах динамика температуры за навигационный период такова, что процессы разрушения протекают всегда ниже температурного оптимума развития бактерий. В 1983 г. с апреля по ноябрь на одной из станций в Рыбинском водохранилище разрушения органического вещества в воде определялись одновременно при естественной температуре (рис. 78) и при оптимальной (27 °C).

В первом случае за 199 сут было разрушено 30,9, во втором — 93,4 мг углерода органических соединений. Следовательно, недоокисление за счет этого фактора может составить 67%.

Продукция и деструкция органического вещества

Как и в большинстве внутриконтинентальных водоемов, в волжских водохранилищах существуют два основных источника органического вещества: синтез автотрофными организмами и поступление с водосборной площади. Из автотрофных организмов основную массу органического вещества продуцирует фитопланктон, и лишь в Ивановском и Угличском водохранилищах значительная доля принадлежит высшей водной растительности. В процессе хемосинтеза аэробными и анаэробными микроорганизмами синтезируется ничтожно малое его количество, которое не имеет значения в общем балансе. Несколько больше продуцируется его в процессе гетеротрофной ассимиляции CO_2 всеми организмами, но если с точки зрения синтеза оба эти процесса можно отнести к первичному продуцированию, то с энергетической стороны — это вторичные процессы, так как при этом используется энергия, запасенная в химических связях при фотосинтезе (Винберг, 1960). Очень плохо изучен фотосинтез бентосных автотрофных организмов, о доли которых в продуцировании органического вещества сказать что-либо трудно, можно лишь предположить, что она относительно невелика.

Из планктонных водорослей в волжских водохранилищах господствуют диатомовые и синезеленые, биомасса которых в среднем за вегетационный период равна 1–5 г/м³; из других: эвгленовые, протококковые, пирофитовые, золотистые (Кузьмин, 1974). Ведущая роль в продуцировании органического вещества среди высших водных растений принадлежит порозу (*Typha angustifolia* L.), рдестам (*Potamogeton perfoliatus* L., *P. pectinatus* L.), хвощу (*Equisetum fluviatile* L.) и маннику (*Clyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) (Экзерциев, Довбня, 1974).

За последние 25 лет накоплен большой материал по первичной продукции органического вещества в каскаде волжских водохранилищ. За исключением Угличского, по всем остальным водоемам имеются наблюдения за весь вегетационный период, а в ряде водохранилищ многолетние.

Учитывая многолетние изменения продукции в одном и том же водоеме, как было показано выше, данные за один год, как правило, мало репрезентативны. Исключение составляют Рыбинское и Куйбышевское водохранилища, по которым имеются данные за ряд лет. В сумме поверхность их эвфотической зоны составляет 54% от площади всех водохранилищ волжского каскада (табл. 84), соответственно и вклад их в суммарную величину наиболее значи-

телен, что должно нивелировать недостатки наблюдений на других водохранилищах. Для Чебоксарского водохранилища расчеты продукции произведены по данным Т.Н.Тарасовой (1974), полученным по трассе водохранилища до его заполнения. Мы оцениваем данный результат как завышенный.

В расчете на единицу площади водного зеркала самое малое количество органического вещества в процессе фотосинтеза образуется в Рыбинском водохранилище - 76, самое большое в Чебоксарском и Ивановском - соответственно 198 и 170 г С/м² за летний сезон, что в общем согласуется с содержанием в воде биогенных элементов (табл. 85).

Общее количество органического вещества, образующегося в результате фотосинтеза фитопланктона, по всей Волге равно 2164000 т углерода за год. Наибольший вклад в продукцию фитопланктона вносит Куйбышевское водохранилище (более 25%), Большую долю будет вносить Чебоксарское - около 20%, хотя последняя цифра пока еще примерная (табл. 86). Почти одинаковое количество органического вещества образуется в Рыбинском и Волгоградском водохранилищах - по 16%, в сумме около 33%. Совсем ничтожные величины дают Ивановское (2.6%) и Угличское (1.4%). Средневзвешенная арифметическая продукция фитопланктона под 1 м² по всей системе равна 106 г углерода за навигационный период.

Второй источник автохтонного органического вещества - высшая водная растительность - не играет существенной роли для Волги и составляет, по данным В.А.Экзерьева и И.В.Довбня (1974), 53 290 т углерода, или 4.37% от суммарной продукции фитопланктона и высшей водной растительности. За исключением Куйбышевского и трассы Чебоксарского водохранилища, для которых нет данных по продукции макрофитов, площадь зарослей во всех остальных водохранилищах составляет 148.5 км², т.е. 1.07% от общей площади водохранилищ (табл. 87). Но для некоторых водохранилищ это имеет существенное значение, как, например, для Ивановского, в котором площадь зарастания равна 20.4%, и Угличского, где площадь зарастания составляет 5.9%. В первом продукция макрофитов составляет 1/3 от общей продукции, во втором 1/13. При этом в расчете на площадь зарослей она достигает очень высоких значений - 184-314 г С/м² за сезон и повышается от северных водохранилищ к южным, достигая в Волгоградском максимальных значений (314 г С/м²). Необходимо отметить существенное различие между биомассой фитопланктона и биомассой макрофитов. Фитопланктон представлен особями размером в несколько десятков микрометров, да и по химическому составу он сильно отличается от высших растений, поскольку в нем мало клетчатки. Следовательно, планктонные водоросли разлагаются быстро, в то время как крупные высшие водные растения медленно. Поэтому формирующиеся здесь биосеннозлы - растения, микроорганизмы, перифитон на поверхности вегетативных органов, зоопланктон и пр. - отличаются большим постоянством и стабильностью.

Т а б л и ц а 86

Продукция фитопланктона в водохранилищах Волги

Водохранилище	Продукция фитопланктона			Литературный источник
	на весь водоем, т С	в % от суммы	под 1 м ² , г С	
Иваньковское	56000	2.59	170	Пырина, 1966
Угличское	31000	1.43	123*	" "
Рыбинское	346000	16.01	76	Романенко, 1971е
Горьковское	178000	8.23	112	Сорокин и др., 1950
Чебоксарское	450000	20.79	198	Тарасова, 1974
Куйбышевское	550000	25.42	100	Иватин, 1979
Саратовское	186000	8.59	100	Герасимова, 1973;
				Дзюбан, 1975
Волгоградское	367000	16.94	118	Далечина, 1971;
				Герасимова, 1976
И т о г о по Волге	2164000	100	$\bar{X} = 106^{*ж}$	

* Экстраполированная величина между вышележащим и нижележащим водохранилищами.

*ж Продукция под 1 м² рассчитана как средневзвешенная для всей Волги.

Итак, с учетом продукции фитопланктона и высшей водной растительности в каскаде волжских водохранилищ образуется 2 213 000 т углерода органического вещества за вегетационный период в процессе фотосинтеза, разрушается в воде 3 767 000 т углерода. В расчете на 1 м² поверхности воды в среднем образуется 109, подвергается деструкции 185 г углерода органического вещества (табл. 88).

Некоторые параметры как по продукции, так и по деструкции органического вещества в Волге не определялись. Нет данных по продукции фитобентоса и фитообрастаний, мало данных по интенсивности разрушения органических веществ в донных отложениях. Из тех результатов, которые имеются по деструкции органического вещества в Рыбинском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Романенко, Романенко, 1969; Ярушек, 1971; Иватин, 1973), следует, что за счет аэробных и анаэробных процессов в донных отложениях от первичной продукции разрушается около 25% органического вещества. Пока получены лишь предварительные данные по продукции и деструкции органического вещества в поверхностной пленке воды, но уже сейчас имеются основания утверждать, что с интенсивностью процессов в ней не-

Т а б л и ц а 87

Степень зарастания и продукция высшей растительности
в водохранилищах Волги (по: Экзерцев, Довбня, 1974;
Экзерцев, 1978)

Водохранилище	Год	Зарастание площади	
		км ²	в % от общей
Иваньковское	1957 и 1973	66.7	20.4
Угличское	1958 и 1971	12.9	5.9
Рыбинское	1956	7.6	1.3
Горьковское	1970	22.2	1.4
Саратовское	1974	6.6	0.4
Волгоградское	1972	32.5	0.9
Итого по Волге без Куйбышевского ^{жж}	—	$\Sigma = 148.8$	$\bar{X} = 1.07$

Т а б л и ц а 87 (продолжение)

Водохранилище	Общая про- дукция, т С	Годовая продукция, г С/м ²	
		на 1 м ² пло- щади зарос- лей	на 1 м ² пло- щади всего водоема
Иваньковское	19750	268	55.9
Угличское	2630	208	10.6
Рыбинское	13980	184	3.5
Горьковское	5000	225	3.2
Саратовское	1730	261	1
Волгоградское	10200	314	2.9
Итого по Волге без Куйбышевского ^{жж}	$\Sigma = 53290$	$\bar{X} = 243$	$\bar{X} = 3.82^*$

* Средневзвешенные арифметические по отношению ко всей площади обследованных водохранилищ.

^{жж} Данных по Куйбышевскому водохранилищу не имеется.

обходимо считаться даже при подведении баланса. При глубинах до 5 м деструкционные процессы здесь могут достигать 1-5% от деструкции в воде.

Эффективность использования энергии фитопланктона в волжских водохранилищах колеблется от 0.1 до 0.3% от суммарной проникающей в воду радиации, которая резко изменяется в течение вегетационного периода и зависит от обилия фитопланктона, интенсивно-

Т а б л и ц а 88

Баланс первичной продукции высшей водной растительности
и деструкции органического вещества в водохранилищах
Волги за вегетационный период

Водохранилище	Фотосинтез фитопланктона и высшей растительности		
	на весь водоем, т С	% от суммы	под 1 м ² , г С
Иваньковское	76000	3.43	226
Угличское	34000	1.53	155
Рыбинское	360000	16.23	80
Горьковское	183000	8.25	115
Чебоксарское	450000	20.28	198
Куйбышевское	550000	24.79	100
Саратовское	188000	8.48	101
Волгоградское	377000	17	121
Итого по Волге	$\Sigma = 2218000$	100	$\bar{X} = 109^*$

Т а б л и ц а 88 (продолжение)

Водохранилище	Деструкция органического вещества в воде		
	на весь водоем, т С	% от суммы	под 1 м ² , г С
Иваньковское	52000	1.38	160
Угличское	36000	0.98	144
Рыбинское	587000	15.58	129
Горьковское	294000	7.8	185
Чебоксарское	546000	14.49	240
Куйбышевское	1180000	31.32	220
Саратовское	375000	9.95	201
Волгоградское	698000	18.52	201
Итого по Волге	$\Sigma = 3767000$	100	$\bar{X} = 185^*$

П р и м е ч а н и е. Для Иваньковского, Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ данные по деструкции, вероятно, занижены. Для Чебоксарского водохранилища расчеты произведены по результатам под 1 м² в проектируемой площади. Для Куйбышевского водохранилища и трассы Чебоксарского данных по продукции высших растений нет.

* Продукция фитопланктона и деструкция органического вещества под 1 м² в среднем на Волге рассчитаны как средневзвешенные арифметические.

Т а б л и ц а 89

Первичная продукция органического вещества, икhtiомасса и уловы рыбы в каскаде волжских водохранилищ (в сырой массе на 1 м²)

Водохранилище	Продукция фитопланктона и макрофитов, г	Уловы за год		Икhtiомасса	
		г	% от первичной продукции	г	% от первичной продукции
Иваньковское	4520	2.32	0.051	40.3	0.69
Угличское	3100	1.69	0.054	39	1.26
Рыбинское	1600	1.18	0.073	27.7	1.73
Горьковское	2300	0.75	0.033	12.1	0.53
Куйбышевское	2000	1.35	0.068	20.3	1.02
Саратовское	2020	0.66	0.033	12.5	0.62
Волгоградское	2420	1.86	0.077	24	0.99
Итого по Волге	2180	1.15	0.053	25.1	1.15

сти иксольции, прозрачности и температуры воды, содержания биогенов, скорости их регенерации и прочих факторов, обеспечивающих развитие водорослей. Естественно, что эффективность использования световой энергии водорослями варьирует на разных глубинах, зависит от состава фитопланктона и может быть представлена в различных вариантах: от суммарной падающей радиации, от той ее части, которая используется хлорофиллом, от лучей, попадающих „в цель“ (на площадь клеток), и т.д.

В табл. 89 произведено сравнение первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза с уловами и биомассой рыбы. Для сопоставления были использованы данные по уловам с учетом государственного и любительского вылова и икhtiомассы, приведенные в книге „Волга и ее жизнь“, и первичной продукции.

По всему каскаду волжских водохранилищ были получены поразительно близкие цифры. Средняя величина улова от икhtiивности фотосинтеза составила 0.053% с колебанием в различных водохранилищах от самой малой 0.033% в Горьковском до самой большой 0.077% в Волгоградском. Хотя эти данные относительно уже потому, что здесь не учитывается аллохтонное органическое вещество, поступающее в биотическую цепь, из чего следует, что абсолютные данные должны быть еще меньше (примерно в 1.5–2 раза), тем не менее такие близкие величины свидетельствуют о самой тесной связи между первичной продукцией и уловами рыбы. В противном случае вариабельность цифр была бы большая.

Общая икhtiомасса обитающих в Волге рыб составляет в среднем 1.15% от продукции фитопланктона с колебанием от 0.053 в Горьковском до 1.73% в Рыбинском.

Продукция и деструкция органического вещества зимой подо льдом

Данных по интенсивности процессов продукции и деструкции органического вещества, так же как и по численности бактерий в период, когда водохранилища покрыты льдом, очень мало. Систематические наблюдения по продукции и деструкции его произведены лишь на Рыбинском водохранилище в 1964–1966 гг., количество бактерий нерегулярно определялось на стандартных станциях в течение 7 лет.

Как правило, наименьшее количество бактерий отмечается в феврале–начале марта – 0.5–0.9 млн.кл./мл (табл. 90). Но уже к концу марта еще задолго до первых признаков половодья часто наступает резкое возрастание численности бактерий. В среднем за ряд лет количество микроорганизмов в воде Рыбинского водохранилища было 1.06 млн.кл./мл, т.е. в 1.5–2 раза меньше, чем за вегетационный период. Максимальное количество бактериальных клеток зачастую отмечается в самых придонных слоях воды, где развитие их стимулируется поступлением органического вещества из илов и относительно более высокой температурой (1.5–2.0°C).

В 1964–1965 гг. в Рыбинском водохранилище было произведено систематическое наблюдение за потреблением кислорода в пробах воды, инкубируемых длительное время подо льдом (Романенко, 1979б). С помощью ^{14}C было установлено, что ни на одной из шести стандартных станций прироста органического вещества за счет фотосинтеза не наблюдалось. Ассимиляция CO_2 была одинакова в светлых и затемненных склянках при толщине снега на льду от 10 до 50 см. Примечательно, что к концу зимы при неизменной температуре воды активность бактерий возрастала, что связано, по всей вероятности, с увеличением количества психрофильных бактерий. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 с декабря до середины марта колебалась в пределах 0.1–0.15 мкг С/(л·сут) и лишь в последней декаде марта–начале апреля возросла в 5 раз и достигла 0.6 мкг С/(л·сут) (рис.79).

В конце декабря в районе с. Коприно исходное содержание кислорода в воде было 11.66 мг/л и выражалось близкими величинами в русле и пойме на всех горизонтах. С декабря по март потребление кислорода в расчете на 1 сут было весьма стабильным – около 0.05 мг/л (табл.91).

За 97 сут, с декабря по апрель, суммарная величина потребления кислорода в склянках составила 5.7 мг/л у поверхности и 4.9 мг/л в глубинных пробах. Убыль кислорода в самом водоеме в этих же пунктах равнялась 8.7 и 8.8 мг/л. Разница в концентрации кислорода между натурными измерениями и в склянках – 3.4 мг/л. При этом больше в глубинных слоях, чем в поверхностных, с близкими результатами на русле и пойме (рис. 80).

Разница может быть объяснена двумя причинами: часть кислорода могла быть использована на окисление метана, который в на-

Таблица 90

Количество бактерий в воде Рыбинского водохранилища зимой, млн. кл./мл

Место взятия пробы	1972 г.				1973 г.			1974 г.
	20 I	14 II	14 III	3 IV	6 II	1 III	20 III	22 I
С. Коприно	1.85	2.86	1.37	1.35	0.52	0.65	1.32	0.96
Затопленный г. Молога	1.42	1.42	2.03	1.53	0.76	0.57	2.26	0.96
С. Измайлово	1.26	1.37	1.04	0.85	0.32	0.5	1.82	0.83
С. Средний Двор	1.8	1.36	1.33	1.08	0.44	0.38	1.6	1.31
С. Наволок	2.09	1.78	0.52	0.57	0.62	0.41	1.41	1.59
С. Брейтово	0.9	0.95	0.78	0.52	0.47	0.43	1.8	1.32
Среднее	1.55	1.62	1.29	1.02	0.52	0.49	1.7	1.16

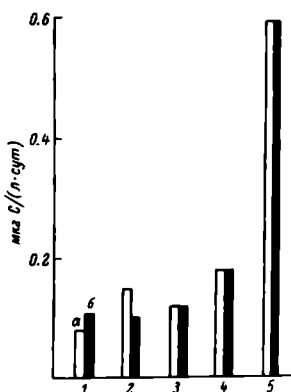
Таблица 90 (продолжение)

Место взятия пробы	1975 г.	1977 г.		1978 г.		1980 г.	Среднее
	26 II	19 I	14 II	25 I	22 II	25 I	
С. Коприно	0.77	0.66	0.96	1.35	0.8	0.91	1.18
Затопленный г. Молога	0.77	0.92	1.34	1.85	1.31	0.86	1.29
С. Измайлово	0.49	1.23	0.79	0.85	0.8	1.22	0.95
С. Средний Двор	0.61	1.32	0.88	0.82	0.72	0.72	1.03
С. Наволок	0.52	0.55	0.92	0.85	1.17	0.75	0.98
С. Брейтово	1.51	1.04	0.95	1.22	0.72	0.72	0.95
Среднее	0.77	0.95	0.97	1.15	0.92	0.86	-

$$\bar{X} = 89.42 : 84 = 1.06$$

Рис. 79. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 микрофлорой воды в Рыбинском водохранилище зимой.

а - подо льдом в светлых склянках; б - то же в затемненных склянках. 1 - декабрь-январь; 2 - январь-февраль; 3 - февраль-март; 4 - март; 5 - март-апрель.



Т а б л и ц а 91

Деструкция органического вещества в воде Рыбинского водохранилища,
у ст. Коприно подо льдом, мг O_2 /л

Гори- зонт, м	27 XII 1965- 25 I 1966		28 I-15 II 1966		15 II-5 III 1966		5 III-19 III 1966		19 III-2 IV 1966	
	за сут	за сутки	за 21 сут	за сутки	за 18 сут	за сутки	за 14 сут	за сутки	за 14 сут	за сутки

Русло Волги

0.5	1.23	0.042	1.44	0.069	0.99	0.055	1.13	0.081	0.94	0.067
3.5	1.51	0.052	0.95	0.045	0.98	0.054	11.03	0.074	0.82	0.059
7.	1.59	0.055	0.5	0.024	0.74	0.041	1.2	0.086	0.86	0.061

Пойма Волги

0.5	1.57	0.064	1.26	0.06	0.8	0.033	1	0.071	2.07	0.146
3.5	1.02	0.035	1.19	0.057	1.04	0.058	0.96	0.069	1.57	0.119
5	1.84	0.063	1.01	0.048	0.75	0.042	1.1	0.079	1.51	0.108
Сред- нее	1.51	0.052	1.06	0.05	0.88	0.049	1.07	0.076	1.31	0.093

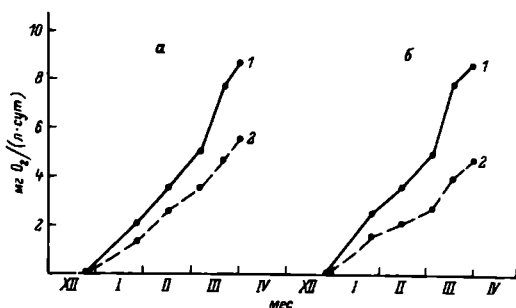


Рис. 80. Динамика потребления микрофлорой кислорода в воде в склянках и в воде Рыбинского водохранилища (по убыли кислорода) в течение зимы.

а – русло Волги у ст. Коприно; б – то же, пойма. По оси ординат – потребление кислорода в водоеме (1) и в склянках (2).

Таблица 92

Деструкция органического вещества и гетеротрофная ассимиляция CO_2 в воде Рыбинского водохранилища подо льдом в 1965–1966 гг. (в углеводе)

	Объем водохранилища, км ³	Количество суток	С ноября по апрель			В среднем за сутки		
			мг/л	под 1 м ² , г	на весь водоем, т	мг/л	под 1 м ² , г	на весь водоем, т
Деструкция CO_2	14.5	160	2.4	10.7	35000	0.015	0.067	218
	14.5	160	0.032	0.145	464	0.0002	0.0009	2.9

турных условиях постоянно поступает в воду из донных отложений, и в результате подтока бескислородных грунтовых вод. Вероятно, в данном случае оба фактора имеют место.

Таким образом, в Рыбинском водохранилище при полном отсутствии фотосинтетической ассимиляции CO_2 подо льдом: в результате гетеротрофной образуется 464 г углерода, а разрушается микроорганизмами 35 000 т углерода органического вещества, что составляет 10% от деструкции летом (табл. 92).

Если принять, что во всех водохранилищах Волжского каскада потребление кислорода на дыхание микрофлоры зимой протекает с такой же скоростью, как в Рыбинском (фактически в южных водохранилищах, где вода теплее, а зимний период короче, процессы

должны протекать быстрее), то исходя из объема всех водохранилищ 103 км³ следует, что за 160 сут должно разрушаться около 247 000 т углерода органического вещества.

Микрофлора Волги

В среднем общее количество бактерий для всей Волги равно 1-3 млн.кл./мл. Крайние величины от наиболее чистых участков Рыбинского водохранилища до наиболее евтрофированных, заросли высшей водной растительности в Ивановском и дельто-

Т а б л и ц а 93

Общая численность бактерий в воде и корреляция их с количеством органических веществ в Куйбышевском водохранилище

Месяц наблюдений	Количество анализов	Количество бактерий, млн.кл./мл	Количество взвесей, мг/л	Корреляция для второго уровня вероятности	
Май	13	3.65±1.04	48±20	0.84±0.16	3.1
Июнь	14	2.19±0.42	18±12	0.7±0.2	3.1
Июль	14	2.25±0.81	14±8	0.92±0.11	3.1
Август	14	2.11±0.39	13±4	0.9±0.13	3.1
Сентябрь	14	1.75±0.78	12±3	0.92±0.11	3.1
Октябрь	14	1.33±0.24	5±2	0.68±0.22	3.1
Среднее	-	2.19±0.3	18±6	0.84±0.01	-

Т а б л и ц а 94

Общее количество бактерий в воде волжских водохранилищ, млн. кл./мл

Водохранилище или участок Волги	1970 г.	1972 г.			
	май, октябрь	май- июнь	август- сентябрь	октябрь	Среднее за 2 года
Выше г. Калинина	-	1.3	1.2	2	1.2
Иваньковское	3.1	3.1	2.1	-	2.8
Угличское	2.2	2.3	1.5	-	2
Рыбинское	2.1	1.7	1.2	1.3	1.6
Горьковское	2.5	1.9	1.6	1.2	1.8
Балахна-Чебоксары	2.9	2.6	2.7	1.8	2.5
Куйбышевское	2.6	2.4	2.1	1.6	2.2
Саратовское	2	2.2	1.6	0.8	1.9
Волгоградское	2.5	2.3	1.7	1.2	1.9
Волгоград-Астра- хань	3.6	2.1	2.1	1.7	2.4
Среднее за рейс	2.6	2.2	1.8	1.4	2

вых водоемах Волги (Горбунов, 1963), колеблются от 0.6 до 10 млн. кл./мл. В отдельных случаях их может быть больше.

Отношение количества сапрофитов, растущих на стандартном МПА, к общему количеству бактерий в среднем для Волги равно 0.03%, а на отдельных участках доходит до 0.1-0.5%. Это свидетельствует о том, что основная масса бактерий развивается и приспособлена к росту лишь на тех минимальных количествах органического вещества (порядка 7-15 мкг С/л), которые содержатся в воде волжских водохранилищ.

Общее количество бактерий в воде волжских водохранилищ теснейшим образом связано с содержанием органоминеральных частиц. С одной стороны, в подледный период, когда все органоминеральные частицы оседают, происходит резкое уменьшение количества бактерий. С другой стороны, летом коэффициент корреляции между количеством бактерий и содержанием взвешенных веществ (Иватин, 1975) очень высок, что подтверждает это (табл. 93).

В 1970-1972 гг. нами была проделана серия съемок по численности бактерий по всей трассе Волги от Калинина до Астрахани. По осредненным данным (табл. 94) видно, что наименьшее количество бактерий обнаруживается на незарегулированном участке Волги, в верховье, выше г.Калинина, а также в самом чистом водохранилище, Рыбинском 1.6 млн.кл./мл.

Максимальные средние величины бактерий наблюдаются в наиболее продуктивных районах Волги: Ивановском водохранилище, которое по всем показателям (первичная и вторичная продукция) может быть отнесено к умеренно евтрофным - 2.8 млн.кл./мл, и району Балахна-Чебоксары - 2.5 млн. кл./мл. Средняя величина по пяти рейсам равна 2 млн.кл./мл.

Время удвоения количества бактерий

В настоящее время скорость размножения всего наличного состава микрофлоры в водоемах чаще всего определяется методом М.В.Иванова (1955) по известной формуле:

$$g = \frac{t \cdot \lg 2}{\lg B - \lg b}.$$

Поскольку под микроскопом учитываются как живые, так и малоактивные и мертвые клетки, величина g есть средняя между медленно и быстро размножающимися клетками и поэтому в некотором роде условная. Она подходит для расчета продукции бактериальной биомассы, но не отражает истинных процессов размножения в микромире (гл. 6). Основная же продукция бактерий определяется быстро размножающимися клетками.

Другой способ определения скорости размножения бактерий основан на том, что в вышеупомянутой формуле величина „В“ может быть выражена двумя составляющими $V = b + c$, где b — исходное количество бактерий, c — прирост их численности или биомассы. Его можно определить по гетеротрофной ассимиляции CO_2 (Романенко, 1964а; Кузнецов и др., 1966). Ввиду высокой чувствительности метода с помощью ^{14}C можно уловить прирост — c в олиготрофных водоемах и при низкой температуре.

Время, за которое происходит удвоение количества бактерий в водохранилищах Волги, по данным разных авторов, колеблется от 5 до 48 ч в самый теплый период года — июль—август. Ранней весной и поздней осенью, когда температура воды снижается до $5-2^\circ C$, оно выражается величинами порядка 50–90–150 ч, а зимой, в подледный период достигает нескольких сот часов.

Особняком стоят водоемы низовья дельты Волги. Здесь, в потоках, ериках и полях численность бактерий (Горбунов, 1963) достигает иногда 10 млн. кл./мл воды и выше, особенно весной. Такое насыщение воды микроорганизмами приводит к резкому потреблению кислорода летом и зимой подо льдом, в результате чего возникают заморы рыб.

Время удвоения, определенное по всей системе волжских водохранилищ в двух рейсах в 1970 г. (Кудряшев, 1970), изменялось от 12 до 76 ч. Анализы были проведены параллельно двумя методами (табл. 95). Время удвоения количества бактерий по прямому счету в двух рейсах изменялось от 14,8 до 63,8 ч, с использованием гетеротрофной ассимиляции от 9,4 до 68,4 ч. В среднем результаты, полученные разными методами, различались в 1,4 раза, т.е. незначительно.

Хотя летом бактерии размножаются интенсивнее, средняя величина \bar{g} за вегетационный период, ввиду того что ранней весной и осенью температура воды очень низкая, для многих водохранилищ равна 48 ч. Из этого следует, что за 180 сут с мая по ноябрь биомасса бактерий может возобновиться 90 раз. При равных температурных условиях бактерии быстрее размножаются там, где больше содержится органического вещества, как, например, в зарослях, в пятнах разложения водорослей и т.д.

Время удвоения численности бактерий, как оказалось, может быть определено еще одним способом — по времени удвоения процесса ассимиляции CO_2 бактериями (Романенко, 1969а; Крылова, Романенко, 1977). Использование этого способа на чистых культурах бактерий приводит к идентичным результатам по прямому счету и по ассимиляции CO_2 . Применение его на водоемах привело к неожиданным, но логически правильным результатам: одни бактериальные клетки размножаются очень быстро — минуты и часы, другие — очень медленно — десятки и сотни часов. Скорее всего, это и есть истинное положение вещей, но пока для окончательных выводов мы имеем очень мало данных.

Биомасса бактерий. Размеры бактериальных клеток в открытых частях волжских водохранилищ повсеместно

Т а б л и ц а 95

Время удвоения общего количества бактерий, ч (1970 г.)

Водохранилище или участок Волги	Май-Июнь			Сентябрь-Октябрь		
	По численности бактерий, а	По геротрофной ассимиляции CO ₂ , б	а : б	По численности бактерий, а	По геротрофной ассимиляции CO ₂ , б	а : б
Иваньковское	39.5	28.3	1.4	46.7	29.9	1.5
Угличское	33.2	21.5	1.5	48.4	49.1	1
Рыбинское	22.8	13.8	1.5	34.3	28.8	1.2
Горьковское	14.6	9.7	1.5	35.9	68.4	0.5
Трасса будущего Чебоксарского	22.4	9.4	2.4	61	33	1.8
Куйбышевское	22.8	23.4	0.9	76.4	36	2.1
Саратовское	24.5	12.9	1.9	63.8	54	1.2
Волгоградское	20.4	25.6	0.8	58.4	29.3	1.5
Волгоград- Астрахань	51.5	23.9	2.1	44.7	29.5	1.5
Среднее	28	18.7	1.5	52.2	39.8	1.3

выражаются близкими величинами: длина 1.2-2.0 мк, ширина 0.3-0.5 мк, объем клеток 0.2-0.5 мк³. Лишь в зарослях водной растительности да в стоячих водах их размеры в 2-4 раза больше. Известно, что бактериальные клетки при высушивании слегка сжимаются (Михустин, Мирзоева, 1946; Knaysi, 1951) и это существенно сказывается на расчетах биомассы при промерах клеток на сухих препаратах, поскольку малейшее уменьшение диаметра приводит к большим ошибкам, так как радиус круга возводится в квадрат (πr^2). Правда, для водных бактерий это было показано в чистых культурах на крупных бактериальных клетках (Троцкий, Сорокин, 1967). Об усыхании бактерий, размеры которых приближаются к разрешающей способности световых микроскопов, сказать что-либо определенное в настоящее время трудно. Поэтому лучше воздержаться от внесения каких-либо поправок, тем более что и о содержании сухого вещества мы можем судить также с точностью ± 2 раза, принимая его как 7 или 15%.

Многие бактерии при рассмотрении под электронным микроскопом (Никитин, Кузнецов, 1967; Лаптева, 1979) имеют отростки, фимбрии, а сами клетки зачастую изогнутые или лопастные, иногда закрученные, чего под световым микроскопом не видно. А это в свою очередь сказывается на расчетах биомассы.

В целом для Волги 1 млрд бактериальных клеток соответствует, примерно, 0.5-1.0 мг сырой биомассы. При среднем содержании

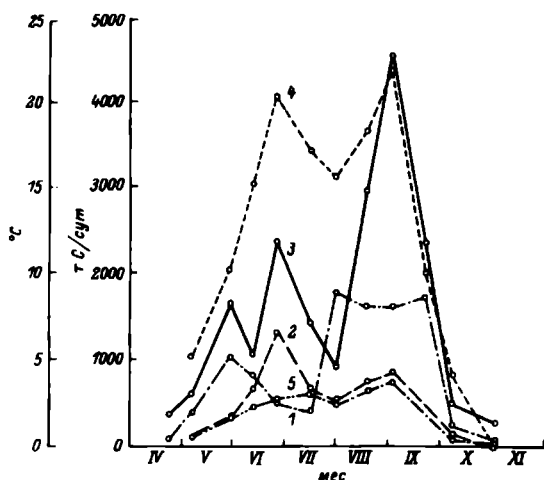


Рис. 81. Динамика продукционно-деструкционных процессов в Рыбинском водохранилище в 1968 г.

По оси ординат: слева — температура воды (4); справа — интенсивность фотосинтеза (1), продукция бактериальной биомассы (2), интенсивность деструкции органического вещества в воде (3), интенсивность деструкции органического вещества за счет аэробных процессов в илу (5).

микроорганизмов 1.5–2.0 млн.кл./мл биомасса их равна 0.8–2 мг/л. При средней глубине большинства водохранилищ 5–7 м в столбе воды под 1 м² содержится 7–15 г бактерий. Примечательно, что в расчете на всю толщу воды их биомасса не уступает самым массовым видам других организмов (водоросли, зоопланктон) летом, а зимой намного превосходит их.

П р о д у к ц и я б а к т е р и й. В течение навигационного периода в Волге редко наблюдается резкое увеличение или уменьшение численности бактерий. Тем не менее при температуре воды 18–22 °C они возобновляются ежесуточно, а иногда и чаще. Из этого следует, сколько производится бактерий за сутки, столько же их примерно элиминируется.¹ Вероятно, значительная часть бактерий отмирает и лизируется.²

¹ Такое постоянство в содержании бактерий послужило в свое время основанием для создания оригинального метода для расчета продукции бактерий (Иванов, 1955).

² Лишь в евтрофных водоемах часто наблюдается резкое изменение численности микроорганизмов за короткий период времени.

Т а б л и ц а 96

Продукция бактериальной биомассы в Рыбинском
водохранилище за 17 лет с мая по ноябрь

Год наблю- дений	Длитель- ность наблю- дений, сут	Продукция био- массы в уг- лероде		Потребление O_2 микрофлорой на дыхание		Деструкция органического вещества в уг- лероде	
		на весь водоем	под $1 м^2$, г	под $1 м^2$, г O_2	на $1 мг С$ бактериаль- ной биомас- сы, мг O_2	на весь водоем, т	под $1 м^2$, г
1964	140	117000	33	-	-	-	-
1965	158	231000	55	311	5.7	487000	116
1966	151	174000	39	570	14.6	954000	214
1967	150	117000	28	400	14.3	627000	150
1968	187	86000	21	170	8.1	262000	64
1969	184	143000	35	300	8.6	462000	113
1970	184	99000	24	245	10.2	380000	92
1971	180	124000	30	187	7.2	289000	70
1972	184	128000	36	408	11.3	544000	153
1973	180	139000	42	250	6	311000	94
1974	200	127000	30	323	10.8	512000	121
1975	187	87000	25	264	10.6	345000	99
1976	183	52000	12	192	16	312000	72
1977	162	129000	32	429	13.4	649000	161
1978	155	103000	23	195	8.5	327000	73
1979	169	171000	42	227	5.4	346000	85
1980	184	87000	22	314	14.3	467000	118
Среднее	173	124000	31	229	10.3	448000	112

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает, что определения не производились.

Многолетние данные по продукции бактериальной биомассы получены в стандартных рейсах на Рыбинском водохранилище. Анализы производили с использованием ^{14}C по гетеротрофной ассимиляции CO_2 . При расчетах принято, что при развитии бактерий на натуральной воде она составляет 6% от прироста бактериальной биомассы (Романенко, 1964а). Малые значения ассимиляции, а следовательно, и продукция биомассы бактерий отмечаются весной и осенью при низкой температуре воды. Максимальные величины совпадают с максимальным прогревом воды (июнь, июль, август) (рис. 81). С учетом длительности вегетационного периода, который колеблется от 140 до 200 сут, и объемов водной массы в чаше водохранилища продукция бактериальной биомассы изменяется от 52 000 до 231 000 т углерода, что в расчете на единицу пло-

шадь составляет 12–55 г С/м² (табл. 96). В среднем за 17 лет за 173 сут вегетационного периода в Рыбинском водохранилище образуется 124 000 т углерода бактериальной биомассы, или 31 г углерода под 1 м² поверхности водоема. При этом разрушается 112 г углерода органического вещества, на что расходуется 299 г кислорода. Из сопоставления продукции бактериальной биомассы и деструкции органического вещества следует, что экономичный коэффициент (γ) K_2 равен 0.29. Таким образом, в настоящее время стало совершенно очевидно, что в течение года во внутренних водоемах продуцируются громадные величины бактериальной биомассы, зачастую сопоставимые с продукцией органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона, так как сюда вовлекаются как автохтонные, так и аллохтонные органические соединения.

Чаще всего продукция бактериальной биомассы составляет 1/3 от продукции фитопланктона. Исходя из экономического коэффициента, рассчитанного (гл. 4) по данным, приведенным в табл. 96, следует, что почти 1/3 органического вещества трансформируется в бактериальную биомассу. Следовательно, животные-фильтраторы во все времена года обеспечены легкоусвояемой, калорийной и богатой витаминами пищей. Превращение растворенных органических веществ в агрегированные, трудноусвояемые в легкоусвояемые соединения – одна из важнейших функций бактериопланктона в водоемах. Расчет продукции бактериальной биомассы по гетеротрофной ассимиляции CO_2 обеспечивает точность, соответствующую многим микробиологическим анализам. Из табл. 96 следует также, что на продукцию 1 мг углерода биомассы бактерий потребляется в среднем 10.3 мг кислорода. Если учесть, что эти результаты были получены в полевых условиях и расчеты произведены спустя много лет после экспедиционных работ, то данные следует признать хорошими. Близкие величины были получены в лабораторных экспериментах с чистыми культурами бактерий – на 1 мг углерода бактериальной биомассы потреблялось 9.8 мг C_2 (Беляйкая-Потаенко, 1962).

Путем прямого подсчета бактерий в течение 5 лет произведены определения продукции бактериальной биомассы в Волге на трассе будущего Чебоксарского водохранилища (табл. 97). В расчете на 1 м² поверхности она изменялась от 32 до 68 г углерода при средней величине 54 г С/м².

Суточная продукция бактериальной биомассы в волжских водохранилищах, определенная в трех рейсах в 1972 г. по гетеротрофной ассимиляции CO_2 , изменялась от 10 до 149 мкг С/(л·сут). Средние результаты хорошо согласуются с интенсивностью биологических процессов, протекающих в том или ином водохранилище. Минимальная продукция отмечена в Рыбинском водохранилище, максимальная – в Ивановском, промежуточные величины получены на трассе будущего Чебоксарского водохранилища и в Куйбышевском (табл. 98).

Исходя из данных по потреблению кислорода на деструкцию органического вещества (см. табл. 88) и приняв вышеуказанное

Т а б л и ц а 97

Продукция бактериальной биомассы и годовые Р/В-коэффициенты в Волге по трассе Чебоксарского водохранилища (по: Тарасова, 1974)

Показатель	1966 г.	1967 г.	1968 г.	1971 г.	1972 г.	Среднее
Биомасса бактерий, г С/м ²	1	0.73	0.69	0.67	0.72	0.76
Годовая продукция, г С/м ²	68	67	55	46	32	54
Годовые F/B-коэффициенты	63	86	74	64	47	67

Т а б л и ц а 98

Продукция бактериальной биомассы в Волге от г. Калинин до г. Астрахани в 1972 г., мкг С/(л·сут)

Водохранилище или участок Волги	Май-июнь	Август-сентябрь	Октябрь	Среднее
Выше г. Калинин	43	38	-	40
Иваньковское	128	149	-	136
Угличское	25	52	-	36
Рыбинское	18	47	10	25
Горьковское	40	45	37	41
Балахна-Чебоксары	47	73	67	62
Куйбышевское	37	114	35	62
Саратовское	20	47	45	33
Волгоградское	45	66	52	54
Волгоград-Астрахань	39	71	67	59
Среднее за рейс	45	69	45	55

соотношение между продукцией бактериальной биомассы и потреблением кислорода (1 : 10.3), мы произвели примерный расчет продукции бактериальной биомассы в каскаде волжских водохранилищ за навигационный период (табл. 99).

Таким образом, для всего каскада продукция бактериальной биомассы равна 990 000 т С, или 50 г С/м² с колебаниями от 31 г С в самом северном и чистом Рыбинском водохранилище до 65 г С в Чебоксарском. При прямом определении продукции бактерий в последнем водохранилище (табл. 98) получено 54 г С/м².

Общее количество бактерий в донных отложениях волжских водохранилищ на три порядка больше, чем в воде, и колеблется в пределах 1-3 млрд. на 1 г сырого ила. Данные по численности бактерий в илах для выявления сезонных и многолетних изменений пока еще недостаточно. Это связано как с большой трудностью подсчета бактерий

Т а б л и ц а 99

Продукция бактериальной биомассы в водохранилищах
Волги за навигационный период

Водохранилище	на весь водоем, т С	Под 1 м ² , г С
Иваньковское	14000	44
Угличское	9000	39
Рыбинское	124000	31
Горьковское	80000	50
Чебоксарское	149000*	65
Куйбышевское	322000	60
Саратовское	102000	55
Волгоградское	190000	55
Сумма для всех водохрани- лищ и средняя под 1 м ²	$\Sigma = 990000$	$\bar{X} = 50$

* Для Чебоксарского водохранилища данные аппроксимированные.

в донных отложениях, так и со значительной вариабельностью результатов в параллельных пробах. Численность микроорганизмов резко изменяется в зависимости от состава ила. По данным Ю.И. Сорокина (1958а), в серых илах Рыбинского водохранилища в 1954 г. в среднем содержалось 1,99 млрд.кл. бактерий, в торфянистых илах устьевых участков рек – 0,48, в незаиленных почвах открытого плеса – 0,13 млрд. бактерий на 1 г сырой массы. То же наблюдалось (Ярушек, 1978) и в водохранилищах Нижней Волги, где количество бактерий было минимальным в песчаных почвах и в 5–10 раз большим в серых илах (табл. 100).

В трех рейсах по Волге от г. Калинин до г. Астрахани в 1972 г. нами были проанализированы грунты на содержание бактерий. С мая по октябрь число их изменялось (по трем-шести пробам ила в каждом водохранилище) от 0,7 до 2,3 млрд.кл./г (табл. 101). Средняя величина для всей Волги в этом году оказалась равной 1,35 млрд.кл./г. В 1971–1972 гг. в Рыбинском водохранилище были произведены определения сезонной динамики численности бактерий в грунтах (Романенко, Романенко, 1974). Самое малое количество бактериальных клеток было зимой, с января по апрель (около 0,6 млрд. кл./г), в мае число их стало постепенно возрастать и максимальных величин достигло в середине лета (до 2 млрд. кл./г) с колебаниями в среднем на шести станциях от 1,3 до 2 млрд. кл./г. Поздней осенью опять произошло снижение количества бактерий до 0,8 млрд.кл./м². В Куйбышевском водохранилище, по данным за 1966 г. (Иватин, 1969), с мая по октябрь количество бактерий в грунтах изменялось от 2,9 до 3,6 млрд.кл./г (рис. 82). При этом наблюдалось очень четкое возрастание численности бактерий в грунтах вдоль продольной оси водоема по направлению к плотине (от 2,3 до 4,5 млрд.кл./г).

Т а б л и ц а 100

Общее количество бактерий в донных отложениях
в зависимости от механического состава в Саратовском
и Волгоградском водохранилищах, млрд. кл./г
(уровень достоверности 0,05)

Характер грунта	Саратовское			Волгоградское		
	min	max	\bar{X}	min	max	\bar{X}
Песок	0.2	0.6	0.4 ± 0.1	0.2	1.4	0.6 ± 0.1
Песок заилен- ный	1.5	3.9	2.6 ± 1.8	0.3	8.6	3.2 ± 1.6
Ил серый	7.1	13.6	9.4 ± 5.8	2.2	17	9.0 ± 2.5
Глина	1	6.1	3.6 ± 4.7	1.2	15.1	6.3 ± 1.8

Т а б л и ц а 101

Общее количество бактерий в грунтах Волги в 1972 г.,
млрд. кл./г сырого вла

Место отбора проб	Май- июнь	Август- сентябрь	Октябрь	Среднее
Волга выше г.Калинина	0.9	1	-	1
Ниже г.Калинина	1	1.2	-	1.1
Угличская ГЭС	1.9	2	-	2
Рыбинское (по шести станциям)	1.2	1.3	0.9	1.1
Ниже г.Ярославля	1.5	2.1	1.8	1.8
Г. Юрьевец	1.6	1.2	1.2	1.3
У Горьковской ГЭС	-	2.4	2.1	2.3
Камское устье	1	1.1	0.9	1
Ниже г.Ульяновска	1.5	2.1	1.8	1.8
Г.Тольятти	1.2	1.4	1.2	1.3
Ниже г.Камышина	1	0.9	1	1
У Волгоградской ГЭС	-	1.5	1.9	1.1
Ниже г. Астрахани-Оля	0.5	0.9	-	0.7
Среднее	1.21	1.47	1.42	1.35

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает, что анализы не про-
водились.

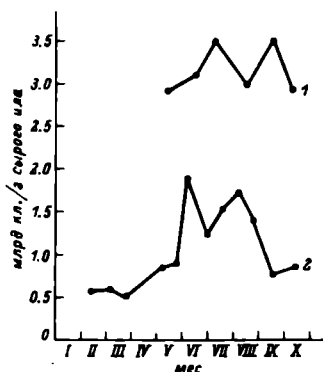


Рис. 82. Динамика количества бактерий в донных отложениях Куйбышевского (1) и Рыбинского (2) водохранилищ.

Полученные величины численности бактерий для волжских водохранилищ характерны в среднем для водоемов мезотрофного типа, но при этом содержание их, как было показано выше, сильно изменяется в зависимости от состава ила.

Деструкция органического вещества в донных отложениях

Данных по интенсивности деструкции органического вещества в донных отложениях волжских водохранилищ для того, чтобы подвести итоги по всему каскаду, пока еще недостаточно. Анализы по балансу кислорода в воде в стеклянных трубках над колонками ила (Hayes, McAulay, 1959; Гамбарян, 1962) в модификации В.И. Романенко и В.А. Романенко (1969) произведены лишь в Рыбинском, Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах, причем за полный вегетационный период лишь в первых двух. Потребление кислорода сильно зависит от состава донных отложений. В незаиленных и слабозаиленных песках в Рыбинском водохранилище летом за сутки потребляется от 24 до 100, в песках с наилком и в торфянистых грунтах 150-200, а в серых илах 150-300 мг O_2/m^2 (табл. 102). Интенсивность потребления кислорода определяется температурой воды в донных отложениях. Как правило, наименьшие величины деструкции на одном и том же участке водоема отмечаются при понижении температуры.

И в Рыбинском, и в Куйбышевском водохранилищах (Романенко, Романенко, 1969; Иватия, 1973) максимум потребления кислорода наблюдался в первой половине июня при достижении температуры 15-16 °C (рис. 83) и небольшой максимум — осенью. В первом случае усиление деструктивных процессов в илах объясняется тем, что при достижении 16 °C одновременно окисляются как восстановленные продукты анаэробного распада, накопившиеся в донных отложениях за зиму, так и взвешенные вещества, поступившие в донные отложения после половодья в конце лета. Окисляются также вещества, поступившие в результате отмирания фито- и зоопланктона.

Таблица 102

Потребление кислорода различными илами
в Рыбинском водохранилище

Место отбора проб	Характер ила	Потребление O_2 , мг/(м ² ·сут)
Устье Чеснавы	Мелкий песок с незначитель- ным наилом	24
Русло Мологи у Даремского заповедника	Песок	64
Русло Волги у ст. Коприно	"	95
В центре, у с. Наволок	Почва с песком	68
Русло Мологи у Первомайских островов	Песок мелкий с серым наилом	188
Пойма Мологи у с. Брейтово	То же	179
Пойма Шексны у затопленного с. Опьково	"	193
Устье Согожи	Серый ил с большим содержа- нием песка	134
Пойма Шексны у с. Измайлово	Торф с наилом и подстилающей дерюжкой	140
Русло Шексны у с. Опьково	Серый ил с песком	207
Пойма Шексны у Мяксы	Серый ил	188
Русло Шексны у Ягорбы	То же	228
Пойма Мологи у г. Боросо- глебск	"	246
Русло Мологи у с. Мишичино	Серый ил с коричневыми оттен- ком с примесью глины	291
Русло Шексны у затопленного г. Молога	Серый ил	291
Водохранилище у с. Средний Двор	Серый ил с наличием торфа	101
Русло Мологи у с. Леонтьев- ское	Серый ил	173
Пойма в устье Сиблы	То же	155
		230

За сутки в Рыбинском водохранилище в донных отложениях разрушается от 210 до 1050 т углерода органического вещества (табл. 103). В Саратовском водохранилище деструкция органического вещества в донных отложениях за счет аэробных процессов в песках изменяется от 14 до 117 мг С/(м²·сут), в серых илах от 49 до 299 мг С/(м²·сут), в Волгоградском водохранилище в песках от 44 до 159 и в серых илах от 42 до 295 мг С/(м²·сут) (Ярушак, 1978). В этих водохранилищах деструкционные процессы в донных отложениях составляют 7-10% от количества органического вещества, разрушаемого в воде летом. Но, как правило, при понижении температуры воды осенью относительные величины деструкции в илах возрастают, на что особенно обратил внимание А.Н.Дзакбан (1983). За навигационный период за счет аэробных процессов в Рыбинском водохранилище в илах разрушается

Т а б л и ц а 103

Потребление кислорода и разрушение органического вещества иловыми отложениями Рыбинского водохранилища в 1967 г.

Дата	Площадь водохранилища, км ²	Потребление O ₂ , мг/(м ² .сут)	Деструкция органического вещества в илах на весь водоем, т С/сут
30 мая	4660	350	610
13 июня	4660	610	1050
26 июня	4560	450	770
24 июля	4420	380	640
10 августа	4140	420	650
28 августа	4000	440	660
27 сентября	3800	310	440
11 октября	3700	170	240
17 октября	3660	150	210

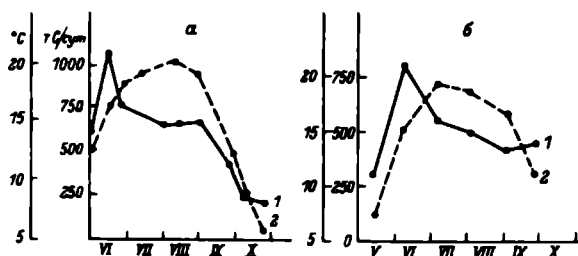


Рис. 83. Динамика интенсивности деструкции органического вещества в донных отложениях Рыбинского (а) и Куйбышевского (б) водохранилищ за счет аэробных процессов.

По оси ординат: слева — температура воды (2), справа — деструкция на весь водоем (1).

74 000–95 000 т С органического вещества, что в пересчете на 1 м² поверхности донных отложений составляет 18–23 г углерода, в Куйбышевском — 78 000 т углерода органического вещества, или 15 г С/м². От суммарной деструкции в воде и в донных отложениях последняя величина составляет 8,6–21% (табл. 104).

Как из длительных, так и из разовых наблюдений следует, что в более южных волжских водохранилищах в донных отложениях разрушается относительно меньше органического вещества, чем в северных. То же происходит и в Цимлянском водохранилище.

Т а б л и ц а 104

Интенсивность процессов разрушения органического вещества за счет аэробных процессов в Рыбнском и Кузбывшевском водохранилищах

Водохранилище	Год анализа	Деструкция органического вещества				% от суммарной деструкции в воде и илах
		в воде		в илах		
		т С	г С/м ²	т С	г С/м ²	
Рыбинское	1967	633000	146	95000	23	12
	1968	270000	67	74000	18	21
Кузбывшевское	1971	827000	159	78000	15	8,6

Т а б л и ц а 105

Основные элементы баланса органического вещества в Рыбнском водохранилище

	На весь водоем, $\times 10^3$ т С	Под 1 м ² , г С	%	Время проведения анализа
Приход				
Валовая продукция фитопланктона	330	78	39	С 1955 по 1970 г. * (средняя за 11 лет)
Продукция высшей водной растительности	14	3.5	1.6	По данным за 1965 г. (Белавская, Кутова, 1966)
Бактериальная ассимиляция CO ₂	9.6	2.4	1.2	С 1964 по 1969 г. (средняя за 5 лет)
Привнос органического вещества с водосборной площади и с атмосферными осадками	475	116	58	По данным за 1965 г.
И т о г о	828,6	199,9	100	
Расход				
Деструкция в воде летом	516	129	62	1958, 1965-1968 гг. (средняя за 5 лет)
Деструкция органического вещества в воде зимой	39	9	4.3	По данным за 1965 г.
Деструкция в иловых отложениях за счет аэробных процессов летом	84	21	10	С 1967 по 1968 г. (средняя за 2 года)
Деструкция органического вещества в иловых отложениях за счет аэробных процессов зимой	19	5	2.4	Рассчитано по коэффициенту Вант-Гоффа (K=3)
Сброс органического вещества с водой через плотину	179	44.7	21	По данным за 1965 г.
И т о г о	837	208.7	100	
Разница между приходом и расходом органического вещества	-8,4	-8,8	-	

* В 1956, 1957, 1962 и 1963 гг. анализы не проводились.

Если учесть, что часть органического вещества в донных отложениях разрушается и за счет анаэробных процессов, то приведенные цифры должны быть увеличены примерно в 1.5 раза.

В Рыбинском водохранилище, как в одном из наиболее изученных волжских водохранилищ, баланс продукции и деструкции органического вещества сводится к следующему (табл. 105).

Впервые балансы прихода и расхода органического вещества для Рыбинского водохранилища были составлены С.И. Кузнецовым и Ф.И. Безлером (1971 г.) для одного года (1965 г.), когда все составляющие его были изучены наиболее полно. Принос и вынос органического вещества были рассчитаны по перманганатной окисляемости воды с учетом водного баланса.

Результаты баланса (табл. 105) составлены по средним многолетним данным (Романенко, 1973б). Основные статьи прихода — валовая продукция фитопланктона и принос органического вещества с водосборной площади дают 39 и 58% органического вещества, продукция высшей водной растительности и суммарная величина ассимиляции CO_2 за счет хемосинтеза и гетеротрофной фиксации CO_2 дают вместе всего 3% органического вещества. В статье расхода основная доля приходится на деструкцию в воде — 62%, сброс в нижний бьеф — 21%, деструкцию в илах — 12.4%. Приход органического вещества в водохранилище составил 826.7, расход 837 тыс. т углерода, разница между приходом и расходом (—) 8.4 тыс. т С. Столь близкое совпадение итоговых величин баланса можно объяснить скорее случайностью, так как все наши методы анализа в натурных условиях далеки от совершенства, а деятельность организмов в ряде экологических ниш не учтена.

Бактериальные группы и интенсивность ряда бактериальных процессов

Сапрофитные бактерии. Микроорганизмы, вырастающие при посеве воды на стандартной питательной среде МПА, принято называть сапрофитными. В чистой и особенно чистой воде олиготрофных и мезотрофных водоемов количество сапрофитных бактерий от общего содержания микроорганизмов в воде составляет 0.003–0.03%.

На это соотношение обратили внимание еще первые исследователи, определявшие общее количество бактерий в водоемах (Разумов, 1932; Кузнецов, 1952). Они предложили в качестве индикатора чистоты воды использовать отношение общего числа бактерий к количеству сапрофитов, но при этом получаются очень большие числа, поэтому гораздо удобнее (Романенко, 1971в) использовать обратное отношение, выразив его в процентах (табл. 106).

Т а б л и ц а 106

Отношение числа сапрофитных бактерий к общему числу микроорганизмов как показатель чистоты воды

Водоем	Состояние воды	Отношение, %
Озера: Онежское, Ладожское, Байкал	Особо чистая	0.003 и меньше
Водохранилища: Рыбинское, Шекснинское, Братское	Чистая	0.03
Загрязненные реки или участки	Грязная	0.3
Сточные каналы, коллекторы сточных вод	Особо грязная	3 и более

В самом северном водохранилище Верхней Волги — Рыбинском — количество сапрофитных бактерий в среднем за 9 лет наблюдений с мая по ноябрь при отборе проб воды через каждые 15 сут составило 273 кл./мл. Из этого следует, что вода в этом водоеме довольно чистая, о чем свидетельствует и отношение сапрофитных бактерий к общему количеству микроорганизмов — 0.019% (табл. 107).

В целом для Волги численность сапрофитных бактерий такая же, как в водоемах мезотрофного типа, и лишь локально их содержится больше. Указанное выше отношение колеблется от 0.03 до 0.3. В воде близ городов количество бактерий, растущих на МПА, резко возрастает от 2 до 200 тыс. кл./мл. Вниз по течению от населенных пунктов тянется „шлейф“ из сапрофитных бактерий, через 3–5 км количество их заметно уменьшается, а через 10 км стабилизируется. По фарватеру их, как правило, меньше, чем у берегов.

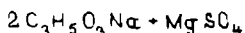
Сульфатредуцирующие бактерии.
В донных отложениях волжских водохранилищ постоянно встречаются в том или ином количестве сульфатредуцирующие бактерии (от единичных клеток до сотен тысяч на 1 г сырого ила). Интенсивность процессов редукции сульфатов проанализирована с помощью меченой серы (^{35}S) по М.В.Иванову (1956) в трех водохранилищах Волги (табл. 108). При этом наблюдается исключительно большая вариабельность процесса в различных пробах и илах разного состава — за сутки образуется от сотых долей до нескольких десятков миллиграммов сероводорода на килограмм ила. В Рыбинском водохранилище по усредненным данным на девятнадцать станциях за сутки образовалось 0.09 мг $\text{S}/\text{H}_2\text{S}$, в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах процессы протекали в 7–10 раз интенсивнее. Вспышка процесса обычно наблюдается во вновь созданных водохранилищах и продолжается 2–3 года, после чего постепенно затухает. Содержание сероводорода в среднем равно 101–130 мг $\text{S}/\text{кг}$ ила. Зачастую количество сероводорода (сульфидов) превышает содержание сульфатной серы. При интенсивности процесса редукции около 1 мг $\text{S}/(\text{кг}\cdot\text{сут})$ для накопления ука-

Таблица 107

Среднее количество сапрофитных бактерий
в различных водохранилищах Волги

Водохранилище	Сапрофитные бактерии, тыс. кл./мл	Общее количество бактерий, млн. кл./мл	% сапрофитных бактерий от общего количества	Литературный источник
Иваньковское	2	2	0.1	Марголина, 1966
Угличское	1.7	1.8	0.1	Тот же
Рыбинское	0.27	1.4	0.019	Романенко, 1971а
Горьковское	1.7	4.5	0.03	Кузнецов, 1959
Трасса будущего Чебоксарского	6.5	2.3	0.3	Тарасова, 1974
Куйбышевское	0.45	2.6	0.018	Ивантис, 1973
Саратовское	0.32	1.6	0.03	Дзюба, 1975
Волгоградское	2.2	2.65	0.074	Кудрявцев, 1971
Дельта Волги	3	3	0.1	Горбунов, 1963

завного количества сульфидов потребуется около 3 мес. Вероятно, какой-то определенный багаж сульфидов, который определяется содержанием избыточных катионов, постоянно присутствует в илах, вновь образующийся сероводород не связывается, а постоянно выделяется и окисляется на границе раздела вода-ил и в придонных слоях воды. Содержанием сульфидов определяется О-В потенциал донных отложений: чем больше сульфидов, тем ниже потенциал ила. Наиболее низкие значения потенциала в донных отложениях Рыбинского водохранилища отмечены в илах, где интенсивнее протекают процессы редукиции. Избыточное содержание сульфидов и особенно свободного сероводорода оказывает токсическое воздействие на организмы, а, с другой стороны, сульфатредукцию можно рассматривать как один из процессов разрушения органического вещества в анаэробных условиях. При редукиции сульфатов с использованием молочной кислоты на 1 мг образовавшегося сероводорода до углекислоты окисляются две молекулы органического вещества при уровне восстановления CH_2O .



Следовательно, при указанной в табл. 108 интенсивности редукиции сульфатов (около 1 мг $\text{S}/(\text{кг} \cdot \text{сут})$) в слое ила глубиной 3 см под 1 м² за сутки образуется около 30 мг H_2S , в результате чего деструкции подвергается около 60 мг органического вещества. Вероятно, это максимальные величины, которые могут разрушаться при наиболее благоприятной температуре в середине лета.

Таблица 108

Количество сульфатредуцирующих бактерий и интенсивность
редукции сульфатов в илах водоемных водохранилищ
(на сырую массу ила)

Водохрани- лище	Год проведе- ния ана- лиза	Колоче- ство бактерий, тыс.кл./г	Содержание, мг/кг		Редуция SO_4 , мг/(кг·сут)	Литературный источник
			SO_4	H_2S		
Рыбинское	1954, 1962	1.5	84	101	0.09	Соколов, Сорокин, 1957; Романенко, 1966
Горьковское	1956	528	24	106	0.99	Соколов, Сорокин, 1958
Куйбышевское	1957	55	90	130	0.67	Кравис, Сорокин, 1959

Из других групп анаэробных бактерий, которые могут оказывать влияние на разрушение органических соединений, в илах постоянно в большом количестве присутствуют денитрифицирующие бактерии (табл. 109), метанобразующие (несколько десятков и сотен тысяч на 1 г) (Романенко, 1966). Здесь же постоянно присутствуют (от 0,01 до 3 млн. кл./мл) маслянокислые бактерии (Дзюбан, 1983).

В водохранилищах много метаноокисляющих бактерий. При учете их методом радиоавтографии (Романенко, 19596) наибольшее количество колоний летом обнаруживается в придонных слоях воды и поверхностном слое ила (рис. 84). Зимой часто максимум численности этих бактерий находится непосредственно у льда, в тех местах, где скапливаются пузыри метана. В таких случаях здесь же наблюдается наименьшее содержание кислорода в толще воды — явление „перевернутого дна“. Разные виды метаноокисляющих бактерий при развитии на поверхности мембранных фильтров в атмосфере метана и в присутствии меченого ^{14}C -карбоната дают разной плотности радиоавтографы на фотоплёнке: из водянистых колоний получаются слабые отпечатки, черные отпечатки дают штаммы с колониями плотной консистенции, чаще пигментированные — розовые и др.

В Рыбинском водохранилище определено также содержание водородокисляющих бактерий (Романенко, 1966). Летом и осенью количество их в воде находится в пределах 6–280 в 1 мл, а в поверхностном слое ила достигает нескольких сотен тысяч (табл. 110). Их микроколонии после роста на бедной питательной среде в присутствии водорода и $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$ дают очень четкие радиоавтографы на фотографических пленках (рис. 85). По-видимому, из всех хемосинтезирующих бактерий водородокисляющие наиболее распространены в водоемах и доминируют по численности.

Как и в большинстве водоемов, в воде водоемных водохранилищ очень мало азотфиксирующих бактерий рода *Azotobacter*. На элективной питательной среде Эшби при посевах 1 мл воды вырастают единичные клетки. Значительно больше их находится в

Т а б л и ц а 109

Количество анаэробных бактерий ряда физиологических групп в донных отложениях Рыбинского водохранилища, тыс. кл./г сырого ила

Место взятия пробы	Глубина от поверхности ила, см	Сульфатредуцирующие на среде Крайкова-Сорокина	Денитрифицирующие на среде Гильта-агаризованной	Метанобразующие на среде с ацетатом
С. Коприно	0-1	1	120	0
	9-10	0,1	150	0,2
Затопленный г. Молога	0-1	1	210	-
	9-10	0,1	90	-
С. Измайлово	0-1	4	270	0,1
	9-10	0	200	0
С. Средний Двор	0-1	0,2	190	0,3
	9-10	0	-	0
С. Наволок	0-1	1	150	1,6
	9-10	0	-	0
С. Брейтово	0-1	2	170	0,5
	9-10	0	60	5,9

Т а б л и ц а 110

Количество водородокисляющих бактерий в придонных слоях воды и в илу Рыбинского водохранилища в 1961 г.

Станция	Вода	Ил	Вода	Ил	
				слой ила, см	количество бактерий
	Июнь			Ноябрь	
Русло Волги: у с. Коприно	80	108000	31	0	330000
у затопленного г. Молога	17	40000	280	0	162000
Русло Молога у с. Брейтово	22	340000	50	10	7000
				0	52000
				10	15000
				15	2000
С. Средний Двор	47	140000	59	0	34000
С. Наволок	12	13000	15	0	16000
С. Измайлово	6	15000	20	0	165000

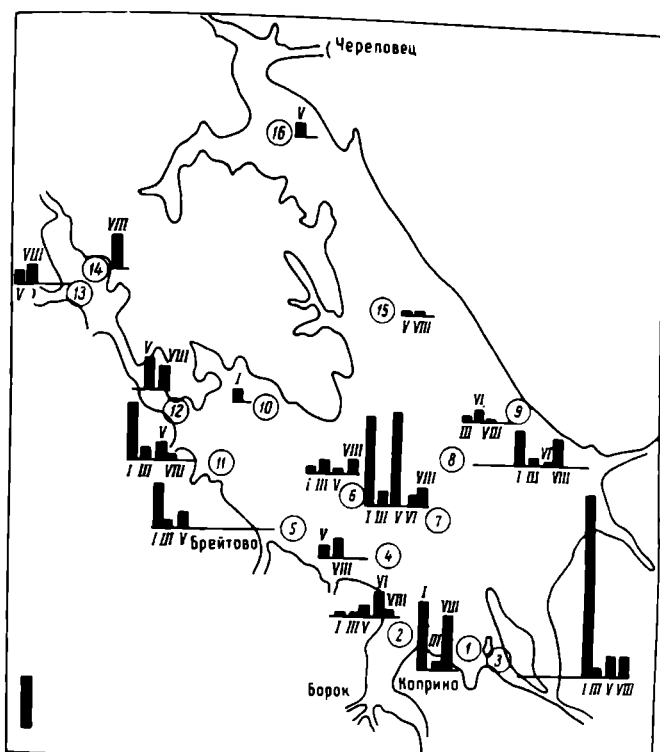


Рис. 84. Количество метанооксиляющих бактерий в 1 мл придонной воды в Рыбинском водохранилище в 1959 г.

Цифры в кружках – номера станций. Римские цифры – месяцы.
Эталон – 50 бактерий.

в поверхностном слое донных отложений (несколько десятков, сотен и тысяч на 1 г сырого ила)

Лишь в Рыбинском водохранилище с помощью ацетиленового метода определена интенсивность фиксации микроорганизмами свободного азота (Кузнецов и др., 1977; Саралов, 1979). Сейчас стало совершенно ясно, что основная роль в фиксации свободного азота в воде принадлежит синезеленым водорослям – *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis*, а в донных отложениях бактериям



Рис. 85. Радиоавтографы микроколоний водородокисляющих бактерий, помеченных ^{14}C в процессе хемосинтеза при развитии на мембранном фильтре в атмосфере водорода на среде с $^{14}\text{CO}_2$.

Т а б л и ц а 111

Интенсивность фиксации свободного азота в воде и илах Рыбинского водохранилища

Объект	1973 г.	1974 г.	1973 г.	1974 г.
	г $\text{N}/\text{м}^2$ за навигацию		тыс.т N на весь водоем за год	
Вода	0.5	0.6	1.6	2.5
Донные отложения	0.3	0.4	1.7	2.3
Сумма	0.8	1	3.3	4.8

рода *Clostridium*. В некоторых случаях при наличии метана в придонных слоях воды и в зоне термоклина азот могут фиксировать метанокисляющие бактерии рода *Methylosinus*.

Количество азота, фиксируемое в толще воды глубиной около 5 м, в водохранилище почти равно фиксации в грунтах глубиной 20 см (табл. 111).

Суммарное количество фиксированного свободного азота в водной толще Рыбинского водохранилища равно 8–10% от общего содержания, а в донных отложениях фиксируется примерно 10% от поступающего сюда в процессе седиментации связанного азота. Учитывая некоторые недостатки ацетиленового метода, можно считать, что эти цифры несколько занижены.

Имеющиеся попытки определения интенсивности процессов нитрификации и денитрификации в водоемах с помощью ингибирования ферментных систем, осуществляющих некоторые химические реакции, следует признать совершенно неудовлетворительными.

ЕВТРОФНЫЕ ВОДОХРАНИЛИЩА

Микрофлора и микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества в днепровских водохранилищах

Днепр — одна из крупнейших рек Европы. Длина — 2285 км, водосборная площадь — 482 тыс. км², годовой сток — 52 км³. По количеству водохранилищ и их изученности Днепр занимает второе место после Волги. Первым в 1932 г. было создано Запорожское водохранилище, восстановленное вновь после войны в 1946 г. В 60–70-е гг. сооружены еще пять водохранилищ, и таким образом река стала почти полностью зарегулированной (рис. 86). Днепр делится на Верхний (от истоков до г. Киева — 1375 км), Средний (до Запорожья — 570 км), Нижний (до устья — 340 км). Водосборная площадь Верхнего Днепра расположена в Полесье, на подзолистых, суглинистых и супесчаных почвах, Среднего — в лесостепной зоне на мощных черноземах и подзолах, Нижнего — в степной зоне с южными черноземами и каштановыми почвами.

В каскаде днепровских водохранилищ сосредоточено около 70% пресных вод Украины. Суммарная площадь их водного зеркала равна 7 тыс. км², объем около 44 км³. Наименьшие из водохранилищ Каневское и Запорожское, самые большие Кременчугское и Каховское. В целом это мелководные водоемы: средняя глубина Каневского водохранилища 3,9, Каховского 8,5 м, средняя глубина всего каскада 5,8 м (табл. 112). Степень зарастания площадей высшей водной растительности колеблется от 7,9 до 20,4% (Зеров, 1976; Корелякова, 1977).

По химическому составу воды Днепра относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу с суммой солей 268 мг/л, содержание которых не сильно изменяется по всему каскаду. Весьма незначительное содержание в воде сульфатов, хлоридов и железа (табл. 113). Несмотря на интенсивно протекающие процессы образования органического вещества в процессе фотосинтеза и поступления аллохтонных веществ, содержание органических соединений в воде не велико и мало изменяется по всему каскаду (от 10,5 в Днепродзержинском до 12,9 мг С/л в Киевском), что свидетельствует о том, что бактериальные процессы деструкции органического вещества протекают здесь весьма интенсивно и уравновешивают процессы поступления. Любопытно, что средние величины концентрации органических веществ и перманганатная окисляемость соотносятся между собой как 1 : 1, что было уже отмечено и на других водоемах (Скопичев, Бакулина, 1966).

О благоприятных условиях для жизнедеятельности микроорганизмов свидетельствует высокая температура воды. Среднемесячные

Гидрологическая характеристика днепровских водохранилищ

Водохранилище*	Площадь, км ²	Объем, км ³	Водооб- мен, раз в год	Средняя глубина, м	Степень зараста- ния, %	Температура воды средняя из среднеме- сячных с ап- реля по но- ябрь, °С	Отложение взвесей за год	
							на весь водоём, $\lambda = 10^3$ т	заклеивание, мм
Киевское	922	3.73	12	4	32	14.2	2030	1.8
Каневское	564	2.62	17	3.9	-	-	-	-
Кременчугское	2250	13.5	3	6	6.8	15.3	8560	3.1
Днепрозер- жинское	567	2.45	19	4.3	-	15.1	3530	5.5
Запорожское	410	3.3	13	8	-	15.9	3670	7.1
Каховское	2150	18.2	2.5	8.5	2	16	21310	7.6
Сумма или среднее	$\Sigma=6863$	$\Sigma=43.8$	$\bar{X}=11.1$	$\bar{X}=5.8$	-	$\Sigma=15.3$	$\Sigma=39100$	$\bar{X}=5$

* По температуре приведены осредненные данные по результатам, приведенным в книге: "Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Каскад днепровских водохранилищ". Степень зарастания приведена по данным И.Л.Кореяковой (1977).

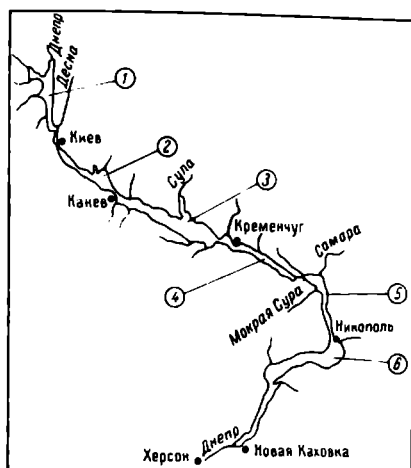


Рис. 86. Карта-схема водохранилищ Днепра.

1 - Киевское; 2 - Каневское; 3 - Кременчугское; 4 - Днепро-дзержинское; 5 - Запорожское; 6 - Каховское.

величины температуры воды с апреля по ноябрь по многолетним данным колеблются от 14,2 (в Киевском - северном) до 16,0 °С. (в Каховском - самом южном). Это на 3-4 °С выше, чем, например, в волжских водохранилищах за эти месяцы, что определяется широтностью, глубинами и объемом водных масс. В целом по каскаду происходит интенсивная переработка берегов. Это один из важных источников поступления органических соединений в водохранилища.

Вода днепровских водохранилищ содержит большие количества биогенных элементов, из них особенно важны: общего азота 2,1 мг/л, фосфора 0,094 мг/л. По данным ЦСУ (цит. по: Денисова, 1979), в 1972 г. на поля Украины было внесено 673 тыс.т азота, 149 тыс.т фосфора, 294 тыс. т калия. Исходя из литературных данных, по которым около 30% азота удобрений попадает в водоемы и около 1 кг фосфора в водоемы поступает с каждого гектара, А.И. Денисова (1979) подсчитала, что в водохранилища днепровского каскада должно было поступить 202 тыс. т азота, 13 тыс.т фосфора и 88 тыс.т калия. Мелководность способствует активному обмену биогенными элементами между донными отложениями и водой.

Указанные выше условия способствуют интенсивному развитию фитопланктона и высокой первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза. Во всем каскаде днепровских водохранилищ господствуют диатомовые и синезеленые водоросли.

Т а б л и ц а 113
Химический состав воды днепровских водохранилищ *

Водохранилище	Сумма ионов	Ca	Mg	Fe _{общ}	Na+K	Карбонаты, мг C/л	SO ₄ , мг S/л
		мг/л					
Киевское	253	43	11.5	0.53	13.8	31.8	6.7
Кременчугское	268	45	10.6	0.27	9.9	33	6.8
Днепродзержинское	248	48	7.5	0.18	14.8	33	7.3
Запорожское	287	45	12.3	0.2	16.7	32	9.6
Каховское	282	46	10.8	0.2	16.9	35.8	12.6
Среднее	268	45	10.5	0.28	14.4	33.2	8.6

Т а б л и ц а 113 (продолжение)

Водохранилище	Cl	Si	N _{общ}	P _{общ}	Органиче- ское ве- щество, мг C/л	Перман- ганат- ная окис- ляемость, мг O/л	Цветность по ХК шкале, градусы
	мг/л						
Киевское	17	3.6	2.2	0.072	12.9	12.5	105
Кременчугское	12.7	3.9	1.9	0.101	12.9	11.9	50
Днепродзержинское	10.5	4.3	-	0.124	10.5	13.9	33
Запорожское	15.5	4.2	-	0.081	11.2	10.7	27
Каховское	18	3.9	2.1	0.094	12.1	10.9	53
Среднее	17.4	3.9	2.1	0.094	11.9	11.9	54

* Химические данные осреднены нами по результатам, приведенным в книгах (Алмазов и др., 1967; Денисова, 1979).

В среднем за сезон биомасса водорослей колеблется от 6 г/м³ в Кременчугском и Киевском водоемах до 8.3 г/м³ в Днепровском, т.е. больших различий не наблюдается. В зависимости от уровня-го режима и глубины сырая биомасса водорослей постепенно на-ростает от Киевского до Запорожского от 27.7 до 66.6 г/м², при среднем для каскада 46.6 г/м².

Из двух доминирующих групп водорослей биомасса синезеленых постепенно возрастает в составе общей биомассы от верхнеднепров-ских водохранилищ к южным - от 27.7 в Киевском до 62.9% в Каховском, в то время как содержание диатомовых уменьшается соответственно от 63 до 27.3%. Зеленые водоросли составляют в биомассе 4.7%, остальные 7.2%.

Интенсивность фотосинтеза за вегетационный период колеблется от 144 в Киевском до 348 г C/м² в Кременчугском водохрани-лище, т.е. величины, характерные для умеренно- и высокоевтроф-ных водоемов (Визберг, 1960; Романенко, 1973б). Средняя ин-тенсивность фотосинтеза для всего каскада равна 240 г C/м² (табл. 114). Эффективность использования солнечной энергии фи-топланктоном колеблется в 2 раза в различных водохранилищах и равна 0.21-0.44% от суммарной проникающей в воду радиации.

Т а б л и ц а 114

Продукция и разрушение органического вещества
и численность бактерий в днепровских водохранилищах

Водохранилище	Фотосинтез фитопланктона		Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном, %	Продукция высшей растительности		
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м ² , г С		на весь водоем, тыс. т С	на весь водоем, г С/м ²	на площадь зарослей, г С/м
Киевское	132	144	0.21	18,3	19,9	62
Кременчугское	783	348	0.44	45,9	20,4	299
Днепродзержинское	131	231	0.33	-	-	-
Запорожское	84	205	0.21	-	-	-
Каховское	582	271	0.24	17	7,9	395
Итого	$\Sigma=1712$	$\bar{X}=240$	$\bar{X}=0.29$	-	-	-

Т а б л и ц а 114 (продолжение)

Водохранилище	Разрушение органического вещества в воде		Количество бактерий		Отношение сапрофитов к общему числу, %
	на весь водоем, тыс. т С	под 1 м ² , г С	общее, млн. кл./мл	сапрофитов, тыс. кл./мл	
Киевское	144	156	4,3-2,4	5-0,8	0,1-0,05
Кременчугское	505	224	5,2-3	5,8-1	0,1-0,03
Днепродзержинское	126	222	7,9-3,4	5,9-0,4	0,07-0,01
Запорожское	111	272	19,3-3,9	1,1-0,4	0,06-0,01
Каховское	794	378	6-4,5	1,5-0,3	0,03-0,006
Итого	$\Sigma=1680$	$\bar{X}=250$	8,5-3,4	2,9-0,6	0,03-0,02

* Данные по продукции и разрушению взяты из книги А.Д.Примаченко (1981) по бактериям из книги Д.З.Гак (1975) и статьи Л.Е.Михайленко с соавторами (1977). По количеству бактерий даны два результата: в левой колонке - в первые годы создания водохранилища, в правой - после некоторой стабилизации.

Это в 1.5-2 раза выше, чем в волжских водохранилищах. Эти величины следует считать завышенными, так как в большинстве случаев нет данных по самым малопродуктивным месяцам (ноябрь, декабрь, март, апрель). Если средняя эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном равна 0.29%, то с учетом сказанного она будет близка к 0.2%. Ст 8 до 20 г С/м² органического вещества в расчете на всю площадь водоема образуется за счет фотосинтеза высшей водной растительности. В суммарной величине продукции фитопланктона и макрофитов последняя составляет 3-12%.

Столь интенсивное образование органического вещества¹ способствует бурному развитию микроорганизмов, жизнедеятельность которых в днепровском каскаде изучена пока лишь в общих чертах.

Общее количество микроорганизмов в воде днепровских водохранилищ в среднем выражается величинами, лежащими в пределах 2-10 млн.кл./мл. Особенно велико число бактерий было в первые годы после заполнения водохранилищ, когда численность их достигала на отдельных участках нескольких десятков миллионов на 1 мл. После периода стабилизации деструкционно-продукционных процессов содержание микроорганизмов уменьшилось в 2-3 раза, но тем не менее и сейчас средняя величина численности для всего каскада равна 3,4, наименьшая в Киевском - 2,4 и наибольшая в Каховском - 4,4 млн.кл./мл. Как и в других водоемах подобного типа в них наблюдается определенная сезонная динамика численности бактерий: меньше их отмечено зимой, больше - весной в период половодья и осенью после отмирания основной массы фитопланктона. Названной численности бактерий соответствуют большие биомассы 0,28-0,45 мг С/л. При времени удвоения количества бактерий, равном в среднем 31 ч (для водохранилищ Волги - 48 ч), продукция бактериальной биомассы равна 123 г С/м² за навигационный период с колебанием от 76 в Киевском до 232-213 г С/м² в Кременчугском и Каховском. Примечательно, что большие величины продукции бактериальной биомассы отмечены в водохранилищах с наименьшей водообменностью. Возможно, это свидетельствует о том, что именно в водоемах подобного типа происходит переработка основной массы аллохтонных органических соединений. В этих водохранилищах (табл. 115) наблюдаются и максимальные величины вылова рыб на единицу площади - 35 и 33 кг/га рыбы в сырой массе соответственно, в то время как в Киевском она равна 16 кг/га (Исаев, Карпова, 1980).

Столь же велико количество сапрофитных бактерий, обитающих в водной массе, в среднем - 0,6-2,9 тыс.кл./мл. Соотношение между количеством сапрофитов и общим количеством как показатель чистоты воды равно 0,02-0,04%, что соответствует чистой и умеренно загрязненной воде.

В донных отложениях содержание бактериальных клеток достигает 70 млрд.кл. при средней величине для всего каскада 37 млрд.кл./г сырого ила. Такие величины численности бактерий, вероятно, определяются большими поступлениями органического вещества в донные отложения в процессе седиментации, что в свою очередь связано с малыми глубинами этих водохранилищ. Хотя прямых анализов по деструкции органического вещества

¹ В днепровских водохранилищах на мелководьях интенсивно протекают процессы фотосинтеза донных фитопланктонов (Владимирова, 1972; Костикова, 1976), но поскольку данных по их продукции немного, а по другим водоемам и совсем отсутствуют, то мы не приводим эти результаты, так как они находятся еще в стадии методических разработок.

Т а б л и ц а 115

Соотношение между промысловой рыбопродуктивностью и продукцией фитопланктона (в сырой массе) в днепровских водохранилищах

Водохранилище	Уловы рыбы*		Фотосинтез фитопланктона г/(м ² ·год)	Уловы рыбы, % от продук- ции фитоплан- ктона
	кг/га	г/м ²		
Киевское	16	1,6	1440	0.11
Каневское	10,5	1,05	—	—
Кременчугское	33	3,3	3480	0.09
Днепродзержинское	31	3,1	2310	0.13
Запорожское	14,3	1,43	2050	0.07
Каховское	35	3,5	2710	0.13
Среднее	23,3	2,33	2398	0.11

* Уловы рыбы приведены как средние за последние 3–6 лет. В ряде случаев были отброшены данные по уловам за первые несколько лет — низкие значения, когда промысел еще не стабилизировался.

в донных отложениях днепровских водохранилищ нет, но по количеству обитающих в них бактерий можно предположить о весьма значительном разрушении массы органических соединений, хотя это пока не учтено в балансах по Днепру. Несомненно, при учете деструкционных процессов в донных отложениях продукционно-деструкционный баланс в этом каскаде будет отрицательным.

Большой интерес, определяемый практической значимостью, вызывает сопоставление рыбной продукции с поступлением в экосистему органического вещества. Однако это связано с большими трудностями. Во-первых, мы пока можем реально использовать лишь первичную продукцию органического вещества, образуемого в процессе фотосинтеза фитопланктона. Количественные закономерности перехода биомассы макрофитов, фитобентоса и прочее в полезную продукцию пока еще не ясны. Кроме того, не всегда можно рассчитать настоящую рыбопродуктивность, а лишь ту ее часть, которая ихтиологами называется „промысловой“. Во многих водоемах не поддается точной оценке любительское рыболовство, которое, по прикидочным данным А.Г.Поддубного (Гыбинское водохранилище..., 1972), может составлять иногда чуть ли не половину добываемой рыбы. Во многих водоемах, по данным В.Г.Дауко, Г.Г.Винберга, А.Ф.Карпович, А.Н.Яковлевой, R.W.Sheldon et al., M.J.Burgis, I.G.Dunn, L.Kajak и др., вылов рыбы составляет 1/3 рыбопродуктивности (цит. по: Бульон, Винберг, 1981): $Y_f = 1/3 P_f$ (Y_f — вылов, P_f — продукция рыб). Из сопоставления вылова и продукции рыбы в 21 водоеме Л.П.Пискаришвили вывел уравнение: $Y_f = 5.6 \cdot 10^{-6} \cdot P_f^{1.03}$.

По данным А.И. Исаева и Е.И. Карповой (1980), за последние годы промысловая рыбопродуктивность в днепровских водохранилищах колеблется от 10.5 в Каневском до 35 кг/га в Каховском (табл.115). Из сопоставления продукции сырой биомассы водорослей и сырой биомассы рыбы следует, что в водохранилищах Днепра промысловая рыбопродуктивность колеблется от 0.07 в Запорожском водохранилище до 0.13% в Днепродзержинском от продукции фитопланктона. Из приведенных данных вытекает ряд важных закономерностей. Во-первых, поражает не слишком большое отклонение по отдельным водохранилищам количества вылавливаемой рыбы в процентах от первичной продукции органического вещества от средней величины для всего каскада - не более чем в 1.5 раза. Это же наблюдается и в других каскадах, например в волжском. Из этого следует, что имеется определенное равновесие между продукцией органического вещества и изъятием полезной продукции. Во-вторых, это возможно лишь в случае, если промысел автоматически регулируется рыбной продукцией, т.е. возможностями, поэтому дальнейшее усиление вылова может привести к пагубным последствиям. Эффективная производительность экосистемы в целом в евтрофированных водохранилищах Днепра примерно в 2 раза выше, чем в мезотрофных водохранилищах волжского каскада. Возможно также, что по этим данным можно в какой-то степени регулировать эффективность промысла.

Микрофлора и микробиологические процессы
в водохранилищах Днестра,
Дона, Альгетти и Куры

В бассейне Днестра и Дона находится ряд евтрофных водохранилищ, различающихся по морфометрии, но близких по продукционно-биологическим показателям. Крупнейшее из них Цимлянское водохранилище, расположено в пределах Волгоградской и Ростовской областей. Площадь водного зеркала его 2700 км². По сравнению с ним водохранилища Молдавии очень маленькие - от 0.75 до 6.8 км² (табл. 116). Такие же примерно водохранилища расположены на Кавказе, на Нижнекартлийской равнине (Цхомелидзе, 1976). Для сравнения их с северными водоемами в табл.116 приведены также средние величины температуры воды (Ярошенко и др., 1965; Цискаришвили, 1976). Расположены эти водоемы южнее 49° с.ш., а потому имеют более длительный вегетационный период по сравнению с водохранилищами Днепра, Волжско-Камского бассейна и более высокую температуру воды. Водосбор Днестра и Дона находится на богатых черноземах, темно-серых лесных песчаных почвах, а Куры и Алгети - на богатых каштановых почвах. Сумма атмосферных осадков колеблется от 450 до 600 (мм·год). В бассейне Днестра происходит настолько интенсивный смыв почвы, что с каждого гектара ее выносятся около 16 т за год (данные Б.В. Полякова, цит. по: Бызгу и др., 1964). Поступающие в во-

Т а б л и ц а 116

Морфометрия, прозрачность и средняя температура воды
в водохранилищах бассейна Днестра, Дона, Алгетти и Куры

Водохрани- лище	Площадь, км ²	Объем, млн.м ³	Средняя глубина, м	Температу- ра воды с 1У по XI, °С	Прозрачность воды по дис- ку Секки, м
Цимлянское	2700	23800	8.8	-	0.85
Дубоссарское	6.8	500	7.5	15.1	0.8
Лазовское	0.75	1.7	2.5	16.4	0.7
Комратское	1.7	4	2.4	16.5	0.25
Кишкаринское	1	1.2	1.2	16.1	0.3
Марабдинское	0.15	0.5	3.3	18.8	0.8
Кумисское	3.4	15	3.4	17	0.3

дохранилище воды содержат большое количество органико-минеральных взвесей, и поэтому прозрачность воды невелика – несколько десятков сантиметров. Например, в Дубоссарском водохранилище за год поступает 7,8 млн.м³ взвесей, через плотину сбрасывается всего лишь 3,8%. Поэтому полное заиливание мертвого объема чаши произойдет через 18–20 лет и срок эксплуатации его будет равен 33 годам (Корчинский, 1973). Еще интенсивнее происходит заиливание малых водохранилищ Молдавии.

В Цимлянском водохранилище за 5 первых лет эксплуатации поступило 144,5 млн. м³ взвесей (Коккоулин, 1961). Поступающие взвеси оказывают большое влияние на содержание бактерий в этих водоемах, так как каждая взвешенная частица несет на себе микроорганизмы. Поступающие со взвесями органические вещества первоначально в воде, а затем в донных отложениях подвергаются разрушки. В водоемах подобного типа взвешенные частицы – один из важнейших источников аллохтонных поступлений органического материала.

В отличие от олиготрофных водоемов в евтрофных поступающие частицы значительно богаче органическими веществами. Сюда больше приносится и циркулирует биогенных элементов. Для продуцирования значительных величин органического вещества достаточно прозрачности воды в 30–50 см. Здесь мы видим ярчайшее влияние почвенно-климатических условий на внутриводоемные процессы и богатство водоемов в целом.

Повышенная минерализация воды – одна из характерных черт евтрофных водоемов. Например, электропроводность воды мезотрофных волжских водохранилищ колеблется в пределах 100–200 мкСм, а в Цимлянском водохранилище летом 1965 г. она изменялась от 250 до 653 мкСм (Кузнецов, Романенко, 1967).

По химическому составу воды отдельные водохранилища относятся к гидрокарбонатно-кальциевому классу, сульфатно- и хлоридно-натриевого, Кишкаринское водохранилище к сульфатно-маг-

ниевому. Сумма ионов в Цимлянском и Дубоссарском колеблется около 303-397, в малых водохранилищах Молдавии в пределах 1240-2930 мг/л. В Лазовском, Комратском и Кишкаринском водохранилищах в воде содержится много сульфатов (табл.117) и мало кремния, в Кумисском сумма ионов достигает 4500 мг/л. К сожалению, по всем этим водохранилищам приводятся лишь минеральные формы азота, содержание которых из-за интенсивно протекающих процессов фотосинтеза невелико, основная масса биогенов находится в клетках водорослей, бактерий, растворенном и взвешенном косном органическом веществе. Перманганатная окисляемость воды в Цимлянском водохранилище равна 6,5, в Дубоссарском - 13,9 и в малых водохранилищах колеблется от 33,1 до 43,4 мг О/л (Фесенко, 1955; Фесенко, Зенин, 1955; Горбатенький, Бызгу, 1964). В Марабдинском и Кумисском - 7,5 и 22 мг О/л (Цискаришвили, 1976).

В водохранилищах интенсивно протекают процессы фотосинтеза и деструкции, чему способствуют высокая инсоляция, температура, длительный вегетационный период, большое содержание биогенных элементов. В Цимлянском водохранилище господствуют диатомовые и синезеленые, общая биомасса фитопланктона за 11 лет с 1953 по 1974 г. равна 6,4, с колебаниями от 2,3 до 21,8 мг/л в сырой массе (Лапицкий, 1976; Мирошниченко и др., 1976). По количеству таксонов в Дубоссарском водохранилище преобладают протококковые, эвгленовые, диатомовые и синезеленые, в то время как по численности первое место принадлежит синезеленым, второе - диатомовым. По биомассе на первом месте находятся диатомовые, а в отдельные периоды синезеленые (Бызгу и др., 1964; Шаларь, 1964). В Кумисском и Марабдинском водохранилищах ведущую роль играют зеленые и диатомовые, сырая биомасса водорослей в среднем равна 190 в первом и 80 мг/л во втором (Арсенашвили, Цискаришвили, 1976).

Продукция фитопланктона колеблется в пределах 212-436 г С/(м²·год), что характерно для евтрофных водоемов (Винберг, 1960). Лишь в Цимлянском водохранилище продукция фитопланктона несколько превышает деструкцию, да и то без учета деструкционных процессов в донных отложениях. В водохранилищах Молдавии деструкция органического вещества в водной толще превышает продукцию фитопланктона в 1,5-2 раза (табл. 118). В среднем за 4 года в Дубоссарском водохранилище первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза равна 25 178 т углерода, деструкция - 31 707 т углерода. Суммарное поступление органического вещества (фотосинтез + аллохтонное) в среднем за год составляет 85 812 т углерода, расход (деструкция + сток в нижний бьеф) равен 78 775 т углерода, т.е. баланс положительный, превышение прихода над расходом 7037 т углерода органического (табл. 119).

В водохранилищах с небольшими глубинами (2-3 м) водоросли в среднем более или менее равномерно распределяются в толще

Т а б л и ц а 117

Химический состав воды в водохранилищах
бассейна Дона и Днестра

Водохра- нилище	Сумма ионов	Ca	Mg	Fe _{общ}	Na+K	Карбо- наты, мг С/л
мг/л						
Цимлянское	303	53.1	13	0.013	-	35
Дубоссар- ское	397	59	13.3	0.24	34.2	40.7
Лазовское	1920	74	97	0.16	371	135
Комратское	1240	59	38	0.25	282	54
Кишкарин- ское	2930	67	101	0.3	733	98
Марабдин- ское	1000	240	40	1.7	150	30
Кумисское	4500	290	110	-	1000	49

Т а б л и ц а 117 (продолжение)

Водохра- нилище	SO ₄ , мг S/л	Cl	Si	P _{минер}	N _{минер}	Перман- ганатная окисляе- мость, мг O/л
мг/л						
Цимлянское	11.4	17.7	-	0.023	0.30	6.5
Дубоссар- ское	16.3	31	3.21	0.06	2.16	13.9
Лазовское	193	102	1.78	0.142	1.35	36
Комратское	125	168	1.3	0.055	1.29	33.1
Кишкарин- ское	463	117	1.63	0.081	1.95	43.4
Марабдин- ское	70	40	-	0.004	0.49	7.5
Кумисское	400	300	-	0.004	0.21	22

воды. В Цимлянском водохранилище при постоянном волнении они относительно равномерно распределяются в эвфотической зоне до глубины утроенной прозрачности по диску Секки, глубже содержание их уменьшается в 3-5 раз.

С учетом отрицательного воздействия инсоляции в поверхностных слоях воды оптимальные величины фотосинтеза находятся в слое 0.6-0.9 м. В заливах с большим скоплением синезеленых водорослей в Цимлянском водохранилище в процессе фотосинтеза за сутки выделяется до 35 г O₂ под 1 м² поверхности (табл. 120).

В среднем на двадцати четырех станциях с учетом интенсивности фотосинтеза и деструкции по глубине и слоям воды валовая продукция органического вещества равна 10.6, деструкция

Таблица 118

Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и количество микроорганизмов в эвтрофных водохранилищах в бассейне Дона, Днестра, Алгеты и Куры

Водохранилище	Фотосинтез фитопланктона за год		Биомасса фитопланктона (сырая), мг/л	Деструкция органического вещества в воде за год	
	на весь водоем, тыс.т С	под 1 м ² , г С		на весь водоем, тыс.т С	под 1 м ² , г С
Шимлянское	995	418	6.4	940	395
Дубоссарское	25	436	1.91	32	739
Лазовское	0.16	212	1.31	0.35	467
Комратское	0.41	241	15.4	0.55	321
Кишкаринское	0.24	241	14.2	0.47	471
Марабдинское	64	424	23	77	514
Кумисское	1100	324	138	2060	607

Таблица 118 (продолжение)

Водохранилище	Количество бактерий		Биомасса бактерий		Сапрофитные бактерии на РПА		Продукция бактериальной биомассы с IV по X, мг С/л
	в воде, млн. кл./мл	в илу, млрд. кл./г	в воде, мг С/л	в илу, г С/кг	вода, тыс. кл./мл	ил, млн. кл./г сырой массы	
Шимлянское	2.5	1.4	0.16	-	-	-	21
Дубоссарское	5.3	35	0.34	2.2	2.4	789	2.9
Лазовское	15.8	-	0.86	-	5.3	-	10.3
Комратское	19.2	-	1.31	-	3.3	-	16
Кишкаринское	16.6	-	1.63	-	6.9	-	10.1
Марабдинское	1.5	-	0.09	-	-	-	-
Кумисское	7.4	-	0.66	-	-	-	-

10.4 г О₂/(м²·сут). Вероятно, при учете интенсивности разрушения органических веществ в донных отложениях должно наблюдаться небольшое превышение деструкции над продукцией.

Если принять, что в этом водохранилище основная масса органического вещества автохтонного происхождения, то, разделив его количество, определенное с помощью бихроматной окисляемости, на соответствующую величину продукции органического вещества на тех же станциях, можно рассчитать приблизительную величину „оборачиваемости“ органического вещества (табл. 121).

Т а б л и ц а 119

Поступление и расход органического вещества (т С)
в Дубоссарском водохранилище за ряд лет,
(по: Кривешиова, Борш, 1974)

Год	Фотосинтез фитопланктона	Деструкция органического вещества в воде	Поступление со стоком Днестра	Сброс через плотину
1964	14920	23126	101265	36600
1965	30800	22000	46736	69071
1971	32760	47160	45686	41595
1972	22230	34542	48848	41006
Среднее	25178	31707	60634	47068

Т а б л и ц а 120

Интенсивность фотосинтеза и деструкция
органического вещества в Цимлянском водохранилище
в июле-августе 1965 г., г О/(м²·сут)
(по: Кузнецов, Романенко, 1967)

Плес, участок	Число станций	Валовой фотосинтез			Деструкция		
		сред- ний	макси- маль- ный	мини- маль- ный	сред- няя	макси- маль- ная	мини- маль- ная
Дон выше Калача	3	8,61	9,9	6,18	5,29	6	4,8
Чирский	5	8,55	15,4	3,62	9,84	24,9	2,21
Потемкинский	9	17,8	35,3	6,85	14,3	22,8	7,01
Предплотинный	7	7,39	11,9	4,88	12	17	6,6
Среднее	6	10,6	18,1	5,38	10,4	17,7	5,16

Таким образом, эта величина в самые теплые месяцы вегетационного периода при температуре 24,4 °С в Чирском и Потемкинском плесах колеблется в пределах 4-7 сут, в Предплотинном - 7-10 сут. Отсюда видно, насколько интенсивно протекают процессы образования и распада органического вещества летом. По-видимому, эти величины максимальные. При более низкой температуре воды весной и осенью скорость оборота органического вещества должна резко замедлиться.

Общее количество бактерий в водохранилищах бассейна Дона и Днестра колеблется от 2,5 в Цимлянском до 19,2 млн.кл./мл в Комратском. Лишь в Цимлянском и частично в Дубоссарском водохранилищах (табл. 118) количество бактерий соответствует степени трофии этих водоемов, т.е. здесь преобладает автохтонная микрофлора. В малых водохранилищах Молдавии подавляющее количество бактериальных клеток в воде аллохтонного происхождения. Эти организмы принесены в водоем с водосборной площади, в основном с почвенными частями, о чем свидетельствует большое

Т а б л и ц а 121

Скорость оборачиваемости органического вещества
в Цимлянском водохранилище, июль-август 1965 г.

Плес	№ станции	Темпе- рату- ра воды, °С	Бихро- матная окисляе- мость, мг О/л „А“	Валовая продукция органическо- го вещества, мг О ₂ /(л·сут) „В“	Оборачива- емость ор- ганического вещества. сут („А“/„В“)
Чирский	33	25.8	28.6	5.6	5.1
	34	—	23.9	5.1	4.7
	36	26.2	90	14.4	6.2
Потемкинский	55	22.7	27.9	5.1	5.5
	42	24.6	25.5	3.5	7.3
Предплотинный	43	23.3	31	3.1	10
	45	23.8	15.5	1.5	10.3
Среднее	—	24.4	34.6	5.5	7.01

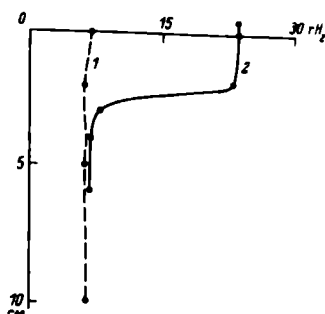
содержание органических взвесей и малая прозрачность воды. Обычно при оседании взвесей в таких водах количество бактерий сразу же уменьшается (Романенко, 1983а). Здесь наблюдается диспропорция между содержанием микроорганизмов и потреблением кислорода на дыхание. Столь большие величины численности можно назвать ложными, не соответствующими количеству и продукции органического вещества. На Кавказе большое количество бактерий (табл. 118), наблюдается в Кумисском водохранилище (Якобашвили, Цискаришвили, 1976). В данном случае мы имеем дело с евтрофными по другим (не по количеству бактерий) показателям водоемами.

Подобное явление наблюдается в олиготрофных и мезотрофных водохранилищах Средней Азии, где также ввиду громадного количества взвешенных водой взвешенных частиц численность бактерий непомерно велика и не соответствует степени их трофии. Продукция бактериальной биомассы в этих водоемах пока еще изучена слабо. В Цимлянском водохранилище за вегетационный период по примерным данным она равна 191 г С/м² (Мирошниченко и др., 1976), что составляет 45% от первичной продукции органического вещества фитопланктона. В водохранилищах Молдавии продукция бактериальной биомассы за этот же период достигает высоких значений: в Дубоссарском 1.7, Лазовском 0.6, Комратском 9.0, Кышарском 5.4 мг С/л (Кривенцова, 1971).

В доинных отложениях количество бактерий изменяется в 2–3 раза в зависимости от их физического состава. Например, в Цимлянском водохранилище в песчаных почвах количество их колеблется в пределах 0,13–0,36 млрд.кл./г (на сырую массу), в глинистых

Рис. 87. Окислительно-восстановительный потенциал в донных отложениях Цимлянского водохранилища.

1 - Чирский плес; 2 - Потемкинский плес. По оси ординат - глубина от поверхности ила.



почвах с наилком - 1.23, а в среднем за ряд-лет 1.43 млрд.кл./г (Катрешкий, 1976). В илах Дубоссарского водохранилища количество бактериальных клеток доходит до 35 млрд.кл./г. Столь большое содержание микроорганизмов в илах водохранилищ Молдавии - не результат интенсивного развития микроорганизмов в илах. Здесь также какое-то время господствует аллохтонная микрофлора, которая оседает на дно вместе со взвешенными частицами. Но они не находят здесь благоприятных условий для развития, так как содержание органического вещества в илах небольшое - 2.5-5.3% (Кожухарь, 1964). Быстрое наслоение ила приводит к резкому изменению физических параметров, аэробные условия сменяются анаэробными, и микроорганизмы, использующие свободный кислород, отмирают. По данным того же автора, среднегодовое заиливание в Комратском водохранилище составляет 9-10 см, в Лазовском 7.9 см, в Кашкаринском 15-20 см.

Совершенно особые условия создаются в донных отложениях в Цимлянском водохранилище. Казалось бы, в столь высокопродуктивном водоеме должны быть и очень богатые донные отложения. Но в водоемах подобного типа при глубинах 25-30 м бактериальные процессы разрушения органического вещества в толще воды протекают настолько интенсивно, что на экранирующий слой ила седиментируется очень мало легкоусвояемого органического вещества, поэтому бактериальные процессы протекают здесь не столь интенсивно, как можно было ожидать. То же самое наблюдается в некоторых евтрофных водохранилищах Кубы (Perez Eiriz et al., 1976).

В донных отложениях Цимлянского водохранилища наблюдается очень низкое значение окислительно-восстановительного потенциала (Кузнецов, Романенко, 1967; Шыба, 1971). Во многих пунктах E_h достигает (-) 240 (табл. 122). Эти величины отмечаются в самом поверхностном слое ила (0-1 см), а также на глубине 3-5-10 см. При слабощелочном pH 7.2-7.9 $\gamma H_2 = 6.5-7.7$ (рис.87). Такие низкие величины О-В потенциала объясняются протекающими процессами редукции сульфатов и накоплением сероводорода. Действительно, количество сульфатредуцирующих бактерий в илах ко-

Т а б л и ц а 122

Формы серы и интенсивность сульфатредукции в влах Шимильского водохранилища (на сырую массу)

№ станции	Содержание сульфатов, мг S/л	Содержание сульфатов, мг S/л	Интенсивность сульфатредукции, мг S / (л.сут)	Количество сульфатредуцирующих бактерий, тыс.кл./г		Тяжелые бактерии, тыс.кл./г		Слой ила от поверхности восты, см	pH	Eh	r H ₂
				0 см	5 см	0 см	5 см				
29	-	-	-	0.9	9	267	49	0-1	7.5	-190	8.4
30	-	-	-	-	10.9	-	-	0-1	7.5	-170	9.2
33	170	278	7.5	5	1.8	23	1	0-1	7.9	-165	10.1
35	-	-	-	6	0.3	113	0	Вода	7.5	+250	23.6
36	227	8.1	4.9	6.5	26	2060	-	0-1	7.5	+265	24.1
40	163	296	15.4	2.5	1.5	12	0	2	-	+250	23.6
42	-	-	-	7.5	2.3	14	0	3	-	-210	7.7
46	123	-	5.6	0.3	8	14	0	4	-	-240	6.8
47	170	120	7.8	8.6	11.5	Средний рост	43	6	7.5	-240	6.8
58	139	-	8.2	9.5	4.5	5	8	0.5	7.2	-180	8.2
40	-	-	-	-	-	-	-	1.5	-	-225	6.6
-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-210	7.1
-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-230	6.5
47	-	-	-	-	-	-	-	0-1	7.7	-170	9.5

Примечание. Прочерки означают, что анализы не проводились.

Т а б л и ц а 123

Количество бактерий различных физиологических групп
в Дубоссарском водохранилище

Физиологическая группа	В 1 мл воды	В 1 г сырого ила
	от-до	
Амилотические	54-6400	5000-22000000
Целлюлозные:		
аэробные	0-10000	1000-1000000
анаэробные	0-1000	1000-10000
Углеводородокисляющие	1-10000	1000-10 000 000
Метанобразующие	-	10000-1000 000
Метанокисляющие	0-9,3	-
Сульфатредуцирующие	-	10000-100000
Тионовые	-	10000-1000000

леблется от 0,3 до 26 тыс. кл./г ила. Как и вообще при учете физиологических групп бактерий на питательных средах, эти данные во много раз занижены (учет велся на среде Крайнова-Соркина). Среда, используемая сейчас (среда Постгейта), позволяют учесть значительно большее количество бактерий этой группы. Редукция сульфатов протекает с интенсивностью 4,9-15,4 мг S/(л·сут).

По всей вероятности, окисление сульфидов происходит не сразу (зависит от отсутствия кислорода в придонных слоях воды) и поэтому наблюдается их накопление, достигающее на некоторых станциях 296 мг S/л. Зачастую почти половина серы находится в сульфидной форме. Это явление не может не оказывать отрицательного действия на бентосные организмы. В придонных слоях воды в поверхностных слоях ила постоянно присутствуют тионовые бактерии, окисляющие сульфиды при первой же возможности, когда они диффундируют в воду и достигают слоев воды, содержащих следы кислорода. Они приурочены к самому поверхностному слою ила, на глубине 5 см их мало. Если они встречаются, то это скорее всего результат заноса их в более глубокие слои бентосными организмами (черви, рыбы). Повсеместно здесь встречаются бактерии различных физиологических групп: нитрифицирующие, денитрифицирующие, азотфиксирующие, клетчатковые и др. (Шыба, 1971).

В широком диапазоне изменяется содержание различных бактерий в Дубоссарском водохранилище (табл. 123).

Например, содержание клетчатковых и углеводородокисляющих бактерий в разных пробах колеблется в десятки тысяч раз. И если в воде количество их выражается сотнями-десятками тысяч, то в илах - десятками тысяч и миллионами (Кривенцова, 1970). В целом в евтрофных водоемах численность большинства физиологических групп бактерий выражается большими величинами, что свидетельствует о напряженности всех процессов трансформации органических веществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Круговорот веществ в природе составляет основу всех биологических явлений. Все живое население участвует в круговороте и базируется на нем, но особо важная роль принадлежит здесь микроорганизмам. Деятельность их теснейшим образом переплетается с жизнью более высокоорганизованных растений и животных, а также с абиотическими факторами внешней среды. Многие микроорганизмы, такие как цианобактерии, пурпурные и зеленые серобактерии, хемосинтезирующие, играют существенную роль непосредственно в продуцировании органического вещества. Деятельность всех гетеротрофных бактерий оказывает важнейшее влияние на начальные звенья производственного процесса в результате фотосинтеза. Но еще большая роль принадлежит им в осуществлении круговорота отдельных химических элементов — азота, фосфора, серы, железа, марганца. В сферу деятельности микроорганизмов вовлекается подавляющее большинство элементов таблицы Менделеева. При этом, по меткому выражению Клейвера, „центральным“ всех химических реакций является углерод. Крайне важная роль принадлежит бактериям в трансформации химического состава воды, газового режима, pH, окислительно-восстановительных условий в воде и донных отложениях. Они же находятся на начальном этапе пищевых взаимосвязей в водоемах, служа источником пищи для самых массовых групп зоопланктона. Следовательно, и полезная продукция, и качество воды в водоемах в основном определяются деятельностью микроорганизмов.

Лет 70–100 назад круговорот веществ на земле был сбалансирован, так как количество органического вещества, образующееся в процессе фотосинтеза, уравновешивалось столь же интенсивно протекающими процессами разрушения, хотя в отдельные эпохи локально преобладали процессы фотосинтеза, о чем свидетельствуют запасы угля, нефти и газа.

В настоящее время человек властно вторгается в круговорот веществ, чаще всего нарушая нормальный ход процессов. При этом проявляется двойственность этого нарушения. С одной стороны, из недр земли извлечено громадное количество тяжелых металлов, в том числе и радиоактивных, которые циркулируют в природе и отрицательно воздействуют на организмы. Кроме того, появилось множество искусственных полимеров, которые не под-

даются бактериальной деградации. С другой стороны, использование удобрений, все большее количество которых выносятся в водоемы, привело к их евтрофикации, интенсивному развитию фитопланктона и бактерий. Поступление в водоемы углеводов, клетчатки, фенолов способствовало стимуляции развития отдельных специфических групп бактерий – нефтеокисляющих, клетчатковых, фенолоксилирующих и др.

Таким образом, изучаемый нами круговорот веществ – это круговорот в эпоху усиленного антропогенного воздействия на природу.

В книге уделено большое внимание новым аспектам жизнедеятельности бактерий, имеющим важное значение в настоящее время и в перспективе. Это – развитие микроорганизмов на бедных питательных средах, изучение форм бактерий под электронным микроскопом, обрастание предметных стекол, интенсивность дыхания и разрушения органического вещества в поверхностной пленке воды, закономерности гетеротрофной ассимиляции CO_2 , интенсивность деструкционных процессов в донных отложениях, разложение водорослей бактериями в экспериментальных условиях.

Ранее микробиологи основное внимание уделяли росту бактерий на богатых органическими веществами питательных средах. Сейчас становится все более очевидно, что большинство бактерий, обитающих в водоемах, предпочитают развиваться на средах, близких по составу к природной воде, где количество органического вещества не превышает 10–20 мг С/л. Поэтому для новых сред за основу следует брать натуральную воду с естественным содержанием органических и минеральных веществ. В каждом конкретном случае ее можно улучшить внесением незначительных количеств аминокислот, витаминов, экстракта из дрожжей и т.д. Однако всегда следует руководствоваться правилом, по которому концентрация органических веществ не должна намного превышать естественный фон. Это плодотворное начинание может в ближайшее время принести весьма важные результаты для водной микробиологии. Следует в то же время отметить, что естественная среда обитания бактерий в какой-то мере напоминает проточную, самовозобновляющуюся систему, где постоянно циркулируют продукты метаболизма различных организмов.

На уровне низкомолекулярных органических соединений – сахаров, жирных органических кислот, аминокислот, фенолов и т.п. – в воде наблюдается их постоянный поток, за которым можно проследить при использовании метода Стрикланда, Райта и Хобби.

Применение бедных питательных сред позволяет исследователям выделять и изучать доминирующие и редкие виды бактерий. Уже на первых этапах установлено, что при использовании таких сред видовое разнообразие выделенных микроорганизмов резко отличается от тех, которые ранее были изучены при использовании сред из мяса, пептона и больших концентраций углеводов.

Стало также очевидным, что особенно активно бактериальные процессы протекают в тонких экологических нишах на границе раздела сред воздух–вода, вода–донные отложения, вода–твердый

субстрат. Скорость размножения бактерий и продукция бактериальной биомассы в этих нишах, как и содержание бактерий, достигает фантастических величин. Особое внимание в книге уделено исследованиям гетеротрофной ассимиляции CO_2 . Чтобы разобраться в этом явлении, работы проводились в разных аспектах и условиях, с чистыми культурами и натуральными ценозами микроорганизмов. Добытые результаты позволяют утверждать, что, хотя в целом темновая ассимиляция CO_2 осуществляется многими организмами, тем не менее количество CO_2 , ассимилированное гетеротрофными бактериями, резко превалирует над суммой CO_2 , ассимилированной всеми остальными и может быть использована для расчетов скорости размножения бактерий и продукции их биомассы. Ассимиляция CO_2 в процессе хемосинтеза, как правило, незначительна и лишь изредка более интенсивно протекает в узких экологических нишах, которые специалисты всегда могут очертить.

Очевидно, при изучении круговорота веществ в водоемах микробиологам нельзя ограничиваться только изучением деструкционных процессов. Без параллельного исследования первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза эти результаты становятся однобокими и необъяснимыми. Оба процесса должны изучаться одновременно и одним исследователем. Сопоставление таких результатов позволило обосновать идею, что в подавляющем большинстве внутренних водоемов деструкционные процессы превалируют над продукционными. В этом проявляется одна из связей между водоемами и водосборной площадью, т.е. сказывается влияние аллохтонных поступлений органического вещества на живое население водоемов. В одних водоемах она проявляется четко, в других не очень. Вероятно, это зависит от интенсивности водообмена и объема водных масс.

Как на результаты особой важности, следует обратить внимание на многолетние стандартные наблюдения за численностью бактерий и интенсивностью биологических процессов в Рыбинском водохранилище. Они позволили выявить, что в силу естественных причин год от года многие биологические параметры изменяются в 3–7 раз. Без знаний естественной variability процессов невозможно ни прогнозирование, ни экстраполирование результатов на будущее. Было установлено, что этот водоем медленно, но неуклонно еврофицируется. Эти же данные позволили также установить ряд четких взаимосвязей между абиотическими и биотическими параметрами: между уровнем воды и содержанием бактерий, прозрачностью воды и содержанием бактерий, между метеорологическими условиями года и интенсивностью процессов продукции и деструкции органического вещества, между солнечной радиацией и процессами, идущими в водоемах, прослеживается связь и с солнечной активностью, но таких данных еще мало и поэтому последнюю следует рассматривать как предположительную.

Исключительный интерес представляют данные о температурной перестройке бактериальных ценозов при смене сезонов года. Летняя мезофильная микрофлора с температурным оптимумом около

30 °C зимой заменяется на психрофильные комплексы с температурным оптимумом 17–20 °C; весной и в начале лета происходит обратная перестройка.

Численность бактерий и особенно интенсивность обмена у них тесным образом связаны с трофическими типами водоемов. Эта связь проявляется столь закономерно, что по интенсивности дыхания (деструкция), по гетеротрофной ассимиляции CO_2 , интенсивности размножения бактерий можно установить типы и подтипы водоемов. Но никогда не следует подходить к этому лишь с формальной точки зрения. Следует учитывать времена года, географические условия, гидрологический режим водоема и прочие параметры, которые могут повлиять на результаты в момент проведения анализов.

Собственные и литературные данные позволили подытожить некоторые результаты по продукции и деструкции органического вещества в отдельных водохранилищах и в ряде их каскадов, подразделить водохранилища по типам трофики, уточнить параметры численности бактерий и их активность.

Мы пока еще находимся на том этапе познаний, когда важно вскрыть общие закономерности жизни микроорганизмов в водоемах, заложить те количественные принципы, которые важны как для науки, так и для практики в связи с проблемами продуктивности водоемов и чистоты воды. Принципы же круговорота отдельных элементов и потока энергии в общих чертах уже известны.

ЛИТЕРАТУРА

- А б р о с о в В.Н. Зональные типы лимногенеза. Л., 1982. 144 с.
- А в а к и А.В., Ш а р а п о в В.А. Водохранилища гидроэлектростанций СССР. М.; Л., 1962. 152 с.
- А в а к и А.В., Ш а р а п о в В.А., С а л т а н к и В.П. и др. Водохранилища мира. М., 1978. 272 с.
- А л е к с а н д р о в а Д.Н. Микробиологические процессы в грунтах Онежского озера. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск, 1980, вып. 4, с. 75-78.
- А л и в е р д и е в а Л.А. Сравнительное изучение микрофлоры основных типов озер Дагестана. - Микробиология, 1984, т. 33, вып. 3, с. 484-500.
- А л м а з о в А.М., Д е н и с о в а А.И., М а й с т р е н к о Ю.Г., Н а х ш и н Е.П. Гидрохимия Днепра, его водохранилищ и притоков. Киев, 1967. 316 с.
- А р и с т о в с к а я Т.В. Использование CO_2 и возможность редукции карбоксила гетеротрофами. - Микробиология, 1941, т. 10, вып. 8, с. 701-715.
- А р и с т о в с к а я Т.В. Значение CO_2 в жизнедеятельности гетеротрофных микроорганизмов: (обзор). - Успехи соврем. биологии, 1944, т. 17, вып. 1, с. 54-57.
- А р и с т о в с к а я Т.В. Микробиология подзолистых почв. М.; Л., 1965. 183 с.
- А р с е н а ш в и л и В.Г. Фитопланктон Сванского водохранилища. - В кн.: Сванское водохранилище. Тбилиси, 1972, с. 44-48.
- А р с е н а ш в и л и В.Г., Ц и с к а р и ш в и л и Л.П. Фитопланктон и первичная продукция. - В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1978, вып. 4, с. 42-62.
- Б а р а н о в И.В. Опыт биогеохимической классификации водохранилищ европейской части СССР. - Изв. Гос. НИИ озер, и реч. рыб. хоз-ва, 1961, т. 50, с. 279-322.
- Б а р а ш к о в Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. М., 1972. 336 с.
- Б а р и н о в а С.А. Влияние углекислоты на дыхание плесневых грибов. - Микробиология, 1954, т. 23, вып. 5, с. 521-526.
- Б а р и н о в а С.А. Стимулирование роста плесневых грибов углекислотой и влияние на этот процесс мезовинной кислоты. - Микробиология, 1960, т. 29, вып. 2, с. 161-163.
- Б е л а в с к а я А.П., К у т о в а Т.Н. Растительность зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. - В кн.: Растительность волжских водохранилищ. М.; Л., 1966, с. 162-168. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод. Вып. 11 (14)).
- Б е л е в С.С. Распределение группы *Caulobacter* в водохранилищах Волго-Дона. - Микробиология, 1967, т. 36, вып. 1, с. 157-162.
- Б е л е в С.С., Ф и н к е л ь с т е й а З.И., И в а н о в М.В. Истинность бактериального метаобразования в иловых отложениях некоторых озер. - Микробиология, 1975, т. 44, вып. 2, с. 309-312.

- Белая Ю.С. Время генерации и утилизация энергии водными бактериями. - Науч. докл. высш. школы, Биол. науки, 1958, № 2, с.147-151.
- Белая - Потаенко Ю.С. Интенсивность газообмена у водных бактерий. - Микробиология, 1962, т.31, вып.1, с. 135-139.
- Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л., 1976. 208 с.
- Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970. 200 с.
- Богданов Н.И. Динамика численности бактерий в водной толще Кайракумского водохранилища. - Докл. АН ТаджССР, 1967, т.10, № 10, с.15-20.
- Богданов Н.И. Первичная продукция и микробный планктон Кайракумского водохранилища: Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Алматы, 1973. 27 с.
- Богданов Н.И. Первичная продукция и микробиология Кайракумского водохранилища. Душанбе, 1975. 115 с.
- Богоров Л.В. О концентрации плеток микроорганизмов в поверхностной пленке воды. - Гидробиол. журн., 1967, т. 3, вып.6, с. 68-68.
- Боговалянский А.Н. К вопросу о распределении гетеротрофных микроорганизмов в Индийском океане и антарктических водах. - Океанология, 1962, т. 2, вып. 2, с. 293-297.
- Бочков Н.М., Качурин Б.С. Многолетние характеристики формирования качества воды и прогноз накопления органического вещества в Братском водохранилище. - В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970, с.213-225.
- Бульон В.В. Первичная продукция планктона в озере Байкал. - Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 4, с. 517-524.
- Бульон В.В. Внеклеточная продукция фитопланктона. - Успехи соврем. биологии, 1977, т.84, вып.5, с.294-304.
- Бульон В.В., Вильберг Г.Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов. - В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем. Л., 1981, с. 5-10.
- Буткевич В.С. Прибор для взятия проб воды для микробиологических исследований. - В кн.: Избр. тр. М., 1958а, т.2, с. 30-35.
- Буткевич В.С. Бактерии моря, их особенности и жизнедеятельность. - В кн.: Избр. тр. М., 1958б, т. 2, с. 1-5.
- Буткевич В.С. Бактериальное население арктических морей и его распределение в воде и грунтах. - В кн.: Избр. тр. М., 1958в, т.2, с.77-134.
- Буткевич В.С. К вопросу об использовании микроорганизмов в целях разведки на природные углеводородные газы и на связанные с ними отложения нефти. - В кн.: Избр. тр. М., 1958г, т.2, с.309-329.
- Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. Л., 1966. 323 с.
- Буторин Н.В., Зимникова Н.А., Курдин В.П. Донные отложения верхневолжских водохранилищ. Л., 1975. 156 с.
- Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л., 1982. 224 с.
- Буторин Н.В., Фортунатов М.А. Водохранилища Волги и особенности их режима как фактора, обуславливающего биологические процессы. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с.11-18.
- Бызгу С.Е., Дымчишина - Хривенцова Т.Д. Набережный А.И. и др. Дубоссарское водохранилище. М., 1964. 228 с.

Вельтишева И.Ф. Проникновение углерода ^{14}C карбоната из воды и распределение его в теле рыбы. - В кн.: Вопросы физиологии рыб. М., 1961, т. 44, с. 23-26.

Верещагин Г.Ю. Материалы к возникновению термического режима р. Ангара на участке от Байкала до Иркутска. - Тр. Байкал. лимнол. станции. Вост. Сиб. фил. Л., 1932, т. 3, с. 85-139.

Винберг Г.Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера: К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение I. - Тр. Лимнол. станции в Косине, 1934, вып. 18, с. 5-17.

Винберг Г.Г. Некоторые наблюдения на гумусовых озерах (Петровские озера): К вопросу о балансе органического вещества. Сообщение IV. - Тр. Лимнол. станции в Косине, 1937, вып. 21, с. 75-87.

Винберг Г.Г. Первичная продукция водоемов. Мшск, 1960. 329 с.

Винберг Г.Г. Сравнительная оценка некоторых распространенных методов расчета продукции водных бактерий. - Гидробиол. журн., 1971, т. 7, вып. 4, с. 86-96.

Винберг Г.Г., Калер В.Л. Сравнительное исследование первичной продукции планктона радиоуглеродным и кислородным методами. - Докл. АН СССР, 1960, т. 130, № 2, с. 446-449.

Винберг Г.Г., Яровицкая Л.И. Размножение бактерий и поглощение кислорода в воде. - Микробиология, 1946, т. 15, вып. 6, с. 499-508.

Виноградский С.Н. Микробиология почвы: (Проблемы и методы. Пятьдесят лет исследований). М., 1952. 792 с.

Владимирова К.С. Первичная продукция донных фитомикроорганизмов Киевского водохранилища. - В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с. 228-234.

Волга и ее жизнь. Л., 1978. 350 с.

Вотищев К.К. Гидрохимия озера Байкал. М., 1961. 310 с.

Вотищев К.К. К оценке годовой величины валовой первичной продукции оз. Байкал по величинам окисляемости воды. - Гидробиол. журн., 1970, т. 6, вып. 6, с. 87-90.

Вотищев К.К., Мещерякова А.И., Поповская В.И. Крутооборот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск, 1975. 190 с.

Гаевская Н.С. О некоторых новых методах в изучении питания водных организмов. - Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 1, с. 1-6.

Гак Д.З. К расчету бактериальной продукции водоемов. - Гидробиол. журн., 1967, т. 3, вып. 5, с. 93-96.

Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975. 254 с.

Гамбарян М.Е. К методике определения интенсивности деструкции органического вещества в донных отложениях глубоководных водоемов. - Микробиология, 1962, т. 31, вып. 5, с. 895-898.

Гамбарян М.Е. Микробиологические исследования озера Севан. Ереван, 1968. 165 с.

Герасимова Н.А. Фитопланктон и первичная продукция водохранилищ в 1968-1971 гг. - В кн.: Саратовское водохранилище. Саратов, 1973, с. 40-61.

Герасимова Н.А. Фитопланктон и первичная продукция Волгоградского водохранилища в 1968-1971 гг. - В кн.: Волгоградское водохранилище. Саратов, 1976, с. 32-54.

Гидробиологический режим озер и водохранилищ СССР. Каскад днепровских водохранилищ. Л., 1976. 348 с.

Глазунов И.В. Первичная продукция фитопланктона Братского водохранилища и некоторые особенности вертикального распределения кислорода и температуры. - В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибири. М., 1969, с. 64-68.

Горбатенький Г.Г., Бызгу С.Е. Гидрохимическая характеристика малых водохранилищ Молдавии. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1964, вып. 2, с.24-59.

Горбенко Ю.А. О наиболее благоприятном количестве „сухого питательного агара“ в средах для культивирования морских гетеротрофных микроорганизмов. - Микробиология, 1961, т. 30, вып. 1, с. 168-172.

Горбенко Ю.А. Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев, 1977. 252 с.

Горбунов К.В. Динамика развития микробиологических процессов в водоемах дельты Волги. - В кн.: Гидробиологические работы на водоемах Советского Союза. М., 1963, с. 94-125. (Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва; Т. 13).

Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977. 289 с.

Грезе Б.А. Лимнологический очерк алтайских озер и их предельная оценка. - Изв. Всесоюз. НИИ озер и реч. рыб. хоз-ва, 1933, т. 16, с. 75-90.

Григорьева В.И. О микробиологических особенностях толщ вод Братского водохранилища в 1965-1966 гг. - В кн.: Формирование планктона и гидрохимия Братского водохранилища. Новосибирск, 1973, с. 31-39.

Гулая Н.К. Численность и биомасса бактерий р. Иртыш в районе Буктармынского водохранилища (до наполнения водохранилища). - Тр. Ин-та микробиологии и вирусологии / АН КазССР, 1961, т. 4, с. 65-75.

Гулая Н.К. Динамика численности бактерий в воде Усть-Каменогорского водохранилища. - Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1966, № 2, с. 47-53.

Гулая Н.К. Первичная продукция и разрушение органического вещества в Буктармынском водохранилище. - Тр. Ин-та микробиологии и вирусологии / АН КазССР, 1969, вып. 13, с. 31-45.

Гулая Н.К. Формирование микробиологического режима водохранилищ Верхнего Иртыша. Алма-Ата, 1975. 163 с.

Гусаков Б.Л. Гидрохимический режим оз. Лача. - В кн.: Гидрология озер Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р.Волги). Л., 1979, с. 229-249.

Далечина И.Н. Первичная продукция и разрушение органического вещества Волгоградского водохранилища в 1965-1967 гг. - Тр. Сарат. отд-ния Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1971, т.10, с. 47-60.

Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев, 1979. 280 с.

Дзюбан А.Н. Первичная продукция и разрушение органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1971 г. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975, № 25, с.12-15.

Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы разрушения органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 24 с.

Долгов Г.И. Морфология водохранилища как фактор зарастания макрофитами и цветения воды. - В кн.: Сборник памяти акад.С.А. Зернова. М.; Л., 1948, с. 115-131.

Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озерах. Л., 1981. 210 с.

Драчев С.М., Корш Л.Е., Мятагина О.В. О микрофлоре поверхности водоемов. - Журн. гигиены, эпидемиологии, микробиологии и иммунологии. Прага, 1957, № 1, с. 372-379.

Дрягин П.А. Предварительная классификация водохранилищ СССР. - Науч.-техн. бюл. ВНИОРХ, 1957, № 5, с. 28-34.

Дубинина Г.А. Биология железобактерий и их геохимическая деятельность: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1977. 58 с.

Дубров А.П. Геомагнитное поле и жизнь. Л., 1974. 175 с.

Дуплаков С.Н. Материалы к изучению перифитона. - Тр. Лыскол. станции в Косинке, 1933, вып.16, с. 9-136.

Елани В.Л. К вопросу о биологии кишечной палочки. - Микробиология, 1957, т.26, вып.1, с.17-21.

(Жадия В.И.) Shadin W.J. Probleme der Bildung des biologischen Regims und der Typologie in künstlichen Seen (Stauseen). - Verh. Intern. Vereinig. Limnol., 1958, Bd 13, T.1, S.445-454.

Жарова Т.В. Ассимиляция углекислоты гетеротрофными бактериями и ее значение при определении хемосинтеза в водоемах. - Микробиология, 1963, т.32, вып.5, с. 843-849.

Журавлев М.В. Начальная стадия становления гидрохимического режима Митчечурского водохранилища. - Изв. АН АЗССР. Сер. биол. наук, 1954, № 4, с. 25-31.

Заварзин Г.А. Бактериальное население поверхностной пленки воды в естественных водоемах дельты Волги. - В кн.: Тр. Ин-та микробиологии: Сборник статей / АН СССР, 1955, вып. 4, с.196-201.

Заварзин Г.А. Литотрофные микроорганизмы. М., 1972. 323 с.

Занка В.Е. О методах расчета продукции бактерий. - Океанология, 1967, т.7, вып.3, с.527-533.

Зайцев Ю.П. Морская кистология. Киев, 1970. 263 с.

Звягинцев Д.Г. Взаимодействие микроорганизмов с твердыми поверхностями. М., 1973. 174 с.

Зеров К.К. Формирование растительности и зарастание водохранилищ Днепровского каскада. Киев, 1976. 250 с.

Зырин Н.Г., Орлов Д.С. Физико-химические методы исследования почв. М., 1964. 348 с.

Иванов М.В. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. - Микробиология, 1955, т.24, вып. 1, с.79-89.

Иванов М.В. Применение изотопов для изучения интенсивности процесса редукции сульфатов в озере Беловодь. - Микробиология, 1956, т. 25, вып. 3, с. 305-309.

Иванов М.В. Изучение интенсивности процессов круговорота серы в озерах с помощью радиоактивной серы ^{35}S . - В кн.: Труды совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.; Л., 1959, с. 152-158.

Иванов М.В. Роль микробиологических процессов в генезисе месторождений серы. М.; Л., 1964. 366 с.

Иватуш А.В. Динамика численности бактерий в воде и донных отложениях Куйбышевского водохранилища в 1966 г. - Микробиология, 1969, т. 38, вып.3, с. 525-530.

Иватуш А.В. Поглощение кислорода и разрушения органических соединений в донных отложениях Куйбышевского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1973, т.9, вып.5, с.40-43.

Иватуш А.В. Корреляция между общей численностью бактерий и количеством взвешенных веществ в воде Куйбышевского водохранилища. -

В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975, № 26, с. 4-6.

И в а т и н А.В. Микробиологические процессы продуцирования и де-струкции органического вещества в Кузбывшевском водохранилище: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1979, 22 с.

И л я е т д и н о в А.Н., Гу л а я Н.К. Фосфатмобилизующие бактерии р. Иртыша. - Тр. Ин-та микробиологии и вирусологии / АН КазССР, 1981, т. 4, с. 82-88.

И м ш е н е ц к и й А.А. Микробиологические процессы при высоких температурах. М.: Л., 1944, 183 с.

И о ф ф е П.И. Формирование донной фауны водохранилищ СССР и опыт классификации. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1961, т. 50, с.341-381.

И с а е в А.И., К а р п о в а Е.И. Рыбное хозяйство водохранилищ: Справочник. М., 1980, 303 с.

К а з а р о в е н Н.Н. Применение кондуктометрического метода к изучению распределения водных масс Рыбинского водохранилища. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1960, № 7, с. 45-49.

К а л а ш н и к о в а Э.П., С о р о к и н Ю.И. Первичная продукция фотосинтеза фитопланктона в Братском водохранилище. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 178-186. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).

К а л и н е н к о В.О. Развитие гетеротрофов в безорганической среде и роль в ней аммиака. - Докл. АН СССР, 1953, т. 91, № 6, с.1385-1389.

К а л и н е н к о В.О. Размножение гетеротрофных бактерий в дистиллированной воде (к вопросу о хемоавтотрофности у бактерий). - Микробиология, 1957, т.26, вып. 2, с. 148-153.

К а р з и н к и н Г.С. К изучению бактериального перифитона - Тр. Лимнол. станции в Косине, 1934, вып. 17, с. 21-48.

К а р з и н к и н Г.С., К у з н е ц о в С.И. Новые методы в лимнологии. - Тр. Лимнол. станции в Косине, 1931, вып. 13-14, с. 47-68.

К а р з и н к и н Г.С., К у з н е ц о в а З.И. Изучение бактериального перифитона в водах разной степени загрязнения. - Тр. Лимнол. станции в Косине, 1934, вып.18, с. 91-107.

К а т р е ц к и й Ю.А. Микробиологическая характеристика донных отложений Цимлянского водохранилища. - В кн.: Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. Волгоград, 1976, т.10, вып. 2, с. 17-22.

К и б а л ь ч и ч И.А., А р т е м о в а Т.З. Санитарное состояние Братского водохранилища в первые годы его заполнения (1962-1964). - В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970, с.226-275.

К о г а н Ш.И. Фитопланктон мургабских водохранилищ. - Тр. Мургаб. гидробол. станции. Ашхабад, 1958, вып. 4, с. 171-182.

К о ж о в а О.М. Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые после заполнения годы (1957-1960). - В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М.; Л., 1964а, с.115-134. (Тр. Лимнол. ин-та Сиб. отд-ния АН СССР; Т.11(31)).

К о ж о в а О.М. Общая физико-географическая характеристика Иркутского водохранилища. - В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М.; Л., 1964б, с.3-16. (Тр. Лимнол. ин-та Сиб. отд-ния АН СССР; Т.11(31)).

К о ж о в а О.М. Фитопланктон Иркутского водохранилища. - В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М.; Л., 1964в, с.41-114. (Тр. Лимнол. ин-та Сиб. отд-ния АН СССР; Т.11(31)).

Кожова О.М. Формирование фитопланктона Братского водохранилища. - В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970, с.26-180.

Кожова О.М. Гидробиологические показатели Братского и Иркутского водохранилищ. - В кн.: Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. Иркутск, 1973а, с.10-40.

Кожова О.М. Продукция фитопланктона в водохранилищах ангарского каскада. - В кн.: Формирование планктона и гидробиоценоза Братского водохранилища. Новосибирск, 1973б, с.3-18.

Кожова О.М. Фитопланктон и продукционно-деструкционные процессы в Братском водохранилище. - В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистемы пресных вод. Минск, 1973в, с.71-83.

Кожова О.М., Казанцева Э.А. О сезонных изменениях численности бактериопланктона в водах оз. Байкал. - Микробиология, 1961, т. 30, вып.1, с. 114-117.

Кожова О.М., Мамонова Л.М. Межгодовые изменения бактериопланктона Братского водохранилища и вопросы стабилизации его биологического режима. - В кн.: Лимнологические совещания по вопросам круговорота веществ и энергии в озерных водоемах. Иркутск, 1969, с. 42-44.

Кожова О.М., Мамонова Л.М. Бактериопланктон Братского водохранилища в 1965 г. - В кн.: Формирование природных условий и жизни Братского водохранилища. М., 1970, с.161-177.

Кожова О.М., Мамонова Л.М. Бактериопланктон ангарских водохранилищ и статистические методы его анализа. Л., 1979. 117 с.

Кожухарь И.Ф. О физико-химических свойствах дождевых отложений малых водохранилищ Молдавии. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1964, вып.2, с. 60-67.

Кокчули П.П. К вопросу о заилении водохранилища. - В кн.: Сборник работ Шилькинской гидрометеорологической обсерватории. Л., 1961 вып.2, с.5-15.

Кошкин В.Д. Формы азота в озерных иловых отложениях. - Тр. Ленинск. станции в Косице, 1939, вып.22, с.105-114.

Кошкин В.Д., Кузнецов С.И. К вопросу о коренном различии между почвами и дождевыми иловыми отложениями. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бкл. Л., 1975, № 26, с. 54-57.

Корелякова И.Л. Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977. 198 с.

Корчинский В.А. Заиление Дубоссарского водохранилища. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1973, вып.11, с. 6-12.

Костинова Л.Е. Первичная продукция зеленых нитчатых водорослей Киевского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1976, т.12, вып.1, с. 62-69.

Кошканд В.А. Гидрохимическая характеристика Таджикского водохранилища. - Тр. Мургаб. гидробиол. станции. Ашхабад, 1958, вып.4, с.23-96.

Кравцов П.В., Сорокин Ю.И. Образование сероводорода за счет восстановления сульфатов в Куйбышевском водохранилище. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 191-196.

Кривенцова Т.Д. Физиологические группы бактерий круговорота углерода и серы в Дубоссарском водохранилище. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1970, вып. 8, с. 25-34.

Кривенцова Т.Д. Бактериальная продукция в водохранилищах разного типа. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1971, вып. 9, с. 21-28.

Кривенцова Т.Д., Борш З.Т. Первичная продукция фитопланктона и разрушение органического вещества в Дубоссарском водохранилище в 1971-1972 гг. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1974, вып. 12, с. 50-76.

Крисс А.Е. Морская микробиология (глубоководная). М., 1959. 455 с.

Крисс А.Е., Михеевич И.Н. Новый класс микроорганизмов, обитающих в морях и океанах (*Krassilnikoviae*) (Krisss). - Успехи со-времен. биологии, 1957, т. 44, вып. 2/5, с. 1-269.

Кришман М.Г. Роль углекислоты в образовании аминокислот из пировиноградной кислоты срезами печени. - Биохимия, 1944, т. 9, № 6, с. 379-382.

Крылова И.Н., Романенко В.И. Время генерации и время удвоения ассимиляции CO_2 в чистых культурах сапрофитных бактерий. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977, № 35, с. 7-10.

Кудрявцев В.М. Микробиологическое обследование Волгоградского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970, № 5, с. 22-26.

Кудрявцев В.М. Микробиологическая характеристика Волги от Куйбышевской до Волгоградской плотины. - В кн.: Биология и физиология пресноводных организмов. Л., 1971, с. 14-22. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 22(25)).

Кудрявцев В.М. Выделение свежеиспарившегося органического вещества клетками планктонных водорослей. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973, № 18, с. 20-24.

Кудрявцев В.М. Первичная продукция и разрушение органического вещества в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, вып. 28(31), с. 35-45.

Кудрявцев В.М. Бактериальная разрушение органического вещества водорослей. - Вод. ресурсы, 1979, № 3, с. 130-142.

Кудрявцев В.М., Романенко В.И. Реассимиляция углекислоты, выделяемой водорослями. - Гидробиол. журн., 1972, т. 8, вып. 6, с. 100-104.

Кузнец П.С. Волга. - В кн.: БСЭ, 3-е изд. М., 1971, т. 5, с. 293-294.

Кузнецов С.И. Ожислительно-восстановительный потенциал в озерах и метод его колориметрического определения. - Тр. Лимнол. станции в Косине, 1935, вып. 20, с. 55-56.

Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1952. 300 с.

Кузнецов С.И. Использование радиоактивного углерода ^{14}C для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде

озер различного типа. - В кн.: *Изотопы в микробиологии*. Тр. конф. по применению меченых атомов в микробиологии. М., 1955, с.128-135.

Кузнецов С.И. Численность бактерий в Рыбинском водохранилище. - В кн.: *Бюл. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР. Л., 1958, № 1, с. 7-11.*

Кузнецов С.И. Микробиологическая характеристика волжских водохранилищ. - В кн.: *Тр. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР. Л., 1959, вып. 1(4), с. 69-81.*

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геологическая деятельность. Л., 1970, 439 с.

Кузнецов С.И., Аливердиева Л.А., Романенко В.И. Микробиологическая характеристика Чир-Юртского водохранилища. - Докл. АН СССР, 1965, т. 161, № 2, с. 469-471.

Кузнецов С.И., Безлер Ф.И. Опыт составления баланса органического вещества в Рыбинском водохранилище. - В кн.: *Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 66-74.* (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 21(24)).

Кузнецов С.И., Карзинкина Г.С. Метод количественного учета бактерий в воде. - *Рус. гидробиол. журн.*, 1930, т. 9, с.85-89.

Кузнецов С.И., Романенко В.И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов: (Лабораторное руководство). М.; Л., 1963а. 129 с.

Кузнецов С.И., Романенко В.И. Окислительно-восстановительный потенциал в поверхностных слоях иловых отложений озер различного типа. - Докл. АН СССР, 1963б, т.151, № 3, с. 879-882.

Кузнецов С.И., Романенко В.И. Микробиологическая характеристика Цимлянского водохранилища. - В кн.: *Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 3-15.* (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 15(18)).

Кузнецов С.И., Романенко В.И. Экология микроорганизмов, участвующих в круговороте органического вещества в водоемах. - В кн.: *Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. М., 1979, с. 36-49.* (Сер. „Биологические ресурсы гидросферы и их использование; № 29).

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. - В кн.: *Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 123-132.* (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Бакулина А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. - В кн.: *Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974, вып. 28(31), с. 5-18.*

Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Саралов А.И. Микробиологические процессы продукции и разрушения органического вещества и фиксации молекулярного азота в Рыбинском водохранилище в 1973 г. - В кн.: *Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Боров., 1977, с. 130-147.*

Кузнецов С.И., Сперанская Т.А., Кошкин В.Д. Состав органического вещества иловых отложений различных озер. - Тр. Ленинск. станции в Косице, 1939, вып. 22, с. 75-104.

Кузьмин Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги. - В кн.: Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги. „Волга-2“. Борок, 1974, с. 85-80.

Куплетская М.В. Влияние углекислоты на развитие гетеротрофных бактерий. - В кн.: Тр. Ин-та микробиологии / АН СССР: Сб. статей, 1955, вып. 4, с. 3-17.

Лапчик И.И. Эффективность естественного воспроизводства и состояние запасов рыб в Цимлянском водохранилище. - Изв. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1976, т. 94, с. 3-10.

Лаптева Н.А. Электронно-микроскопическое изучение микрофлоры Рыбинского водохранилища. - Микробиология, 1976, т. 45, вып. 3, с.547-551.

Лаптева Н.А. Автохтонная микрофлора в пресных водоемах разной степени трофики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 26 с.

Лаптева Н.А. Микрофлора озер Латвийской ССР. - Гидробиол. журн., 1979, т.15, вып.2, с.15-21.

Лаптева Н.А., Кузнецов С.И. Автохтонная микрофлора пресных водоемов. - В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., 1979, с. 75-94. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 37(40)).

Лебедев А.Ф. Об ассимиляции углерода сапрофитами. - В кн.: Известия Довского ун-та. Ростов н/Д, 1921, с. 25-27.

Лебедева М.Н. Эколого-физиологическая характеристика бактериального населения южных морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976. 48 с.

Логникова Л.Г., Головачева Р.С., Егорова Л.А. Жизнь микроорганизмов при высоких температурах. М., 1966. 294 с.

Локк С.Е. Численность и биомасса бактерий в открытых пространствах и зонах зарослей озера Выртыярв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1971. 25 с.

Майстренко Ю.Г. Органическое вещество воды и донных отложений рек и водоемов Украины (бассейны Днепра и Дуная). Киев, 1965. 240 с.

Майстренко Ю.Г., Енаки Г.А. Органическое вещество воды и донных отложений водохранилища. - В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с. 64-109.

Малашенко Ю.Р., Романовская В.А., Троценко Ю.А. Метанооксидающие микроорганизмы. М., 1978. 196 с.

Мамонтова Л.М. Микробиологическая характеристика толщ воды в процессе формирования биологического режима Братского водохранилища. - В кн.: Гидробиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1976а, с.34-52.

Мамонтова Л.М. Сравнительная микробиологическая характеристика отдельных районов Братского водохранилища. - В кн.: Гидробиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1976б, с.52-72.

Марголина Г.Л. Результаты обследования санитарного состояния Волги, от Калинин до Ярославля в октябре 1962 г. - В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 187-194. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып.13 (16)).

Мехникова В.А. Развитие гетеротрофных бактерий в жидкой минеральной среде в отсутствие органического вещества. - Докл. АН СССР, 1953, т.39, № 1, с.177-180.

Микряков В.Р., Гончаров Г.Д., Романенко В.И. Использование гетеротрофной ассимиляции углекислоты для изучения бактериостатических свойств сыворотки крови рыб. - Докл. АН СССР, 1967, т.177, № 5, с.1216-1218.

Миросинченко М.П., Калинин С.Г., Катренко Ю.А., Шейко Т.Г. Гидробиологический режим Цимлянского водохранилища в зимний период. - В кн.: Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. Волгоград, 1976, т.10, вып.1, с.44-57.

Митюшева Н.М. О необходимости углекислоты для бактерий, окисляющих сорбит в сорбозу. - Микробиология, 1952, т. 21, вып.3, с.265-272.

Михайленко Л.Е. Микробиологические процессы и бактериальная продукция в Киевском водохранилище, количественная динамика бактерий в воде и грунтах водохранилища. - В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с.249-255.

Михайленко Л.Е., Хороших Л.А., Духовная Э.И. Микробиологический режим Киевского водохранилища (шестой-седьмой годы его существования). - Гидробиол. журн., 1977, т.13, вып.2, с.45-50.

Мишустин Е.Н., Мирзоева В.А. О величии естественных вариантов *Vacc. mycoides*. - Микробиология, 1946, т.15, вып.1, с. 1-11.

Муравейский С.Д. Пути построения теории биологической продуктивности водоемов. - Зоол. журн., 1936, т.15, вып.4, с.563-584.

Монахов А.В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепоид. Л., 1976. 170 с.

Монахова С.В. Летучие жирные кислоты в донных отложениях водоемов. - В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., 1979, с.129-141. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 37(40)).

Мошков Б.С., Одуманова-Дунаева Г.А. О связи темновой фиксации углекислоты с фотопериодизмом. - Докл. АН СССР, 1970, т.192, № 6, с.1387-1390.

Надсон Г.А. Микроорганизмы как геологические деятели. - В кн.: Избр. тр. М., 1967, т.1, с.114-184.

Никитин Д.И., Васильева Л.В., Лохмачева Р.А. Новые и редкие формы почвенных микроорганизмов: (Методы и результаты исследований). М., 1966. 70 с.

Никитин Д.И., Кузнецов С.И. Применение электронной микроскопии для изучения водной микрофлоры. - Микробиология, 1967, т.36, вып. 5, с.934-941.

Никифорова Е.П. Развитие водных бактерий при натуральных концентрациях органического вещества: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 33 с.

Никифорова Е.П., Романенко В.И. Численность сапрофитных бактерий в воде Рыбинского и Шекснинского водохранилищ при посевах на питательной среде различного состава. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бвл. Л., 1972, № 15, с.5-9.

Николаев И.И. Сравнительно-физиологические показатели продуктивности Онежского озера. - В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 143-156.

Николаева М.Д. К гидробиологии Иркутского водохранилища. - В кн.: Биология Иркутского водохранилища. М., 1984, с. 17-40. (Тр. Ливол. ин-та Сиб. отд-ния АН СССР; Т.11(31)).

Новобранцев Л.В. Развитие бактерий в озерах в зависимости от наличия легкоусвояемого органического вещества. - Микробиология, 1937, т.6, вып.1, с. 28-36.

Новожилова М.И. Динамика численности и биомассы бактерий в водной толще Рыбикского водохранилища. - Микробиология, 1955, т.24, вып. 6, с.710-717.

Новожилова М.И. Бактериальное население Рыбикского водохранилища. - Тр. биол. ст. "Борок" / АН СССР, 1958, вып. 3, с.52-65.

Новожилова М.И. Микробиология Аральского моря. Алма-Ата, 1973. 157 с.

Олейник Г.Н. Время генерации бактерий в канале Северный Двиг-Дон-басс. - Гидробиол. журн., 1968, т.4, вып. 4, с.65-67.

Омелянский В.Л. Практическое руководство по микробиологии. М.; Л., 1940. 430 с.

Омелянский В.Л. О выделении метана в природе при биологических процессах. - В кн.: Избр. тр. М., 1953, т.1, с. 427-440.

Пакратов Е.М. Участие азотфиксирующих водорослей в накоплении азота в почве. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1979, № 2, с.188-197.

Пельш А.Д. О неоднородности жидкой фазы ила. - Тр. Бородин. пресновод. биол. станции в Карелии. Петрозаводск, 1939, вып. 8, с. 5-46.

Перес Ейрчс М., Пубшенес А., Романенко В.И., Кудрявцев В.М. Особенности микробиологических процессов продукции и деструкции органического вещества в евтрофном водохранилище. Опыт на Кубе. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978, № 37, с.10-16.

Перфильев Б.В. Биология лечебных грязей. - В кн.: Основы курортологии. М., 1932, т. 1, с.210-233.

Перфильев Б.В., Габее Д.Р. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.; Л., 1961. 534 с.

Пешков М.А. Цитология бактерий. М.; Л., 1955. 220 с.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев, 1981. 278 с.

Продукционно-биологические исследования экосистем пресных водоемов. Минск, 1973. 125 с.

Путятин Т.М. О взаимосвязи микрофлоры грунтов и толщ вод Братского водохранилища. - В кн.: Гидробиологические исследования водоемов Сибири. Иркутск, 1976, с.81-89.

Пшенин Л.Н. Биология морских азотфиксаторов. Киев, 1966. 266 с.

Пырина И.Л. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. - В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с.249-270. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).

Работнова И.Л. Приоритет русского микробиолога А.Ф. Лебедева в открытии способности гетеротрофных бактерий усваивать углекислоту. - Микробиология, 1950, т.19, вып. 3, с. 275-278.

Работнова И.Л. Роль физико-химических условий pH и r_{H_2} в жизнедеятельности микроорганизмов. М., 1957. 275 с.

Работнова И.Л., Иванова И.И. Рост и развитие микробных культур. - В кн.: Успехи микробиологии: Сб. статей. М., 1971, № 7, с. 67-104.

Разумов А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. - Микробиология, 1932, т. 1, вып.2, с. 131-146.

Разумов А.С. Взаимоотношения между сапрофитными бактериями и планктоном в водоемах. - В кн.: Вопросы санитарной бактериологии. М., 1948, с. 30-34.

Разумов А.С. Микробный планктон воды. - В кн.: Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1962, т.12, с. 60-190.

Разумовская З.Г., Белоусова Т.З. Отношение к углекислоте уксуснокислых бактерий быстрого способа производства. - Микробиология, 1952, т. 21, вып. 4, с. 403-407.

Расплетина Г.Ф. Гидрохимический режим оз. Воже. - В кн.: Гидрология озера Воже и Лаца (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). Л., 1979, с.189-213.

Расплетина Г.Ф. Режим биогенных элементов. - В кн.: Автопропегное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982, с. 79-101.

Рзаева С.Г. Фитопланктон Мингечаурского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1958, 20 с.

Романенко В.И. Краткая микробиологическая характеристика р. Шексны и Северо-Двинского канала. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР. М.; Л., 1959а, № 5, с. 9-11.

Романенко В.И. Учет метанокисляющих бактерий в воде методом радиоавтографии колоний с мембранными фильтрами. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР. М.; Л., 1959б, № 5, с.40-42.

Романенко В.И. Количество летучих жирных кислот в илах Рыбинского водохранилища, определенное методом хроматографии. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР. М.; Л., 1962, № 13, с. 39-43.

Романенко В.И. Общая микробиологическая характеристика Ташкентского и Сарызымского водохранилищ. - В кн.: Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л., 1963а, с.10-14. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 6(9)).

Романенко В.И. Потенциальная способность микрофлоры воды к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. - Микробиология, 1963б, т.32, вып.4, с.668-678.

Романенко В.И. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флорой воды. - Микробиология, 1964а, т.33, вып.4, с.679-683.

Романенко В.И. Микробиологические процессы в водохранилищах различных типов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964б. 19 с.

Романенко В.И. Потенциальная способность микрофлоры иловых отложений к гетеротрофной ассимиляции углекислоты и к хемосинтезу. - Микробиология, 1964в, т.33, вып.1, с.134-139.

Романенко В.И. Микробиологическое обследование Онежского озера, Выгозерского водохранилища и озера Беломорско-Балтийского канала. - Микробиология, 1965а, т.34, вып.2, с.350-356.

Романенко В.И. Соотношение между потреблением кислорода и углекислоты у гетеротрофных бактерий при росте на пептоне. - Микробиология, 1965б, т. 34, вып.3, с.397-402.

Романенко В.И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты как индикатор развития бактерий. - Докл. АН СССР, 1966а, т. 168, № 1, с. 195-198.

Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966б, с. 133-153. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).

- Романенко В.И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 54-60. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып.15(18)).
- Романенко В.И. Время генерации и время удвоения ассимиляции CO_2 гетеротрофными бактериями. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ. бюл. Л., 1969а, № 4, с. 8-11.
- Романенко В.И. Интенсивность дыхания микрофлоры воды в стеклянных сосудах разного объема. - Микробиология, 1969б, т.38, вып.6, с.1101-1103.
- Романенко В.И. Величины суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью ^{14}C . - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970а, № 5, с. 18-21.
- Романенко В.И. Экспериментальное исследование продукции бактерий в воде и выделения их дефичиями. - Микробиология, 1970б, т. 39, вып. 4, с. 711-714.
- Романенко В.И. Использование гетеротрофной ассимиляции CO_2 в микробиологических исследованиях. - Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971а, № 4, с. 565-572.
- Романенко В.И. К методике определения количества бактерий в водоемах. - Гидробиол. журн., 1971б, т.7, вып.1, с. 122-130.
- Романенко В.И. Общая численность бактерий в Рыбинском водохранилище. - Микробиология, 1971в, т.11, вып. 4, с. 707-713.
- Романенко В.И. О возможности разделения величин хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции CO_2 при определении их в воде озер с помощью ^{14}C . - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971г, № 10, с.23-24.
- Романенко В.И. Определение фотосинтеза фитопланктона во внутренних водоемах. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971д, с. 234-240. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 21(24)).
- Романенко В.И. Продукирование органического вещества фитопланктона в Рыбинском водохранилище. - Гидробиол. журн., 1971е, т.7, вып. 4, с.5-10.
- Романенко В.И. Скорость потери органического вещества клетками планктонных водорослей. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971ж, № 9, с.10-13.
- Романенко В.И. Деструкция органического вещества в воде при длительном хранении. - В кн.: Биология внутренних вод. Информ.бюл. Л., 1972, № 16, с. 62-64.
- Романенко В.И. Первичная продукция и бактериальные процессы деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных водоемов. Минск, 1973а, с.110-125.
- Романенко В.И. Первичная продукция и деструкция органического вещества фитопланктона во внутренних водоемах. - В кн.: Всесоюзная конференция "Экология и геохимическая деятельность микроорганизмов": Тез. докл. Пушкно в/Оже, 1973б, с. 21-23.
- Романенко В.И. Размножение бактерий на природной воде. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973в, № 17, с.5-7.
- Романенко В.И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью

по диску Секки. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973г, № 19, с. 15-18.

Романенко В.И. Новый метод определения численности живых бактерий в водоемах и сравнение его с методом Разумова А.С. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1974, № 22, с. 18-21.

Романенко В.И. Модификация метода определения запасов и скорости потребления органических веществ в илах водоемов. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1976, № 32, с.65-68.

Романенко В.И. Бактериальное разложение органического вещества водорослей с образованием глюкозы. - Микробиология, 1977, т. 46, вып.1, с.123-127.

Романенко В.И. Исторический очерк развития водной микробиологии. - Гидробиол. журн., 1978, т.14, вып. 1, с.3-10.

Романенко В.И. Батометр для стерильного отбора проб воды с разных глубин. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979а, № 42, с.7-9.

Романенко В.И. Деструкция органического вещества в Рыбинском водохранилище зимой. - Докл. АН СССР, 1979б, т. 249, № 6, с. 1505-1507.

Романенко В.И. Обращение бактериями предметных стекол и электроно-микроскопических сеток в поверхностной пленке воды и иловых отложениях. - Микробиология, 1979в, т. 48, вып. 1, с. 137-141.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества в высокогорных озерах Памира. - Микробиология, 1981а, т. 50, вып.2, с. 371-377.

Романенко В.И. О квадратичной микроколониальной в поверхностной пленке рапы Саянского озера. - Микробиология, 1981б, т. 50, вып. 3, с. 571-574.

Романенко В.И. Температурные optimumы бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в различные сезоны года. - Микробиология, 1982, т.50, вып. 5, с. 866-870.

Романенко В.И., Безлер Ф.И. Химический и микробиологический анализ снега со льда Рыбинского водохранилища. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971, № 10, с. 23-24.

Романенко В.И., Даушшта А.С. Влияние света на интенсивность фотосинтеза фитопланктона в поверхностных слоях воды. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1969, № 3, с.10-12.

Романенко В.И., Джонсон Т., Михряков В.Р. К методике использования гетеротрофной ассимиляции CO_2 при определении воздействия пестицидов на жизнедеятельность бактерий. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979, № 44, с. 80-85.

Романенко В.И., Добрынин Э.Г. Потребление кислорода, темновая ассимиляция CO_2 и интенсивность фотосинтеза в натуральных и профильтрованных пробах воды. - Микробиология, 1973, т. 42, вып.4, с. 573-575.

Романенко В.И., Добрынин Э.Г. Удельный вес сухой биомассы чистых культур бактерий. - Микробиология, 1978, т. 47, вып.2, с. 270-272.

Романенко В.И., Кудрявцев В.М. Суточная динамика продукции органического вещества фитопланктона в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1970, № 7, с.10-13.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. Деструкция органического вещества в иловых отложениях. - Микробиология, 1972, т. 41, вып.2, с.358-361.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. Л., 1974. 193 с.

Романенко В.И., Кузнецов С.И. Использование меченого ^{14}C -фенола для определения его запасов и скорости потребления микрорфлорой водоемов. - Микробиология, 1976, т. 85, вып.1, с. 166-168.

Романенко В.И., Кузнецов С.И., Даукшта А.С. Микробиологические процессы в озерах Латвии. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 31-42. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 21(24)).

Романенко В.И., Лаптева Н.А. Развитие бактерий на воде с минимальным содержанием органического вещества, полученной после облучения ультрафиолетом. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973, № 19, с. 6-8.

Романенко В.И., Лаптева Н.А., Даукшта А.С. Использование меченого ^{14}C -гидролизата белка для определения границы развития бактерий в разведениях на натуральной воде. - Гидробиол. журн., 1976, т. 12, вып. 5, с. 81-83.

Романенко В.И., Младова Т.А. Шарообразные стекланные баллоны для стерильного отбора проб воды с больших глубин. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1969, № 4, с. 72-75.

Романенко В.И., Никифорова Е.П. Развитие бактерий на растворенных органических веществах пресных водоемов. - Микробиология, 1974, т. 43, вып.1, с. 133-137.

Романенко В.И., Перес Еярис М., Кудрявцев В.М., Пубиенес М.А. Микробиологические процессы в мерикическом оз. Вае-де-Сан-Хуан на Кубе. - Микробиология, 1976, т.45, вып. 3, с. 539-546.

Романенко В.И., Перес Еярис М., Кудрявцев В.М., Пубиенес М.А. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в водохранилищах Кубы. - В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., 1979, с.21-59. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 37(40)).

Романенко В.И., Перес Еярис М., Пубиенес М.А. Обнаружение кристаллов карбоната кальция в бактериальных клетках. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1981, № 49, с.9-11.

Романенко В.И., Пубиенес М.А., Даукшта А.С. Развитие бактерий на поверхности воды в экспериментальных условиях. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978, № 40, с. 4-7.

Романенко В.И., Романенко В.А. Разрушение органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища. - В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969, с. 24-31. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 19(22)).

Романенко В.И., Романенко В.А. Сезонная динамика количества бактерий в иловых отложениях Рыбинского водохранилища в 1971-1972 гг. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1975, № 25, с. 9-11.

Романова А.П. Сезонная динамика бактериопланктона, его горизонтальное и вертикальное распределение в южной части Байкала. - Изв. Сиб. от-ния АН СССР, 1958, № 7, с. 114-124.

Романова А.П., Зоннов А.И. К определению продукции бактериальной биомассы в водоемах. - Докл. АН СССР, 1964, т.155, № 1, с. 194-198.

Россолимо Л.Л. Явление газоотделения на Белом озере в Косине. - Тр. Люблин-Ланьской в Косине, 1932, вып.15, с. 67-81.

Рубенчик Л.И. Микроорганизмы и микробные процессы в соляных водоемах УССР. Киев, 1948, 112 с.

Рудаков Н.П. Изотопный эффект при определении первичной продукции органического вещества в водоемах радиоизотопным методом. - В кн.: Первичная продукция морей и внутренних водоемов. М., 1961, с.214-218.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.

Садковский А.А. Географическая и гидрологическая характеристика Сиверского водохранилища. - В кн.: Гидрология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1972, вып. 3, с. 5-28.

Салимовская - Родина А.Г. Местонахождение азотобактера в пресных водоемах. - Докл. АН СССР, 1939, т. 25, № 3, с.448-450.

Салимовская - Родина А.Г. Бактерии и дрожжевые грибки как пища для *Cladocera* (*Daphnia magna*). - Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 3, с. 249-253.

Салимовская - Родина А.Г. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Daphnia magna*. - В кн.: Сборник работ по систематике зоогеографии и экологии. М.; Л., 1948, с. 13-18. (Тр. Зоол. ин-та / АН СССР; Т. 7, Вып. 3).

Салимовская - Родина А.Г. Микроорганизмы и повышение рыбопродуктивности прудов. М; Л., 1958. 170 с.

Салимовская - Родина А.Г. Методы водной микробиологии: Практическое руководство. М.; Л., 1965. 363 с.

Салманов М.А. Соотношение первичной продукции и деструкции органического вещества в Мингечаурском водохранилище. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1960а, № 7, с. 6-9.

Салманов М.А. Сравнительное изучение микробиологических процессов при формировании Кузбывского и Мингечаурского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1960б, 21 с.

Саралов А.И. Фиксация молекулярного азота в озерах разных типов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 25 с.

Семёнов Н.И. Окислительно-восстановительный потенциал и pH донных отложений Ладожского озера. - Докл. АН СССР, 1963, т.151, № 4, с. 942-943.

Сиденко В.И. Гидрохимический режим Волгоградского водохранилища. - Тр. Саратов. отд-ния ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1971, т. 10, с. 3-22.

Сиденко В.И. Гидрохимический режим Волгоградского водохранилища в 1968-1972 гг. - В кн.: Волгоградское водохранилище. Саратов, 1976, с. 3-16.

Скалов И.С. Влияние углекислоты на развитие гетеротрофных микроорганизмов в связи с условиями среды. - В кн.: Изотопы в микробиологии: Тр. конф. по применению меченых атомов в микробиологии. М., 1955, с. 147-155.

Скопниев Б.А. О скорости регенерации биогенных элементов (N и P) при бактериальном разложении планктонных организмов. - Микробиология, 1938, № 7, вып. 6, с. 755-765.

Скопниев Б.А. О скорости разложения органического вещества отмирающего планктона. - Докл. АН СССР, 1947, т. 58, № 8, с.1797-1800.

Скопниев Б.А. Органическое вещество в природных водах (водный гумус). - Тр.Гос. океаногр. ин-та. Л., 1950, т. 50, с. 1-288.

Скопнищев Б.А. Современные достижения в изучении органического вещества вод океана. - Океанология, 1971, т. 11, вып. 6, с.939-956.

Скопнищев Б.А., Бакулина А.Г. Органическое вещество в водах Рыбинского водохранилища в 1964 г. - В кн.: Продуктивное и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л., 1966, с. 3-32. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 13(16)).

Скопнищев Б.А., Бикбулатова Е.М. Поведение растворенных окрашенных гумусовых вещества в присутствии разлагающегося фитопланктона. - Гидробиол. журн., 1978, т.14, вып.2, с. 81-87.

Скопнищев Б.А., Брук Е.С. Исследование окислительных процессов, происходящих в воде при разложении фитопланктона в аэробных условиях. - Микробиология, 1940, т.9, вып.6, с. 595-607.

Соколова Г.А., Каравайко Г.И. Физиология и геохимическая деятельность тионовых бактерий. М., 1964. 332 с.

Соколова Г.А., Сорокин Ю.И. Бактериальное восстановление сульфатов в илах Рыбинского водохранилища. - Микробиология, 1957, т.26, вып.2, с.194-201.

Соколова Г.А., Сорокин Ю.И. Определение интенсивности бактериального восстановления сульфатов в грунтах Горьковского водохранилища с применением ^{35}S . - Докл. АН СССР, 1958, т. 118, № 2, с. 404-406.

Сорокин Ю.И. Определение величины хемосинтеза в воде Рыбинского водохранилища с применением ^{14}C . - Докл. АН СССР, 1955а, т.105, № 6, с. 1343-1345.

Сорокин Ю.И. Продуктивность хемосинтеза в иловых отложениях. - Докл. АН СССР, 1955б, т.103, № 5, с.875-877.

Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода ^{14}C для изучения первичной продукции водоемов. - В кн.: Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1956, т.7, с.271.

Сорокин Ю.И. Микрофлора и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. - Тр. биол. станции „Борок“ / АН СССР, 1958а, вып.3, с. 89-111.

Сорокин Ю.И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. - Тр. биол. станции „Борок“ / АН СССР, 1958б, вып.3, с.66-88.

Сорокин Ю.И. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища. - В кн.: Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1959, № 4, с.3-6.

Сорокин Ю.И. Метан и водород в воде волжских водохранилищ. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР, 1960, вып.3(6), с. 50-58.

Сорокин Ю.И. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты микроорганизмами. - Журн. общ. биологии, 1961а, т. 22, № 4, с.265-272.

Сорокин Ю.И. Роль хемосинтеза в продукции органического вещества в водохранилищах. - Микробиология, 1961б, т.30, вып.2, с.289-293.

Сорокин Ю.И. Вопросы методики отбора проб при изучении морской микрофлоры. - Океанология, 1962а, т.2, вып.5, с.888-897.

Сорокин Ю.И. Определение поправочных коэффициентов на самопоглощение излучения ^{14}C при определении продукции фотосинтеза и хемосинтеза в водоемах. - Микробиология, 1962б, т. 31, вып.1, с.121-128.

Сорокин Ю.И. Об истинной природе нового класса микроорганизмов *Krassilnikoviae* (Красс). - Микробиология, 1963, т.32, вып.3, с.425-433.

Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. - В кн.: Планктон и бентос внутренних водоемов. М.; Л., 1966, с.75-119. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 12(15)).

Сорокин Ю.И. Некоторые итоги изучения трофической роли бактерий в водоемах. - Гидробиол. журн., 1967а, т.3, вып.5, с.32-42.

Сорокин Ю.И. О механизме химического и биологического окисления сульфидов в разбавленных растворах. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967б, с.75-84. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 15(18)).

Сорокин Ю.И. Черное море. М., 1982. 215 с.

Сорокин Ю.И., Павельева Е.Б., Васильева М.И. Роль микрофлоры в продуктивности лососевого озера. - Журн. общ. биологии, 1975, т.36, № 1, с.126-134.

Сорокин Ю.И., Розанова Е.П., Соколова Г.А. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением ^{14}C . - В кн.: Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1959, т.9, с.351-359.

Сорокина В.А. Образование бактериальной пленки на поверхности озерных илов и влияние ее на обмен веществом между илом и водой. - Микробиология, 1938, т.7, вып.5, с.579-591.

Спераская Т.А. Данные по изучению органического вещества озерных иловых отложений. - Тр. Лимнол. станции в Косинке, 1935, вып.20, с. 67-80.

Старостин И.В. Гидробиологическая характеристика водоемов бассейна р.Мургаб. - Тр. Мургаб. гидробиол. станции. Ашхабад, 1955, вып. 3, с.9-39.

Тарасова Т.Н. Роль бактерий в круговороте органического вещества в р.Волге на трассе строительства Чебоксарского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький, 1974. 24 с.

Тарасова Т.Н. Органическое вещество южного Байкала. Новосибирск, 1975. 146 с.

Тачалов С.Н. Методика и результаты наблюдений над температурой грунтов дна Рыбинского водохранилища. - В кн.: Гидрометеорологический режим верхневолжских водохранилищ. Л., 1966, вып.3, с. 3-23.

Тополов А.А. Микрофлора грунтов Ивано-Арефьевских озер и ее роль в донном газообразовании: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 19 с.

Троцкий А.С., Сорокин Ю.И. К методике расчета биомассы бактерий в водоемах. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с.85-90. (Тр. Ин-та биологии внутр. вод; Вып. 15(18)).

Тюрин И.В. Рыболовственная классификация водохранилищ и методика определения их рыбопродуктивности. - Изв. ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1961, т.50, с.395-410.

Уварова И.П., Давыдов Е.Р., Гололобов А.Д., Рачинский В.В. Фиксация CO_2 при культивировании дрожжей на октадекане и глюкозе. - Прикл. биохимия и микробиология, 1970, № 5, с. 502-508.

Уморин П.П. Изучение взаимоотношений водорослей и бактерий в проточной культуре. - Журн. общ. биологии, 1981, т.42, № 6, с.907-919.

Фесенко Н.Г. Гидрохимический облик Цимлянского водохранилища в период ввода его в эксплуатацию. - В кн.: Гидрохимические материалы, 1955, т.25, с.68-97.

Фесенко Н.Г., Зения А.А. О химическом составе воды Донского магистрального и Нижне-Донского каналов. - В кн.: Гидрохимические материалы, 1955, т.25, с.170-175.

Фортунов М.А. Цветность и прозрачность воды Рыбинского водохранилища как показатели его режима. - В кн.: Тр. Ин-та биологии водохранилищ / АН СССР, 1959, вып. 2(5), с. 246-357.

Фортунов М.А. Проблема сооружения водохранилищ и предельные итоги их учета в различных частях света. - В кн.: Материалы 1-го науч.-тех. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963, вып.1, с. 203-211.

Фортунов М.А. Меромиктические озера мира, их особенности и классификация. - В кн.: Второе совещание по вопросу круговорота вещества и энергии в озерах водоемов. Иркутск, 1969, ч. 1, с.12-13.

Фортунов М.А., Московский Б.Д. Озера Ярославской области (кадастровое описание и краткая лимнологическая характеристика). - В кн.: Озера Ярославской области и перспективы их хозяйственного использования. Ярославль, 1970, с.3-183.

Фортунов М.А. О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов Волжского бассейна. - В кн.: Материалы 1-й конференции по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-1. Куйбышев, 1971, с.11-18.

Фотиев А.В. К изучению гумуса грунтовых вод. - Почвоведение, 1966, № 11, с.115-117.

Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 252 с.

Холодный Н.Г. К методике количественных исследований бактериального планктона. - В кн.: Избр. тр. Киев, 1957а, т.3, с.173-184.

Холодный Н.Г. К познанию микрофлоры почвы. - В кн.: Избр. тр. Киев, 1957б, т.3, с.185-206.

Холодный Н.Г. О воздушном питании почвенных микроорганизмов. - В кн.: Избр. тр. Киев, 1957в, т. 3, с. 303-307.

Цискаришли Л.П. Гидрохимический режим Сионского водохранилища. - В кн.: Гидробиология и иктиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1972, вып.3, с.33-43.

Цискаришли Л.П. Гидрологический и гидрохимический режим Кумисского и Марабдинского водохранилищ. - В кн.: Гидробиология и иктиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1976, вып. 4, с.16-42.

Хомелидзе О.И. Марабдинское и Кумисское водохранилища как объекты исследования, методика работ и собранный материал. - В кн.: Гидробиология и иктиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1976, вып.4, с. 7-16.

Цыба Н.П. Результаты микробиологических исследований Цимлянско-го водохранилища в 1968 г. - Тр. Волгогр. отд-ния ГосНИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1971, т. 5, с. 15-24.

Цыбань А.В. Бактериоценоз и бактериопланктон шельфовой области Черного моря. Одесса, 1970. 271 с.

Шадарь В.М. Фитопланктон малых водохранилищ Молдавии. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1964, вып.2, с.82-99.

Шапошников В.Н. Углекислота в обмене веществ гетеротрофных бактерий. - Микробиология, 1952, т. 21, вып. 6, с. 735-747.

Шапошников В.Н. Физиология обмена веществ микроорганизмов в связи с эволюцией функций. М., 1960. 161 с.

Шербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 378 с.

Экзерцев В.А. Гидрофильная растительность. - В кн.: Волга и ее жизнь. Л., 1978, с.203-222.

Экзершев В.А., Довбня И.В. Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги. - В кн.: Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-2. Борок, 1974, с. 24-28.

Якобашвили Н.И. Динамика численности микроорганизмов в Сионском водохранилище. - Р кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1972, вып.3, с.49-55.

Якобашвили Н.И., Цискаришвили Л.П. Бактериопланктон. - В кн.: Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1976, вып. 4, с. 62-73.

Якявичюс К.К. Микробиологическая характеристика залива Куршю-Марес и некоторых озер Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1964. 26 с.

Ярошенко М.Ф., Бызгу С.Е. Гидрохимический режим. - В кн.: Дубоссарское водохранилище. М., 1964, с. 42-75.

Ярошенко М.Ф., Шаларь В.И., Дымчишна - Кривенцова Т.Д. О зависимости первичной продукции от состава и биомассы фитопланктона в малых водохранилищах Молдавии. - В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1965, вып. 3, с.31-43.

Ярушек Н.Е. Численность бактерий и потребление кислорода грибами в Волгоградском водохранилище. - В кн.: Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1971, № 11, с. 22-25.

Ярушек Н.Е. Микрофлора и интенсивность деструктивных процессов в донных отложениях Саратовского и Волгоградского водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1978. 27 с.

Abd in G. Biological productivity of reservoirs special reference to the Aswan reservoir (Egypt). - *Hydrobiologia*, 1949, vol. 1, N 4, p. 469-475.

Abelson Ph. H., Bolton E.T., Aldans E. Utilization of carbon dioxide in the synthesis of proteins by *Escherichia Coli* I a II. - *J. Biol. Chem.*, 1952, vol. 198, N 1, p.165-179.

Aberg B., Rodhe W. Uber die Mililufaktoren in einigen Sudchwedischen seen. - *Symb. bot. upsal.*, 1942, vol.5(3), p. 5-256.

Abrahamsen M., Mayer A.M. Photosynthetic and dark fixation of $^{14}\text{CO}_2$ in detached Soybean cotyledons. - *Physiol. plant.*, 1967, vol. 20, N 1, p. 1-5.

Armstrong F.A.L., Williams P.M., Strickland L.D.H. Photo-oxidation of organic matter in sea water by ultra-violet radiation, analytical and other applications. - *Nature*, 1966, vol. 211, N 5048, p.481-483.

Babenziene H.D. Untersuchungen zur Mikrobiologie des Neuston. - *Verh. Intern. Vereinig. theor. und angew. Limnol.*, 1967, Bd 16, T. 3, S. 1251-1261.

Barker H.A. Bacterial fermentations. New York, 1956. 95 p.

Beeton A.M. Eutrophication of the St. Lawrence Great Lakes. - *Limnol., Oceanogr.*, 1965, vol. 10, N 2, p. 240-254.

Benedict C.R., Rinne R.W. Glutamic acid synthesis from acetate units bicarbonate in extracts of photosynthetic bacteria. - *Biochem., Biophys. Res. Commun.*, 1964, vol. 14, N 5, p.474-481.

- Berl S., Takagaka G., Clarke D.D., Waelisch H. Carbon dioxide fixation in the brain. - J. Biol. Chem., 1962, vol. 237, N 8, p. 2570-2573.
- Birge E.A., Juday C. The inland lakes of Wisconsin. The dissolved gases of the water and their biological significance. - Bull. Wis. Geol. Nat. Hist. Survey, 1911, vol. 22, Ser. Sci. 7, p. 1-259.
- Birge E.A., Juday C. Particulate and dissolved organic matter in inland lakes. - Ecol. Monogr., 1934, vol. 4(4), p. 440-474.
- Birge E.A., Juday C., March H. The temperature of the bottom deposits of lake Mendota. - Trans. Wisc. Acad. Sci., Art. Lett., 1928, vol. 23, p. 187-231.
- Brown A.H. The effect of light on respiration using isotopically enriched oxygen. - Amer. J. Bot., 1953, vol. 40, p. 719-729.
- Buchanan B.B., Evans M.C.W., Arnon D.I. Ferredoxin-dependent carbon assimilation in *Rhodospirillum rubrum*. - Arch. Microbiol., 1967, Bd 59, H. 1-3, S. 32-40.
- Coché A.G. Description of the physico-chemical aspects of lake Cariba an impoundment in Rhodesia-Zambia. - Fish. Res. Bull. Zambia, 1968, vol. 5, p. 200-267.
- Cohen I., Krumbein W.E., Shilo M. Solar lake (Sinai). 2. Distribution of photosynthetic microorganism and primary production. - Limnol., Oceanogr., 1977, vol. 22, N 4, p. 609-620.
- Crow S.A., Ahearn D.G., Cook W.L., Bourquin A.W. Densities of bacteria and fungi in coastal surface films as determined by a membrane-adsorption procedure. - Limnol., Oceanogr., 1975, vol. 20, N 4, p. 644-646.
- Daubner L. Changes in the properties of *E. coli*, under the influence of water environments. - Verh. Intern. Vereinig. theor. und angew. Limnol., 1975, Bd 19, T. 4, S. 2650-2657.
- Dietz A.S., Albright L.L., Tuominen T. Heterotrophic activities of bacterioplankton and bacterioplankton. - Can. J. Microbiol., 1976, vol. 22, N 12, p. 1699-1709.
- Doty N. Algae productivity of the tropical Pacific. - In: Ann. Rep. Dept. Bot. Univ. of Hawaii. Honolulu, 1961. 120 p.
- Drew G.H. On the precipitation of calcium carbonate in the sea by marine bacteria and on the action of denitrifying bacteria in tropical and temperate seas. - In: Papers from the Tortugas Laboratory of the Carnegie Inst. of Washington. Washington, 1914, vol. 9, p. 10-21.
- Dugdall Y.A., Dugdall R.C. Nitrogen metabolism in lakes. Role of nitrogen fixation in Sanctuary lake, Pennsylvania. - Limnol., Oceanogr., 1962, vol. 7, N 2, p. 170-177.
- Eastin J.D., Thorne C.B. Carbon dioxide fixation in *Bac. anthracis*. - J. Bacteriol., 1963, vol. 85, N 2, p. 410-417.
- Fels E., Keller R. World register on Man-Made Lakes. - In: Man-Made Lakes: Their problems and environ-

- mental effects. Washington, 1973, p.43-49. (Geographical Monograph, Ser.17).
- Fogg G.E., Naliwajko C., Watt W.D. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. - Proc. Roy. Soc. Ser. B, 1965, vol.162, N 989, p.517-534.
- Foree E.G., McCarty P.L. Anaerobic decomposition of Algae. - Environ. Sci. and Technol., 1970, vol.4, N 10, p. 842-849.
- Forel F. Handbuch der Seenkunde. Allgemeine Limnologie. Stuttgart, 1901. 300 S.
- Gerletti Marco. Dark bottle measurement in primary productivity studies. - In: Mem. Ist. Ital. idrobiol. „Dott. M.Maachi“, 1968, vol. 23, p. 197-208.
- Gladston G.F., Fildes P., Richardson G.M. Carbon dioxide as an essential factor in the growth of bacteria. - Brit. J. Exp. Pathol., 1935, vol. 16, p. 335-338.
- Godlewska - Lipowa W. Ecosystem of the Mikolajskie lake. The role of heterotrophic bacteria in the pelagial. - Pol. arch. hydrobiol., 1975, vol. 22, N 1, p.79-87.
- Golueke C.G., Oswald W.J., Gotaas H.B. Anaerobic digestion of algae. - Appl. Microbiol., 1957, vol. 5, p. 47-55.
- Grill, Richard. Nutrient regeneration from phytoplankton decomposing in sea water. - Mar. Res., 1964, vol.22, N 2, p. 51-59.
- Gunnison D., Alexander M. Resistance and susceptibility of algae to decomposition by natural microbial communities. - Limnol., Oceanogr., 1975, vol. 20, N 1, p. 64-70.
- Hamilton L.R., Burris R.H., Wilson P.W., Wang C.H. Pyruvate metabolism, carbon dioxide assimilation and nitrogen fixation by an *Achromobacter* species. - J. Bacteriol., 1965, vol. 89, N 3, p.647-653.
- Hamilton R.D., Carlucci A.F. Use of ultra-violet irradiated sea water the preparation of culture Media. - Nature, 1966, vol. 211, N 5048, p.483-484.
- Hammen C.S., Lum S.C. Carbon dioxide fixation in marine invertebrates. III. The main pathway in Flatworms. - J. Biol. Chem., 1962, vol. 237, N 8, p.2419-2422.
- Harvey G.W. Microlayer collection from the Sea Surface a new method and initial results. - Limnol., Oceanogr., 1966, vol.11, N 4, p.608-620.
- Hashimoto Y., Sato T. Animal protein factor (APF) and vitamin B₁₂ in marine products. - Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1954, vol. 19, p. 987-990.
- Hayes F.R., McAulay M.A. Lake water and Sediment. V. Oxygen consumed in Water over Sediment cores. - Limnol., Oceanogr., 1959, vol. 4, N 3, p. 291-298.
- Hayes F.R., Reid B.L., Cameron M.L. Lake water and Sediment. II. Oxidation reduction relations at the mud-water interface. - Limnol., Oceanogr., 1958, vol. 3, N 3, p. 308-317.

- H e n r i c h i A.T. Studies of freshwater bacteric. A direct microscopic technique. - J. Bacteriol., 1933, vol. 25, N 3, p. 277-286.
- H e p h e r B. Primary production in fishponds and its application to fertilization experiments. - Limnol., Oceanogr., 1962, vol. 7, N 2, p. 131-136.
- H e s L. Action de l'acide carbonique sur les microbes heterotrophes. - Ann. fermentation, 1938, vol. 4, p. 547-550.
- H i r s c h P. Budding bacteria. - Annu. Rev. Microbiol., 1974, vol. 28, p. 391-444.
- H i r s c h P., P a n k r a t z S.H. Study of bacterial populations in environments by use of submerged electron microscope grids. - Ztschr. allgem. Mikrobiol., 1970, Bd 10, N 8, S. 589-605.
- H o b b i e L.E. Carbon-14 measurements of primary production in two Arctic Alaska lakes. - Verh. Intern. Vereinig. theor. und angew. Limnol., 1964, Bd 5, T. 1, S. 360-364.
- H o b b i e L.E., W r i g h t R.T. A new method for the study of bacteria in lakes: description and results. - Mitt. Intern. Vereinig. Limnol., 1968, Bd 14, S. 64-71.
- H o l m - H a n s e n O., B o o t h C.R. The measurement of adenosinetriphosphate in the ocean and its ecological significance. - Limnol., Oceanogr., 1966, vol. 11, N 4, p. 510-519.
- H o p p e - S e y l e r F. Über die Gährung der Cellulose mit Bildung von Methan- und Kohlensäure. - Ztschr. physiol. Chem., 1886, Bd 10, N 1, S. 201-211.
- H u t c h i n s o n G.E. The oxidation - reduction potential of lake water and its ecological significance. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1939, vol. 25, p. 87-90.
- H u t c h i n s o n G.E. A treatise on limnology. New York; London, 1957, vol. 1. 1015 p.
- H ü b e l H. Die Bestimmung der Primärproduktion des Phytoplanktons der Nord-Rügensch. Bodengewässer unter Verwendung der Radiolohlenstoffmethode. - Intern. Rev. gesamt Hydrobiol., 1968, Bd 33, N 4, S. 601-633.
- J a n n a s c h H.W. Estimations of bacterial growth rates in natural waters. - J. Bacteriol., 1969, vol. 99, N 1, p. 151-160.
- J e w e l l W.J., M c C a r t y P.L. Aerobic decomposition of algae. - Environ. Sci. and Technol., 1971, vol. 5, N 10, p. 1023-1031.
- K a i f f J. Phytoplankton abundance and primary production rates in two Arctic ponds. - Ecology, 1967, vol. 48, N 4, p. 558-565.
- K a m i n s k i L.S., F e r r o n i G.D. Growth of psychrophilic and mesophilic aquatic bacterial isolates at the environmental temperature. - Water Res., 1980, vol. 14, N 17, p. 815-820.
- K a s p a r H.F. Denitrification in Marine Sediment: Measurement of capacity and estimate of in situ rate. - Appl. and Environ. Microbiol., 1982, vol. 43, N 3, p. 522-527.
- K n a y a i G. Elements of bacterial cytology. Ithaca; New York; Comstock, 1951. 375 p.

K o y a m a T. Measurement and analysis of gases in sediments. - J. Earth Sci. Nagoya Univ., 1953, vol. 1, p. 107-118.

K o y a m a T. Gaseous metabolism in lake sediments and paddy soils and the production of atmospheric methane and hydrogen. - J. Geophys. Res., 1963, vol. 68, N 13, p. 3971-3973.

L a c h i c a D.V.F., H a r t m a n n P.A. Carbon dioxide fixation by cell-free extracts, of group D, Streptococci. - Can. J. Microbiol., 1969, vol. 15, N 1, p. 61-66.

L e a d b e t t e r E.R., F o s t e r I.W. Studies of some methane utilizing bacteria. - Arch. Microbiol., 1958, Bd 30, H. 1, S. 91-118.

L i n k e H a r a l d A.E. CO_2 - Fixierung durch Clostridium aceticum $^{14}CO_2$ - Kurzzeitenban und Pyruvatstoffwechsel. - Arch. Microbiol., 1966, Bd 64, N 3, S. 203-214.

(L i s J.) Л и с Г. Биохимия автотрофных бактерий, М., 1958, 126 с.

L u n d q v i s t G. Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. - Binnengewässer, 1927, Bd 2, S. 10-45.

M a r s h a l l B.E., F a l c o n e r A. C. Physico-chemical aspects of Lake Mcllwaine (Rhodesia). An eutrophic tropical impoundment. - Hydrobiologia, 1973, vol. 42(1), p. 45-62.

M o l i s c h H. Über Kalkbakterien und andere Kalk(alkal-)förmige Pilze. - Zentr.-Bl. Bakteriell., Parasitenk., Infektionskrankh. und Hyg. Abt. II, 1925, Bd 65, S. 130-139.

N a u m a n n E. Über das Neuston des Süßwassers. - Biol. Zentr.-Bl., 1917, Bd 2, S. 1-37.

N a u m a n n E. Einige Grundlinien der regionalen Limnologie. - Lunds univ., 1921, Bd 17(8), S. 1-122.

N a u m a n n E. Grundzüge der regionalen Limnologie. - Binnengewässer, 1932, Bd 2, S. 1-230.

N i e w o l a k S. Distribution of microorganisms in the water of the Kortowskie lake. - Pol. arch. hydrobiol., 1974, vol. 21, N 3-4, p. 315-333.

O c e v s k i B., K a z a r o v G., S e r a f i m o v a - N a d ž i š č e J. Distribution and characteristics of bacteria, phytoplankton and zooplankton in lake Castoria. - In: Sump. Biol. Hyg., 1975, vol. 15, p. 233-245.

O h l e W. Chemisch-Stratigraphische Untersuchungen der Sediment metamorphose eines Waldsees. - Naturwissenschaften, 1933, Bd 21, S. 397-400.

O h l e W. Der Stoffhaushalt der Seen als Greendlage einer allgemeinen Stoffwechseldynamik der Gewässer. - Kiel. Meeresforsch., 1962, Bd 18, H. 3, S. 107-120.

O l a h J. Short periodic changes in the micronal plankton quantity of lake Balaton. - Magy. tud. akad. Tihanyi biol. Kutatóintéz. évk., 1970a, vol. 37, p. 199-207.

O l a h J. Measurement of the reducing ability of natural waters and sediments a simple limnological method. - Magy. tud. akad. Tihanyi biol. Kutatóintéz. évk., 1970b, vol. 37, p. 209-222.

O t s u k i A., H a k y a T. On the production of dis-

solved Nitrogenrich organic matter. - *Limnol., Oceanogr.*, 1968, vol. 13, N 1, p. 183-185.

O v e r b e c k Y. Prinzipielles zum Vorkommen der Bakterien in See. - *Mitt. Intern. Verein. Limnol.*, 1968, N 14, S. 134-144.

O v e r b e c k Y. Microbiology and biochemistry. - *Mitt. Intern. Verein. Limnol.*, 1974, N 20, p.198-228.

P a r s o n s T.R., S t r i c k l a n d I.D.H. On the production of particulate organic oceanic carbon by heterotrophic processes in Seawater. - *Deep-Sea Res.*, 1961, vol.8, N 5, p. 211-222.

P e a r s a l l W.H., M o r t i m e r C.H. Oxidation-reduction potentials in waterlogged soils natural waters and muds. - *J. Ecol.*, 1929, vol.27, p. 483-501.

(P e r e z E i r i z) П е р е с Е я р и с М. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона и его экологическая роль в водохранилищах Кубы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 32 с.

P e r e s E i r i z M., R o m a n e l k o V.I., K u d r i a v t s e v V.M., P u b i l l a n e s M.A. Procesos microbiologicos de produccion y destruccion de la materia organica en el embalse Carlos-Manuel-de-Céspedes. - *Acad. cienc. Cuba. Ser. Forest.*, 1976, N 22, p.3-8.

P i n e L e o . Carbon dioxide fixation by Actinomices (A.correction). - *Proc.Soc. Exp. Biol. and Med.*, 1960, vol.104, N 4, p.702-707.

P ü t t e r A. Der Stoffhaushalt des Meeres. - *Ztschr. allgem. Physiol.*, 1908, Bd 7, S.321-368.

R h e i n h e i m e r Y. Aquatic microbiology. London, 1974, 184 p.

R i s t i c O l i v e r a . Ukupan broj bakterioplanktona i njegova dinamika u dubreniuns ribnjacima. - *Mikrobiologija*, 1966, vol. 3, N 1, p. 33-34.

(R o b b i n s D. A.) Р о б б и н с Д.А. Некоторые аспекты взаимодействия между бентосом и осадками в североамериканских Великих озерах и воздействие на них токсикантов. - В кн.: Теоретические вопросы водной токсикологии. Л., 1981, с. 197-213.

R o c k w e l l G.E. The influence of carbon dioxide on the growth of Bacteria. - *J. Infect. Diseases*, 1923, vol.32, p. 98-105.

R o d h e W. The primary production in lakes: some results and restriction of the ^{14}C method. - *Rapp. et proc.-verb. réun. Cons. perm. intern. explor. mer.*, 1958, vol. 144, p. 122-128.

R o d h e W. Standart correiations between pelagic photosynthesis and light. - *Scr. Limnol. upsal.*, 1969, Collect. I, vol. 105, p. 1-10.

R u t t n e r F. Fundamentele of Limnology. Toronto, 1963, 295 p.

R y t h e r J.H. The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effect upon the measurement of productivity. - *Deep-Sea Res.*, 1954, vol. 2, N 3, p. 134-139.

Ryther J.H. The measurement of primary production. - *Limnol., Oceanogr.*, 1956, vol. 1, N 2, p. 72-84.

Ryther J.H., Vaccaro R.F. A comparison of the oxygen and ^{14}C methods of measuring marine photosynthesis. - *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1954, vol. 20, N 1, p. 25-34.

Salonen Kalevi. Pääjärven bakteeriplankton. - *Luonnon tutkija*, 1974, vol. 78, N 4-5, p. 149-159.

Schellhorn R., Burris R.H. Acetylene as a competitive inhibitor of N_2 fixation. - *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1967, vol. 58, p. 213-216.

Steemann - Nielsen E. The use of radio-active ^{14}C for measurement of organic production in the sea. - *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1952, vol. 18, N 2, p. 117-140.

Steemann - Nielsen E. On organic production in the oceans. - *J. Cons. intern. explor. mer.*, 1954, vol. 19, N 3, p. 309-328.

Steemann - Nielsen E. Recent advances in measuring and understanding marine primary production. - In: *Brit. Ecol. Soc. Jubilee Symp.* London; Oxford, 1964, p. 119-130.

Steemann - Nielsen E., Al Kholy A.A. Use of ^{14}C -technique in measuring photosynthesis of phosphorus or nitrogen deficient algae. - *Physiol. plant.*, 1956, vol. 9, N 1, p. 144-153.

Stewart W.D.P., Fitzgerald G.P., Burris R.H. In situ studies on N_2 fixation using the acetylene reduction technique. - *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1967, vol. 58, p. 2071-2078.

Straškrabová - Prokešová V. Seasonal changes in the reproduction rate of bacteria in two reservoirs. - *Verh. Intern. Vereinig. theor. und angew. Limnol.*, 1966, Bd 16, N 3, S. 1527-1533.

Straškrabová V. Methods for counting water bacteria - comparison and significance. - *Acta hydrochim., hydrobiol.*, 1973, vol. 1, N 5, p. 433-454.

Stumm W. Redox potential as an environmental parameter: conceptual significance and operation limitation. - In: *Advances water Pollut. Res.* Washington, 1967, vol. 1, p. 283-298.

Swiencicki I.E., Hartman R.E. The effects of oxygen and carbon dioxide on proteinase biosynthesis by *Streptococcus faecalis* var. *liquefaciens*. - *Can. J. Microbiol.*, 1967, vol. 13, N 11, p. 1444-1450.

Tolling I.F. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. - *New Phytol.*, 1957, vol. 57, p. 29-50.

Tolling I.F. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. - *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.*, 1965, Bd 50, N 1, S. 1-32.

- Thiennemann A.** Die Binnengewässer Mitteleuropas. - Binnengewässer, 1925, Bd 11, S. 1-210.
- Thomas N.O., Harbeck G.E.** Reservoirs in the United States. - In: Geol. Surv., Water-Supply Rep. Washington, 1956, paper 1360-A. p. 15-25.
- Uhlmann D.** Hydrobiologie. Iena, 1975, 345 S.
- Vaccaro R.F., Ryther J.H.** The bactericidal effects of sunlight in relation to "light" and "dark" bottle photosynthesis experiments. - J. Cons. intern. explor. mer, 1954, vol. 20, N 1, p. 18-24.
- Vallentyne I.R.** Carotinoids in a 20 000 year old sediment from searles lake California. - Arch. Biochem., Biophys., 1957, vol. 70, p. 29-34.
- Vallentyne I.R.** Fossil pigments. - In: Comparative biochemistry of photoreactive systems. New York, 1960, p. 83-105.
- Vallentyne I.R., Bidwell R.G.S.** The relation between free sugars and sedimentary chlorophyll in lake muds. - Ecology, 1956, vol. 37, N 3, p.495-500.
- Vallentyne I.R., Whittaker I.R.** On the presence of free sugars in filtered lake water. - Science, 1956, vol. 124, N 3230, p.1026-1027.
- Valley G., Rettger L.** The influence of carbon dioxide on bacteria. - J.Bacteriol., 1927, vol. 14, p.101-104.
- Vollenweider R.A., Nauwerck A.** Some observations on the ^{14}C -method for measuring primary production. - Verh. Intern. Vereinig. theor. und angew. Limnol., 1961, Bd 14, T. 1, S. 134-139.
- Wang C.H., Iceda G.I.** Biosynthesis of C_4 acids in *Pseudomonas fluorescens* KBI. - Biochem. J., 1961, vol.79, N 3, p. 614-620.
- Walsby A.E.** A square bacterium. - Nature, 1980, vol. 283, N 5742, p. 69-71.
- Wetzel R.G.** Variations in productivity of Goose and hypereutrophic Sylvan lakes, Indiana. - In: Invest. Ind. lakes streams, 1966, N 7, p. 147-184.
- Wetzel R.G.** Limnology. Philadelphia; London; Toronto, 1975. 743 p.
- Whittaker I.R., Vallentyne I.R.** On the occurrence of free sugars in lake sediment extracts. - Limnol., Oceanogr., 1957, vol.2, N 2, p. 98-110.
- Wiken T.O.** Über den Mechanismus des anaeroben bakteriellen Abbaus von Kohlehydrat, Eiweiss und Fett in Faulräumen. - Schweiz. Ztschr. Hydrol., 1957, Bd 19, H. 1, S.428-456.
- Wood H.G., Werkmann C.H.** The utilization of CO_2 in the dissimilation of glycerol by the propionic acid bacteria. - Biochem. J., 1936, vol. 30, N 1, p. 48-50.

W r i g h t R.T., H o b b i e I.E. The uptake of organic solutes lake water. - Limnol., Oceanogr., 1965, vol.10, N 1, p. 22-28.

Z o B e l l C.E. Marine Microbiology. New York, 1946. 233 p.

Z o B e l l C.E. Some effect of high hydrostatic pressure on apparatus observed on the Danish "Galathea", deep-sea expedition. - Deep-Sea Res., 1954, vol. 2, N 1, p. 24-32.

Z o B e l l C.E., G r a n t C.W. Bacterial utilization of low concentrations of organic matter. - J. Bacteriol., 1943, vol. 45, N 4, p.555-564.

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
Введение	3
Раздел I	5
Глава 1. Микроорганизмы в воде и донных отложениях водоемов	5
История развития водной микробиологии как история совершенствования методов	5
О реальности существования бактерий, учитываемых методом прямого подсчета	11
Развитие бактерий на средах, близких по составу к натуральной воде	13
Развитие бактерий на средах с малым и минимальным содержанием органического вещества	19
Учет живых бактерий на средах с натуральными величинами органического вещества	25
Глава 2. Типология водоемов и экологические ниши микроорганизмов	31
Классификация и типология водоемов	32
Экологические ниши в водоемах	39
Глава 3. Некоторые закономерности фотосинтеза во внутренних водоемах	43
Соотношение между результатами продукции фитопланктона, полученными кислородным и радиоуглеродными методами	44
Расход свежесинтезированного органического вещества клетками водорослей и реассимиляция CO_2 при фотосинтезе	47
Суточная динамика интенсивности фотосинтеза в различных водоемах	52
Распределение фитопланктона в толще воды, световая депрессия и световое голодание водорослей	57
Связь между интенсивностью фотосинтеза под 1 м^2 площади водоема и прозрачностью воды по диску Секки	59
Глава 4. Хемосинтез и гетеротрофная ассимиляция CO_2	65
Гетеротрофная ассимиляция CO_2 как общебиологический процесс	66
Потенциальная способность микрофлоры водоемов к хемосинтезу и гетеротрофной ассимиляции CO_2	70
Соотношение между биомассой, дыханием и ассимиляцией CO_2 у гетеротрофных и автотрофных бактерий	74
	293

Глава 5. Некоторые общие закономерности разрушения органического вещества в воде и донных отложениях	88
Содержание органического вещества в воде разных водоемов и роль основных групп организмов в его разрушении	89
Бактериальное разложение водорослей	94
Разрушение органических веществ натуральной воды в течение длительного времени	105
Донные отложения как среда обитания микроорганизмов	110
Классификация донных отложений и их микростроение	111
Окислительно-восстановительный потенциал в донных отложениях	115
Химический состав донных отложений и предпосылки определения разрушения органического вещества	120
Глава 6. Динамика и взаимосвязь биотических и абиотических факторов (по стандартным наблюдениям на Рыбинском водохранилище)	128
Динамика численности бактерий в пространстве и во времени	136
Взаимосвязь абиотических и биотических факторов	149
Глава 7. Бактерии и процессы, происходящие в поверхностной пленке воды	163
Формирование бактериальной пленки на поверхности воды	167
Образование предметных стекол и электронно-микроскопических сеток в поверхностной пленке воды и их господствующие здесь формы бактерий	167
Продукция бактериальной биомассы, разрушение органического вещества и поток глюкозы в поверхностной пленке воды	186
Раздел II	
Глава 8. Микрофлора и микробиологические процессы в водохранилищах	191
Олиготрофные водохранилища	193
Водохранилища с большой прозрачностью воды	194
Водохранилища с малой прозрачностью воды	198
Олиготрофно-мезотрофные водохранилища	201
Мезотрофные водохранилища	204
Микрофлора и микробиологические процессы в водохранилищах Волжского каскада	205
Гидрологические параметры и химический состав воды ...	205
Продукция и разрушение органического вещества	212
Продукция и разрушение органического вещества зимой подо льдом	218
Микрофлора Волги	222
Время удвоения количества бактерий	223
Разрушение органического вещества в донных отложениях	232
Бактериальные группы и интенсивность ряда бактериальных процессов	236
Евтрофные водохранилища	243
Микрофлора и микробиологические процессы продукции и разрушения органического вещества в днепровских водохранилищах	243
Микрофлора и микробиологические процессы в водохранилищах Днестра, Дона, Альгет и Куры	250
Заключение	260
Литература	264

В и т а л и й И в а н о в и ч Р о м а н е н к о

**МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ПРОДУКЦИИ И ДЕСТРУКЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ВО ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМАХ**

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства Л.И. С м е т а н к и н а
Художник Л.А. Я ц е н к о
Технический редактор Е.Н. Н и к и т ю к
Корректоры Г.Д. А д а й к и н а и О.М. Б о б ы л е в а
ИБ № 21212

Подписано к печати 12.12.85, М-28116. Формат 60х90 1/16. Бумага
для глубокой печати. Печать офсетная. Усл.печ. л. 18,50. Усл.кр.-отт.
18,75. Уч.-изд. л. 21,46. Тираж 1250. Тип. зак. 568. Цена 3 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство „Наука“. Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства „Наука“
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА „НАУКА“ МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО
ЗАКАЗАТЬ В МАГАЗИНАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ КОНТОРЫ
„АКАДЕМКНИГА“, В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ

ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ КНИГ ПОЧТОЙ ЗАКАЗЫ ПРОСИМ НАПРАВЛЯТЬ
ПО АДРЕСУ:

- 117192 Москва, Мичуринский пр., 12, магазин „Книга – почтой“ Централь-
ной конторы „Академкнига“;
- 197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7, магазин „Книга – почтой“
Северо-Западной конторы „Академкнига“
или в ближайший магазин „Академкнига“, имеющий отдел
„Книга – почтой“;
- 480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 („Книга – почтой“);
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13 („Книга – почтой“);
232600 Вильнюс, ул. Университета, 4;
690088 Владивосток, Океанский пр., 140;
320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24 („Книга – почтой“);
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 („Книга – почтой“);
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 („Книга – почтой“);
420043 Казань, ул. Достоевского, 53;
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
252030 Киев, ул. Пирогова, 2;
252030 Киев, ул. Пирогова, 4 („Книга – почтой“);
277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 („Книга – почтой“);
343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1 („Книга – почтой“);
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 („Книга – почтой“);
191104 Ленинград, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
199004 Ленинград, 9 линия, 16;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 („Книга – почтой“);
103009 Москва, ул. Горького, 19а;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 („Книга – почтой“);
142284 Протвино Московской обл., „Академкнига“;
142292 Пушкино Московской обл., МР „В“, 1;
620151 Свердловск, ул. Мамкина-Сибиряка, 137 („Книга – почтой“);
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 („Книга – почтой“);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 („Книга – почтой“);
450025 Уфа, Коммунистическая, 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 („Книга – почтой“);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 („Книга – почтой“).

3р 40к



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ