

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ГЕТЕРОТРОФНОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В КРУПНОМ ЭВТРОФНОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2020 г. А. И. Копылов^{a, *}, Д. Б. Косолапов^{a, b}, И. С. Микрякова^a

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

^bЧереповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская обл., Россия

*e-mail: kopylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 16.02.2018 г.

После доработки 01.08.2018 г.

Принята к публикации 27.11.2018 г.

Представлены результаты многолетних исследований численности, биомассы и продукции гетеротрофного бактериопланктона в эвтрофном Горьковском водохранилище (Средняя Волга). Средние для водоема значения этих параметров в 2015–2016 гг. возросли по сравнению с 1991–1999 гг. в 1.7–1.9 раза. За весь период наблюдений максимальные показатели зарегистрированы аномально жарким летом 2010 г., когда температура поверхностного слоя воды достигала 33°C. По-видимому, увеличение количества, продукции и доли агрегированности бактериопланктона связано с повышением температуры воды, ростом первичной продукции планктона, эвтрофированием и загрязнением водохранилища.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, многолетняя динамика, эвтрофное равнинное водохранилище

DOI: 10.31857/S0320965220050046

ВВЕДЕНИЕ

Гетеротрофные бактерии – важный компонент трофических сетей, играющий главную роль в деструкции автохтонных и аллохтонных органических веществ и процессах самоочищения водных экосистем (Копылов, Косолапов, 2008; Романенко, 1985; Azam et al., 1990). Структурно-функциональные показатели бактериопланктона используются для оценки трофического состояния и качества воды пресных водоемов (Оксиюк и др., 1993; Копылов, Косолапов, 2007).

Значительное влияние погодных условий на функционирование бактериопланктона установлено в процессе многолетних (1964–1984 гг.) исследований Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) (Романенко, 1985). В экосистемах водохранилищ Верхней и Средней Волги с 1976 г. наблюдается устойчивая тенденция к повышению средней за вегетационный период (с мая по октябрь) температуры воды, почти на месяц увеличилась продолжительность безледного периода (Литвинов, Рошупко, 2005; Законнова, Литвинов, 2016).

В современный период потепления климата часто наблюдаются аномальные погодные явления, одним из которых было жаркое лето в европейской части России в 2010 г. (Второй..., 2014). В водохранилищах Волги в начале XXI в. выявлен существенный рост биомассы и продукции фитопланктона, в том числе цианобактерий, массовое развитие которых вызывает “цветение” воды (Корнева и др., 2012). Очевидно, эти процессы оказывают существенное влияние на развитие гетеротрофных бактерий мезотрофных и эвтрофных водохранилищ волжского каскада. Летом 2010 г. в Горьковском водохранилище зарегистрировано двукратное увеличение численности, биомассы и продукции бактериопланктона по сравнению с годами с нормальным температурным режимом (Корюлов et al., 2013).

Цель работы – оценить современный уровень количественного развития гетеротрофного бактериопланктона и выявить особенности многолетней динамики его численности, биомассы и продукции в эвтрофном Горьковском водохранилище (Средняя Волга).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Горьковское водохранилище, по классификации Авакяна и др. [1], относится к очень крупным

Сокращения: B_b – биомасса бактериопланктона; N_b – численность бактериопланктона; V_b – объем бактериальных клеток; P_b – продукция бактериопланктона; P_{PHU} – продукция фитопланктона.

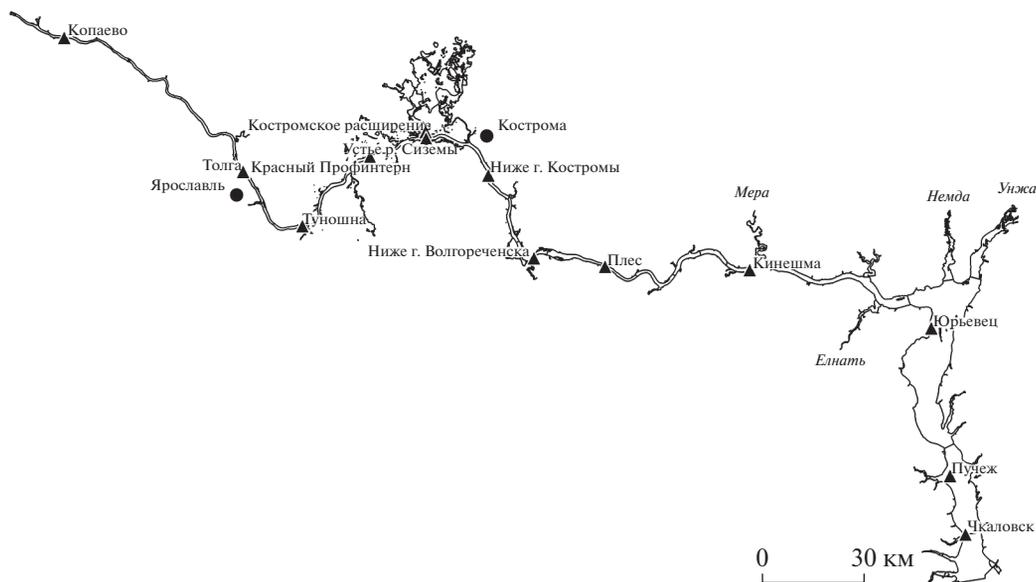


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб (▲) в Горьковском водохранилище.

(его длина, площадь зеркала и объем при НПУ достигают 430 км, 1591 км² и 8.82 км³ соответственно) и неглубоким (средняя глубина 5.5 м) водоемам. Водную массу водохранилища в основном формируют поступающие из вышележащего Рыбинского водохранилища волжские воды, которые лишь в нижней озеровидной части трансформируются под влиянием притоков.

Материал для исследования собран в комплексных экспедициях Института биологии внутренних вод РАН на 13 глубоководных станциях в разные периоды вегетационного сезона: в июне (1997 и 2016 гг.); в конце июля—начале августа (1991, 1992, 1997, 1999, 2001, 2010 и 2016 гг.); в конце августа—начале сентября (1994–1998, 2005 и 2015 гг.) (рис. 1). Средняя глубина станций отбора проб в разные годы находилась в пределах 7.5–9.0 м. Определения микробиологических параметров проводили в интегральных образцах воды, которые получали смешиванием проб, отобранных плексигласовым батометром Рутнера через каждый метр водной толщи от поверхности до дна. Пробы сразу фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2% и хранили до анализа в лаборатории в темноте при температуре 4°C не более месяца.

Численность и размеры гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп (одиночных, агрегированных, нитевидных) определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (Porter, Feig, 1980). Препараты просматривали при увеличении 1000 раз под эпифлуорес-

центным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений. Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали по уравнению, связывающему объем клетки с содержанием в ней углерода (Norland, 1993). Продукцию (P_b) в 2010 г. определяли методом разбавления (Landry, Hassett, 1982; Ducklow, Hill, 1985), в остальные годы – радиоуглеродным методом по темновой ассимиляции CO₂ (Романенко, 1985; Романенко, Кузнецов, 1974). Коэффициент использования усвоенных бактериями субстратов на рост (K_2) принимали равным 0.3 [12].

Первичную продукцию фитопланктона (P_{PHU}) определяли радиоуглеродным методом (Романенко, Кузнецов, 1974) в поверхностном горизонте и в интегральных пробах воды от поверхности до глубины тройной прозрачности по диску Секки. Расчет интенсивности фотосинтеза под 1 м² водоема (ΣP_{PHU} , мг С/(м² · сут)) проводили по формуле: $\Sigma P_{PHU} = P_{PHU} \cdot 0.7L$, где P_{PHU} – интенсивность фотосинтеза в интегральной пробе воды, мг С/(м³ · сут); 0.7 – коэффициент, характеризующий влияние ослабления света с глубиной на фотосинтез; L – толщина слоя тройной прозрачности воды по диску Секки, м (Романенко, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Многолетние исследования Горьковского водохранилища, проведенные в конце июля—начале августа с 1991 по 2016 гг., выявили тенденцию увеличения N_b (рис. 2а). Средние минимальное $((3.48 \pm 0.41) \times 10^6$ кл./м в 1999 г.) и максимальное

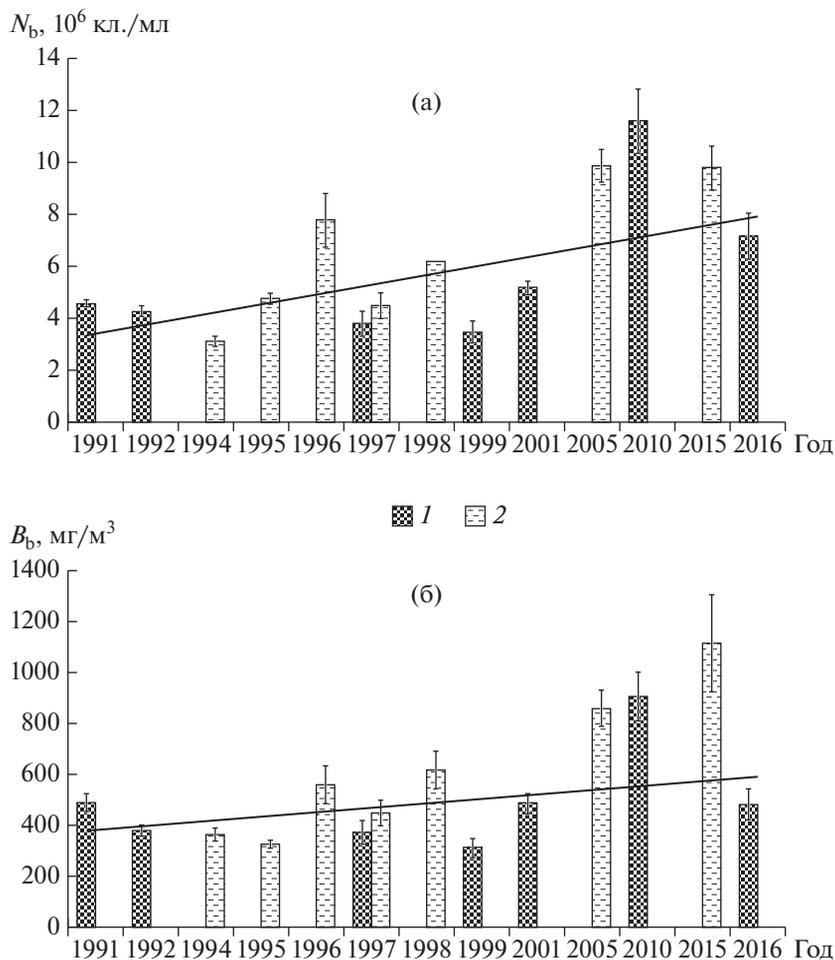


Рис. 2. Многолетняя динамика средних для столба воды значений N_b (а) и B_b (б) в конце июля–начале августа (1) и в конце августа–начале сентября (2).

((11.58 ± 1.25) $\times 10^6$ кл./мл в 2010 г.) значения этого параметра различались в 3.3 раза. Средний объем бактериальных клеток изменялся от 0.067 ± 0.006 мкм³ в 2016 г. до 0.107 ± 0.006 мкм³ в 1991 г., составляя в среднем за все годы исследований 0.089 ± 0.005 мкм³. Вследствие этого, при существенной разнице в N_b , B_b в 1991 г. и 2016 г. оказалась соизмеримой (рис. 2б). Однако среднее значение B_b 1991–1999 гг. (389 ± 37 мг/м³) было в 1.6 раза ниже такового в 2001–2016 гг. (624 ± 140 мг/м³).

Средние для водохранилища значения N_b и B_b в конце августа–начале сентября за период с 1994 г. по 2015 г. также существенно выросли (рис. 2). Среднее значение N_b было минимальным в 1994 г. ((3.13 ± 0.20) $\times 10^6$ кл./мл), B_b – в 1995 г. (366 ± 23 мг/м³). Эти показатели в 2005 и 2015 г. оказались выше, чем в 1994–1998 гг. Средний объем бактериальных клеток варьировал в пределах 0.069 – 0.117 мкм³, составляя в среднем за весь период наблюдений 0.094 ± 0.007 мкм³. Следует от-

метить, что этот параметр в 1994 и 2015 гг. был примерно одинаковым: 0.117 и 0.114 мкм³ соответственно. В остальные годы проведения исследований размеры бактерий были меньше.

Средние многолетние значения N_b и B_b в конце июля–начале августа ((5.73 ± 1.08) $\times 10^6$ кл./мл и 490 ± 74 мг/м³ соответственно) были ниже, чем в конце августа–начале сентября ((6.57 ± 1.00) $\times 10^6$ кл./мл и 613 ± 107 мг/м³ соответственно).

Первичная продукция фитопланктона (P_{PHU}) и температура воды в начале лета в Горьковском водохранилище в 1997 и 2016 гг. существенно не различались (табл. 1). Однако значения N_b , B_b и P_b в 2016 г. были выше таковых в 1997 г. в 2.5, 1.8 и 2.9 раза соответственно.

В конце июля–начале августа (период наибольшего прогрева водохранилища) среднее значение температуры поверхностного слоя воды в разные годы существенно колебалась, а прозрачность воды в 2016 г. уменьшилась по сравнению с

Таблица 1. Температура и прозрачность воды, первичная продукция фитопланктона и структурно-функциональные параметры бактериопланктона в Горьковском водохранилище в июне 1997 и 2016 гг.

Параметр	29.06–30.06 (1997 г.)	02.06–04.06 (2016 г.)
Температура, °С	$\frac{20.5-22.0}{21.0 \pm 0.2}$	$\frac{17.9-23.8}{19.5 \pm 1.2}$
Прозрачность, см	$\frac{100-200}{141 \pm 8}$	$\frac{60-200}{125 \pm 11}$
P_{PHY} , мг С/(м ³ · сут)	$\frac{50-600}{193 \pm 42}$	$\frac{71-404}{226 \pm 40}$
ΣP_{PHY} , мг С/(м ² · сут)	$\frac{200-1512}{570 \pm 104}$	$\frac{185-1269}{543 \pm 121}$
N_b , 10 ⁶ кл./мл	$\frac{2.85-6.75}{4.01 \pm 0.39}$	$\frac{6.46-16.22}{9.89 \pm 0.68}$
V_b , мкм ³	$\frac{0.047-0.117}{0.087 \pm 0.003}$	$\frac{0.038-0.075}{0.054 \pm 0.003}$
B_b , мг С/м ³	$\frac{54-125}{83 \pm 8}$	$\frac{89-232}{146 \pm 10}$
μ , ч ⁻¹	$\frac{0.014-0.029}{0.021 \pm 0.001}$	$\frac{0.013-0.062}{0.033 \pm 0.003}$
P_b , мг С/(м ³ · сут)	$\frac{22-63}{42 \pm 4}$	$\frac{35-232}{121 \pm 14}$

Примечание. Здесь и в табл. 2 и 3: над чертой – пределы колебаний параметра, под чертой – среднее значение \pm стандартное отклонение. P_{PHY} – продукция фитопланктона, V_b – объем бактериальных клеток, μ – удельная скорость роста бактерий.

1997 г. на 32 см (табл. 2). P_{PHY} возростала до 2010 г., но в 2016 г. понизилась. Наблюдалась также четкая тенденция возрастания P_b . Максимальная за весь период наблюдений P_b была зарегистрирована летом 2010 г., когда температура воды достигала аномально высоких значений. Между средней для столба воды P_b и температурой воды установлена высокая положительная корреляция ($r = 0.92$, $p < 0.05$). Удельная скорость роста бактерий зависела от температуры в меньшей степени ($r = 0.39$). Сильная положительная связь выявлена также между P_{PHY} и P_b под 1 м² ($r = 0.86$).

Исследования структурно-функциональных характеристик гетеротрофных бактерий в конце лета – начале осени также выявили значительное увеличение P_b в 2005 г. и 2015 г. по сравнению с 1997 г. (табл. 3). Однако удельная скорость роста бактерий в 2015 г. оказалась ниже, чем в 1997 и 2005 гг.

Средние за все три исследованных периода (июнь, конец июля–начало августа и конец августа–начало сентября) значения N_b , B_b и P_b в 2015–2016 гг. ($(8.95 \pm 0.88) \times 10^6$ кл./мл, 172 ± 39 мг С/м³ и 99 ± 11 мг С/(м³ · сут) соответственно) превышали таковые в 1997 г. ($(4.10 \pm 0.20) \times 10^6$ кл./мл, 91 ± 6 мг С/м³

и 54 ± 11 мг С/(м³ · сут) соответственно) в 1.8–2.2 раза.

Во все годы наблюдений основным компонентом бактериопланктона водохранилища были одиночные бактерии (рис. 3). Существенный вклад в формировании N_b и B_b вносили также агрегированные бактерии, прикрепленные к детритным частицам размером 5–70 мкм и образующие микроколонии. В конце июля–начале августа в 1997 г. одну детритную частицу населяли в среднем 25 ± 5 , в 2010 г. – 37 ± 8 , в 2015 г. – 41 ± 26 и в 2016 г. – 35 ± 14 бактерий. Численность и биомасса бактерий, образующих микроколонии размером 3–7 мкм, были сравнительно низкими и составляли от численности и биомассы бактерий, ассоциированных с детритом, в 1997 г. – 12.7 и 21.2%, в 2010 г. – 1.4 и 6.0% и в 2016 г. – 2.3 и 3.1% соответственно. Численность нитевидных клеток не превышала 0.5% N_b , однако, их вклад в формирование биомассы был более весомым – в среднем до 5.0% в 2016 г. (рис. 3).

Вклад различных размерно-морфологических групп в формирование N_b и B_b за период наблюдений изменился. В N_b и B_b выросли доли агрегированных бактерий: в 2016 г. по сравнению с 1997 г. в 1.7 и 1.4 раза соответственно. За этот же период про-

Таблица 2. Температура и прозрачность воды, первичная продукция фитопланктона и структурно-функциональные параметры бактериопланктона в конце июля—начале августа в разные годы проведения исследований

Параметр	1997 г. (08.08–09.08)	1999 г. (21.07–22.07)	2001 г. (09.08–10.08)	2010 г. (20.07–22.07)	2016 г. (12.08–13.08)
Температура, °C	19.8–21.8	20.0–24.0	19.7–21.9	25.5–33.0	22.0–26.6
	20.9 ± 0.2	21.8 ± 0.2	20.7 ± 0.2	27.6 ± 0.6	23.0 ± 0.3
Прозрачность, см	110–180	100–180	100–180	60–120	60–120
	140 ± 6	140 ± 6	135 ± 6	98 ± 3	108 ± 4
P_{PHY} , мг C/(м ³ · сут)	91–454	33–324	140–721	152–2295	44–559
	206 ± 35	162 ± 27	422 ± 48	945 ± 211	300 ± 83
ΣP_{PHY} , мг C/(м ² · сут)	306–1335	106–1020	498–2271	351–3652	111–987
	610 ± 96	490 ± 132	1194 ± 147	1726 ± 339	566 ± 138
N_b , 10 ⁶ кл./мл	3.80 ± 0.47	3.64 ± 0.47	5.18 ± 0.28	11.58 ± 1.25	7.18 ± 0.88
	2.80–6.99	2.80–6.17	3.48–8.05	6.34–18.54	3.91–15.87
V_b , мкм ³	0.075–0.122	0.051–0.127	0.052–0.153	0.060–0.137	0.047–0.106
	0.098 ± 0.005	0.085 ± 0.005	0.094 ± 0.008	0.078 ± 0.006	0.067 ± 0.006
B_b , мг C/м ³	58–148	49–133	70–200	145–355	51–221
	87 ± 14	74 ± 11	110 ± 9	218 ± 23	122 ± 16
μ , ч ⁻¹	0.018–0.040	0.016–0.027	0.018–0.036	0.017–0.064	0.016–0.080
	0.031 ± 0.003	0.022 ± 0.002	0.028 ± 0.002	0.033 ± 0.005	0.038 ± 0.009
P_b , мг C/(м ³ · сут)	32–109	30–60	38–115	70–349	62–141
	66 ± 8	39 ± 6	74 ± 6	169 ± 32	93 ± 22

Таблица 3. Температура и прозрачность воды, первичная продукция фитопланктона и структурно-функциональные параметры бактериопланктона в конце августа—начале сентября в разные годы проведения исследований

Параметр	1997 г. (06.09–09.09)	2005 г. (02.09–06.09)	2015 г. (21.08–23.08)
Температура, °C	13.6–15.7	15.4–17.4	16.6–23.3
	14.4 ± 0.7	16.6 ± 0.7	19.0 ± 0.5
Прозрачность, см	110–170	90–150	70–130
	140 ± 15	114 ± 17	92 ± 5
P_{PHY} , мг C/(м ³ · сут)	67–469	172–989	—
	147 ± 19	517 ± 88	—
ΣP_{PHY} , мг C/(м ² · сут)	131–1379	362–2076	—
	434 ± 50	1136 ± 164	—
N_b , 10 ⁶ кл./мл	3.03–7.00	4.41–13.63	4.16–14.69
	4.49 ± 0.51	9.87 ± 0.63	9.78 ± 0.85
V_b , мкм ³	0.065–0.114	0.064–0.135	0.065–0.183
	0.100 ± 0.003	0.087 ± 0.003	0.114 ± 0.009
B_b , мг C/м ³	70–161	89–259	103–362
	103 ± 17	203 ± 13	248 ± 22
μ , ч ⁻¹	0.016–0.029	0.012–0.042	0.010–0.025
	0.022 ± 0.001	0.021 ± 0.003	0.014 ± 0.001
P_b , мг C/(м ³ · сут)	35–86	65–133	61–90
	54 ± 4	102 ± 6	83 ± 3

Примечание. “—” — определения не проводили.

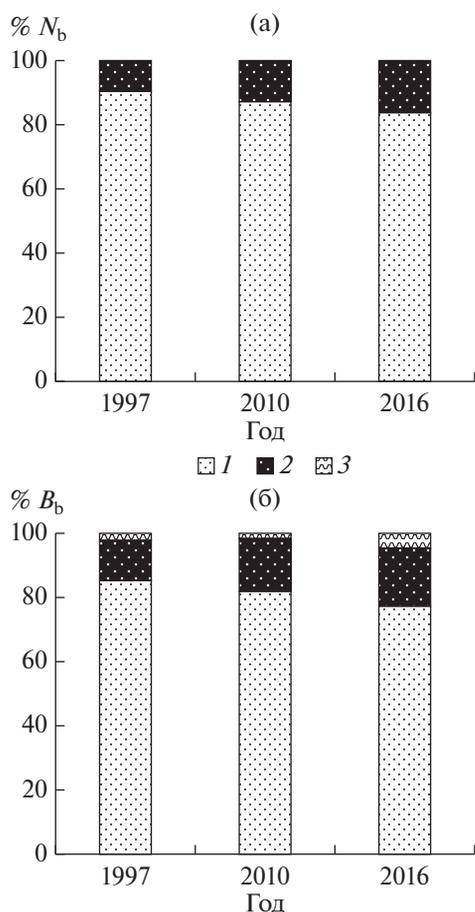


Рис. 3. Доля (%) одиночных (1), агрегированных (2) и нитевидных (3) бактерий в N_b (а) и B_b (б) в конце июля—начале августа в 1997, 2010 и 2016 гг.

зрачность воды в водохранилище снизилась в среднем в 1.3 раза. Кроме того, в 2016 г. по сравнению с предыдущими годами в B_b в 2.8 раза увеличилась доля нитей. В результате этого уменьшился вклад одиночных бактерий в формирование N_b и B_b .

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В Горьковском водохранилище в современный период по сравнению с 1990-ми годами произошло существенное увеличение N_b , B_b и P_b . В отношении экологического состояния водоема этот факт, по-видимому, стоит рассматривать как неблагоприятный, поскольку согласно “Комплексной экологической классификации качества поверхностных вод суши” (Оксиюк и др., 1993), значения общей численности бактериопланктона, зарегистрированные в 2015–2016 гг., характеризуют воду на большей части акватории водохранилища как “весьма грязную” и “сильно грязную”. Существенное увеличение количественных показателей бактериопланктона, по-видимому, связано с

изменениями климата в регионе Верхней и Средней Волги, в частности, с увеличением температуры воды (Литвинов, Рошупко, 2005; Законнова, Литвинов, 2016), а также с процессами эвтрофирования и загрязнения водохранилищ. Повышенные температуры воды в водоемах при высоком содержании биогенных элементов способствует интенсивному развитию планктонных водорослей и цианобактерий (Brookes, Carey, 2011). В Горьковском водохранилище летом 2010 г. при температуре воды, превышавшей обычную температуру в среднем на 4.6–6.9°C, также наблюдалось “цветение” воды фитопланктоном (Лазарева и др., 2012; Копылов и др. 2013). Содержание хлорофилла в поверхностном (0–2 м) слое воды на озеровидном участке водоема достигало в этот период 119 мг/л, что соответствует уровню гипертрофных вод. Количественные показатели гетеротрофных бактерий, использующих растворенные органические вещества, выделяемые фитопланктоном прижизненно и после отмирания, также достигали рекордных для водохранилища значений. По-видимому, повышение температуры воды в пресных водоемах при высокой концентрации биогенных элементов приводит к значительному увеличению количества и продукции бактериопланктона.

С возрастанием температуры воды с 10 до 20°C в лабораторных экспериментах с природными планктонными сообществами оз. Квебек (Канада) регистрировалось повышение дыхательной активности бактерий, но не наблюдалось увеличения их численности (Rae, Vincent, 1998). Ранее было установлено (Christoffersen et al., 2006), что прямое влияние на микробные сообщества повышенной (на 2.5–4.4°C выше обычной) температуры воды — менее важный фактор, чем обеспеченность бактерий субстратами и биогенными элементами.

Проведенные многолетние исследования Горьковского водохранилища свидетельствуют, что увеличение количества бактериопланктона в большой степени связано с ростом первичной продукции планктона. Однако структурно-функциональные характеристики бактерий были высокими и в 2016 г. при относительно невысокой продукции фитопланктона. По-видимому, это связано с тем, что в метаболизме бактерий в волжских водохранилищах важную роль играют также аллохтонные органические вещества. Во все годы проведения исследований средние для водоема потребности гетеротрофных бактерий в углероде, рассчитанные с использованием продукции бактерий под 1 м² и коэффициента K_2 , значительно превышали интегральную первичную продукцию планктона.

По данным сайта энциклопедии “Вода России” ([www.waterrf.ru/Водные_объекты/932/Горьковское_\(Нижегородское\)_водохранилище](http://www.waterrf.ru/Водные_объекты/932/Горьковское_(Нижегородское)_водохранилище)) в Горьковское водохранилище ежегодно попадает

до 6 км³ загрязненных вод. В его бассейн ежегодно поступает 40–80 тыс. т загрязняющих веществ, в том числе 5–10 тыс. т органических веществ (по БПК₅), 2–2.5 тыс. т аммонийного азота, 2–4 тыс. т нитратов, 80–240 т нитритов и 150–300 т фосфатов (Кочеткова, 2009). По данным Литвинова и др. (2014), в Горьковском водохранилище в летний период средние значения концентрации в воде легкоусвояемого растворенного органического вещества (по БПК₅) и растворенного органического вещества (по ХПК₅) составляли 0.62 и 9.02 мг С/л соответственно. Летом 2016 г. средняя для водохранилища P_b оказалась равной $93 \pm \pm 22$ мг С/(м³ · сут), а количество углерода органических субстратов, потребляемого бактериями, – 310 мг С/(м³ · сут), что составляло ~50% находящегося в воде легкоусвояемого растворимого органического вещества и 3% растворенного органического вещества. В свою очередь, количество органического вещества, потраченного бактериями на энергетический обмен, достигало 217 мг С/(м³ · сут), т.е. в результате деятельности бактерий, принимающих активное участие в самоочищении водоема, концентрация растворенного органического вещества за сутки снижалась на ~2%.

В 2010–2016 гг. по сравнению с 1990-ми гг. в бактериопланктоне водохранилища увеличилась доля клеток, ассоциированных с детритными частицами. Также возросло количество детритных частиц, заселенных бактериями. Их количество в 2010 г. ($(74 \pm 7) \times 10^3$ мл⁻¹) и в 2016 г. ($(61 \pm 19) \times 10^3$ мл⁻¹) было выше, чем в 1991–1997 гг. ($(8–29) \times 10^3$ мл⁻¹). Этот факт свидетельствует о том, что в современный период мелкий детрит, заселенный бактериями, становится более важным, по сравнению с предыдущими годами, пищевым объектом для нехищных коловраток, ветвистоусых и веслоногих рачков, а детритная пищевая цепь приобретает все большее значение в функционировании планктонного сообщества Горьковского водохранилища.

Выводы. В Горьковском водохранилище за период с начала 1990-х гг. по настоящее время произошло существенное увеличение количества, биомассы и продукции бактериопланктона, по видимому, связанное с повышением среднелетней температуры воды и первичной продукции фитопланктона, эвтрофированием и антропогенным загрязнением водоема. Численность и продукция планктонных бактерий достигали максимальных значений в период аномально высокой температуры воды (27–33°C) в августе 2010 г. В сообществе возросла доля бактерий, ассоциированных с детритными частицами. Полученные данные свидетельствуют об ухудшении качества воды водохранилища и позволяют предположить, что продолжение повышения температуры при сохранении существующей антропогенной на-

грузки будет способствовать дальнейшему увеличению количества и активности гетеротрофных бактерий.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (№ темы АААА-А18-118012690098-5) при частичной финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН “Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шаранов В.А. 1987. Водохранилища. Москва: Мысль.
- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. 2016. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Гидролого-гидрохимические исследования водоемов бассейна Волги. Ярославль: Филигрань. С. 16.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: Сб. матер. междунар. конф. Санкт-Петербург: Изд-во “Лема”. С. 176.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. Москва: Изд-во Совр. гуманитар. ун-та.
- Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Копылов А.И. 2012. “Цветение” воды цианобактериями (синезелеными водорослями) – реальная угроза ухудшения качества воды в водохранилищах Волги // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. Борок, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермского ун-та. С. 135.
- Кочеткова М.Ю. 2009. Особенности формирования и трансформация качества воды Горьковского и Чебоксарского водохранилищ: Автореф. дис. ... на соиск. уч. ст. к.г.н. Москва.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. 2012. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы различными термическими условиями // Поволж. экол. журн. № 4. С. 394.
- Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. 2005. Региональные изменения климата и колебания элементов экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхне-Волж. отд. Рос. экол. акад. С. 55.
- Литвинов А.С., Степанова И.Э., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. 2014. Гидролого-гидрохимическая характеристика водохранилищ Верхней и Средней Волги в межлетний период // Вод. хоз. России: проблемы, технологии, управление. № 2. С. 14.

- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. 1993. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. Т. 29. № 4. С. 62.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Ленинград: Наука.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Ленинград: Наука.
- Azam F., Cho B.C., Smith D.C., Simon M. 1990. Bacterial cycling of matter in the pelagic zone of aquatic ecosystems // Large Lakes – Ecological Structure and Function. Berlin: Springer. P. 477.
- Brookes J.D., Carey C.C. 2011. Resilience to blooms // Science. V. 334. № 6052. P. 46 .
<https://doi.org/10.1126/science.1207349>
- Christoffersen K., Andersen N., Sondergaard M. et al. 2006. Implications of climate-enforced temperature increases on freshwater pico- and nanoplankton populations studied in artificial ponds during 16 months // Hydrobiol. V. 560. P. 259 .
<https://doi.org/10.1007/s10750-005-1221-2>
- Ducklow H.W., Hill S.M. 1985. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings // Limnol., Oceanogr. V. 30. № 2. P. 239 .
<https://doi.org/10.4319/lo.1985.30.2.0239>
- Kopylov A.I., Stroinov Ya.V., Zobotkina E.A. et al. 2013. Heterotrophic microorganisms and viruses in the water of the Gorky Reservoir // Inland Wat. Biol. V. 6. № 2. P. 98.
<https://doi.org/10.1134/S1995082913010070>
- Landry M.R., Hassett R.P. 1982. Estimating the grazing impact of marine microzooplankton // Mar. Biol. V. 67. P. 283.
<https://doi.org/10.1007/BF00397668>
- Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton: Lewis Publishers. P. 303.
- Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. V. 25. № 5. P. 943 .
<https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
- Rae R., Vincent W.F. 1998. Effects of temperature and ultraviolet radiation on microbial food web structure: potential responses to global change // Freshwater Biol. V. 40. № 4. P. 747 .
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.1998.00361.x>

Long-Term Dynamics of Heterotrophic Bacterioplankton in a Large Eutrophic Reservoir

A. I. Kopylov^{1,*}, D. B. Kosolapov^{1,2}, and I. S. Mikryakova¹

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

²*Cherepovets State University, Cherepovets, Russia*

*e-mail: kopylov@ibiw.ru

The results of long-term determinations of abundance, biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the eutrophic Gorky reservoir (Middle Volga) are discussed. The mean values of the parameters increased in 1.7–1.9 times in 2015–2016 in comparison to 1991–1999. The maximal values were registered during the abnormally hot summer of 2010, when the temperature of the surface water reached 33°C. Probably, an increase of the abundance and production of bacterioplankton is associated with an increase of water temperature and primary production and contamination of the reservoir.

Keywords: abundance, biomass and production of heterotrophic bacterioplankton, long-term dynamics, large eutrophic plain reservoir