

**СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ГЕТЕРОТРОФНОГО
БАКТЕРИОПЛАНКТОНА КОСИНСКОГО ТРЕХОЗЕРЬЯ**

© 2013 г. В. В. Ильинский*, И. В. Мошарова*, А. Ю. Акулова*, С. А. Мошаров**

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
119991 Москва ГСП-1, Ленинские горы

**Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
117997 Москва, Нахимовский просп., 36

E-mail: vladilinskiy@gmail.com;

ivmpost@mail.ru

Поступила в редакцию 19.10.2012 г.

С декабря 2009 по декабрь 2010 г. исследовались общая численность бактерий, численность бактерий с активной электронно-транспортной цепью, количество жизнеспособных сапротрофных бактерий, а также концентрации хлорофилла “а” в пробах воды из озер Святого, Белого и Черного, расположенных в районе Косино-Ухтомское г. Москвы. Численность бактерий с активной электронно-транспортной цепью (ЦТХ+бактерий) и ее сезонные изменения на Косинских озерах исследованы впервые. Обнаружено, что в этих озерах присутствует хорошо развитый и активно функционирующий гетеротрофный бактериопланктон, численность которого значительно возросла по сравнению с 1930–1940-х гг. Изменилась также сезонная динамика бактериопланктона. Наибольшее абсолютное количество ЦТХ+бактерий в озерах Святом и в Белом наблюдалось в летне-осенний период (с августа по ноябрь). При этом в оз. Святом пик численности ЦТХ+бактерий приходился на сентябрь, а в оз. Белом – на октябрь. Также в оз. Белом в апреле обнаружен пик численности ЦТХ+бактерий. В оз. Черном численность ЦТХ+бактерий была значительно ниже, чем в озерах Святом и Белом, а максимумы ее отмечались в декабре 2009 г. и апреле 2010 г. Доля ЦТХ+бактерий в ОЧБ на оз. Святом составила 2.4–19.2%, на оз. Белом 1.8–63.0%, а на оз. Черном 0.96–22.5%. Для всех трех озер установлены значимые корреляционные связи между численностью активной фракции бактериопланктона и содержанием хлорофилла “а” в воде.

Ключевые слова: Косинское Трехозерье, гетеротрофный бактериопланктон, общая численность бактерий, сапротрофные бактерии, ЦТХ+бактерии, хлорофилл а

DOI: 10.7868/S0321059613050039

Косинские озера (Святое, Белое и Черное) представляют большой интерес для гидробиологических и микробиологических исследований. Эти озера находятся на небольшом расстоянии друг от друга, имеют разные трофность, гидрохимический режим и историю развития. После ликвидации в 1941 г. Косинской биостанции регулярных гидробиологических (в частности, микробиологических) исследований на этих озерах не проводилось. В связи с расширением границ г. Москвы Косинские озера оказались в условиях быстро нарастающего антропогенного воздействия, поэтому изучение современного состояния их бактерио- и фитопланктона представляется весьма актуальным.

Бактериопланктон – один из главных компонентов биоценоза водных экосистем, он выпол-

няет важную роль в ассимиляции и трансформации органических и минеральных соединений. По результатам современных исследований, от 40 до 60% органического углерода, создаваемого первичными продуцентами, потребляется гетеротрофными бактериями [18, 25, 32]. Бактерии быстро реагируют на изменение трофности водоема и антропогенные загрязнения различного характера. К настоящему времени получены многочисленные свидетельства того, что лишь относительно небольшая часть природных бактериальных сообществ активно функционирует [19, 21], однако именно эта часть представляет наибольший интерес, поскольку она характеризует активность гетеротрофных процессов в водоеме в период проведения наблюдений.

Цель настоящего исследования — оценка современного состояния гетеротрофных бактериоценозов трех Косинских озер и, в частности, определение численности бактерий с активной электронно-транспортной цепью (ЦТХ+бактерий) с помощью современных методов микробиологического анализа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Станции отбора проб на всех озерах располагались на расстоянии 5–10 м от береговой линии. Пробы отбирали с глубины около 0.5 м либо ежемесячно, либо раз в два месяца. Для этого использовали батометр-бутылку со стерильной склянкой объемом 250 мл. В лабораторию пробы доставлялись не позднее чем через 2 ч после их отбора в переносной сумке-холодильнике и сразу же подвергались микробиологическому анализу. Для определения общей численности бактерий (ОЧБ) использовали метод эпифлуоресцентной микроскопии с окраской клеток водным раствором флуорохрома акридинового оранжевого [3].

Для учета численности ЦТХ+бактерий применяли соль тетразолия — 5-циано 2,3-дитолил тетразолиум хлорид (ЦТХ) [24]. Долю ЦТХ+бактерий рассчитывали в процентах от ОЧБ; последнюю определяли в аликвотах пробы воды до и после их инкубации в течение 4 ч при комнатной температуре в присутствии ЦТХ. Это связано с тем, что флуорохром ЦТХ может оказывать токсическое действие на бактериальные клетки. Кроме того, при расчетах необходимо также учитывать и возможные последствия “скляночного эффекта”, иногда возникающего при относительно длительной (4 ч) инкубации пробы [24].

Численность сапротрофных бактерий (СБ) определяли с помощью метода предельных разведений. Для этого использовали жидкую модифицированную среду Зобелла 2216Е [15] без NaCl.

Определения концентрации хлорофилла “а” проводили флуориметрическим методом [20] с помощью флуориметра МЕГА-25 (Россия).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Оз. Святое располагается на восточной окраине района Косино-Ухтомское г. Москвы. Площадь озера — 0.08 км², средняя и максимальная глубины — 3 и 5.1 м соответственно. Озеро имеет округлую форму и со всех сторон окружено сфагновым болотом [2]. По химическим свойствам вода оз. Святого отличается от воды других Косинских озер: она содержит очень мало органических

веществ (ОВ) и много гуминовых соединений, по этим показателям озеро относится к типу дистрофных водоемов.

С первой декады декабря 2009 г. по первую декаду апреля 2010 г. озеро было покрыто льдом. Толщина ледяного покрова возрастала от 2 см в декабре до 56 см в марте. Температура поверхностного слоя воды в озере варьировала от 0.3–0.5°C в декабре–январе до 26°C в августе 2010 г. Близкие значения температуры воды были отмечены и на остальных двух озерах.

Минимальная концентрация хлорофилла “а” в воде оз. Святого (1.5 мкг/л) была обнаружена в марте, а максимальная (24.9 мкг/л) — в январе (табл. 1), среднее за год его содержание составило 10.9 мкг/л. По содержанию хлорофилла “а” воды этого озера можно охарактеризовать как мезотрофные в зимний гидрологический период (декабрь 2009 г.—март 2010 г.) и в апреле 2010 г. В летнее-осенний период (июнь–ноябрь) по содержанию хлорофилла “а” воды оз. Святого характеризуются как эвтрофные [5].

Низкие значения ОЧБ в озере были характерны для всего периода ледостава (декабрь–март), а минимальное значение (1.67 млн кл/мл) отмечалось при наибольшей толщине ледяного покрова (56 см) в марте (табл. 1). В апреле значения ОЧБ резко возрастали — до 4.54 млн кл/мл, однако в июне они вновь снижались до декабрьского уровня. Максимальное значение ОЧБ зафиксировано в августе (5.53 млн кл/мл). В начале сентября значения ОЧБ были ниже августовского максимума и составляли 4.18 млн кл/мл. В переходный осенне-зимний период (сентябрь — начало декабря) численность бактериопланктона в воде оз. Святого постепенно снижалась (табл. 1).

Таким образом, в период наблюдений на оз. Святом в марте зафиксировано наличие минимума ОЧБ, а в августе — максимума. Промежуточный пик высоких значений ОЧБ был отмечен в апреле.

Численность СБ варьировала в оз. Святом от 600 (январь) до 250 000 кл/мл (март) (табл. 1). Соотношение ОЧБ/СБ в период наблюдений колебалось от 7 (март) до 3673 (январь) (табл. 1). Согласно ГОСТ 17.1.2.04-77, по средним для сезонов величинам этого показателя вода оз. Святого в период гидрологической зимы (декабрь 2009 г. — март 2010 г.) может быть охарактеризована как чистая (среднее значение ОЧБ/СБ для этого сезона составило 1586), в весенний период (апрель) при ОЧБ/СБ = 76 — как грязная, а в летне-осенний (июнь–ноябрь) — как загрязненная. Среднее за эти сезоны значение ОЧБ/СБ составило 434.

Таблица 1. Микробиологические показатели, содержание хлорофилла “а”, температура воды и состояние ледяного покрова в оз. Святом в 2010 г. (здесь и в табл. 2 и 3: прочерк – отсутствие данных, ± – доверительный интервал, ЦТХ* – 5-циано 2,3-дитолил тетразолиум хлорид)

Параметры	Единица измерения	09.12.2009	20.01.2010	15.03.2010	12.04.2010	18.06.2010	04.08.2010	09.09.2010	06.10.2010	03.11.2010	06.12.2010
ОЧБ	млн кл/мл	3.29 ± 0.87	2.20 ± 0.51	1.67 ± 0.62	4.54 ± 1.14	2.97 ± 0.51	5.53 ± 1.13	4.18 ± 0.06	3.97 ± 0.06	3.31 ± 0.52	3.36 ± 0.61
СБ	кл/мл	2500	600	250000	60000	6000	9500	45000	15000	4500	2500
ОЧБ/СБ		1319	3673	7	76	495	582	93	265	735	1345
ОЧБ после инкубации с ЦТХ*	млн кл/мл	3.44 ± 0.72	2.41 ± 0.38	2.29 ± 1.03	3.44 ± 0.71	—	5.43 ± 1.15	3.91 ± 0.04	3.75 ± 0.05	2.74 ± 0.4	2.28 ± 0.26
Численность ЦТХ+ бактерий	млн кл/мл	0.12 ± 0.08	0.44 ± 0.48	0.23 ± 0.43	0.12 ± 0.11	—	0.51 ± 0.32	0.75 ± 0.34	0.49 ± 0.15	0.07 ± 0.06	0.07 ± 0.10
Доля ЦТХ+бактерий от ОЧБ после инкубации с ЦТХ	%	3.59	18.20	9.92	3.58	—	9.39	19.2	13.1	2.4	2.8
Хлорофилл “а”	мкг/л	8.2	24.9	1.5	5.8	—	14.5	17.7	11.0	9.5	4.2
Температура воды	°С	0.5	0.3	3	4	21	26	16	7	4	1
Толщина льда	см	2	20	56	Почти нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	20

Абсолютное количество ЦТХ+бактерий в воде оз. Святого колебалось от 0.07 (ноябрь–декабрь) до 0.75 млн кл/мл (сентябрь) при среднем значении 0.31 млн кл/мл (табл. 1). Доля этих бактерий от ОЧБ колебалась от 2.4 (ноябрь) до 19.2% (сентябрь). Таким образом, сезонный пик наибольшей дыхательной активности гетеротрофных бактерий наблюдался в водоеме в осенний период (сентябрь) (табл. 1) при сравнительно высоких концентрациях хлорофилла “а” в воде. Меньший пик абсолютной и относительной численности ЦТХ+бактерий был зафиксирован в январе при максимальном содержании хлорофилла “а” в воде этого озера.

Между численностью ЦТХ+бактерий и содержанием хлорофилла “а” в воде оз. Святого обнаружена значимая положительная корреляционная связь ($R = 0.73, p < 0.05$).

Оз. Белое имеет площадь 0.2 км² и является самым глубоким (13.5 м) в Косинском трехозерье. Это эвтрофный водоем, содержащий много растворенных и взвешенных ОВ. На дне озера – отложения ила мощностью 10 м. В придонных слоях воды присутствует сероводород.

С декабря 2009 г. по март 2010 г. оз. Белое было покрыто льдом, в течение этого периода толщина льда менялась от 2 до 87 см.

Минимальное содержание хлорофилла “а” (1.7 мкг/л) в воде было обнаружено в марте, а максимальное (111.8 мкг/л) – в августе. В начале сентября оно снижалось до 64.4 мкг/л (табл. 2). Таким образом, минимальные значения концентраций хлорофилла “а” в водах озер Белого и Святого в марте были близки между собой, тогда как максимальное значение в оз. Белом (август) было почти в 4.5 раза выше, чем в оз. Святом (январь). Воды оз. Белого по содержанию хлорофилла “а” в зимний гидрологический сезон можно охарактеризовать как мезотрофные, в весенний (апрель) и в летне-осенний (июнь–ноябрь) – как эвтрофные [5].

Значения ОЧБ в большинстве проб из оз. Белого оказались выше, чем в пробах из оз. Святого и варьировали от 1.61 (сентябрь) до 6.71 млн кл/мл (апрель) при среднем за год значении 3.09 млн кл/мл (табл. 2). В июне отмечено значительное снижение ОЧБ (до 1.91 млн кл/мл), а в августе величина этого показателя повышалась (до 2.44 млн кл/мл). Минимальные значения ОЧБ отмечены в сентябре, а в октябре–декабре происходил медленный рост этого показателя. Следует отметить, что при максимальных температурах воздуха и воды (август и сентябрь) и при наиболее высоких концентрациях в воде хлоро-

филла “а” величина ОЧБ в оз. Белом была ниже, чем в зимний период. Предположительно, этот эффект может быть связан с ингибирующим влиянием на развитие бактерий токсических выделений цианобактерий при их массовом развитии, что требует дальнейших исследований.

Минимальная численность СБ в воде оз. Белого оказалась выше, чем в воде оз. Святого, и составила 950 кл/мл (декабрь 2010 г.) (табл. 2). Максимальное значение этого показателя достигало 60000 кл/мл (декабрь 2009 г.) и практически не менялось до марта 2010 г. В апреле численность СБ снижалась до 6000 кл/мл, а в июне вновь возрастала до 60000 кл/мл. Среднее значение численности СБ за весь период наблюдений составило 26795 кл/мл и оказалось на 12765 кл/мл ниже значения этого показателя для оз. Святого. Согласно ГОСТ 17.1.2.04-77, по средней величине соотношения ОЧБ/СБ = 840 в период гидрологической зимы воды в оз. Белом можно считать менее чистыми, чем в оз. Святом. В весенний период (апрель) при значении ОЧБ/СБ = 1118 воды оз. Белого можно охарактеризовать как чистые (олигосапробные), а в летне-осенний (июнь–ноябрь) при среднем значении ОЧБ/СБ = 423 – как загрязненные.

Количество ЦТХ+бактерий в воде оз. Белого менялось от 0.02 (август) до 0.82 млн кл/мл (октябрь) при среднем за год 0.38 млн кл/мл (табл. 2). Доля этих бактерий в ОЧБ колебалась от 1.8 (декабрь 2009 г.) до 63% (сентябрь 2010 г.), максимальная ее величина наблюдалась в сентябре, как и в оз. Святом.

Оз. Черное соединено узким каналом с оз. Белым. Его площадь вместе с затопленным бывшим торфяным карьером составляет 26 га, средняя и максимальная глубины – 2.1 и 4.4 м соответственно. На дне озера залегает мощный (до 15 м) слой илов [2]. Подледная вода оз. Черного, по наблюдениям авторов настоящего исследования, зимой имела интенсивный запах сероводорода. Толщина ледяного покрова на этом озере от декабря до марта менялась от 3 до 56 см.

Содержание хлорофилла “а” в воде варьировало в январе–апреле от 24.0 до 40.4 мкг/л, в марте оно снижалось (табл. 3). В марте в водах озер Черного, Святого и Белого наблюдалось низкое содержание хлорофилла “а”. Снижение содержания хлорофилла “а” в воде оз. Черного отмечалось в августе–сентябре (до 4.8–4.1 мкг/л). Минимальные значения этого показателя во всех трех озерах оказались близкими. Максимальные концентрации хлорофилла “а” в воде оз. Черного попадают в диапазон между максимумами, наблюдавшими-

Таблица 2. Микробиологические показатели, содержание хлорофилла "а", температура воды и состояние ледяного покрова в оз. Белом в 2010 г.

Параметры	Единица измерения	09.12.2009	20.01.2010	15.03.2010	12.04.2010	18.06.2010	04.08.2010	09.09.2010	06.10.2010	03.11.2010	06.12.2010
ОЧБ	млн кл/мл	3.40 ± 0.77	4.76 ± 0.99	1.67 ± 0.58	6.71 ± 0.66	1.91 ± 0.41	2.44 ± 0.57	1.61 ± 0.09	2.53 ± 0.13	2.79 ± 0.62	3.04 ± 0.73
СБ	кл/мл	60000	60000	60000	6000	60000	9500	2500	4500	4500	950
ОЧБ/СБ		57	79	28	1118	32	257	643	562	621	3196
ОЧБ после инкубации с ЦТХ*	млн кл/мл	3.78 ± 0.83	2.26 ± 0.31	3.44 ± 1.18	6.27 ± 0.98	—	0.83 ± 0.36	1.12 ± 0.08	2.31 ± 0.10	2.49 ± 0.4	2.4 ± 0.4
Численность ЦТХ+ бактерий	млн кл/мл	0.07 ± 0.06	0.10 ± 0.08	0.10 ± 0.27	0.71 ± 0.28	—	0.02 ± 0.03	0.71 ± 0.37	0.82 ± 0.15	0.7 ± 0.12	0.22 ± 0.09
Доля ЦТХ+ бактерий от ОЧБ после инкубации с ЦТХ	%	1.77	4.56	2.92	11.18	—	2.04	62.98	35.42	28.21	9.31
Хлорофилл "а"	мкг/л	26.0	4.3	1.7	27.5	—	111.8	64.4	6.1	7.8	8.8
Температура воды	°С	0.1	0.3	2	7	22	27	16.5	8	5	1
Толщина льда	см	2	40	87	Почти нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	20

Таблица 3. Микробиологические показатели, содержание хлорофилла "а", температура воды и состояние ледяного покрова в оз. Черном в 2010 г.

Параметры	Единица измерения	09.12.2009	20.01.2010	15.03.2010	12.04.2010	18.06.2010	04.08.2010	09.09.2010	06.10.2010	03.11.2010	06.12.2010
ОЧБ	млн кл/мл	2.17 ± 0.52	2.94 ± 0.54	1.83 ± 0.70	7.08 ± 1.13	3.67 ± 0.71	5.18 ± 1.0	1.82 ± 0.34	1.73 ± 0.29	1.53 ± 0.25	1.24 ± 0.17
СБ	кл/мл	2500	250000	60000	60000	6000	2500	450	450	4500	950
ОЧБ / СБ		869	12	31	118	612	2073	4046	3847	340	1308
ОЧБ после инкубации с ЦТХ*	млн кл/мл	2.16 ± 0.57	2.65 ± 0.94	1.60 ± 0.86	5.93 ± 1.13	—	1.76 ± 0.37	1.38 ± 0.31	1.57 ± 0.31	1.2 ± 0.13	0.98 ± 0.14
Численность ЦТХ+ бактерий	млн кл/мл	0.49 ± 0.4	0.11 ± 0.08	0.24 ± 0.41	0.38 ± 0.13	—	0.03 ± 0.05	0.02 ± 0.05	0.02 ± 0.04	0.02 ± 0.03	0.06 ± 0.06
Доля ЦТХ+ бактерий от ОЧБ после инкубации с ЦТХ	%	22.54	4.04	14.76	6.49	—	1.84	1.17	0.96	1.54	5.74
Хлорофилл "а"	мкг/л	17.7	2.4	2.9	40.4	—	4.8	4.1	6.1	3.6	9.0
Температура воды	°С	0.3	0.2	3	8	21	26	15	7	3	1
Толщина льда	см	3	30	56	Почти нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	20

ся в водах озер Святого и Белого. Однако в воде оз. Черного, в отличие от озер Святого и Белого, отсутствовал осенний пик содержания хлорофилла "а". В целом воды оз. Черного по содержанию хлорофилла "а" в зимний и летне-осенний гидрологические периоды можно охарактеризовать как мезотрофные, а весной (апрель) — как эвтрофные.

Значения ОЧБ в оз. Черном колебались в широких пределах — от 1.24 (декабрь 2010 г.) до 7.08 млн кл/мл (апрель) при среднем значении за год 2.9 млн кл/мл. Как и в оз. Святом, максимальные значения ОЧБ наблюдались в оз. Черном в апреле и августе. В июне значения ОЧБ значительно снижались — до 3.67, а в августе возрастали до 5.18 млн кл/мл. В сентябре начиналось общее снижение значений ОЧБ, которое продолжалось до конца наблюдений в декабре.

Численность СБ в воде оз. Черного варьировала от 450 (сентябрь и октябрь) до 250000 кл/мл (январь) при среднем значении за год 38735 кл/мл (табл. 3). Динамика численности СБ в этом озере была схожа с таковой в оз. Белом с июня по октябрь. Средняя за год численность СБ в воде оз. Черного превысила таковую в оз. Белом на 11940 кл/мл и оказалась лишь на 825 кл/мл ниже, чем в оз. Святом. Значения соотношения ОЧБ/СБ в оз. Черном варьировали от 12 (январь) до 4046 (сентябрь), а в среднем за год его значение составило 1326. Для оз. Черного оно было в 2 и 1.5 раза выше, чем для озер Белого и Святого соответственно. По соотношению ОЧБ/СБ воды оз. Черного в зимний гидрологический период (среднее значение ОЧБ/СБ — 555) можно охарактеризовать как загрязненные, в весенний (апрель) — как грязные, и в летне-осенний (ОЧБ/СБ = 2184) — как чистые или олигосапробные.

Численность ЦТХ+бактерий в оз. Черном была ниже, чем в двух других озерах. Она колебалась от 0.02 (сентябрь–ноябрь) до 0.49 млн кл/мл (декабрь 2009 г.), а среднее за год значение численности ЦТХ+бактерий составило 0.2 млн кл/мл (табл. 3).

Доля ЦТХ+бактерий в ОЧБ в оз. Черном была наибольшей в декабре 2009 г. (22.54) и наименьшей в октябре 2010 г. (0.96) (табл. 3) при среднем значении за период с декабря 2009 г. по декабрь 2010 г. — 7%.

Обнаружена положительная корреляционная связь между концентрациями хлорофилла "а" и численностью ЦТХ+бактерий в водной среде ($R = 0.7, p < 0.05$).

Результаты выполненных исследований гетеротрофного бактериопланктона и фитопланкто-

на в Косинских озерах в разные сезоны 2010 г. показывают, что во всех трех озерах в течение всего года присутствует обильный и активно функционирующий гетеротрофный бактериоценоз. По соотношению исследованных микробиологических показателей воды всех трех озер в зависимости от сезона варьируют от чистых до грязных.

По средним значениям содержания хлорофилла "а" в зимний и весенний гидрологические периоды воды оз. Святого можно охарактеризовать как мезотрофные, а в летне-осенний — как эвтрофные [5]. Воды оз. Белого в зимний период относятся к мезотрофным, а в весенний и летне-осенний — к эвтрофным. Оз. Черное классифицируется как мезотрофное в течение всего гидрологического года, за исключением весеннего периода (апрель), когда его воды можно охарактеризовать как эвтрофные.

Предыдущие исследования состояния микробных ценозов Косинских озер проводились в 1931–1934 гг., их результаты отражены в трудах Косинской лимнологической станции и в публикациях С.И. Кузнецова [4, 7, 11]. Согласно этим работам, ОЧБ в поверхностном слое оз. Белого в период летней стагнации в 1931 г. составляла 2.23 млн кл/мл [4]. Значения ОЧБ, по результатам исследований этого озера авторами настоящей статьи, в 2010 г. оказались сходными: в июне и августе составили соответственно 1.91 и 2.44 млн кл/мл (табл. 2). Таким образом, можно предположить, что значительных изменений в летнем обилии бактериопланктона в оз. Белом не произошло.

Однако в оз. Белом авторами отмечены изменения в сезонной динамике численности бактериопланктона, млн кл/мл: в 1931 г. максимальные значения ОЧБ (2.67) в поверхностном (0–1 м) слое озера отмечались в июле, а минимальные (0.38) — в феврале [10]; в 2010 г. — в апреле (6.71), а минимальные (1.61) — в сентябре. Это означает, что максимальная численность бактериопланктона в оз. Белом с 1931 по 2010 г. увеличилась почти в 3 раза.

В оз. Черном в 1937–1938 гг. наибольшее значение ОЧБ (на глубине 0–1 м) наблюдалось в августе (около 4.5), а минимальное (около 0.3 млн кл/мл) — в апреле [10]. В 2010 г. максимальное значение (7.08) было отмечено значительно раньше (в апреле), а минимальное (1.24 млн кл/мл) — в декабре (табл. 3). Таким образом, увеличение максимальных значений ОЧБ в оз. Черном с 1937–1938 гг. до 2010 г. оказалось сравнительно небольшим (примерно в 1.6 раза), тогда как минимальные значения ОЧБ выросли более чем в 4 раза.

Сезонные изменения численности бактерий в 1937 и 1938 гг. были наиболее полно прослежены С.И. Кузнецовым в двух Косинских озерах (Белом и Черном), а также в оз. Глубоком (Рузский район Московской области) [10]. С.И. Кузнецов отмечал, что максимальные количества бактерий в этих озерах наблюдаются обычно или в конце периода летней стагнации вод, или во время осеннего перемешивания вод, а минимальные — зимой. В 2010 г. высокие значения ОЧБ в оз. Белом наблюдались зимой, а летом—осенью они были значительно ниже (табл. 1). Максимальные же значения ОЧБ в оз. Белом отмечались в 2010 г. в апреле. Аналогичные особенности динамики численности бактериопланктона в загрязненных водоемах умеренных широт зафиксированы также зарубежными исследователями [28].

Таким образом, в 2010 г. весенний максимум численности бактериопланктона во всех трех Косинских озерах был обнаружен в апреле (табл. 1), в то время как в 1930-х гг. весенней вспышки обилия бактериопланктона не наблюдалось. Обнаруженная в 2010 г. картина сезонной динамики ОЧБ в озерах Святом и Черном была типичной для озер умеренных широт: в них также имел место второй максимум численности бактериопланктона в августе [26, 27].

Следует отметить, что сопоставление результатов настоящего исследования и работ, проведенных в 1930-х гг., не вполне корректно с точки зрения использованных методов микробиологического анализа. Известно, что до 1980-х гг. микробиологические исследования проводились в основном методом Разумова (подсчет бактерий с помощью световой микроскопии на мембранных — обычно нитроцеллюлозных — фильтрах, окрашенных карболовым эритрозином) [12]. В настоящее время используется более точный метод эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителей-флуорохромов и ядерных (поликарбонатных) фильтров. Современные исследователи, использующие этот метод [17], сообщают о расширении диапазона значений ОЧБ для пресноводных экосистем и устанавливают его в границах от 0.37 до 7.70 млн кл/мл. Результаты, полученные в 2010 г. на Косинских озерах с использованием метода эпифлуоресцентной микроскопии, вполне укладываются в эти пределы.

Впервые для Косинских озер в 2010 г. была определена численность ЦТХ+бактерий. Эти бактерии реально функционируют в водоеме в период отбора проб. К настоящему времени получено большое количество данных о том, что только часть природных бактериальных сообществ

является активной [19, 21]. Доля активно функционирующих бактерий в пресноводном бактериопланктоне может варьировать от 0.04 до 100% [22, 29], но в большинстве случаев для озер умеренных широт она составляет 2.5–20% [30]. В большинстве водохранилищ бассейна Верхней и Средней Волги фракция клеток с активным метаболизмом в среднем составляет менее половины ОЧБ, определяемой с помощью стандартного метода эпифлуоресцентной микроскопии [6]. Таким образом, значительная часть популяции гетеротрофного бактериопланктона состоит из покоящихся клеток, которые, однако, могут переходить в активное состояние, когда условия окружающей среды становятся благоприятными для их развития. Например, было установлено, что численность ЦТХ+бактерий резко возрастает при повышении температуры, при локальном поступлении в водную среду биогенных элементов или экссудатов фитопланктона [16, 23, 30].

Доля активно функционирующих бактерий рассчитывалась в процентах от ОЧБ в аликвоте пробы после 4-часовой ее инкубации в присутствии ЦТХ. По имеющимся данным [31], флуорохром ЦТХ оказывает токсическое действие на бактериальные клетки. Также необходимо учитывать скляночные эффекты, неизбежно возникающие при столь длительной инкубации пробы. Поэтому использование в расчетах параметра “ОЧБ после 4-часовой инкубации пробы воды в присутствии ЦТХ” представляется целесообразным. Настоящие наблюдения подтвердили некоторое токсическое воздействие ЦТХ на бактерии. После 4-часовой инкубации пробы в присутствии ЦТХ численность бактерий в большинстве случаев была ниже, чем при определении непосредственно в пробе воды до инкубации (через 2 ч после ее отбора из водоема) (табл. 1–3). Однако расчет доверительных интервалов для полученных значений ОЧБ показал, что эти различия в большинстве случаев не являются достоверными. Несмотря на это, полагаем, что в других водоемах токсическое действие ЦТХ может оказаться более выраженным, поэтому его надо обязательно определять при подобных микробиологических исследованиях.

Численность ЦТХ+бактерий в оз. Святом составила 2.4–19.2% ОЧБ. Пики как абсолютной, так и относительной численности ЦТХ+бактерий для этого озера были установлены в январе (18.2%) и в сентябре (19.2%).

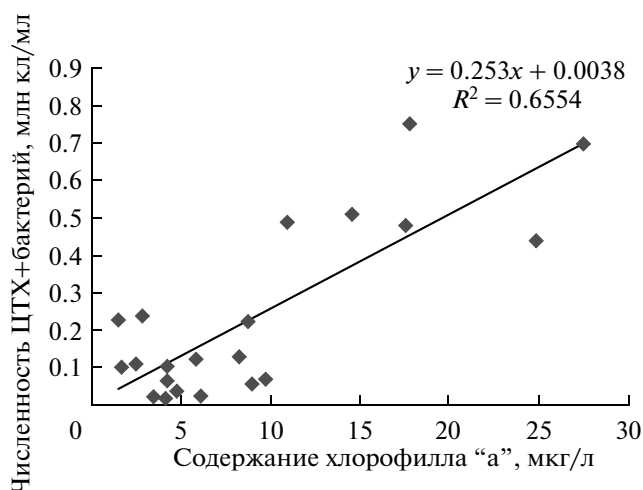
В оз. Белом доля активно функционирующих бактерий составила 1.8–63.0% ОЧБ при наибольшем количестве активных бактерий в сентябре. В

это же время в исследованных озерах было отмечено массовое цветение нитчатых водорослей. Аналогичная картина наблюдалась в прибрежных районах Рыбинского водохранилища, где часто встречались скопления нитчатых зеленых водорослей *Rhizoclonium*, а бактериальные сообщества, развивающиеся в таких своеобразных биотопах, отличаются как высокими значениями ОЧБ, так и большим относительным содержанием ЦТХ+бактерий (до 76.6% ОЧБ) [6].

В оз. Черном доля ЦТХ+бактерий оказалась близка к таковой в оз. Святом и составила 0.96–22.5% ОЧБ. При этом наибольшая величина этого показателя (22.5%) была обнаружена в декабре 2009 г. (табл. 3). Важно отметить, что именно в это время в воде оз. Черного наблюдалась и наиболее высокая концентрация хлорофилла “а” (17.7 мкг/мл), тогда как в остальные периоды наблюдений она была ниже (1.0–14.8 мкг/мл). В декабре 2010 г. доля ЦТХ+бактерий в воде оз. Черного была уже значительно ниже (5.7% ОЧБ), как и концентрация хлорофилла “а” (9.0 мкг/л). Результаты настоящего исследования относительно доли ЦТХ+бактерий в воде Косинских озер в большинстве случаев согласуются с данными, полученными другими специалистами для озер умеренных широт. Так, в датском озере Фредриксборг Слотссо (Frederiksborg Slotssø) доля ЦТХ+бактерий обычно была <5%, а в 14 озерах варьировала в пределах 2.5–20% ОЧБ. Численность ЦТХ+бактерий и их доля в ОЧБ в этих озерах увеличивались пропорционально содержанию хлорофилла “а” в воде [30].

Обращают на себя внимание высокие значения доверительных интервалов для абсолютной численности ЦТХ+бактерий. В некоторых пробах воды из обследованных озер (табл. 1–3) они перекрывали средние для данных проб значения. Это было связано с неравномерным распределением ЦТХ+бактерий по поверхности мембранных фильтров после концентрирования на них окрашенных флуорохромом бактерий из некоторых проб озерной воды. В результате при просмотре такого фильтра под микроскопом в отдельных полях зрения ЦТХ+бактерии на поверхности фильтра вообще не наблюдались, в то время как в других полях зрения они присутствовали на фильтре в заметных количествах.

Известно, что в естественных водоемах развитие бактерий зависит не столько от общего содержания ОВ, сколько от содержания его легкоусвояемой части. Это подтверждено более ранними исследованиями на различных озерах, в том числе и на оз. Белом [8, 9, 10, 11]. В периоды массово-



Зависимость численности ЦТХ+бактерий от содержания хлорофилла “а” в озерах Святом, Белом и Черном.

го развития фитопланктона и соответствующего усиления его фотосинтетической деятельности происходит обогащение водоема лабильным ОВ, что косвенно может приводить к возрастанию значений ОЧБ и их метаболически активной бактериальной составляющей [10]. Возможно, именно по этой причине существует положительная корреляция между численностью ЦТХ+бактерий и содержанием хлорофилла “а” в воде изученных озер, установленная в настоящем исследовании. В связи с небольшим размером выборки, имеющейся для каждого из Косинских озер в отдельности, был также рассчитан коэффициент корреляции между этими показателями по данным, полученным в течение года для трех озер вместе. В этом случае значение коэффициента корреляции R составило 0.63 при $p < 0.05$ и $n = 26$ (рисунок).

Полученная значимая положительная корреляция между содержанием хлорофилла “а” и численностью ЦТХ+бактерий в воде, вероятно, отражает зависимость количества ЦТХ+бактерий от степени трофности водоема, характеризуемой содержанием хлорофилла “а” в конкретный период времени. Увеличение количества хлорофилла a в воде, как известно, является показателем возрастания биомассы фитопланктона. Это, очевидно, связано с повышением активности последнего и, как следствие, интенсивности выделения клетками водорослей продуктов метаболизма в виде экссудатов. Это приводит к стимуляции размножения и увеличению численности ЦТХ+бактерий, которые используют экссудаты фитопланктона в качестве источника углерода и энергии.

Значимую корреляционную зависимость между численностью этих бактерий и концентрациями хлорофилла “а” в озерах умеренных широт отмечают зарубежные исследователи. Так, в датских озерах Эзрум (Esrum) и Фредрикс Слотссо (Frederiksborg Slotssø) — содержание хлорофилла “а” в воде объясняло 43% изменчивости численности ЦТХ+клеток [30]. По [17], доля активных бактерий в пресноводных экосистемах варьировала от 15 до 33% и также имела тенденцию к возрастанию с увеличением концентраций в воде биогенных элементов и хлорофилла “а”.

Из полученных в настоящем исследовании результатов стоит отметить высокие концентрации хлорофилла “а”, наблюдавшиеся в подледный период на оз. Черном в декабре 2009 г. и на оз. Святом в январе 2010 г. Подобное явление уже отмечалось для других озер России [1, 14], оно может быть связано как с обогащением воды биогенными элементами из неизвестного источника, так и с достаточно высокой прозрачностью ледяного покрова в период наблюдений, а также, возможно, с другими пока еще неизвестными причинами.

ВЫВОДЫ

Проведенные исследования показали возрастание общей численности гетеротрофного бактериального населения Косинских озер (Белого, Святого, Черного) по сравнению с результатами, полученными в 1930-х гг. на Косинской лимнологической станции.

Изменилась и сезонная динамика этого показателя — во всех трех озерах обнаружено два сезонных пика его численности вместо одного, наблюдавшегося в 1930–1940-е гг. Также появился выраженный весенний пик численности гетеротрофного бактериопланктона, что может быть связано с усиливающимся эвтрофированием Косинских озер в результате нарастания антропогенного воздействия на эти водоемы и, в частности, массового использования озер Белого и Святого для рекреационных целей.

Впервые исследованы сезонная динамика и численность активной части бактериопланктона (ЦТХ+бактерий) в Косинских озерах. В озерах Святом и Черном доля ЦТХ+бактерий не превышала соответственно 19.2 и 22.5% ОЧБ, а в оз. Белом она достигала 63.0%. Нижний предел относительного количества ЦТХ+бактерий составлял в зависимости от озера от 1 до 3% ОЧБ.

Обнаружены значимые положительные корреляции между численностью в воде Косинских озер ЦТХ+бактерий и концентрациями хлоро-

филла “а”, что, вероятно, отражает зависимость обилия ЦТХ+бактерий от уровня трофности водоема, характеризуемого в числе прочих факторов и содержанием хлорофилла “а” в конкретные периоды.

Для оценки этих изменений необходимы дальнейшие систематические комплексные наблюдения и анализ не только микробиологических, но и гидробиологических и гидрохимических параметров.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бульон В.В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах // Тр. Зоол. ин-та. СПб.: Наука, 1994. Т. 216. 222 с.
2. Вагнер Б.Б., Дмитриева В.Т. Озера и водохранилища московского региона. Учебное пособие по курсу “География и экология Московского региона”. М.: МГПУ, 2004. 105 с.
3. Ильинский В.В. Гетеротрофный бактериопланктон // Практическая гидробиология. / Под ред. Федорова В.Д., Капкова В.И. М.: ПИМ, 2006. С. 331–365.
4. Карзинкин Г.С., Кузнецов С.И. Новые методы в лимнологии // Тр. лимнол. ст. в Косине. 1931. Вып. 13–14. 367 с.
5. Китаев Н. П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 129 с.
6. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.
7. Кузнецов С.И. Микробиологические исследования при изучении кислородного режима озер // Микробиология. 1934. Т. III. Вып. 4. 66 с.
8. Кузнецов С.И. Применение микробиологических методов к изучению органического вещества в водоемах // Микробиология. 1949. Т. XVIII. Вып. 3. С. 203–215.
9. Кузнецов С.И. Распространение в озерах бактерий, окисляющих газообразные и жидкие углеводороды // Микробиология. 1947. Т. XVI. Вып. 5. С. 429–435.
10. Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 278 с.
11. Новобранцев П.В. Развитие бактерий в озерах в зависимости от наличия легкоусвояемого органического вещества // Микробиология. 1937. Т. VI. Вып. 1. С. 28–36.
12. Разумов А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха // Микробиология. 1932. Т. I. Вып. 2. С. 131–146.
13. Семин В.А. Основы рационального водопользования и охраны водной среды. М.: Высш. шк., 2001. 320 с.

14. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Журн. Сибирского федерального ун-та. Сер. Биология. 2008. № 2. С. 153–168.
15. Aaronson A. A. Experimental Microbial Ecology. N.Y.; London: Academic Press, 1970. P. 236
16. Berman T., Kaplan B., Chava S. et al. Metabolically active bacteria in Lake Kinneret // Aquat. Microb. Ecol. 2001. V. 23. P. 213–224.
17. Del Giorgio P.A., Scarborough G. Increase in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implication for estimates of bacterial growth and production rates // J. Plankton Research. 1995. V. 17. № 10. P. 1905–1924.
18. Ducklow H.W., Carlson C.A. Oceanic bacterial production // Adv. Microb. Ecol. 1992. V. 12. P. 113–181.
19. Dufour P., Torreton J.P., Colon M. Advantages of distinguishing the active fraction in bacterioplankton assemblages: some examples // Hydrobiologia. 1990. V. 207. P. 295–301.
20. Holm-Hansen O., Kahru M., Hewes C.D. Deep chlorophyll *a* maxima (DCMs) in pelagic Antarctic. II // Marine Ecology Progress Series. 2005. V. 297. P. 71–81.
21. Jepras R.I., Carter J., Pearson S.C. et al. Development of a robust flow cytometric assay for determining numbers of viable bacteria // Appl. Environ. Microbiol. 1995. V. 61. P. 2696–2701.
22. Jugnia L.B., Richardot M., Debroas D. et al. Variations in the number of active bacteria in the euphotic zone of a recently flooded reservoir // Aquat Microb Ecol. 2000. V. 22. P. 251–259.
23. Maurin N., Amblard C., Bourdier G. Phytoplankton excretion and bacterial re-assimilation in an oligomesotrophic lake: molecular weight fractionation // J. Plankton Res. 1997. V. 19. P. 1045–1068.
24. Methods in Stream Ecology / Ed. Hauer F.R., Lamberti G.A. Elsevier, 2006. 876 p.
25. Nagata T. Production mechanisms of dissolved organic matter. Microbial ecology of the oceans / Ed. Kirchman D.L. N.Y.: John Wiley & Sons, 2000. P. 121–152.
26. Niewolak S. Vertical distribution of the bacterioplankton and the thermal oxygen relations in the water of the Ilawa Lakes // Acta Hydrobiol. 1974. V. 16. P. 173–187.
27. Overbeck J., Babenzien H.D. Bakterien und Phytoplankton eines Kleingewässers im Jahreszyklus // Z. allg. Microbiol. 1964. V. 4. P. 59–76.
28. Rheinheimer G. Aquatic microbiology. 4th Edition. N.Y.: John Wiley & Sons, 1992. 363 p.
29. Sommaruga R., Conde D. Seasonal variability of metabolically active bacterioplankton in the euphotic zone of a hypertrophic lake // Aquat Microb Ecol. 1997. V. 13. P. 241–248.
30. Sondergaard M., Danielsen M. Active bacteria (CTC+) in temperate lakes: temporal and cross-system variation // J. Plankton Research. 2001. V. 23. № 11. P. 1195–1206.
31. Ullrich S., Karrasch B., Hoppe H.G. et al. Toxic effects on bacterial metabolism of the redox dye 5-cyano-2,3-ditolyl tetrazolium chloride // Appl. Environ. Microbiol. V. 62. P. 4587–4593.
32. Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J. Prokaryotes: the unseen majority // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. P. 6578–6583.