
6. Бактериопланктон Каховского водохранилища

6.1. Физико-географические особенности водохранилища

Каховское водохранилище — самое крупное из водохранилищ Днепра, его объем при НПУ составляет $18,2 \text{ км}^3$ (рис. 22). Построено оно на нижнем Днепре в 1955 г. в результате перекрытия реки плотиной Каховской ГЭС в районе г. Запорожья. Заполнение водохранилища до полного уровня закончено в 1968 г. Как и Кременчугское, оно относится к основным регулирующим емкостям каскада. Площадь Каховского водохранилища — 2150 км^2 , средняя глубина — 8 м, площадь акватории с глубинами до 2 м — 5 %. По морфометрии водохранилище делится на четыре части: верхнюю речную, озероподобную, расширенную за счет затопленной территории Конских плавней, среднюю, расширенную в районе Базувлукских плавней, и нижнюю, наиболее узкую и удлиненную. Водохранилище отличается большим количеством узких извилистых заливов (балок), образовавшихся на основе затопленных оврагов.

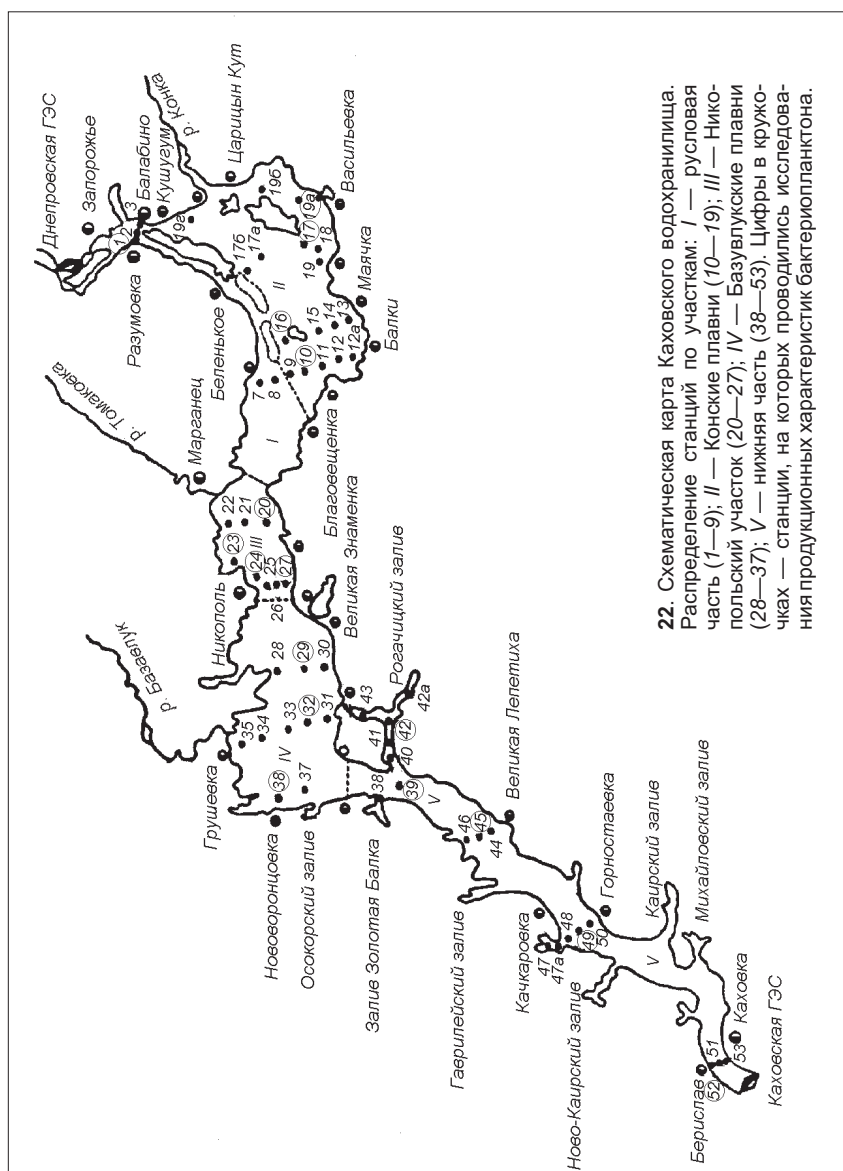
Водохранилище малопроточно, характеризуется низким водообменом (2—3 раза в год) и ежегодной сработкой уровня на 3—4 м. Создание в 1961 г. на среднем Днепре регулирующего Кременчугского водохранилища оказало решающее влияние на гидрологический и гидрохимический режим Каховского водохранилища. Установлено, что весенние паводковые воды, пройдя через каскад водохранилищ, достигают Каховского лишь к осени. По термическому режиму водохранилище относится к умеренно теплым: веге-

тационный период длится 7—8 мес, причем в течение трех месяцев температура воды превышает 20° С.

6.2. Структура бактериопланктона, его распределение, сезонная динамика

В период становления Каховского водохранилища среднее число бактериопланктона во всей водной толще было одинаковым и составляло летом в 1958 и 1959 гг. 4,5 млн. кл/мл, а его биомасса 5,5 г/м³. Бактериальные клетки характеризовались крупными размерами: их средний объем (мкм³) был равен 1,22 мкм³. Численность бактерий уменьшалась по продольной оси водохранилища на его центральном плесе от верховья к плотине, что обусловлено сложной морфометрией водоема. Наиболее богатым бактериями оказался верхний участок, который, хотя и характеризуется наибольшей скоростью течения, но не является в полном смысле речным. На микробиологический режим верхнего участка оказывает влияние расположенное выше Запорожское водохранилище, а также стоки крупного промышленного центра — г. Запорожья. Благоприятные условия для развития бактерий сложились и на залитых Конских плавнях, которые представляют собой левобережные мелководья верхней части водохранилища. Плодородие залитых пойменных почв, отсутствие течения, хорошая прогреваемость всей толщи воды в силу небольших глубин, а также интенсивная хозяйственная деятельность по берегам водохранилища способствовали активизации здесь бактериальных процессов.

Максимальное количество бактериопланктона — 11,3 млн. кл/мл в Каховском водохранилище было отмечено в 1963 г. при биомассе 7,8 г/м³ (средний объем бактериальной клетки уменьшился до 0,77 мкм³). Увеличение числа бактерий в Каховском водохранилище в 1963 г. обусловлено (Гак, 1975) фактором каскадности. Созданные в результате зарегулирования расположенных выше участков реки Кременчугское (1961 г.) и Днепродзержинское (1963 г.) водохранилища в этот период характеризовались бурным развитием бактериальной жизни. Это и привело к повышению содержания питательных веществ и бактерий в Каховском водохранилище.



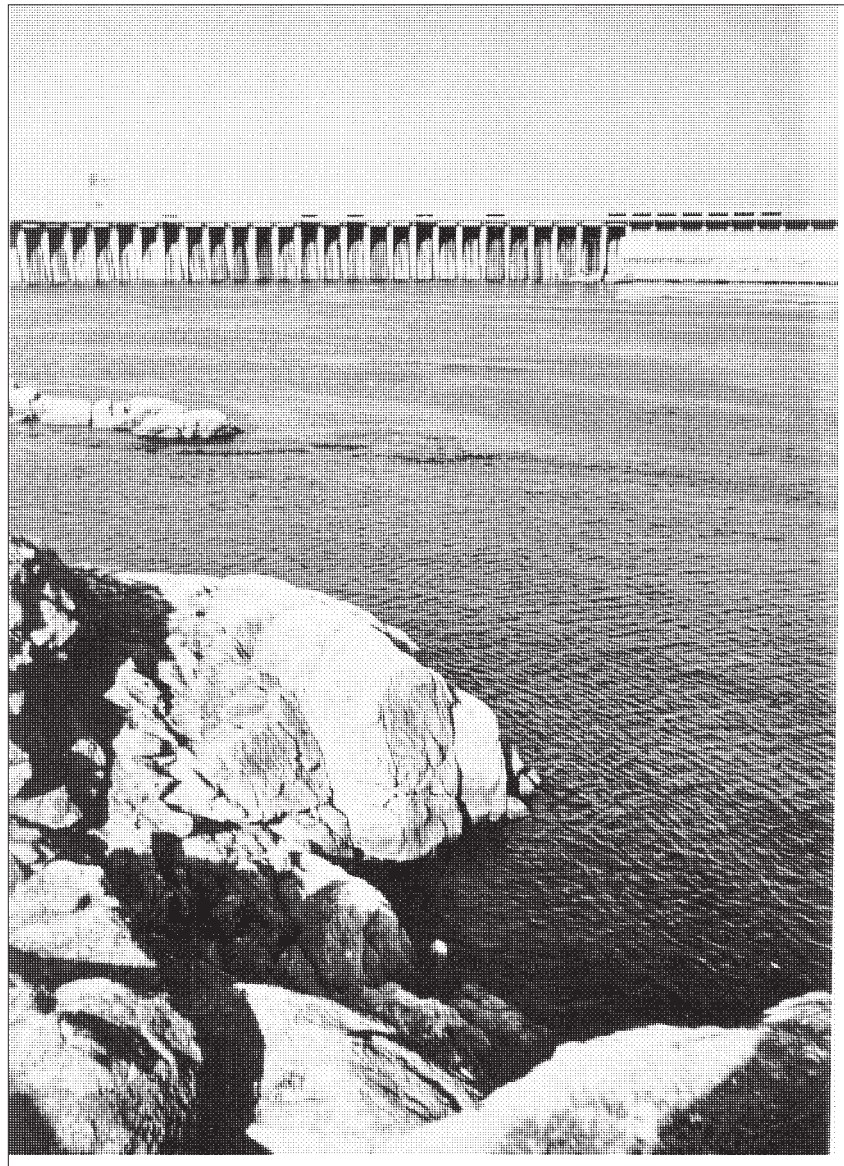
22. Схематическая карта Каховского водохранилища. Распределение станций по участкам: I — русловая часть (1—9); II — Конские плавни (10—19); III — Никопольский участок (20—27); IV — Базувукские плавни (28—37); V — нижняя часть (38—53). Цифры в кружках — станции, на которых проводились исследования продукционного бактериопланктона.

В 1968 г. (11-й год существования водохранилища) численность и, особенно, биомасса бактериопланктона снизились до 3,6 млн. кл/мл и $1,7 \text{ г/м}^3$ (летние данные). Уменьшение бактериальной массы было обусловлено дальнейшим снижением размеров бактериальных клеток.

Содержание бактерий, минерализующих белки и фосфорорганические соединения, гораздо более динамично и показательно для выявления загрязнения водоема лабильными органическими веществами, чем уровень развития бактериопланктона в целом. Наибольшее количество минерализаторов белка — 7 тыс. кл/мл было отмечено летом (июль) 1959 года, что свидетельствует об активной переработке органических веществ, поступивших в воду из залитого ложа. В Васильевском заливе в этот период число бактерий — деструкторов белковых соединений достигало 56 тыс. кл/мл на поверхности и 20 — у дна. Этому, несомненно, способствовали высокие — 164 г/м^2 значения биомассы отмирающих синезеленых водорослей. По мере становления гидробиологического режима Каховского водохранилища (1962—1964 гг.) численность исследованных бактерий существенно снизилась и в 1968 г. даже летом не превышала 960 кл/мл, что указывает на определенную стабилизацию к этому времени процесса минерализации легкоусвояемых органических веществ в водной толще. Аналогично изменялось и содержание фосфорных бактерий: их численность сократилась от 1470 кл/мл в июле 1963 года до 700—800 кл/мл летом 1968 года. Максимального развития эти бактерии достигали в заливах, образовавшихся на месте затопленных оврагов (Гак, 1975).

Исследования бактериопланктона Каховского водохранилища в 1981 г. (23-й год существования) показали, что его количество в течение вегетационного периода изменялось в пределах 1,13—2,45 млн. кл/мл при биомассе 0,57—1,12 г/м^3 без существенных колебаний по сезонам года (табл. 74).

В период майской и июльской температурной стратификации в водохранилище имела место соответственно прямая и обратная стратификация в вертикальном распределении бактериопланктона. Некоторое превышение содержания бактерий в придонных слоях по отношению к поверхностным в июле обусловлено благоприятными



74. Микробиологическая характеристика Каховского водохранилища в различные сезоны 1981 года

Горизонты водной толщи	Общая численность бактерий, млн. кл/мл		Биомасса бактерий, г/м ³		Численность бактерий, растущих на МПА тыс. кл/мл			
	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем	пределы	в среднем
	25—31 мая (n=15)							
Поверхностный	1,15—2,08	1,59	0,58—0,97	0,77	0,03—12,10	1,54	0,002—0,74	0,10
Придонный	1,22—1,90	1,47	0,60—0,90	0,72	0,04—16,20	1,68	0,002—0,97	0,11
Под 1 м ² *	7,96—24,10	16,70	3,84—11,80	8,10	—	—	—	—
В среднем в 1 м ³	1,27—1,99	1,55±0,2	0,62—0,96	0,75±0,1	—	—	—	—
	13—19 июля (n=20)							
Поверхностный	1,27—2,50	1,84	0,58—1,16	0,87	0,70—3,70	1,82	0,03—0,14	0,10
Придонный	1,23—2,59	1,98	0,56—1,19	0,92	0,20—3,00	1,16	0,01—0,20	0,06
Под 1 м ²	3,92—36,30	18,64	1,90—17,30	8,75	—	—	—	—
В среднем в 1 м ³	1,25—2,43	1,86±0,4	0,58—1,12	0,87±0,3	—	—	—	—
	20—27 октября (n=16)							
Поверхностный	0,98—2,51	1,70	0,50—1,21	0,80	0,02—11,35	1,76	0,001—0,28	0,10
Придонный	1,29—2,00	1,67	0,60—1,01	0,80	0,02—2,65	0,65	0,001—0,14	0,05
Под 1 м ²	8,40—25,50	17,00	4,00—12,02	8,04	—	—	—	—
В среднем в 1 м ³	1,13—2,26	1,70±0,3	0,57—1,05	0,80±0,3	—	—	—	—

Примечание. Здесь и в табл. 75: 1 — по техническим мотивам величина показателя «численность бактерий» под 1 м² приведена уменьшенной в 10¹² раз; 2 — показатели численности и биомассы бактерий в 1 м³ по всей водной толще рассчитаны как средневзвешенные в пространстве.

температурными (22,9° С) и трофическими условиями вследствие седиментации и минерализации отмирающего фитопланктона.

Распределение бактерий по акватории водохранилища в мае и октябре было равномерным, и в подавляющем большинстве случаев их численность в поверхностных слоях воды не превышала 2 млн. кл/мл. Летом 1981 года, в отличие от первых лет существования водохранилища, уже не отмечалось повышенного содержания бактерий на верхнем участке в районе Конских плавней, что свидетельствует о стабилизации здесь микробиологических процессов, которые являются показателем выщелачивания из залитых почв органических и биогенных веществ. Количество бактерий в этот период в верхней и средней частях Каховского водохранилища не превышало 2 млн. кл/мл, в нижней — до 2,5. При этом повышенной концентрацией бактериопланктона характеризовались участки водохранилища у входа в балки и сами балки вследствие усиления влияния поверхностного стока с берегов, а также загрязнения от сел, животноводческих и птицеводческих ферм.

Количество белокразрушающих бактерий изменялось в течение вегетационного периода 1981 года от 0,02 до 16,2 тыс. кл/мл. В этот период уже не сказывается «эффект удобрения» вследствие выщелачивания органических и биогенных веществ из залитого ложа водохранилища, а также не является определяющим в гидробиологическом режиме Каховского водохранилища фактор каскадности (1961—1965 гг.), обусловленный строительством Кременчугского и Днепродзержинского водохранилищ. Начиная с 70-х годов наиболее существенное влияние на микробиологические процессы стал оказывать антропогенный фактор. В результате хозяйственной деятельности человека возрастание численности белокразрушающих бактерий независимо от сезона года было отмечено на участках водохранилища, испытывающих влияние стоков крупных промышленных городов: ниже Энергодара и Никополя в октябре — соответственно до 2 и 5 тыс. кл/мл и ниже Запорожья у с. Разумовка в мае и октябре — соответственно до 14,2 и 11,3 тыс. кл/мл.

Количество бактериопланктона в Каховском водохранилище в середине 80-х годов (1985 г.) было ниже, чем в начале, и составляло 1,0—2,0 млн. кл/мл при биомассе 0,40—1,05 г/м³. Четких закономерностей в распределении бактериопланктона по вертикали водной толщи в течение вегетационного периода 1985 года не установлено. Независимо от сезона года было отмечено несколько по-

вышенное содержание бактерий в поверхностных слоях воды на верхнем русловом участке водохранилища у с. Разумовка, г. Энергодара, а также у входа в балки и в самих балках.

В 1985 г. численность белокразрушающих бактерий возросла по сравнению с ее уровнем в 1981 г. и изменялась в течение вегетационного периода от 0,03 до 40,30 тыс. кл/мл. Во все сезоны года распределение этих бактерий по акватории водохранилища было относительно равномерным. Летом наблюдалось устойчивое повышение количества исследованных гетеротрофных бактерий на один-два порядка по сравнению с весенне-осенними показателями.

Сопоставление численности бактериопланктона за один и тот же период (июль) 1981 и 1985 годов свидетельствует о ее понижении — с 2,86 до 1,20 млн. кл/мл (см. табл. 74 и 75).

Доля бактерий, минерализующих лабильные азотистые соединения, в общем бактериопланктоне в первой половине 80-х годов изменялась в широких пределах — 0,002—2,5 %. При этом летом в период наибольшей интенсивности биологических процессов в водоеме этот показатель составил в 1981 г. 0,08 и в 1985 г. — 1 %. Во все сезоны 1981 и 1985 годов в Каховском водохранилище установлена вертикальная стратификация исследуемых гетеротрофных бактерий, при которой их численность в поверхностных слоях была выше, чем в придонных.

В конце 70-х годов (1978) была проведена идентификация спорообразующих гетеротрофных бактерий р. *Bacillus*, наиболее сложно определяемых. Популяции спорообразующих бактерий при возрастающем антропогенном воздействии, изменяя свои морфологические и физиологические характеристики, образуют патогенные формы. Последние, попадая в организм человека и животных с водой, могут представлять эпидемиологическую опасность. Необходимость проведения соответствующих исследований на наиболее подверженном антропогенному воздействию Каховском водохранилище была очевидной.

В зависимости от характера спорообразования и формы спор представителей р. *Bacillus* можно отнести к трем группам (Wolf, Barsger, 1968). Каждая из групп имеет свой ключ к определению.

Первая группа р. *Bacillus* представлена бактериальными клетками, которые в период споруляции в основном не раздуваются, споры обычно овальные либо цилиндрические, стенки спор тонкие.

Вторая группа р. *Bacillus* состоит из клеток, которые всегда раздуваются в период споруляции, форма спор обычно овальная, стенки спор толстые.

Третья группа р. *Bacillus* характеризуется вздутым в период спорообразования спорангием, форма спор исключительно круглая, спорообразование терминальное либо субтерминальное (первой и второй группам свойственно также центральное и эксцентриальное спорообразование).

Установлено, что из 20 штаммов р. *Bacillus*, выделенных из Каховского водохранилища, 13 относятся к первой группе (*Bac. licheniformis* — 12, *Bac. cereus* — 1) и 7 — ко второй (*Bac. pulvificiens* — 5, *Bac. pantothenicus* — 2).

6.3. Продукция бактериопланктона и его потребление фильтраторами зоопланктона

Поскольку уровень развития бактерий и их продукционные характеристики определяются развитием растительного планктона, целесообразно привести краткие сведения о многолетнем развитии фитопланктона в Каховском водохранилище по аналогии с Киевским и Кременчугским.

Несмотря на обширность акватории и сложность конфигурации Каховского водохранилища его фитопланктон очень однообразен. Весной почти повсеместно развиваются преимущественно диатомовые водоросли, летом — синезеленые, осенью — синезеленые и диатомовые.

За период 1956—1969 годов в Каховском водохранилище обнаружено 330 видов водорослей. При этом на основной части его акватории в отдельных пробах обычно встречается не более 10—20 видов. Однако видовое разнообразие фитопланктона в водохранилище резко возрастает в многочисленных заливах и балках. В целом Каховское водохранилище характеризуется высокими количественными показателями развития фитопланктона, особенно в летний период. Так, численность водорослей во время «цветения» в 1956—1969 гг. в среднем составляла 40—308 млн. кл/мл, биомасса — 2,5—66,7 г/м³ (Приймаченко, 1981). При этом 80—100 % фитопланктона были представлены *Microcystis* и *Aphanizomenon*.

76. Продукционные характеристики бактериопланктона в Каховском водохранилище (1981 г.)

Период исследований	Температура воды, °С	g, час	B		P		G		P/B	G/B	G/P
			г/м ³	сут	г/м ³	сут	г/м ³	сут			
Май (n=6)	15,8	32	0,58–0,72 0,66	0,26–0,62 0,42	0,16–0,47 0,32	0,63	0,48	0,76			
Июль (n=8)	20,2	64	0,70–1,05 0,88	0,12–0,76 0,33	0,18–0,63 0,29	0,37	0,34	0,91			
Октябрь (n=19)	14,3	66	0,68–0,92 0,80	0,13–0,52 0,30	0,11–0,31 0,20	0,37	0,25	0,67			
В среднем* (n=33)	16,8	54	0,26–1,05 0,89	0,12–0,76 0,35	0,11–0,63 0,27	0,39	0,30	0,77			

П р и м е ч а н и е. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем; * показатели рассчитаны как средневзвешенные во времени. Здесь и в последующих таблицах: B — биомасса; P — продукция; G — выделение бактерий зоопланктоном.

77. Продукционные характеристики бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., май)

Участки водохранилища	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	X, млн. кл/мл	K	g, час	P, млн. кл/мл	G, млн. кл/мл	P/X	G/X	G/P	
												Верхний
	ст. 2а	8,0	Придонный	16,4	1,70	0,38	43	0,66	0,00	0,49	0,00	0,00
Средний	ст. 32	10,0	Поверхностный	21,6	1,60	0,59	28	0,94	0,87	0,60	0,55	0,92
	ст. 32	10,0	Придонный	14,4	1,41	0,67	25	0,95	0,91	0,68	0,65	0,96
Нижний	ст. 52	14,0	Поверхностный	14,6	1,41	0,64	26	0,90	0,37	0,78	0,32	0,41
	ст. 52	14,0	Придонный	13,7	1,83	0,39	43	0,71	0,00	0,51	0,00	0,00

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее: X — среднесуточная численность; K — константа скорости роста бактерий.

78. Продукционные характеристики бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., май)

Участки водохранилища	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	<i>V</i> , мг/л	<i>K</i>	<i>g</i> , час	<i>P</i> , г/м ³	<i>G</i> , г/м ³	<i>P/B</i>	<i>G/B</i>	<i>G/P</i>
Верхний											
ст. 2а	8,0	Поверхностный	16,4	0,80	0,78	21	0,62	0,29	0,97	0,44	0,47
ст. 2а	8,0	Придонный	16,4	0,82	0,32	51	0,26	0,00	0,39	0,40	0,00
Средний											
ст. 32	10,0	Поверхностный	21,6	0,74	0,55	30	0,41	0,36	0,57	0,50	0,88
ст. 32	10,0	Придонный	14,4	0,70	0,71	23	0,49	0,47	0,71	0,68	0,96
Нижний											
ст. 52	14,0	Поверхностный	14,6	0,71	0,61	27	0,43	0,16	0,74	0,27	0,37
ст. 52	14,0	Придонный	13,7	0,89	0,37	44	0,33	0,00	0,48	0,00	0,00

Примечание. Здесь и далее: *V* — среднесуточная биомасса; *K* — константа скорости роста бактерий.

Определенных закономерностей в распределении водорослей относительно продольной оси водохранилища и отдельных его районов не установлено, что объясняется как гидрологическим режимом и морфометрией, так и усилением загрязнения за счет сточных вод. Отмечено резкое снижение биомассы фитопланктона в местах увеличения концентрации марганца (Приймаченко, 1967).

Первая половина 80-х годов характеризовалась изменениями в составе флористического спектра: существенно уменьшилась доля синезеленых водорослей и возросло значение зеленого и диатомового фитопланктона. Так, в 1984—1985 гг. доля зеленых и диатомовых водорослей составляла 31—47 и 21—32 %, количество синезеленых уменьшилось до 8—24, кроме того, 4—17 % в сесстоне фитопланктона приходилось на эвгленовые водоросли. Средняя биомасса водорослей по всей акватории водохранилища уменьшилась в этот период до 0,3—9,2 г/м³. Однако на отдельных

участках нижней части Каховского водохранилища биомасса синезеленых в поверхностных слоях могла достигать 11—49 г/м³ (Щербак, 1989).

На 11-м году (1968 г.) существования Каховского водохранилища микробиологический режим в нем в значительной мере определялся фактором каскадности. В созданном в результате зарегулирования верхних участков реки Днепродзержинском водохранилище (1963 г.) в первые 3—4 года существования происходило бурное развитие бактерий: в период «цветения» продолжительность генерации (*g*) снижалась до 10 ч. В находящемся под его непосредственным влиянием Каховском водохранилище в течение вегетационного периода 1968 года скорость размножения бактерий также была достаточно высокой: продолжительность генерации составляла 26—58, в среднем — 37 ч. При этом максимальные значения скорости размножения (*g* = 26 ч), а также удельной и суточной бактериальной продукции приходились на летний период (Гак, 1975), чему, несо-

79. Продукционные характеристики бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	X, млн. кл/мл	K	g, час	P, млн. кл/мл	G, млн. кл/мл	P/X	G/X	G/P
Верхний											
ст. 2а	5,0	Поверхностный	24,0	1,80	0,52	32	0,94	0,67	0,56	0,40	0,71
ст. 2а	5,0	Придонный	23,6	1,90	0,54	31	1,04	0,72	0,59	0,41	0,69
Средний											
ст. 21	12,0	Поверхностный	28,0	1,60	0,15	113	0,23	0,00	0,16	0,00	0,00
ст. 21	12,0	Придонный	24,0	1,54	0,36	46	0,56	0,33	0,39	0,23	0,59
ст. 32	11,0	Поверхностный	23,8	1,97	0,47	35	0,93	1,02	0,46	0,50	1,10
ст. 32	11,0	Придонный	21,0	2,21	0,16	103	0,35	0,17	0,16	0,08	0,48
Нижний											
ст. 52	12,0	Поверхностный	22,8	2,18	0,24	70	0,52	0,39	0,24	0,18	0,75
ст. 52	12,0	Придонный	22,6	2,25	0,27	61	0,61	0,49	0,28	0,22	0,80

80. Продукционные характеристики бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., июль)

Участки водохранилища	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	В, мг/л	К	g, час	P, г/м ³	G, г/м ³	P/B	G/B	G/P
Верхний											
ст. 2а	5,0	Поверхностный	24,0	0,83	0,92	18	0,76	0,63	0,99	0,82	0,83
ст. 2а	5,0	Придонный	23,6	0,91	0,57	29	0,52	0,36	0,62	0,43	0,69
Средний											
ст. 21	12,0	Поверхностный	28,0	0,73	0,16	101	0,12	0,00	0,17	0,00	0,00
ст. 21	12,0	Придонный	24,0	0,77	0,33	50	0,26	0,14	0,36	0,20	0,54
ст. 32	11,0	Поверхностный	23,8	0,93	0,41	40	0,38	0,41	0,40	0,43	1,07
ст. 32	11,0	Придонный	21,0	1,04	0,11	146	0,12	0,08	0,12	0,08	0,66
Нижний											
ст. 52	12,0	Поверхностный	22,8	1,02	0,22	74	0,23	0,18	0,23	0,18	0,78
ст. 52	12,0	Придонный	22,6	1,06	0,29	59	0,27	0,27	0,28	0,26	0,93

мненно, способствовало поступление из Днепродзержинского водохранилища лабильного растворенного и взвешенного органического вещества, создающего благоприятные условия для развития бактерий в Каховском водохранилище.

Продукционные исследования бактериопланктона в начале 80-х годов (1981 г.) проводились посезонно в мае (при температуре 16,4° С), июле (23,7° С) и октябре (17,4° С) по всей акватории водохранилища (табл. 76—82). Отмечено некоторое снижение темпов размножения бактерий в этот период по сравнению с 1968 г. Продолжительность их генерации в это время составляла 32—66, в среднем — 54 ч. В отличие от 1968 года в начале 80-х годов наиболее высокая скорость размножения бактерий ($g=32$ ч) была весной (см. табл. 76). Во все сезоны года имело место размножение бактерий по всей толще водохранилища.

Суточная бактериальная продукция изменялась в исследуемый период от 0,12 до 0,76 и в среднем составляла 0,35 г/м³. В соответствии с темпами размножения бактериопланктона наибо-

81. Продукционные характеристики бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., октябрь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	X, млн. кл/мл	K	g, час	P, млн. кл/мл	G, млн. кл/мл	P/X	G/X	G/P
Верхний											
ст. 2а	8,0	Поверхностный	14,5	1,51	0,62	25	0,98	0,89	0,66	0,60	0,91
ст. 2а	8,0	Придонный	14,6	2,05	0,43	38	0,88	0,23	0,51	0,13	0,26
Средний											
ст. 21	6,0	Поверхностный	12,9	1,73	0,27	61	0,47	0,53	0,27	0,30	1,12
ст. 32	11,0	—	12,8	2,08	0,35	47	0,73	0,08	0,41	0,04	0,11
ст. 32	11,0	Придонный	12,8	2,94	0,12	135	0,35	0,00	0,19	0,00	0,00
Нижний											
ст. 45	15,0	Поверхностный	13,8	1,85	0,27		0,49	0,00	0,32	0,00	0,00
ст. 45	15,0	Придонный	13,7	2,48	0,38	44	0,93	0,00	0,51	0,00	0,00
ст. 55	13,0	Поверхностный	15,4	1,90	0,13	124	0,25	0,24	0,13	0,12	0,96
ст. 55	13,0	Придонный	14,9	1,81	0,21	78	0,38	0,00	0,24	0,00	0,00

82. Продукционные характеристики бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., октябрь)

Участки водохранилища	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура воды, °С	В, мг/л	К	g, час	P, г/м ³	G, г/м ³	P/B	G/B	G/P
Верхний											
ст. 2а	8,0	Поверхностный	14,5	0,71	0,53	31	0,38	0,31	0,56	0,45	0,81
ст. 2а	8,0	Придонный	14,6	1,00	0,50	33	0,51	0,13	0,63	0,16	0,25
Средний											
ст. 21	6,0	Поверхностный	12,9	0,83	0,32	52	0,26	0,29	0,30	0,34	1,11
ст. 32	11,0	" "	12,8	0,94	0,41	40	0,39	0,11	0,49	0,14	0,28
ст. 32	11,0	Придонный	12,8	1,48	0,16	106	0,23	0,00	0,25	0,00	0,00
Нижний											
ст. 45	15,0	Поверхностный	13,8	0,85	0,25	66	0,21	0,00	0,29	0,00	0,00
ст. 45	15,0	Придонный	13,7	1,19	0,36	46	0,42	0,00	0,50	0,00	0,00
ст. 55	13,0	Поверхностный	15,4	0,88	0,15	111	0,13	0,12	0,15	0,13	0,92
ст. 55	13,0	Придонный	14,9	0,87	0,15	111	0,13	0,00	0,16	0,00	0,00

лее высокое продуцирование бактериальной биомассы — в среднем 0,42 г/м³ отмечено весной, в отличие от 1968 года, когда максимальная бактериальная продукция была летом.

Потребление бактерий зоопланктонами в начале 80-х годов колебалось в пределах 0,11—0,63, составляя в среднем 0,27 г/м³. В отличие от летнего периода (июль), когда переход бактерий на следующий трофический уровень имел место по всей толще водохранилища, в мае выедание бактерий не было отмечено в верхнем наиболее загрязненном участке водохранилища. В октябре при понижении температуры воды до 13° С оно наблюдалось преимущественно в придонных слоях среднего и нижнего участков. В течение вегетационного периода 70—90 % создаваемой бактериями продукции потреблялось кормовыми беспозвоночными.

В начале 80-х годов в Каховском водохранилище во все сезоны возросло выедание бактерий (G/B) по отно-

шению к уровню 1968 года. Увеличилась эффективность использования бактериальной продукции следующим трофическим уровнем (G/P): от 0,6 в 1968 г. до 0,8 в 1981 г. — весной и соответственно от 0,7 до 1,0 — летом.

Параллельно с оценкой продукционных характеристик всего бактериопланктона в начале 80-х годов (1981 г.) были проведены соответствующие исследования бактерий — деструкторов белковых соединений (табл. 83—86). Продолжительность генерации исследованных бактерий в течение вегетационного периода составляла 7—12, в среднем — 9 ч. Суточная и удельная продукция колебалась в пределах 4,6—26,5, в среднем — 11,4 тыс. кл/мл и 2,5—17,5, в среднем — 9,1 (в период вегетации).

Сравнение этих величин с соответствующими показателями для тотального бактериопланктона (см. табл. 76 и 83) свидетельствует о том, что темп размножения исследованных гетеротрофных бактерий в среднем за вегетационный период был в шесть раз выше (продолжительность генерации соответственно 9 и 54 ч), их удельная продукция превышала удельную продукцию всего бактериопланктона в 22,7 раза (9,1 и 0,4), а суточная продукция составляла

83. Продукционные характеристики гетеротрофных бактерий в Каховском водохранилище (1981 г.)

Период исследований	Температура воды, °С	g, час	тыс. кл/мл·сут				G	P/X	G/X	G/P
			X	P	G	G/P				
Май (n=6)	16,2	4–11 7	0,13–1,39 0,48	0,70–17,57 6,50	0,10–7,00 2,00	17,5	2,3	0,26		
Июль (n=6)	24,1	9–17 12	0,60–3,75 2,28	2,95–6,25 4,62	100–5,70 2,26	2,5	0,7	0,46		
Октябрь (n=8)	13,9	4–23 8	0,80–11,35 3,36	4,50–48,64 26,52	0,30–40,00 14,66	10,7	5,0	0,45		
В среднем* (n=20)	18,0	9	0,13–1,135 2,10	0,70–48,64 11,40	0,10–40,00 5,70	9,1	2,4	0,40		

Примечание. Над чертой — пределы колебаний, под чертой — в среднем; * показатели рассчитаны как средневзвешенные во времени.

84. Продукционные характеристики гетеротрофных бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., май)

Станции	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура, °С	Численность бактерий, тыс. кл/мл				К, г	Р, тыс. кл/мл	G, тыс. кл/мл	P/X ₀	G/X ₀	G/P
				X ₀	X _r	X ₀	X _r						
2а	8,0	Поверхностный	16,4	1,39	11,90	1,29	46,22	$\frac{3,60}{4}$	17,57	7,06	12,64	5,07	0,40
2а	8,0	Придонный	16,4	1,05	12,95	0,84	24,20	$\frac{3,36}{5}$	15,86	3,96	15,10	3,77	0,25
32	10,0	Поверхностный	21,6	0,13	0,25	0,93	38,40	$\frac{3,60}{4}$	0,70	0,58	5,38	4,46	0,83
32	10,0	Придонный	14,4	0,13	3,73	1,00	3,96	$\frac{1,44}{11}$	2,10	0,00	16,15	0,00	0,00
55	13,0	Поверхностный	14,6	0,15	1,06	0,14	1,20	$\frac{2,15}{8}$	0,99	0,08	6,60	0,53	0,08
55	13,0	Придонный	13,7	0,04	0,57	0,09	0,72	$\frac{1,97}{9}$	1,97	0,00	49,25	0,00	0,00

Примечание. Здесь и в табл. 85, 86; X₀, X_r — численность бактерий соответственно в начале и в конце опыта в нефильтрованной воде; X₀, X_r — то же в фильтрованной.

1,6 % суточной продукции бактериопланктона в целом (11,40 тыс. и 0,72 млн. кл/мл). Количество белокразрушающих бактерий составляло в этот период 0,08 % содержания тотального бактериопланктона в среднем за вегетацию.

На других водоемах также установлено, что бактерии, минерализующие лабильные органические вещества, размножаются гораздо быстрее, чем весь бактериопланктон. В.Г.Драбковой (1971) в оз. Красном были зарегистрированы колебания продолжительности генерации гетеротрофных бактерий, растущих на МПА, от 2 до 40 ч, а всего бактериопланктона — от 15 до 250 ч.

Суточное потребление белокразрушающих бактерий зоопланктонами достигало 5,7 тыс. кл/мл в среднем за вегетацию. При этом удельные показатели выедания (P/X₀) этих бактерий изменялись в различные сезоны года от 0,7 до 5,0, составляя в среднем 2,4; эффективность использования продук-

ции бактерий (G/P) кормовыми беспозвоночными равнялась 40 %. Элиминация (G) белокразрушающих бактерий за счет фильтраторов бактериопланктона не превышала 1,8 % от элиминации всего бактериального сообщества — соответственно 5,7 тыс. и 0,32 млн. кл/мл.

Сравнение продукционных характеристик исследованных бактерий Каховского водохранилища с соответствующими показателями в Киевском и Кременчугском (табл. 87) свидетельствует, что продолжительность генерации бактерий — деструкторов белковых соединений в начале 80-х годов (1981 г.) изменялась в днепровских водохранилищах от 3,4 до 18 ч и была минимальной в Киевском водохранилище. При этом, если темп воспроизводства исследованных гетеротрофных бактерий в Кременчугском водохранилище был практически таким же, как и всего бактериального сообщества, то в Киевском и Каховском водохранилищах он в 6 раз превышал этот показатель по бактериопланктону в целом.

85. Продукционные характеристики гетеротрофных бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., июль)

Станции	Глубина, м	Горизонты водной толщи	Температура, °С	Численность бактерий, тыс. кл/мл				К, г	Р, тыс. кл/мл	G, тыс. кл/мл	P/X	G/X	G/P
				X ₀	X _i	X ₀	X _i						
2а	5,0	Поверхностный	23,8	3,75	4,21	3,99	16,92	1,44 11	6,17	5,71	1,64	1,52	0,92
2а	5,0	Придонный	23,6	3,06	4,06	4,12	16,34	1,44 11	4,90	3,90	1,60	1,27	0,80
21	12,0	Поверхностный	28,0	0,78	3,55	3,77	18,72	1,68 10	2,95	0,00	1,61	0,00	0,00
21	12,0	Придонный	24,0	0,61	5,70	2,87	18,92	1,92 9	4,30	0,00	7,05	0,00	0,00
55	13,0	Поверхностный	22,8	2,83	3,06	4,21	12,44	0,96 17	3,18	2,95	1,12	1,04	0,92
55	13,0	Придонный	22,6	2,63	7,86	3,88	12,81	1,24 14	6,25	1,02	2,37	0,39	0,16

6. Бактериопланктон Каховского водохранилища

86. Продукционные характеристики гетеротрофных бактерий в Каховском водохранилище (1981 г., октябрь)

Стан- ции	Глуби- на, м	Горизонты водной толщи	Тем- пера- тура, °С	Численность бактерий, тыс. кл/мл					К г	Р, тыс. кл/мл	G, тыс. кл/мл	P/X	G/X	G/P
				X ₀	X _i	x ₀	x _i	x _i						
2а	5,0	Поверхностный	14,5	11,35	20,00	1,05	23,40	3,12	48,64	39,99	4,28	3,52	0,82	
								$\frac{5}{5}$						
2а	5,0	Придонный	14,6	1,30	24,80	1,47	29,20	2,98	23,79	0,29	18,30	0,22	0,01	
								$\frac{5}{5}$						
21	12,0	Поверхностный	12,9	2,10	30,80	1,75	31,60	2,90	30,87	2,17	14,70	1,03	0,07	
								$\frac{6}{6}$						
32	11,0	—"	12,8	4,90	11,20	5,20	23,60	1,44	12,17	5,87	2,48	1,19	0,48	
								$\frac{11}{11}$						
32	11,0	Придонный	12,8	2,65	24,60	1,96	21,60	2,40	23,61	16,42	8,91	6,19	0,69	
								$\frac{7}{7}$						
45	15,0	Поверхностный	13,8	2,32	39,84	1,60	41,20	3,12	42,91	32,06	18,49	13,82	0,75	
								$\frac{5}{5}$						
45	15,0	Придонный	13,7	1,45	1,80	0,46	22,80	3,84	25,64	20,52	17,68	14,15	0,80	
								$\frac{4}{4}$						
55	13,0	Поверхностный	15,4	3,25	4,10	×	1,80	×	×	×	×	×	×	
55	13,0	Придонный	14,9	0,81	22,46	2,15	4,31	0,72	4,53	0,00	0,69	0,00	0,00	
								$\frac{23}{23}$						

87. Продукционные характеристики белокразрушающих бактерий в днепровских водохранилищах (1981 г., июль)

Водохранилища	Температура воды, °С	t, час	X	Тыс. кл/мл-сут		P/X	G/X	G/P
				P	G			
Киевское (n=7)	24,0	3,4	17,80	360,0	204,30	31,2	14,30	0,55
Кременчугское (n=11)	22,6	18,0	2,00	6,9	1,35	7,6	1,67	0,16
Каховское (n=7)	24,1	12,0	2,28	4,6	2,26	2,5	0,70	0,46

88. Сравнительная оценка продукционных характеристик бактериопланктона днепровских водохранилищ (1981 г.)

Водохранилища	X, млн. кл/мл	t, час	млн. кл/мл-сут		P/X	G/P	G/(X+P)
			P	G			
Киевское (n=7)	2,2±0,7	20±4,8	1,9±0,4	1,8±0,6	0,9	0,9	0,4
Кременчугское (n=11)	1,8±0,4	16±2,9	2,4±0,8	1,8±0,7	1,4	1,0	0,4
Каховское (n=8)	1,8±0,4	60±3,2	0,7±0,3	0,6±0,3	0,4	0,3	0,2
В среднем	1,9	32	1,7	1,4	0,9	0,7	0,3

Суточная бактериальная продукция белокразрушающих бактерий в летний период изменялась в широком диапазоне — от 4,6 до 360 тыс. кл/мл и была максимальной в Киевском водохранилище. При этом ее доля в общей продукции бактериопланктона в Киевском водохранилище составляла 20 %, в Кременчугском и Каховском уменьшалась соответственно до 0,3 и 0,7 %.

Скорость оборачиваемости бактериального органического вещества (P/X) исследованных бактерий составляла 2,5—31,2 сут⁻¹, превышая соответствующие показатели по отношению к тотальному бактериопланктону в Кременчугском и Каховском водохранилищах в среднем в 5, в Киевском — в 35 раз.

Эффективность использования этих бактерий следующим трофическим уровнем (G/P) изменялась в среднем от 16 % в Кременчугском водохранилище до 50 — в Киевском и Каховском. При этом доля выедания гетеротрофных бактерий в общей элиминации бактерий могла колебаться в широких пределах — от 0,1 до 12 % и была наибольшей в период исследований в Киевском водохранилище.

Характерно, что функциональные показатели бактерий Каховского водохранилища были ниже, чем в тот же период в Киевском и Кременчугском (табл. 88). Так, скорость размножения бактериопланктона ($g = 60$ ч) в Каховском водохранилище была практически в 3 раза ниже. Более низкими — 0,7 млн. кл/мл и 0,4 были суточная и удельная продукция; в Киевском и Кременчугском водохранилищах эти величины возрастали соответственно до 1,9 и 2,4 млн. кл/мл и 0,9 и 1,4.

Суточное потребление бактерий фильтраторами зоопланктона не превышало в Каховском водохранилище в исследуемый период 0,6 млн. кл/мл; удельное значение этого показателя (G/X) составляло 0,3; в Киевском и Кременчугском водохранилищах аналогичные характеристики бактериопланктона были в 3 раза выше. Эффективность использования бактерий следующим трофическим уровнем, измеряемая как отношение выедания бактерий к суммарному значению их продуктивности и наличной биомассе ($G/(X+P)$), в Каховском водохранилище была в 2 раза ниже, чем в других исследованных водохранилищах.

Более низкие в Каховском водохранилище функциональные характеристики бактерий обусловлены более мощным антропогенным воздействием на него вследствие поступления промышленных

и бытовых стоков Запорожья, Никополя, Энергодара, Марганца и других городов, а также сточных вод крупных промышленных центров, таких как Днепропетровск, Днепродзержинск и другие, расположенных выше Каховского водохранилища.

Полученные результаты ставят на повестку дня вопрос о необходимости проведения специальных исследований влияния загрязнений, обусловленных хозяйственной деятельностью человека, на функциональные показатели биоты в зависимости от природы и концентрации загрязняющих веществ.

Таким образом, анализ многолетних структурно-функциональных характеристик бактериопланктона Каховского водохранилища показал, что они не одинаковы на различных этапах его существования. В Каховском, как и в расположенных выше днепровских водохранилищах, отмечено повышение активности бактериальных процессов в первой половине 80-х годов. В верхней части водохранилища установлено возрастание численности белокразрушающих бактерий до 16,2 тыс. кл/мл, сокращение продолжительности генерации бактериопланктона до 20 ч и увеличение его удельной продукции до 1. Такая интенсификация бактериальной жизни в Каховском водохранилище в первой половине 80-х годов является показателем усиления его загрязнения аллохтонным органическим веществом в результате хозяйственной деятельности человека.

Более подробно изменение структурно-функциональных характеристик бактериального сообщества Каховского водохранилища в различные периоды его существования изложено в разделе 6.4.

6.4. Многолетняя динамика структурно-функциональных характеристик бактериопланктона

Многолетние (от периода становления до аварии на ЧАЭС) данные о структурных характеристиках бактериопланктона Каховского во-

дохранилища позволяют выделить, как и в Киевском и Кременчугском, специфические стадии в сукцессии бактериального сообщества (рис. 23, табл. 89).

Первая стадия (3—4 года) в сукцессии бактериопланктона Каховского водохранилища характеризовалась интенсификацией бактериальной жизни вследствие «эффекта затопления»: общее число бактерий составляло в первые два года существования водохранилища $4,6 \pm 1,3$ млн. кл/мл, их биомасса $5,5 \pm 1,4$ г/м³, количество белокразрушающих бактерий — 7,0 тыс. кл/мл.

Значение коэффициента сукцессии не превышало в этот период 0,6, что является показателем доминирования в водохранилище лабильных органических веществ, а в бактериальной системе — быстрорастущих популяций.

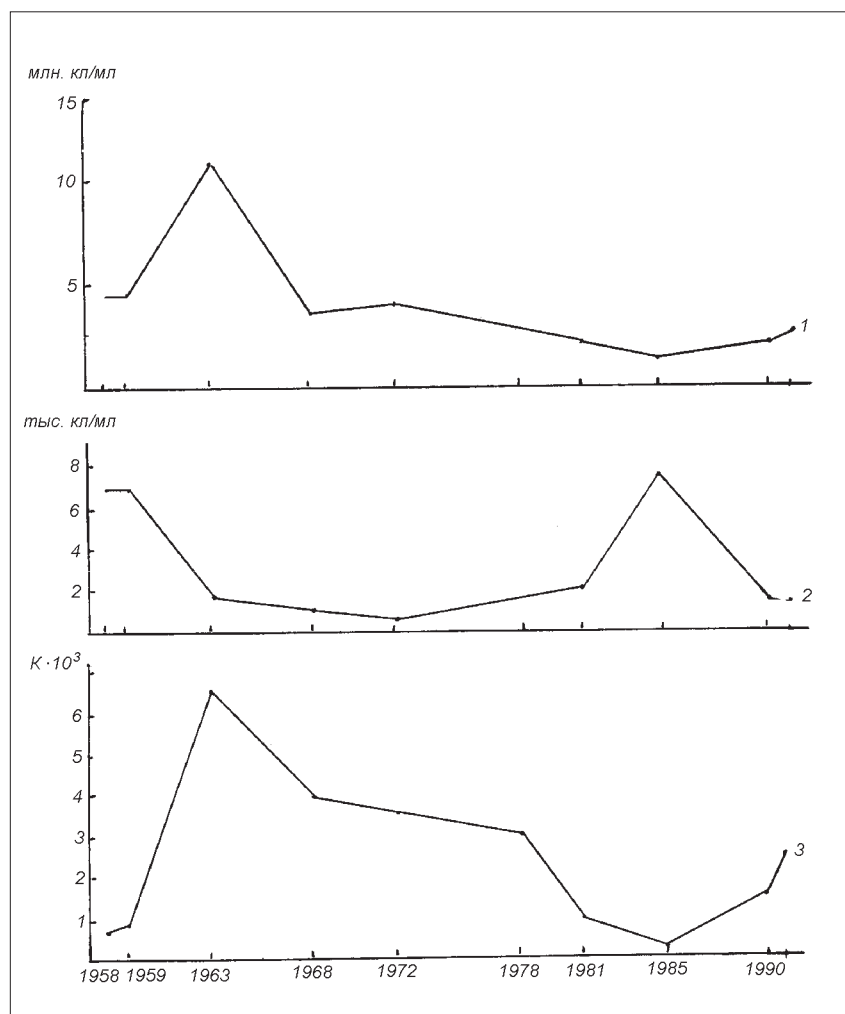
Характерной особенностью Каховского водохранилища в отличие от Киевского и Кременчугского является существенно более позднее наступление второй стадии (через семь лет). Это обусловлено фактором каскадности и, как следствие, — поступлением в Каховское водохранилище органических веществ и микрофлоры при сработке созданных выше Кременчугского (1961 г.) и Днепродзержинского (1963 г.) водохранилищ, которые в период становления характеризовались интенсификацией бактериальных процессов. В этих условиях на 6-й год существования Каховского водохранилища общее число бактерий и их биомасса ($11,3 \pm 4,3$ млн. кл/мл и $7,8 \pm 4,7$ г/м³) в 2,5 и 1,5 раза превышали соответствующие показатели в период его становления (1958—1960 гг.).

Вторая стадия — период стабилизации микробиологического режима Каховского водохранилища — относится ко второй половине 60-х и 70-м годам и охватывает 8—23-й годы (15 лет) его существования. В это время отмечены максимальные (6,6—3,0) значения коэффициента сукцессии, а также уменьшение структурных харак-

Нижняя часть водохранилища у залива Республиканец. Могила кошевого атамана войска запорожского Константина Гордиенко, умер в 1733 г. (памятник истории Украины). ➤



6. Бактериопланктон Каховского водохранилища



23. Многолетняя (1958—1991 г.) динамика бактериопланктона Каховского водохранилища (июль — август): 1 — общая численность бактерий; 2 — численность бактерий, минерализующих белки; 3 — коэффициент сукцессии (K).

89. Микробиологическая характеристика Каховского водохранилища на разных этапах существования (июль — август)

Период исследований	Общая численность, млн. кл/мл	Биомасса, г/м ³	Численность гетеротрофных бактерий, растущих на МПА	
			тыс. кл/мл	% общего числа
1958 г.* (n=8)	$\frac{2,4 - 5,8}{4,5 \pm 1,3}$	$\frac{3,0 - 7,3}{5,5 \pm 1,4}$	×	×
1959 г. (n=28)*	$\frac{1,4 - 15,6}{4,6 \pm 3,0}$	$\frac{1,7 - 15,5}{5,5 \pm 2,9}$	$\frac{0,3 - 56,0}{7,0}$	$\frac{0,01 - 100}{0,15}$
1963 г. (n=25)*	$\frac{4,3 - 20,3}{11,3 \pm 4,3}$	$\frac{2,4 - 23,9}{7,8 \pm 4,7}$	$\frac{0,2 - 9,3}{1,8}$	$\frac{0,002 - 0,13}{0,02}$
1968 г. (n=15)	$\frac{1,7 - 6,2}{3,6 \pm 1,4}$	$\frac{0,7 - 2,7}{1,7 \pm 0,6}$	$\frac{0,1 - 5,7}{1,0}$	$\frac{0,001 - 0,09}{0,03}$
1981 г. (n=20)	$\frac{1,3 - 2,4}{1,9 \pm 0,4}$	$\frac{0,6 - 1,1}{0,9 \pm 0,3}$	$\frac{0,7 - 3,7}{1,8}$	$\frac{0,03 - 0,14}{0,10}$
1985 г. (n=13)	$\frac{1,0 - 1,5}{1,2 \pm 0,2}$	$\frac{0,4 - 0,4}{0,6 \pm 0,1}$	$\frac{1,1 - 16,8}{7,4}$	$\frac{0,07 - 2,40}{0,65}$
1990 г. (n=21)	$\frac{1,3 - 2,8}{1,9 \pm 0,5}$	$\frac{0,8 - 1,7}{1,1 \pm 0,3}$	$\frac{0,1 - 10,8}{1,2}$	$\frac{0,01 - 0,40}{0,06}$
1991 г. (n=19)	$\frac{1,5 - 6,1}{2,7 \pm 0,4}$	$\frac{1,1 - 3,6}{1,8 \pm 0,3}$	$\frac{0,1 - 3,9}{1,1}$	$\frac{0,01 - 0,07}{0,04}$

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

теристик бактерий: общей численности — до $3,6 \pm 1,4$ млн. кл/мл, биомассы — до $1,7 \pm 0,6$ г/м³ и деструкторов белковых соединений — до 1,0 тыс. кл/мл.

При сравнении структурных характеристик бактерий I и II стадий установлено абсолютное уменьшение общей численности бактериопланктона в период II стадии в 3,1, биомассы — в 4,6 и исследованных гетеротрофных бактерий — в 1,8 раза. Использование критерия Стьюдента показало достоверность различия по числен-

ности и биомассе с вероятностью 0,999, так как $t_{38}(P=0,999)=3,60$, в то время, как $t_{\text{факт}}$ для численности и биомассы равно соответственно 6,70 и 4,98.

Третья стадия в сукцессии бактериального сообщества относится к 23—28-му годам существования водохранилища (первая половина 80-х годов). Об активизации бактериальной жизни в этот период свидетельствует уменьшение коэффициента сукцессии до 1,0 (1981 г.) и 0,2 (1985 г.). На фоне снижения общей численности бактериопланктона вследствие возрастания пресса зоопланктона на бактерии в 1981 г. было зарегистрировано увеличение числа белокразрушающих бактерий до 1,8 тыс. кл/мл, а в 1985 г. — 7,4, что в 2 и 7,5 раза превышает соответствующие показатели в период стабилизации бактериальной системы и соизмеримо (7,4 тыс. кл/мл) с их численностью в период становления водохранилища.

Таким образом, анализ многолетних структурно-функциональных показателей бактериального сообщества в Каховском водохранилище позволил выделить в его сукцессии специфические стадии, которые согласуются с таковыми в Киевском и Кременчугском водохранилищах.