

УДК 574.55:574.524
DOI: 10.7868/S25000640230208

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПОКАЗАТЕЛЯМИ РОСТА ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ И БАКТЕРИЙ

© 2023 г. В.В. Бульон¹

Аннотация. На эмпирической основе разработаны уравнения связи между количественными показателями роста гетеротрофного бактериопланктона (численностью, биомассой и продукцией) и фитопланктона (продукцией и содержанием в воде хлорофилла *a*). Для этой цели были привлечены материалы, собранные в разные годы для водных экосистем с разным уровнем продуктивности, расположенных в разных регионах. Водоемы, исследованные с участием автора, различаются по минерализации воды (от 0,02 до 120 г/л), цветности (от 5 до 300°), активной реакции (от 5,2 до >9,2) и прозрачности воды (от 0,5 до 7,5 м). Концентрация хлорофилла *a* (Chl) и общая численность бактерий ($N_{\text{бцр}}$) широко варьировали (от 0,15 до 250 мкг/л и от 0,35 до 25 млн кл./мл) на пространственно-временной шкале – в течение вегетационного сезона, от года к году, от озера к озеру в пределах одного региона и от региона к региону. Статистический анализ зависимости $N_{\text{бцр}}$ от Chl ($R^2 = 0,49$, $n = 184$) показал, что около 50 % вариабельности $N_{\text{бцр}}$ объясняется изменением биомассы фитопланктона, измеряемой в форме Chl. По данным Международной биологической программы и другим источникам, между численностью и биомассой бактериопланктона, выраженной в единицах сырого вещества ($V_{\text{бцр}}$), имеется прочная корреляция ($R^2 = 0,87$, $n = 102$). Чем выше трофический статус водоема, тем меньше бактериальных клеток и их массы приходится на единицу массы хлорофилла. Анализ связи между $V_{\text{бцр}}$ и продукцией бактериопланктона ($P_{\text{бцр}}$) показывает: чем выше $V_{\text{бцр}}$, тем больше соотношение $P_{\text{бцр}}/V_{\text{бцр}}$. По результатам параллельного применения радиоуглерода (^{14}C) в форме углекислоты и низкомолекулярного органического субстрата (глюкозы, ацетата либо гидролизата растительного белка) с последующим разделением планктона на размерные фракции описана зависимость продукции бактериопланктона от экстрацеллюлярной продукции фитопланктона. Экспериментальные исследования из разных источников показывают, что ~20 % продукции фитопланктона напрямую включается в продукцию бактерий, а учитывая, что эффективность роста бактериопланктона ~0,4, еще ~20 % продукции фитопланктона тратится при дыхании бактерий.

Ключевые слова: численность, биомасса, продукция бактериопланктона, концентрация хлорофилла *a*, продукция фитопланктона.

RELATIONSHIP BETWEEN GROWTH INDICATORS OF PLANKTONIC ALGAE AND BACTERIA

V.V. Boulion¹

Abstract. On an empirical basis, equations for the relationship between the quantitative indicators of the growth of heterotrophic bacterioplankton (abundance, biomass and production) and phytoplankton (production and content of chlorophyll *a* in water) have been developed. For this purpose, materials collected in different years for aquatic ecosystems with different levels of productivity, located in different regions were involved. The water bodies studied with the author participation differ in water salinity (from 0.02 to 120 g/l), color (from 5 to 300°), active reaction (from 5.2 to >9.2), and water transparency (from 0.5 to 7.5 m). The chlorophyll *a* concentration (Chl) and the total number of bacteria (N_{bcp}) varied widely (from 0.15 to 250 $\mu\text{g/l}$ and from 0.35 to 25 million cells/ml) on the spatiotemporal scale – during the growing season, from year to year, from lake

¹ Зоологический институт Российской академии наук (Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St Petersburg, Russian Federation), Российская Федерация, 199034, г. Санкт-Петербург, Университетская набережная, 1, e-mail: vboulion@mail.ru

to lake within the same region and from region to region. Statistical analysis of the dependence of N_{bcp} on Chl ($R^2 = 0.49$, $n = 184$) showed that about 50% of the N_{bcp} variability is explained by the change in phytoplankton biomass, measured in the form of Chl. According to the International Biological Program and other sources, there is a strong correlation between the abundance and biomass of bacterioplankton (B_{bcp}), expressed in wet matter units ($R^2 = 0.87$, $n = 102$). The higher a water body productivity, the fewer bacterial cells and their mass per unit mass of chlorophyll. An analysis of the relationship between B_{bcp} and bacterioplankton production (P_{bcp}) shows that the higher the B_{bcp} , the greater the P_{bcp}/B_{bcp} ratio. Based on the results of the parallel use of radiocarbon (^{14}C) in the form of carbon dioxide and a low molecular organic substrate (glucose, acetate, or vegetable protein hydrolyzate) with subsequent separation of plankton into size fractions, the dependence of bacterioplankton production on extracellular production by phytoplankton was described. Experimental studies from various sources show that ~20% of phytoplankton production is directly included in the bacteria production. Given that the growth efficiency of bacterioplankton is ~0.4, another ~20% of phytoplankton production is spent during bacterial respiration.

Keywords: abundance, biomass, production of bacterioplankton, chlorophyll *a* concentration, phytoplankton production.

Гетеротрофные бактерии – важный компонент пищевых сетей, а поток органического углерода из одноклеточных водорослей в гетеротрофные микроорганизмы – фундаментальный процесс, протекающий в пелагиали морских и озерных экосистем. Тем не менее среди трофических связей в водных экосистемах взаимоотношение между фитопланктоном и гетеротрофными бактериями все еще недостаточно изучено. Это объясняется нехваткой информации об источниках растворенного органического вещества (РОВ) и эффективности его трансформации бактериопланктоном. Недостаток информации обусловлен целым рядом методических затруднений и ограничений при определении концентрации РОВ, ассимиляции РОВ автотонного и аллохтонного происхождения, продукции и дыхания бактерий.

В отличие от автотрофной продукции, которая выражается переходом углерода из неорганического пула в органический, продукция гетеротрофного бактериопланктона – это результат трансформации углерода преимущественно внутри органического пула. Лишь ~6 % бактериальной продукции создается с участием CO_2 [1]. Один из путей трансформации органического углерода заключается в переходе растворенной фракции органического вещества, продуцируемого фитопланктоном, в бактериальную продукцию. Количественное описание этого процесса предпринималось неоднократно, однако из-за методических сложностей проблема остается открытой.

Многочисленные исследования показали прямую корреляцию между количеством фито- и бактериопланктона [1; 2–10]. Даны описания процессов и факторов, регулирующих биомассу и продук-

цию бактериопланктона [11–13]. К доминирующим факторам, влияющим на развитие бактериопланктона «снизу» и «сверху» в трофической сети, относятся источники энергии (фитопланктон и аллохтонное РОВ) и консументы (нехищный мета- и протозойный планктон). Однако ни одно из существующих описаний не обладает достаточной прогностической силой.

Наблюдается дефицит данных, по которым можно было бы заключить, какая часть продукции фитопланктона трансформируется в бактериальные тела. Согласно немногочисленным данным, в бактериальную фракцию планктона может переходить от 10 до 50 % первичной продукции в форме экстрацеллюлярных продуктов фотосинтеза, что обеспечивает от 20 до 100 % общей бактериальной продукции [14–16].

Цель данной работы – описать закономерные связи между автотрофным и гетеротрофным планктоном. Это позволяет изучить в количественной форме поток энергии в планктонном сообществе, центральным и связующим звеном которого являются гетеротрофные бактерии. В статье обобщаются литературные и собственные данные по этой теме для разнотипных вод (от олиготрофных до эвтрофных, от пресных до гиперсоленых, расположенных в разных географических зонах) и оценивается доля первичной продукции, которая преобразуется в бактериальную продукцию и рассеивается при дыхании бактерий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Обобщены гидробиологические данные, собранные и опубликованные автором в разные годы,

Таблица 1. Число наблюдений и краткая гидрологическая характеристика озер, исследованных с участием автора в период с 1980 по 1997 г.**Table 1.** Number of observations and a brief hydrological characteristic of the lakes studied with the participation of the author in the period from 1980 to 1997

Регион Region	Число озер Number of lakes	Число наблюдений Number of observations	Площадь зеркала, га Lake surface area, ha	Сумма ионов, мг/л Sum of ions, mg/l	рН воды water pH	Прозрачность воды, м Water transparency, m	Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л Chlorophyll <i>a</i> , µg/l
Россия, Карельский перешеек, Ленинградская область, Выборгский район / Russia, Karelian Isthmus, Leningrad Region, Vyborg District	13	26	0,16–472	20–75	4,8–8,8	1,5–8,5	1,2–35
Россия, Карелия, Лахденпохский район / Russia, Karelia, Lakhdenpokhya District	6	54	2,5–50	18–38	5,2–6,4	0,8–7	0,35–50
Россия, Ленинградская область, Лужский район / Russia, Leningrad Region, Luga District	2	85	2,7; 5,8	17–35	6–9,4	0,35–2	1,2–240
Россия, Псковская область, Себежский район / Russia, Pskov Region, Sebezh District	1	21	1500	210–225	7,7–8,4	1,8–3	0,3–250
Монголия Mongolia	16	16	1000–170000	70–6500	7,2... >9,2	0,15–5,5	0,35–240
Россия, Бурятия Russia, Buryatia	7	10	210–10000	200–350	7,2... >9,2	0,3–4,5	1,5–15
Восточный Памир Eastern Pamir	7	10	120–38000	100–120000	7,6... >9,2	0,3–7,5	0,15–16
Остров Хейса, архипелаг Земля Франца-Иосифа / Heiss Island, Franz Josef Land Archipelago	1	9	10,6	Cl = 22 HCO ₃ = 20	6,9–7,2	1,4–2	0,41–1,1

для 53 озер, расположенных в следующих регионах: северо-запад России, Монголия и Бурятия (Россия) (аридная зона), Восточный Памир (высота 3800–4200 м н.у.м.), высокая Арктика (остров Хейса, 80°40' с.ш.). Озера различаются по минерализации воды (от 0,02 до 120 г/л), цветности (от 5 до 300°), активной реакции (от 5,2 до >9,2) и прозрачности воды (от 0,15 до 8,5 м). Содержание хлорофилла *a* в планктоне (Chl), выбранное в качестве критерия трофического статуса озер, изменялось в границах 0,15–250 мкг/л (табл. 1).

Собственные данные автор сопоставляет с литературными материалами для озер Канады, США, Японии, Новой Зеландии и т.д. [4–6], расширяя тем самым базу данных по взаимодействию автотрофных и гетеротрофных организмов. Для учета общей численности клеток бактерий применялись разные

методологические подходы [17–20], однако существенного расхождения результатов микробиологических исследований разных школ не наблюдалось. Расчет биомассы бактерий производили, исходя из зависимости массы клетки от ее размера [18; 19; 21]. Пробы хлорофилла собирали стандартным способом – концентрированием планктона на мембранные фильтры с размером пор 1,5 мкм. Концентрацию хлорофилла *a* в ацетоновых экстрактах определяли спектрометрическим методом [22].

Стандартный радиоуглеродный метод определения скорости фотосинтеза планктона основан на измерении радиоактивности взвешенного органического вещества, собранного на мембранные фильтры при вакуумной фильтрации [23]. Продукцируемое фитопланктоном РОВ (так называемая внеклеточная продукция) проникает в фильтрат

и стандартным методом не учитывается. Природа внеклеточной продукции до конца не выяснена, но экспериментально показано, что выделяемое клетками фитопланктона РОВ быстро усваивается бактериями, то есть трансформируется в бактериальные тела [16; 24–29]. Это означает, что ассимиляция бактериями продукции фитопланктона фактически эквивалентна экстрацеллюлярной продукции фитопланктона.

Техника исследований потока органического углерода от фитопланктона к бактериопланктону заключается в разделении меченных по углероду клеток водорослей и бактерий, подсчете и сравнении их радиоактивности. С этой целью разными авторами применялся изотоп (^{14}C) в форме углекислоты и низкомолекулярного органического субстрата (например, гидролизата растительного белка, глюкозы, ацетата) с последующим разделением планктона на размерные фракции [14; 30–34].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Уравнения связи между содержанием хлорофилла a (Chl) и численностью бактерий ($N_{\text{бcp}}$) по литературным материалам приведены в таблице 2. Таблица включает результаты в общей сложности 609 наблюдений на озерах разных регионов мира с широким диапазоном лимнологических характе-

ристик. Результаты обобщены в девяти уравнениях с коэффициентами детерминации (R^2) от 0,16 до 0,91 (табл. 2).

На рисунке 1 представлены значения $N_{\text{бcp}}$ и Chl, полученные при участии автора, для озер Лахденпохского района Карелии, Выборгского и Лужского районов Ленинградской области и Себежского района Псковской области. Связь между Chl и $N_{\text{бcp}}$ передается уравнением

$$\log N_{\text{бcp}} = (0,183 \pm 0,026) + (0,272 \pm 0,020) \log \text{Chl}$$

или, после потенцирования,

$$N_{\text{бcp}} = 1,54 \text{ Chl}^{0,27}, \quad (1)$$

где $N_{\text{бcp}}$ в 10^6 кл./мл, Chl в мкг/л. Исходя из статистических показателей ($R^2 = 0,49$, $n = 184$), около 50% вариабельности значений $N_{\text{бcp}}$ объясняется изменением величин Chl. Разброс точек вокруг линии регрессии может быть обусловлен неточностью измерений зависимых и независимых переменных либо влиянием на численность бактериопланктона внешних факторов, таких как аллохтонное РОВ в качестве дополнительного источника энергии для водных бактерий, температура среды и пресс консументов [6; 35].

Широкий диапазон значений Chl и $N_{\text{бcp}}$ был установлен автором также для озер Монголии, Бурятии, Восточного Памира и высокой Арктики (рис. 2).

Таблица 2. Связь между $N_{\text{бcp}}$ и Chl в озерах разных регионов с разными лимнологическими характеристиками (по [4–7])
Table 2. Relationship between $N_{\text{бcp}}$ and Chl in lakes from different regions with different limnological characteristics (by [4–7])

Уравнение Equation	n	R^2	Пределы Limits		Районы наблюдений / Observation regions
			Chl мкг/л $\mu\text{g/l}$	$N_{\text{бcp}}$ 10^6 кл./мл 10^6 cells/ml	
$N_{\text{бcp}} = 0,24 \text{ Chl}^{0,69}$	23	0,91	0,2–190	0,13–7	Япония / Japan
$N_{\text{бcp}} = 1,89 \text{ Chl}^{0,57}$	13	0,66	1,3–35	1,1–13	Квебек, Канада / Quebec, Canada
$N_{\text{бcp}} = 1,59 \text{ Chl}^{0,22}$	26	0,17	1,2–70	0,6–4	Канада, Новая Зеландия Canada, New Zealand
$N_{\text{бcp}} = 3,16 \text{ Chl}^{0,29}$	23	0,45	1,5–74	2,2–10	США, Канада / USA, Canada
$N_{\text{бcp}} = 1,53 \text{ Chl}^{0,33}$	361	0,16	0,15–100	0,4–30	Канада, США, Япония Canada, USA, Japan
$N_{\text{бcp}} = 1,54 \text{ Chl}^{0,22}$	53	0,36	0,33–50	0,7–6,6	северо-запад РФ northwest of the Russian Federation
$N_{\text{бcp}} = 1,14 \text{ Chl}^{0,52}$	26	0,78	1,2–35	1–8,8	северо-запад РФ northwest of the Russian Federation
$N_{\text{бcp}} = 2,08 \text{ Chl}^{0,27}$	43	0,27	3–200	2,5–15	северо-запад РФ northwest of the Russian Federation
$N_{\text{бcp}} = 1,16 \text{ Chl}^{0,28}$	41	0,44	1,2–15	1,1–6	северо-запад РФ northwest of the Russian Federation

Для этих регионов в целом связь между Chl и N_{bcp} описывается уравнением:

$$\log N_{\text{bcp}} = (0,180 \pm 0,085) + (0,480 \pm 0,109) \log \text{Chl}$$

или

$$N_{\text{bcp}} = 1,51 \text{ Chl}^{0,48} \quad R^2 = 0,40 \quad n = 31. \quad (2)$$

Уравнение (2) качественно не отличается от (1). В уравнениях (1) и (2) и перечисленных в таблице 2 показатель степени при Chl достоверно меньше 1 ($0,41 \pm 0,18$). Из этого следует: чем меньше продуктивность озер, тем большее количество бактериальных клеток приходится на единицу массы хлорофилла. В таблице 3 показаны средние отношения $N_{\text{bcp}}/\text{Chl}$ и пределы их колебаний при разных значениях Chl (0,1, 1, 10 и 100 мкг/л). Значения Chl и N_{bcp} широко варьировали на пространственно-временной шкале – в течение вегетационного сезона, от года к году, от озера к озеру в пределах одного региона и от региона к региону. Как правило, при фиксированных концентрациях Chl соотношение максимальных и минимальных значений N_{bcp} близко к 10; при этом границы трофических классов существенно перекрываются.

Значения N_{bcp} в водоемах разной продуктивности, указанные в таблице 3, в целом согласуются с обобщенными данными для озер, водохранилищ и прудов [1; 36; 37]: в олиготрофных водах численность бактерий в пределах 0,1–1,5 млн кл./мл, в мезотрофных – 0,5–6, в эвтрофных – 2–15, в гиперэвтрофных – 8,4–26 млн кл./мл.

Анализируя связь между N_{bcp} (10^6 кл./мл) и биомассой бактериопланктона (B_{bcp} , мг/л) по данным Международной биологической программы и другим литературным источникам [36; 38–42], находим прочную корреляцию между этими двумя переменными (рис. 3):

$$\log B_{\text{bcp}} = (-0,473 \pm 0,036) + (0,884 \pm 0,045) \log N_{\text{bcp}}$$

или

$$B_{\text{bcp}} = 0,337 N_{\text{bcp}}^{0,884} \quad R^2 = 0,87, \quad n = 102. \quad (3)$$

Соотношение $B_{\text{bcp}}/N_{\text{bcp}}$ (мг/ 10^9 кл.) составляет в среднем 0,39, минимальное соотношение – 0,092, максимальное – 1,2.

Комбинируя уравнения (1) и (3), получаем:

$$B_{\text{bcp}} = 0,494 \text{ Chl}^{0,237}, \quad (4)$$

где B_{bcp} в мг/л, Chl в мкг/л. Из уравнения (4) следует: чем выше продуктивность озера (по содержанию Chl), тем больше B_{bcp} и ниже соотношение

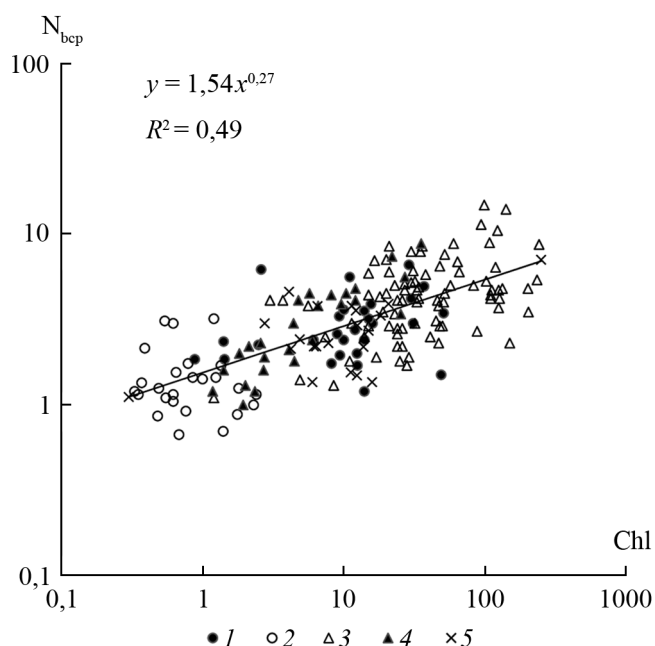


Рис. 1. Зависимость численности бактерий (N_{bcp}) от содержания хлорофилла *a* в планктоне (Chl): гумифицированные (1) и светловодные (2) озера Карелии, озера Лужского района Ленинградской области (3), Карельского перешейка (4) и Псковской области (5).

Fig. 1. Dependence of the bacterial number (N_{bcp}) on the chlorophyll *a* content in plankton (Chl). Hummified (1) and light-water (2) lakes of Karelia, lakes of the Luga District of Leningrad Region (3), Karelian Isthmus (4) and Pskov Region (5).

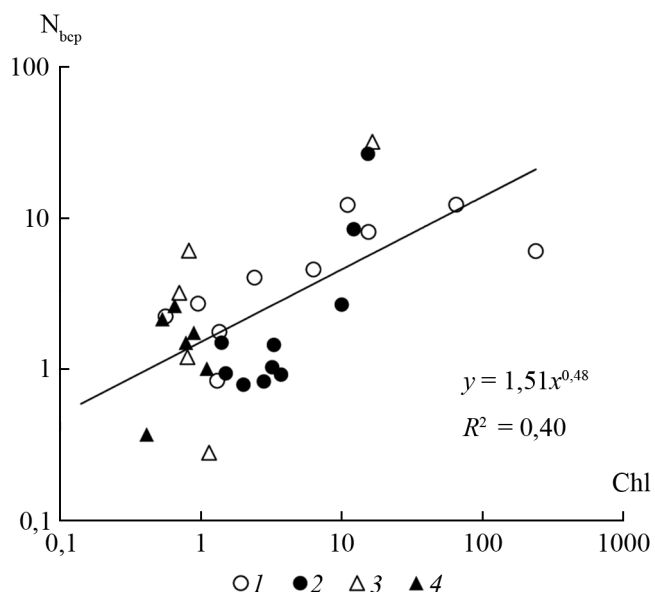


Рис. 2. Связь между содержанием хлорофилла *a* и численностью бактерий в планктоне: 1 – озера Монголии, 2 – Бурятия (Россия), 3 – Восточного Памира, 4 – озеро на острове Хейса архипелага Земля Франца-Иосифа.

Fig. 2. The relationship between chlorophyll *a* content and bacterial abundance in plankton: 1 – lakes of Mongolia, 2 – Buryatia (Russia), 3 – Eastern Pamir, 4 – lake on Heiss Island of the Franz Josef Land archipelago.

Таблица 3. Содержание хлорофилла *a* в планктоне (Chl), численность клеток бактериопланктона (N_{bcp}), отношение ($N_{\text{bcp}}/\text{Chl}$), биомасса бактериопланктона (B_{bcp}), отношение ($B_{\text{bcp}}/\text{Chl}$), продукция бактериопланктона (P_{bcp}), отношение ($P_{\text{bcp}}/\text{Chl}$), скорость оборота биомассы бактериопланктона ($P_{\text{bcp}}/B_{\text{bcp}}$), продукция фитопланктона (P_{php}), продукция бактериопланктона за счет ассимиляции продукции фитопланктона ($P_{\text{bcp_from_php}}$) и ее доля в общей продукции бактерий ($P_{\text{bcp_from_php}}/P_{\text{bcp}}$) в озерах с разным уровнем продуктивности

Table 3. Chlorophyll *a* content in plankton (Chl), number of bacterioplankton cells (N_{bcp}), ratio ($N_{\text{bcp}}/\text{Chl}$), bacterioplankton biomass (B_{bcp}), ratio ($B_{\text{bcp}}/\text{Chl}$), bacterioplankton production (P_{bcp}), ratio ($P_{\text{bcp}}/\text{Chl}$), turnover rate of bacterioplankton biomass ($P_{\text{bcp}}/B_{\text{bcp}}$), phytoplankton production (P_{php}), bacterioplankton production due to assimilation of phytoplankton production ($P_{\text{bcp_from_php}}$) and its share in the total bacterial production ($P_{\text{bcp_from_php}}/P_{\text{bcp}}$) in lakes with different levels of productivity

Трофический статус Trophic status	Ультраолиготрофный Ultraoligotrophic	Олиготрофный Oligotrophic	Мезотрофный Mesotrophic	Эвтрофный Eutrophic
Chl, мкг/л / $\mu\text{g/l}$	$\leq 0,1$	≤ 1	≤ 10	≤ 100
N_{bcp} , 10^6 кл./мл / 10^6 cells/ml	0,83 (0,28–2,48)	1,54 (0,51–4,62)	2,87 (0,96–8,6)	5,34 (1,78–16)
$N_{\text{bcp}}/\text{Chl}$, 10^6 кл./мкг / 10^6 cells/ μg	8270 (2755–24800)	1540 (515–4620)	287 (96–860)	53 (18–160)
B_{bcp} , мг/л / mg/l	0,28 (0,095–0,85)	0,49 (0,16–1,48)	0,86 (0,29–2,57)	1,48 (0,49–4,45)
$B_{\text{bcp}}/\text{Chl}$, мг/мг / mg/mg	2850 (950–8550)	495 (165–1480)	86 (28–255)	15 (5–44)
P_{bcp} , мг/(л \times сутки) / mg/(l \times day)	0,12 (0,039–0,35)	0,26 (0,086–0,78)	0,57 (0,19–1,7)	1,25 (0,42–3,74)
$P_{\text{bcp}}/\text{Chl}$, мг/(мг \times сутки) / mg/(mg \times day)	1180 (395–3535)	260 (86–775)	57 (19–170)	12 (4–37)
$P_{\text{bcp}}/B_{\text{bcp}}$, сутки $^{-1}$ / day $^{-1}$	0,41 (0,14–1,24)	0,52 (0,17–1,57)	0,66 (0,22–2)	0,84 (0,28–2,5)
P_{php} , мг C/(л \times сутки) / mg C/(l \times day)	0,0036 (0,0012–0,011)	0,031 (0,01–0,092)	0,26 (0,086–0,78)	2,19 (0,73–6,57)
$P_{\text{bcp_from_php}}$, мг C/(л \times сутки) / mg C/(l \times day)	0,00064 (0,00021–0,0019)	0,0053 (0,0018–0,016)	0,044 (0,015–0,132)	0,365 (0,122–1,09)
$P_{\text{bcp_from_php}}/P_{\text{bcp}}$, %	0,53 (0,18–1,6)	2 (0,7–6)	7,7 (2,6–23)	29 (9,7–87)

между B_{bcp} и Chl (табл. 3). Обобщая большой объем материалов для всех типов вод [1; 36; 40], находим, что в олиготрофных водоемах биомасса бактерий изменяется в пределах 0,05–0,9, в мезотрофных – 0,4–2, в эвтрофных – 2–6 мг/л, в политрофных водохранилищах, озерах и реках до 20–50 мг/л, что в целом согласуется с результатами, приведенными в таблице 3.

Анализируя обширные литературные данные по взаимосвязи между биомассой (B_{bcp}) и продукцией бактериопланктона (P_{bcp}), Г. Биллен с соавторами [11] получил следующее степенное уравнение:

$$B_{\text{bcp}} = 46,8 P_{\text{bcp}}^{0,70} R^2 = 0,91, \quad n = 288, \quad (5)$$

где B_{bcp} в мкг C/л, P_{bcp} в мкг C/(л \times ч). Преобразуем уравнение (5), поменяв местами функцию и аргу-

мент, приняв при этом, что в сырой массе бактерий содержится 10 % органического углерода и пересчитав часовые значения P_{bcp} в суточные:

$$P_{\text{bcp}} = 0,71 B_{\text{bcp}}^{1,43}, \quad (6)$$

где B_{bcp} в мг/л, P_{bcp} в мг/(л \times сутки).

Исходя из уравнения (6), отношение $P_{\text{bcp}}/B_{\text{bcp}}$, или, иными словами, скорость оборота биомассы бактериопланктона (P/B -коэффициент), увеличивается с ростом трофности водоема в среднем от 0,4 до 0,8 (табл. 3), что находит свое подтверждение в литературных данных. Например, для озер Беларуси значения $P_{\text{bcp}}/B_{\text{bcp}}$ составляют в среднем 0,68, 0,83 и 0,93 суток $^{-1}$ для вод мезотрофного, слабоэвтрофного и эвтрофного типов соответственно [43].

Комбинируя уравнения (4) и (6), находим связь между P_{bcp} и Chl:

$$P_{bcp} = 0,258 \text{ Chl}^{0,339}, \quad (7)$$

где P_{bcp} в мг/(л × сутки), Chl в мкг/л. Согласно уравнению (7), чем выше продуктивность озера, тем ниже соотношение P_{bcp}/Chl . Таким образом, численность, биомасса и продукция бактерий увеличиваются с ростом концентрации хлорофилла в планктоне, отражающей степень развития фитопланктона, но эти показатели, приведенные к Chl, проявляют тенденцию к снижению по мере возрастания трофности водоемов.

Чистая продукция фитопланктона (P_{php}) – один из источников энергии для бактериопланктона. Она может быть рассчитана с приемлемой точностью по Chl [44], так как между этими двумя показателями наблюдается прочная корреляция (рис. 4):

$$P_{php} = 30,6 \text{ Ch}^{0,927} R^2 = 0,88 \quad n = 102, \quad (8)$$

где P_{php} в мкг С/(л × сутки), Chl в мкг/л. Поскольку в уравнении (8) угловой коэффициент при Chl несколько меньше 1, отношение P_{php}/Chl , или суточное ассимиляционное число хлорофилла a , слабо зависит от величины Chl и в среднем близко к 30 мкг С/мкг × сутки.

Предполагается, что бактериопланктон ассимилирует растворенный органический углерод, производимый фитопланктоном, так называемую внеклеточную продукцию. Внеклеточная продукция фитопланктона чаще всего отождествляется с прижизненными выделениями клеток водорослей, тем не менее вероятна также гипотеза, предполагающая образование РОВ в результате отмирания автотрофных организмов. С этой точки зрения вирусный лизис и фотолиз клеток фитопланктона, а также потери при выедании его зоопланктоном – такой же важный источник энергии для бактерий, как и прижизненные выделения [45].

Чтобы установить взаимосвязь между продукцией фитопланктона и ростом бактериопланктона только за счет продукции фитопланктона (без учета вклада аллохтонного РОВ в продукцию гетеротрофных микроорганизмов), были выполнены экспериментальные исследования с использованием радиоактивного изотопа ^{14}C (в виде CO_2 и органического субстрата – гидролизата растительного белка, глюкозы или ацетата) в сочетании с дифференциальной (ступенчатой) фильтрацией. По собственным материалам автора для озерных и океанических вод и

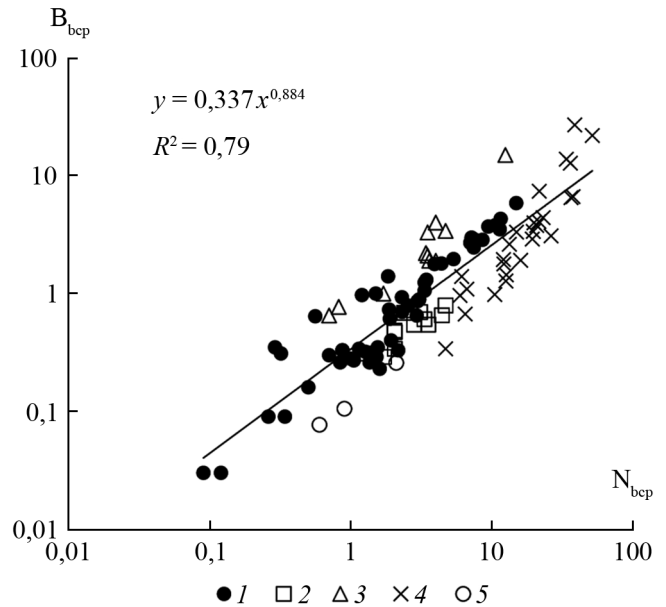


Рис. 3. Соотношение между численностью (N_{bcp}) и биомассой (B_{bcp}) бактериопланктона: 1 – озера России, Беларуси, Армении (оз. Севан), Эстонии (оз. Выртсъярв), Туркменистана (оз. Карамет-Нияз), 2 – оз. Старый Дунай (Австрия), 3 – водохранилища России и Украины, 4 – р. Шексна и малые реки, протекающие в черте г. Череповца (Вологодская область, Россия), 5 – эстуарий р. Обь.

Fig. 3. The relationship between abundance (N_{bcp}) and bacterioplankton biomass (B_{bcp}): 1 – lakes of Russia, Belarus, Armenia (Sevan Lake), Estonia (Vyrtsjärv Lake), Turkmenistan (Karamet-Niyaz Lake), 2 – Old Danube Lake (Austria), 3 – reservoirs of Russia and Ukraine, 4 – Sheksna River and small rivers flowing within the Cherepovets city (Vologda Region, Russia), 5 – estuary of the Ob River.

литературным источникам [27; 33; 34] было вычислено уравнение регрессии между величинами P_{bcp} за счет P_{php} ($P_{bcp_from_php}$) и P_{php} (рис. 5):

$$\log P_{bcp_from_php} = -(0,755 \pm 0,117) + (0,988 \pm 0,057) \log P_{php}$$

или

$$P_{bcp_from_php} = 0,18 P_{php}^{0,99} R^2 = 0,88 \quad n = 44, \quad (9)$$

где обе переменные в мкг С/(л × сутки). Значения $P_{bcp_from_php}$ варьируют от 7 до 48 % P_{php} при среднем ~20 %. Подчеркнем, что эти экспериментальные результаты отражают продукцию бактерий только за счет ассимиляции продукции фитопланктона.

Отраженный в уравнении (9) поток углерода от фитопланктона в бактериопланктон в целом хорошо согласуется с результатами аналогичных или близких по теме работ [30; 31], согласно которым

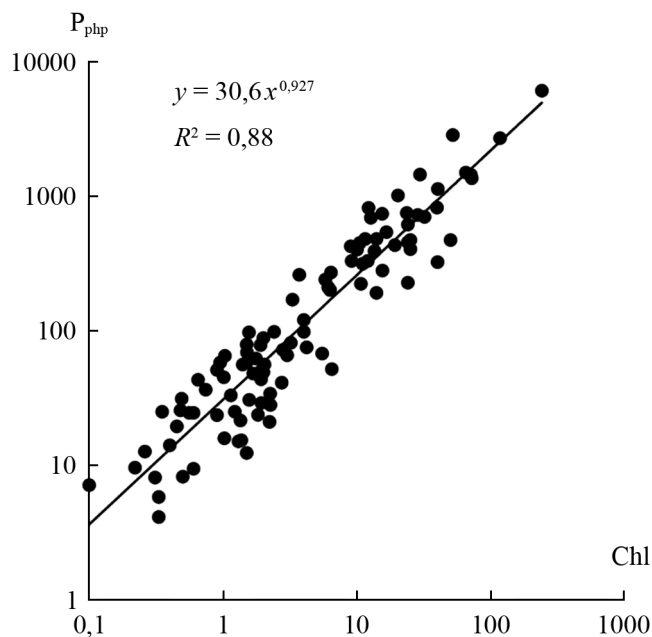


Рис. 4. Связь между скоростью фотосинтеза планктона (P_{php}) и концентрацией хлорофилла a (Chl) в озерах РФ, Беларуси, Средней Азии и Монголии.

Fig. 4. Correlation between the plankton photosynthesis rate (P_{php}) and the chlorophyll a concentration (Chl) in the lakes of the Russian Federation, Belarus, Central Asia and Mongolia.

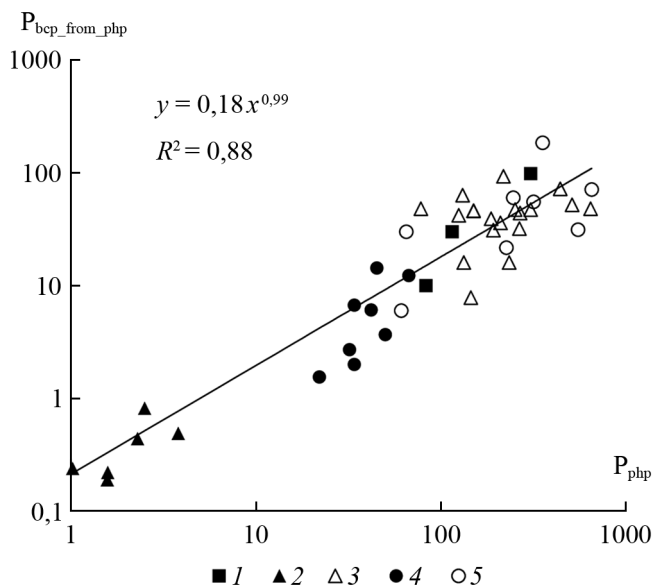


Рис. 5. Соотношение между продукцией бактериопланктона за счет ассимиляции экстрацеллюлярной продукции фитопланктона ($P_{\text{bcp_from_php}}$) и чистой продукцией фитопланктона (P_{php}): 1 – озера Монголии, 2 – юго-западная часть Тихого океана, 3 – озера Псковской области, Россия, 4 – оз. Миррор, штат Юта, США, 5 – оз. Хильке, Дания.

Fig. 5. Relationship between bacterioplankton production due to assimilation of phytoplankton extracellular production ($P_{\text{bcp_from_php}}$) and net phytoplankton production (P_{php}): 1 – lakes of Mongolia, 2 – southwestern part of the Pacific Ocean, 3 – lakes of Pskov Region, Russia, 4 – Mirror Lake, Utah, USA, 5 – Hilke Lake, Denmark.

20–30 % ассимилированной в процессе фотосинтеза планктона радиоактивной углекислоты трансформируется в бактериальную продукцию.

Таким образом, роль бактерий состоит не только в минерализации растворенного органического вещества до CO_2 , но и в трансформации его во взвешенную форму, доступную затем для бактериофагов. Экспериментальные исследования показывают, что ~20 % продукции фитопланктона напрямую включается в продукцию бактерий, а учитывая, что эффективность роста бактериопланктона ~0,4, еще ~20 % продукции фитопланктона тратится при дыхании бактерий.

В природных водах продукция бактериопланктона создается также в процессе ассимиляции аллохтонного РОВ. В олиготрофных водах бактерии ассимилируют преимущественно аллохтонное РОВ, продукция бактериопланктона за счет продукции фитопланктона составляет лишь около 0,5 % общей продукции бактерий (табл. 3). С увеличением трофности водоема вклад продукции фитопланктона в продукцию бактерий растет и составляет в эвтрофных водах порядка 30 %, достигая 90 % общей продукции бактериопланктона.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам анализа литературных и собственных материалов автора, количество бактериопланктона в водоемах разного типа продуктивности статически различается. Если брать за основу одну из принятых классификаций трофности водоемов по содержанию хлорофилла a в планктоне (0,1–1; 1–10; 10–100 мкг/л для олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных вод соответственно), то размах численности бактериопланктона в этих классах будет приблизительно таким: 0,25–3,7; 0,5–7,5; 1–15 млн кл./мл. Градация на классы по биомассе бактериопланктона может быть проведена следующим образом: 0,1–1,5; 0,15–2,5; 0,3–4,5 мг сырой массы/л. Как видим, границы классов значительно перекрываются.

Представленные здесь уравнения регрессии построены с использованием эмпирических данных для водоемов разного типа, расположенных в разных регионах мира, поэтому они отражают общую закономерность взаимодействия автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов. Существенный разброс точек вокруг линий регрессий можно объяснить неточностью измерений переменных x и y ,

а также тем фактом, что на количество бактерий влияют такие факторы, как пресс консументов и присутствие аллохтонного РОВ в качестве параллельного источника энергии для гетеротрофных микроорганизмов.

Угловой коэффициент в степенных регрессиях N_{bcp} по Chl и V_{bcp} по Chl ($b < 1$) показывает, что количество бактерий на единицу массы хлорофилла a уменьшается с ростом биомассы фитопланктона. Это не означает снижения роли бактерий с увеличением трофического статуса водоема, так как продукция бактериопланктона на единицу бактериальной биомассы (скорость оборота биомассы, или так называемый Р/В-коэффициент) увеличива-

ется по мере увеличения V_{bcp} и Chl. Иными словами, уменьшение количества бактерий на единицу массы хлорофилла a компенсируется в какой-то мере увеличением их активности.

В направлении от олиготрофных к эвтрофным водам продукция фитопланктона становится избыточной по отношению к продукции бактериопланктона, отношение $P_{\text{bcp}}/P_{\text{php}}$ часто < 1 . Возможно бактерицидное воздействие фитопланктона при массовом его развитии. В направлении олиготрофных вод продукция бактерий не обеспечивается первичной продукцией, отношение $P_{\text{bcp}}/P_{\text{php}}$ часто > 1 . Следовательно, в олиготрофных водах возрастает роль аллохтонного РОВ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Романенко В.И. 1985. *Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах*. Л., Наука: 295 с.
2. Сорокин Ю.И. 1964. Роль темновой бактериальной ассимиляции углекислоты в трофике водоемов. *Микробиология*. 33(5): 880–886.
3. Кузнецов С.И. 1970. *Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность*. Л., Наука: 439 с.
4. Aizaki M., Otsuki A., Fukushima T., Hosomi M., Muraoka K. 1981. Application of Carlson's trophic state index to Japanese lakes and relationships between the index and other parameters. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 21(1): 675–681. doi: 10.1080/03680770.1980.11897067
5. Bird D.F., Kalf J. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 41(7): 1015–1023. doi: 10.1139/f84-118
6. Currie D.J. 1990. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnology and Oceanography*. 35(7): 1437–1455. doi: 10.4319/lo.1990.35.7.1437
7. Бульон В.В., Павельева Е.Б. 1998. Взаимосвязь между численностью бактерий и содержанием хлорофилла в планктоне пресных вод. *Микробиология*. 67(2): 261–266.
8. Conan P., Turley C., Stutt E., Pujo-Pay M., Van Wambeke F. 1999. Relationship between phytoplankton efficiency and proportion of bacterial production to primary production in the Mediterranean Sea. *Aquatic Microbial Ecology*. 17(2): 131–144. doi: 10.3354/ame017131
9. Roland F., Lobao L.M., Vidal L.O., Jeppesen E., Paranhos R., Huszar V.L.M. 2010. Relationships between pelagic bacteria and phytoplankton abundances in contrasting tropical freshwaters. *Aquatic Microbial Ecology*. 60(3): 261–272. doi: 10.3354/ame01429
10. Апонасенко А.Д., Щур Л.А. 2016. Соотношение биомасс и продукций сообществ бактерио- и фитопланктона. *Микробиология*. 85(2): 211–218. doi: 10.7868/S0026365616020026
11. Billen G., Servais P., Becquevort S. 1990. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control? *Hydrobiologia*. 207(1): 37–42. doi: 10.1007/BF00041438
12. Bouillon V.V., Håkanson L. 2003. A new general dynamic model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes. *Ecological Modelling*. 160(1–2): 91–114. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00326-5
13. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2011. *Микробильная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем*. Ижевск, КнигоГрад: 332 с.
14. Sondergaard M., Riemann B., Jørgensen N.O.G. 1985. Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *Oikos*. 45(3): 323–332.
15. Baines S.B., Pace M.L. 1991. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems. *Limnology and Oceanography*. 36(6): 1078–1090. doi: 10.4319/lo.1991.36.6.1078
16. Descy J.P., Leporeq B., Viroux L., Francois C., Servais P. 2002. Phytoplankton production, exudation and bacterial re-assimilation in the River Meuse (Belgium). *Journal of Plankton Research*. 24(3): 161–166. doi: 10.1093/plankt/24.3.161
17. Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. *Экология микроорганизмов пресных вод. Лабораторное руководство*. М., Наука: 194 с.
18. Сорокин Ю.И. 1983. Определение численности и биомассы бактериопланктона в пробе. В кн: *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона*. М., Наука: 126–128.
19. Романова Н.Д., Сажин А.Ф. 2011. Методические аспекты определения численности, биомассы и продукции бактериопланктона. *Океанология*. 51(3): 550–560.
20. Полтева А.В., Галанина Е.В. 2018. Некоторые методические аспекты изучения морского бактериопланктона в рамках производственно-экологического мониторинга. В кн: *Загрязнение морской среды: экологический мониторинг, биоиндикация, нормирование: сборник статей Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 125-летию профессора В.А. Водяницкого, Севастополь, 28 мая – 1 июня, 2018 г.* Севастополь, Колорит: 210–215.

21. Simon M., Azam F. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Marine Ecology Progress Series*. 51(3): 201–213.
22. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determination chlorophylls a, b, c₁ and C₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*. 167(2): 191–194.
23. Steemann Nielsen E. 1952. The use of radioactive carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil - Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*. 18(1–3): 117–140.
24. Waite D.T., Duthie H.C. 1975. Heterotrophic utilization of phytoplankton metabolites of Sunfish Lake, Ontario. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 19(1): 672–680.
25. Iturriaga R., Hoppe H.-G. 1977. Observations of heterotrophic activity on photoassimilated organic matter. *Marine Biology*. 40(2): 101–108. doi: 10.1007/BF00396254
26. Weibe W.J., Smith D.F. 1977. Direct measurement dissolved organic carbon release by phytoplankton and incorporation by microheterotrophs. *Marine Biology*. 42(3): 213–223. doi: 10.1007/BF00397745
27. Cole J.J., Likens G.E., Strayer D.L. 1982. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography*. 27(6): 1080–1090.
28. Gomes H., Pant A., Goes J.I., Parulekar A.H. 1991. Heterotrophic utilization of extracellular products of phytoplankton in a tropical estuary. *Journal of Plankton Research*. 13(3): 487–498.
29. Morana C., Sarmiento H., Descy J.P., Gasol J.M., Borges A.V., Bouillon S., Darchambeau F. 2014. Production of dissolved organic matter by phytoplankton and its uptake by heterotrophic prokaryotes in large tropical lakes. *Limnology and Oceanography*. 59(4): 1364–1375. doi: 10.4319/lo.2014.59.4.1364
30. Derenbach J.B., Willams P.J. Le B. 1974. Autotrophic and bacterial production: fractionation of planktonic population by differential filtration of samples from English Channel. *Marine Biology*. 25(4): 263–269. doi: 10.1007/BF00404968
31. Larson U., Hagström A. 1979. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology*. 52(3): 199–206. doi: 10.1007/BF00398133
32. Wolter K. 1982. Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton population. *Marine Ecology Progress Series*. 17(3): 287–295.
33. Jensen L.M. 1985. Characterization of native bacteria and their utilization of algal extracellular products by mixed-substrate kinetic model. *Oikos*. 45(3): 311–322.
34. Бульон В.В. 2021. Внеклеточная продукция фитопланктона и ее значение для гетеротрофной активности бактерий. *Известия РАН. Серия биологическая*. 3: 299–308. doi: 10.31857/S0002332921030048
35. Wetzel R.G. 1983. *Limnology*. Philadelphia, Saunders College Publ.: 767 p.
36. Потаенко Ю.С. 1979. Численность, биомасса и продукция бактериопланктона. В кн.: *Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер*. Л., Зоологический институт АН СССР: 80–102.
37. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоемов. В кн.: *Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборник материалов международной конференции (Санкт-Петербург, 23–27 октября 2006 г.)*. СПб., ЛЕМА: 176–181.
38. Saunders G.W., Cummins K.W., Gak D.Z., Pieczynska E., Straskrabova V., Wetzel R.G. 1980. Organic matter and decomposers. In: *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge, University Press: 341–392.
39. Wieltchning C., Wihlidal P., Ulbrich T., Kischner A.R.T., Velimirov B. 1999. Low control of bacterial production by heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic backwaters environment. *Aquatic Microbial Ecology*. 17(1): 77–89. doi: 10.3354/ame017077
40. Копылов А.И., Иевлева Т.В., Романенко А.В., Заботкина Е.А. 2015. Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона рек, протекающих через большой город (г. Череповец, Верхняя Волга). *Поволжский экологический журнал*. 2: 183–192.
41. Косолапов Д.Б., Копылов А.И., Мыльникова З.М., Косолапова Н.Г. 2016. Структура микробного планктонного сообщества Шекснинского водохранилища. *Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН*. 74(77): 5–20. doi: 10.24411/0320-3557-2016-10007
42. Болтенкова М.А., Широколобова Т.И., Макаревич П.Р., Романова Н.Д. 2018. Сообщества планктонных бактерий и вирусов Обской губы и прилегающего шельфа Карского моря. *Наука Юга России*. 14(3): 78–87. doi: 10.7868/S25000640180309
43. Инкина Г.И. 1979. Скорость потребления кислорода бактериопланктоном. В кн.: *Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер*. Л., Зоологический институт АН СССР: 103–120.
44. Håkanson L., Boulion V.V. 2001. Regularities in primary production, Secchi depth and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for aquatic ecosystems. *International Review of Hydrobiology*. 86(1): 23–62. doi: 10.1002/1522-2632(200101)86:1<23::AID-IROH23>3.0.CO;2-4
45. Fouillard E., Tolosa I., Bonnet D., Bouvier C., Bouvier T., Bouvy M., Got P., Le Floch E., Mostajir B., Roques C., Sempere R., Sime-Ngando T., Vidussi F. 2014. Bacterial carbon dependence on freshly produced phytoplankton exudates under different nutrient availability and grazing pressure conditions in coastal marine waters. *FEMS Microbiology Ecology*. 87(3): 757–769. doi: 10.1111/1574-6941.12262

REFERENCES

1. Romanenko V.I. 1985. *Mikrobiologicheskie protsessy produktivii i destruktivii organicheskogo veshchestva vo vnutrennikh vodoemakh*. [Microbiological processes of production and destruction of organic matter in inland waters]. Leningrad, Nauka: 295 p. (In Russian).
2. Sorokin Yu.I. 1964. [The role of dark bacterial assimilation of carbon dioxide in the trophic of water bodies]. *Mikrobiologiya*. 33(5): 880–886. (In Russian).

3. Kuznetsov S.I. 1970. *Mikroflora ozer i ee geokhimicheskaya deyatel'nost'*. [Microflora of lakes and its geochemical activity]. Leningrad, Nauka: 439 p. (In Russian).
4. Aizaki M., Otsuki A., Fukushima T., Hosomi M., Muraoka K. 1981. Application of Carlson's trophic state index to Japanese lakes and relationships between the index and other parameters. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 21(1): 675–681. doi: 10.1080/03680770.1980.11897067
5. Bird D.F., Kalff J. 1984. Empirical relationships between bacterial abundance and chlorophyll concentration in fresh and marine waters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 41(7): 1015–1023. doi: 10.1139/f84-118
6. Currie D.J. 1990. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus. *Limnology and Oceanography*. 35(7): 1437–1455. doi: 10.4319/lo.1990.35.7.1437
7. Bul'on V.V., Pavel'eva E.B. 1998. The relationship between bacterial abundance and concentration of planktonic chlorophyll in freshwater lakes. *Microbiology*. 67(2): 215–219.
8. Conan P., Turley C., Stutt E., Pujo-Pay M., Van Wambeke F. 1999. Relationship between phytoplankton efficiency and proportion of bacterial production to primary production in the Mediterranean Sea. *Aquatic Microbial Ecology*. 17(2): 131–144. doi: 10.3354/ame017131
9. Roland F., Lobao L.M., Vidal L.O., Jeppesen E., Paranhos R., Huszar V.L.M. 2010. Relationships between pelagic bacteria and phytoplankton abundances in contrasting tropical freshwaters. *Aquatic Microbial Ecology*. 60(3): 261–272. doi: 10.3354/ame01429
10. Aponasenko A.D., Shechur L.A. 2016. Relationships between the biomass and production of bacterio- and phytoplanktonic communities. *Microbiology*. 85(2): 243–248. doi: 10.1134/S0026261716020028
11. Billen G., Servais P., Becquevort S. 1990. Dynamics of bacterioplankton in oligotrophic and eutrophic aquatic environments: bottom-up or top-down control? *Hydrobiologia*. 207(1): 37–42. doi: 10.1007/BF00041438
12. Bouillon V.V., Håkanson L. 2003. A new general dynamic model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes. *Ecological Modelling*. 160(1–2): 91–114. doi: 10.1016/S0304-3800(02)00326-5
13. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2011. *Mikrobnaya "petlya" v planktonnykh soobshchestvakh morskikh i presnovodnykh ekosistem*. [Microbial "loop" in planktonic communities of marine and freshwater ecosystems]. Izhevsk, KnigoGrad: 332 p. (In Russian).
14. Sondergaard M., Riemann B., Jørgensen N.O.G. 1985. Extracellular organic carbon (EOC) released by phytoplankton and bacterial production. *Oikos*. 45(3): 323–332.
15. Baines S.B., Pace M.L. 1991. The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems. *Limnology and Oceanography*. 36(6): 1078–1090. doi: 10.4319/lo.1991.36.6.1078
16. Descy J.P., Leporeq B., Viroux L., Francois C., Servais P. 2002. Phytoplankton production, exudation and bacterial re-assimilation in the River Meuse (Belgium). *Journal of Plankton Research*. 24(3): 161–166. doi: 10.1093/plankt/24.3.161
17. Romanenko V.I., Kuznetsov S.I. 1974. *Ekologiya mikroorganizmov presnykh vod. Laboratornoye rukovodstvo*. [Ecology of microorganisms of fresh waters. Laboratory guidance]. Moscow, Nauka: 194 p. (In Russian).
18. Sorokin Yu.I. 1983. [Determination of the abundance and biomass of bacterioplankton in a sample]. In: *Sovremennye metody kolichestvennoy otsenki raspredeleniya morskogo planktona*. Moscow, Nauka: 126–128. (In Russian).
19. Romanova N.D., Sazhin A.F. 2011. Methodological aspects of the determination of the Bacterioplankton number, biomass, and production]. *Oceanology*. 51(3): 518–527. doi: 10.1134/S0001437011030180
20. Polteva A.V., Galanina E.V. 2018. [Some methodical aspects of studying marine bacterial plankton within the industrial and ecological monitoring]. In: *Zagryaznenie morskoy sredy: ekologicheskiy monitoring, bioindikatsiya, normirovanie: sbornik statey Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoy 125-letiyu professora V.A. Vodyanitskogo, Sevastopol', 28 maya – 1 iyunya, 2018 g.* [Pollution of marine environment: ecological monitoring, bioassay, standardization: collection of the papers of the Russian scientific conference with international participation devoted to 125th anniversary of prof. V.A. Vodyanitsky, Sevastopol, Russia, May 28 – June 1, 2018]. Sevastopol, Kolorit: 210–215. (In Russian).
21. Simon M., Azam F. 1989. Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. *Marine Ecology Progress Series*. 51(3): 201–213.
22. Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determination chlorophylls a, b, c₁ and C₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochimie und Physiologie der Pflanzen*. 167 (2): 191–194.
23. Steemann Nielsen E. 1952. The use of radioactive carbon (C¹⁴) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil - Conseil permanent international pour l'exploration de la mer*. 18(1–3): 117–140.
24. Waite D.T., Duthie H.C. 1975. Heterotrophic utilization of phytoplankton metabolites of Sunfish Lake, Ontario. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 19(1): 672–680.
25. Iturriaga R., Hoppe H.G. 1977. Observations of heterotrophic activity on photoassimilation organic matter. *Marine Biology*. 40(2): 101–108. doi: 10.1007/BF00396254
26. Weibe W.J., Smith D.F. 1977. Direct measurement dissolved organic carbon release by phytoplankton and incorporation by microheterotrophs. *Marine Biology*. 42(3): 213–223. doi: 10.1007/BF00397745
27. Cole J.J., Likens G.E., Strayer D.L. 1982. Photosynthetically produced dissolved organic carbon: An important carbon source for planktonic bacteria. *Limnology and Oceanography*. 27(6): 1080–1090.
28. Gomes H., Pant A., Goes J.I., Parulekar A.H. 1991. Heterotrophic utilization of extracellular products of phytoplankton in a tropical estuary. *Journal of Plankton Research*. 13(3): 487–498.
29. Morana C., Sarmiento H., Descy J.P., Gasol J.M., Borges A.V., Bouillon S., Darchambeau F. 2014. Production of dissolved organic matter by phytoplankton and its uptake by heterotrophic prokaryotes in large tropical lakes. *Limnology and Oceanography*. 59(4): 1364–1375. doi: 10.4319/lo.2014.59.4.1364

30. Derenbach J.B., Willams P.J. Le B. 1974. Autotrophic and bacterial production: fractionation of planktonic population by differential filtration of samples from English Channel. *Marine Biology*. 25 (4): 263–269. doi: 10.1007/BF00404968
31. Larson U., Hagström A. 1979. Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology*. 52(3): 199–206. doi: 10.1007/BF00398133
32. Wolter K. 1982. Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton population. *Marine Ecology Progress Series*. 17(3): 287–295.
33. Jenson L.M. 1985. Characterization of native bacteria and their utilization of algal extracellular products by mixed-substrate kinetic model. *Oikos*. 45(3): 311–322.
34. Boulion V.V. 2021. [Extracellular phytoplankton production and its importance for heterotrophic activity of bacteria]. *Biology Bulletin*. 48(3): 358–366. doi: 10.1134/S1062359021030043
35. Wetzel R.G. 1983. *Limnology*. Philadelphia, Saunders College Publ.: 767 p.
36. Potaenko Yu.S. 1979. [Abundance, biomass and production of bacterioplankton]. In: *Ekspierimental'nye i polevye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer*. [Experimental and field studies of the biological basis of lake productivity]. Leningrad, Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences: 80–102. (In Russian).
37. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2007. [Microbiological indicators of eutrophication in fresh water bodies]. In: *Bioindikatsiya v monitoringe presnovodnykh ekosistem. Sbornik materialov mezhdunarodnoy konferentsii*. [Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems. Book of papers of the International Conference (St Petersburg, Russia, 23–27 October 2006)]. St Petersburg, LEMA: 176–181. (In Russian).
38. Saunders G.W., Cummins K.W., Gak D.Z., Pieczynska E., Straskrabova V., Wetzel R.G. 1980. Organic matter and decomposers. In: *The functioning of freshwater ecosystems*. Cambridge, University Press: 341–392.
39. Wieltshning C., Wihlidal P., Ulbrich T., Kischner A.R.T., Velimorov B. 1999. Low control of bacterial production by heterotrophic nanoflagellates in a eutrophic backwaters environment. *Aquatic Microbial Ecology*. 17(1): 77–89. doi: 10.3354/ame017077
40. Kopylov A.I., Ievleva T.V., Romanenko A.V., Zobotkina E.A. 2015. [Structural and functional characteristics of bacterioplankton in rivers flowing through a large city (the city of Cherepovets, the Upper Volga region)]. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal*. 2: 183–192. (In Russian).
41. Kosolapov D.B., Kopylov A.I., Mylnikova Z.M., Kosolapova N.G. 2016. [Structure of microbial planktonic community of the Sheksna reservoir]. *Transactions of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS*. 74(77): 5–20. (In Russian). doi: 10.24411/0320-3557-2016-10007
42. Boltenkova M.A., Shirokolobova T.I., Makarevich P.R., Romanova N.D. 2018. [Communities of planktonic bacteria and viruses in the Ob Bay and adjacent shelf of the Kara Sea]. *Nauka Yuga Rossii*. 14(3): 78–87. (In Russian). doi: 10.7868/S25000640180309
43. Inkina G.I. 1979. [The rate of oxygen consumption by bacterioplankton]. In: *Ekspierimental'nye i polevye issledovaniya biologicheskikh osnov produktivnosti ozer*. [Experimental and field studies of the biological basis of lake productivity]. Leningrad, Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences: 103–120. (In Russian).
44. Håkanson L., Boulion V.V. 2001. Regularities in primary production, Secchi depth and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for aquatic ecosystems. *International Review of Hydrobiology*. 86(1): 23–62. doi: 10.1002/1522-2632(200101)86:1<23::AID-IROH23>3.0.CO;2-4
45. Fouilland E., Tolosa I., Bonnet D., Bouvier C., Bouvier T., Bouvy M., Got P., Le Floch E., Mostajir B., Roques C., Sempere R., Sime-Ngando T., Vidussi F. 2014. Bacterial carbon dependence on freshly produced phytoplankton exudates under different nutrient availability and grazing pressure conditions in coastal marine waters. *FEMS Microbiology Ecology*. 87(3): 757–769. doi: 10.1111/1574-6941.12262

Поступила 28.03.2023