

УДК 579.68.556.54

С. Ю. Максименко¹, В. Г. Иванов¹, С. П. Бурюхаев²,
М. Н. Шимараев¹, Т. И. Земская¹

СТРУКТУРА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ В ЗОНЕ ВПАДЕНИЯ Р. ВЕРХНЯЯ АНГАРА В ОЗ. БАЙКАЛ

Исследована структура микробных сообществ в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал в 2006—2008 гг. Во все годы исследований максимальные значения общей численности микроорганизмов и численности органотрофных бактерий отмечены в устье реки до расстояния 3 км от устья — соответственно $3,0 \pm 0,1$ — $7,5 \pm 0,8$ млн. кл/см³ и до 2100 КОЕ/см³. В этом районе выявлен и максимум гетеротрофной ассимиляции углекислоты (1,3 мкг С/дм³·сут). Установлена положительная корреляция ($r = 0,87$) пространственного распределения микробиологических параметров и температуры воды. Использование метода флюоресцентной *in situ* гибридизации позволило выявить смену филогенетической структуры микробных сообществ. В устье реки доминировали представители филогенетических групп Alphaproteobacteria, Actinobacteria и Cytophaga-Flavobacteria, на расстоянии 3 км преобладали Betaproteobacteria, в пелагиали увеличивалась доля представителей Gammaproteobacteria и Planctomycetes.

Ключевые слова: зоны впадения рек, органотрофные бактерии, гетеротрофная ассимиляция углекислоты, флюоресцентная *in situ* гибридизация.

Зоны впадения крупных рек в приёмный водоём характеризуются специфическим гидрологическим режимом, резким изменением физических, химических и биологических процессов, наличием седиментационного, геохимического и гидробиологического барьеров [8, 11, 14]. В таких зонах особый интерес представляют исследования микробных сообществ, которые осуществляют круговорот биогенных и органических веществ, обеспечивая самоочищение воды [21, 22, 30].

В зонах впадения рек в морские экосистемы основным фактором, определяющим пространственное распределение микроорганизмов и структуру их сообществ, является изменение солёности воды [20, 23—25, 28, 29]. Установлено, что в пресных водах устьев рек и в зонах морей и морских заливов с низкой солёностью преобладали представители Betaproteobacteria и Cytophaga-Flavobacterium, в водах с высокой солёностью Alphaproteobacteria [31, 32, 33, 35].

При впадении рек в пресноводные водоёмы, в отличие от барьерной зоны «река — море», отсутствует солевой барьер. Минерализация речных и

© Максименко С. Ю., Иванов В. Г., Бурюхаев С. П., Шимараев М. Н., Земская Т. И., 2012

озерных вод отличается несущественно, что предопределяет особенности смешения вод разного генезиса.

Река Верхняя Ангара — второй по величине приток оз. Байкал, впадающий в северную часть озера. Среднегодовой расход реки 265 м³/с (8,4 км³/год) [5]. В нижнем течении река образует обширную дельту с множеством протоков, рукавов и озер-стариц. Многочисленные заболоченные участки и наличие многолетней мерзлоты на водосборе реки предопределяют химический состав речных вод, поступающих в оз. Байкал: повышенную концентрацию аммонийного азота и органического вещества, низкую минерализацию [3, 4, 19]. В 2006—2008 гг. минерализация воды в реке изменялась от 29,2 до 130 мг/дм³, в озерной воде минерализация постоянна в течение года и составляет около 96 мг/дм³ [5].

Ранее микробиологические исследования на акватории Ангаро-Кичерского мелководья проводили в 1976—1978, 1982—1999 гг. [15], в воде определяли общую численность микроорганизмов, численность органотрофных бактерий и гетеротрофную ассимиляцию углекислоты [13].

Химические исследования, выполненные в зонах смешения вод главных притоков оз. Байкал с озерными показали, что основные изменения химического состава речных вод и минерализации происходят на расстоянии 1—3 км от устьев рек [19]. В зоне смешения вод р. Селенги — самого крупного притока озера — и байкальских вод выявлены значительные изменения структуры микробных сообществ. В устье реки в бактериопланктоне доминируют Alpha-, Gammaproteobacteria и Cytophaga, а в зоне смешения речных и озерных вод преобладают Betaproteobacteria, доля которых высока и в озерной воде [12].

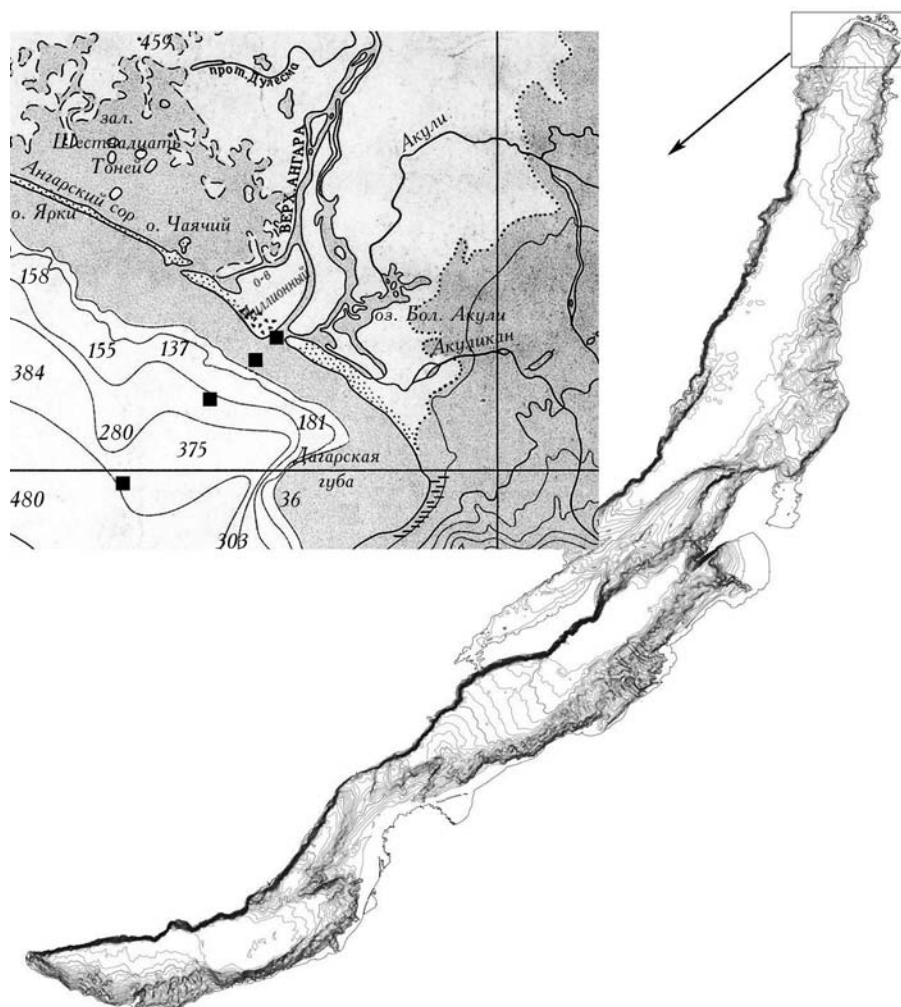
Целью данной работы являлось исследование структуры микробного сообщества в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал с применением классических и молекулярно-биологических методов (флюоресцентная *in situ* гибридизация)¹.

Материал и методика исследований. Исследования проводили в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал в июле 2006 г. и июне 2007—2008 гг. Отбор проб осуществляли общепринятым методом [10] в устье р. Верхней Ангары и на расстоянии 3 и 7 км от устья в поверхностном слое воды, на глубине 25 м и в придонном слое (рис. 1).

Температуру и удельную электропроводность воды измеряли от поверхности до дна STD-зондом MSTD3 (Falmouth Scientific Inc., США) с точностью ± 0,005°C и 0,0003 См/м. Сумму ионов рассчитывали по величине удельной электропроводности (методика разработана для вод оз. Байкал) [2, 6].

Для определения общей численности микроорганизмов (ОЧМ) препараты фиксировали глутаровым альдегидом, затем отфильтровывали на черные

¹ Работа выполнена при поддержке проекта 20.9, Программы Президиума РАН.



1. Станции отбора проб в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал в 2006—2008 гг.

поликарбонатные фильтры ($d_{\text{пор}} = 0,22 \text{ мкм}$) и окрашивали ДАФИ (4,6-диамино-2-фенилиндол). Микроскопирование проводили под эпифлюоресцентным микроскопом Olympus (Япония) с использованием автоматической системы подсчёта [7], численность органотрофных микроорганизмов определяли согласно [17]. Скорость гетеротрофной ассимиляции углекислоты — радиоуглеродным методом [18].

Флюоресцентную *in situ* гибридизацию (FISH) выполняли, фиксируя клетки по стандартной методике [27]. Для исследования были использованы стандартные зонды [26] и неспецифический зонд (NON338), который не имеет комплементарности ни с одним участком гена 16S rRNA (табл. 1), а также немеченые олигонуклеотидные зонды-компетиторы BET42a и GAM42a для устранения перекрёстной детекции организмов данных групп. Просмотр изображений осуществляли на эпифлюоресцентном микроскопе

Olympus при спектре возбуждения — 552 нм, а спектре эмиссии (испускания) — 460 нм.

Для статистической обработки данных использовали программный пакет Microsoft Excel 7.0. для Windows 98. Выводы сделаны с учётом уровня значимости $p = 0,05$.

Результаты исследований

Полученные данные свидетельствуют, что структура микробных сообществ изменяется как на исследуемой акватории, так и в межгодовом аспекте. Основные микробиологические характеристики в поверхностном и придонном слоях воды представлены в таблице 2.

В июле 2006 г. температура в поверхностном слое воды в устье реки была 15,5°C. Прогретые до 12,2°C смешанные воды распространялись по поверхности на расстояние до 7 км от устья. Снижение температуры отмечено на расстоянии 3 км от устья ниже слоя воды 25 м, где она соответствовала температуре озёрных вод (3,5°C). Минерализация в реке составляла 63,08 мг/дм³, по мере удаления от устья до расстояния 3 км минерализация изменялась незначительно (63,25 мг/дм³).

ОЧМ была максимальна в устье реки — $7,0 \pm 0,43$ — $7,5 \pm 0,80$ млн. кл/см³. С увеличением расстояния от устья реки ОЧМ снижалась в зависимости от изменения температуры воды. В поверхностном слое на расстоянии 3 км от устья она составляла $3,00 \pm 0,10$ млн. кл/см³, в 7 км — $1,00 \pm 0,08$ млн. кл/см³, то есть снижалась в 3—7 раз. Коэффициент корреляции между ОЧМ и температурой равнялся 0,72.

В июне 2007—2008 гг. гидрофизические условия в зоне впадения р. Верхней Ангары имели сходный характер. Прогретые до 11,6—16,0°C речные воды с пониженной минерализацией распространялись от устья в поверхностном слое (0—4 м) над холодными озерными водами, температура которых была 3,3—3,5°C, то есть возникали условия для появления и развития весеннего термического бара (термобара). Фронт термобара, соответствующий положению изотермы 4°C, располагался примерно в 2 км от устья реки и отличался от описанных ранее [34] для этого участка Байкала. Активное вертикальное перемешивание воды на удалении 2 км от устья реки привело к проникновению речных вод до глубины около 20 м. При контакте теплых речных вод с озерными, температура которых ниже температуры максимальной плотности воды (3,96°C), образование термобара происходило не на поверхности, а на глубине от 4 до 20 м, что усиливало вертикальное перемешивание вод с речной и озерной стороны фронта.

В 3 км от берега уменьшалась минерализация воды глубже 4 м, а на глубине 50 м температура воды снижалась до 3,8°C. Вертикальное распределение температуры на удалении от устья свыше 3 км имело изотермический характер и свидетельствовало о равномерно идущем процессе температурной конвекции, вызывающей перемешивание до глубины не менее 100 м. Таким образом, распространяющиеся в поверхностном слое речные воды, с

характерным для них составом микроорганизмов, вовлекались в обмен с глубинными по всей зоне развития термобара. Это подтверждается динамикой пространственного распределения ОЧМ (рис. 2).

Анализ пространственной динамики ОЧМ показал, что в зоне термобара в 2007 и 2008 гг. наблюдались максимальные значения ОЧМ — соответственно $2,4 \pm 0,09$ и $1,86 \pm 0,03$ млн. кл/см³ (см. табл. 2). В устье реки ОЧМ была несколько ниже и колебалась от $1,24 \pm 0,50$ до $1,48 \pm 0,09$ млн. кл/см³. На расстоянии 7 км от устья общая численность микроорганизмов была самой низкой и по глубине варьировала незначительно, составляя в среднем от $0,56 \pm 0,03$ до $0,8 \pm 0,008$ млн. кл/см³. Её значения в 7 км от устья реки сопоставимы с величинами, характерными для вод открытого Байкала [27].

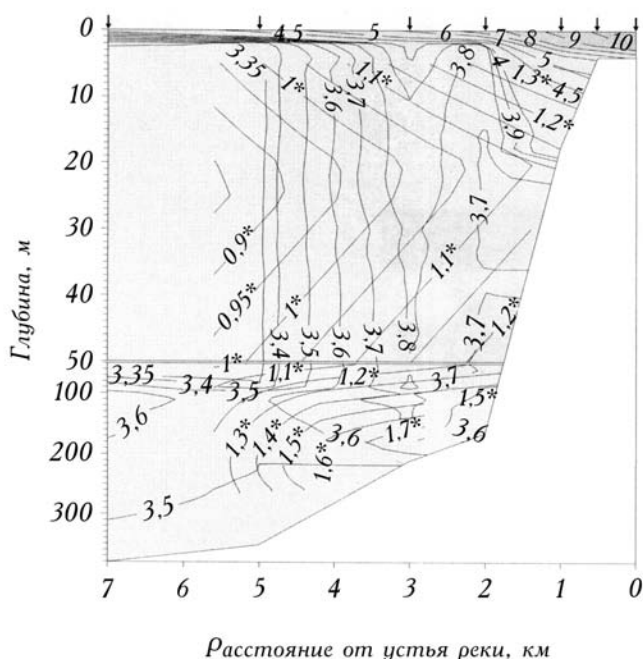
Распределение органотрофных бактерий в исследуемом районе имело несколько иной характер (рис. 3). В июле 2006 г. их численность в поверхностных и придонных слоях в устье реки составляла соответственно 285 ± 38 и 328 ± 14 КОЕ/см³. Наиболее высокие значения численности органотрофов отмечались в поверхностных водах на расстоянии 3 км от устья — до 733 ± 110 КОЕ/см³. В 7 км от устья численность снижалась в поверхностных водах до 440 ± 23 КОЕ/см³ и до 3 ± 1 КОЕ/см³ в придонных слоях воды.

В зоне с наибольшей численностью органотрофных бактерий (от устья до 3 км) отмеча-

1. Олигонуклеотидные зонды, используемые в работе

Названия зондов	Структура зонда 5'—3'	Домены и группы бактерий	ФА, %*	NaCl, mM**
EUB338	GCTGCCCTCCCGTAGGAGT	Eubacteria	0	0,9
ARCH915	GTGCTCCCCCGCCAAATTCCT	Archaea	20—35	0,08
ALF968	GGTAAGGTTCTGCGCGTT	Alphaproteobacteria	20	0,225
BET42a	GCCTTCCCACTTCGTTT	Betaproteobacteria	35	0,08
GAM42a	GCCTTCCCAACATCGTTT	Gammaaproteobacteria	35	0,08
CF319a	TGGTCCGTGTCTCAGTAC	<i>Cytophaga-Flavobacteria</i>	20	0,225
PLA968	GCSTTGGACCATACATCCC	<i>Planctomyces</i>	35	0,08
HGC69a	TATAGTTACACCGCCGT	Actinobacteria	20	0,225
NON338	ACTCSTACGGGAGGCAGC	Отрицательный контроль	0	0,9

* Концентрация формамида, используемая в гибридиционном буфере; ** концентрация NaCl в отмывочном буфере.



2. Температура воды и ОЧМ (*) в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал в июне 2007 г.

отмечаемой в 2006 г. была выше в поверхностных слоях воды в 9 раз, в придонных — почти в 4 раза. На расстоянии 3 км от устья наблюдалось уменьшение содержания органотрофов в поверхностных водах до 17 ± 9 КОЕ/см³, в придонных до 200 ± 62 КОЕ/см³. Далее по направлению к пелагической части озера, на расстоянии 7 км численность органотрофных бактерий оставалась на том же уровне — 136 ± 28 — 142 ± 30 КОЕ/см³ по всей водной толще (глубина — 400 м). В 2008 г. значения численности органотрофов были ниже отмечаемых в 2006—2007 гг., однако характер их распределения был такой же, как в 2007 г. Численность органотрофных бактерий составила: в устье реки 98 ± 15 КОЕ/см³, на расстоянии 3 км — от 80 ± 20 КОЕ/см³ в поверхностном слое и 27 ± 8 КОЕ/см³ у дна, в зоне 7 км — от 12 ± 5 КОЕ/см³ в поверхностных и не более 8 ± 3 КОЕ/см³ в придонных слоях воды.

Филогенетическая структура микробного сообщества на уровне крупных таксонов в районе впадения р. Верхней Ангары была аналогична отмечаемой в районе впадения р. Селенги [12]. Основу микробного сообщества во все годы составляли представители Eubacteria, доля которых в устьевой зоне была 58—75% ОЧМ, по мере смешения речных и озерных вод снижаясь до 30—40%. Вклад в структуру сообщества представителей домена Archaea был незначительный: в устье реки — не более 2,5% ОЧМ, по направлению к пелагиали — 5,3%. Во все годы исследований в устье р. Верхней Анга-

лись максимальные величины гетеротрофной ассимиляции углекислоты (до 1,3 мкг С/дм³·сут). В самом устье реки её значения были ниже и не превышали 0,8—0,9 мкг С/дм³·сут. Гетеротрофная ассимиляция углекислоты была минимальной на расстоянии 7 км от устья — не более 0,4 мкг С/дм³·сут. Корреляционный анализ между численностью органотрофов и гетеротрофной ассимиляцией углекислоты показал высокий коэффициент корреляции, равный 0,88.

В 2007 г. численность органотрофов в устье по сравнению с

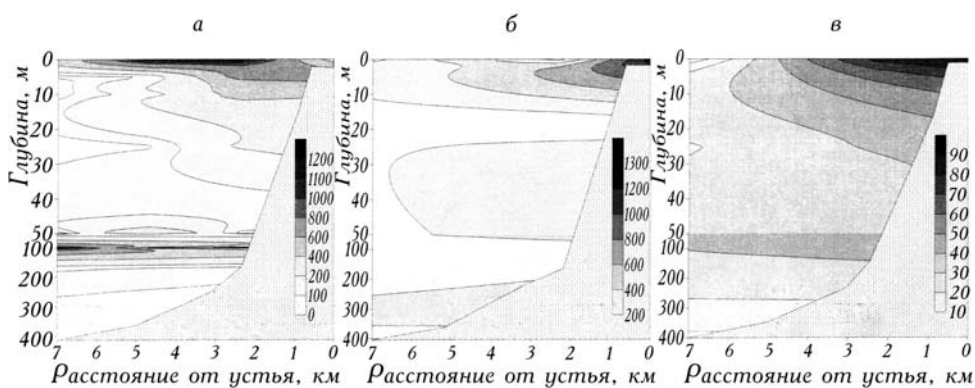
2. Температура воды и основные микробиологические показатели в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал в 2006—2008 гг.

Места отбора проб	T, °C	ОЧМ, млн. кл/см ³	Органотрофные микроорганизмы, КОЕ/см ³	Гетеротрофная ассимиляция углекислоты, мкг С/дм ³ ·сут
2006 г.				
Устье В. Ангары, 0 м	15,5	7,50 ± 0,80	285 ± 38	0,80
Устье В. Ангары, 4 м	15,4	7,00 ± 0,43	328 ± 14	0,90
3 км, 0 м	14,9	3,00 ± 0,10	733 ± 110	1,30
3 км, 200 м	3,5	1,30 ± 0,01	40 ± 10	0,06
7 км, 0 м	12,2	1,00 ± 0,08	440 ± 23	0,40
7 км, 400 м	3,5	1,20 ± 0,12	3 ± 1	0,06
2007 г.				
Устье В. Ангары, 0 м	11,5	1,24 ± 0,50	2100 ± 150	×
Устье В. Ангары, 4 м	11,6	1,48 ± 0,09	1142 ± 225	×
3 км, 0 м	4,0	2,40 ± 0,09	17 ± 9	×
3 км, 200 м	3,6	2,00 ± 0,10	200 ± 62	×
7 км, 0 м	3,3	0,85 ± 0,02	142 ± 30	×
7 км, 400 м	3,5	0,93 ± 0,01	136 ± 28	×
2008 г.				
Устье В. Ангары, 0 м	16,0	1,37 ± 0,41	98 ± 15	×
Устье В. Ангары, 4 м	11,5	1,44 ± 0,01	90 ± 23	×
3 км, 0 м	5,2	1,86 ± 0,03	80 ± 20	×
3 км, 200 м	3,5	1,54 ± 0,07	27 ± 8	×
7 км, 0 м	3,3	0,42 ± 0,01	12 ± 5	×
7 км, 400 м	3,5	0,50 ± 0,04	8 ± 3	×

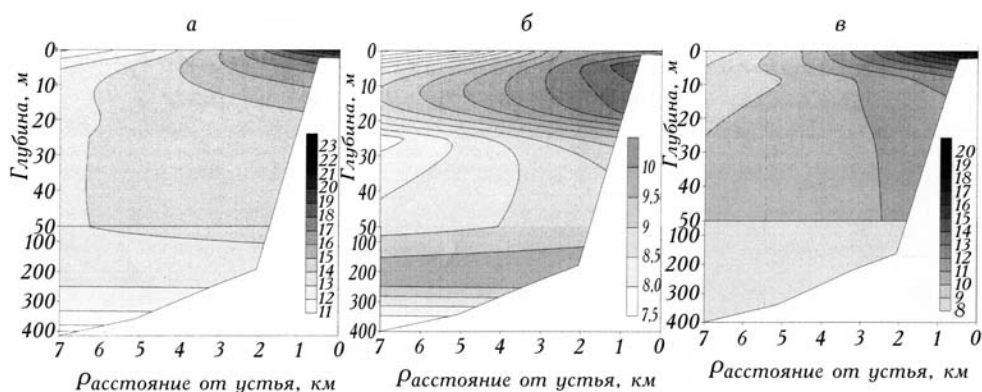
П р и м е ч а н и е. × — не определяли; КОЕ — колониеобразующие единицы.

ры среди Eubacteria преобладали Alphaproteobacteria, доля которых в 2006 г. составляла 22,5%, в 2007 г. — 13,5 и в 2008 г. — до 20% ОЧМ (рис. 4).

Схожее с Alphaproteobacteria распределение имели бактерии группы Actinobacteria. Их вклад в ОЧМ в поверхностных слоях воды устья реки составлял 12%, на расстоянии 3 км — 4%. Доля представителей Cytophaga-Flavobacteria не превышала 6,0-7,5% ОЧМ, по направлению к пелагиали их доля в ОЧМ уменьшалась с глубиной до 2,0—4,2%. Наибольшие изменения филогенетического состава микробного сообщества были отмечены в зоне смешения речных и озёрных вод, на расстоянии 3 км от устья. В структуре микробного сообщества данной зоны доминировали Betaproteobacteria —



3. Распределение численности органотрофных микроорганизмов в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал: а — 2006 г.; б — 2007 г.; в — 2008 г.



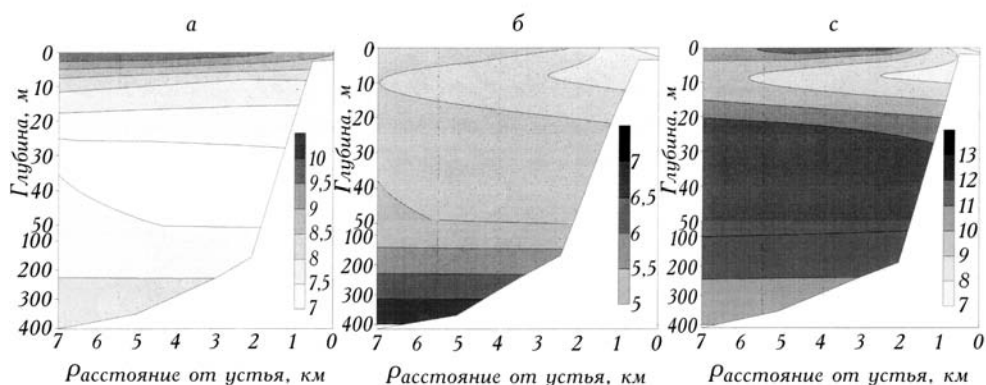
4. Распределение Alphaproteobacteria в зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал: а — 2006 г.; б — 2007 г.; в — 2008 г.

11,5—14,0% ОЧМ (рис. 5). Здесь же зафиксировано уменьшение численности Alphaproteobacteria, Cytophaga-Flavobacteria и Actinobacteria по всей водной толще и возрастание вклада Gammaproteobacteria, Planctomyces, Betaproteobacteria в ОЧМ.

На расстоянии 7 км от устья реки филогенетическая структура микробного сообщества была аналогичной таковой в зоне 3 км от устья. В структуре сообщества представители Gammaproteobacteria составляли 17,0—19,7% ОЧМ, Planctomyces — 2—7, Betaproteobacteria — 6,0—13,6% ОЧМ (см. рис. 5).

Обсуждение результатов исследований

Район впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал характеризуется разнообразным количественным и качественным составом микроорганизмов, из-



5. Распределение Gammaproteobacteria (а), Planctomyces (б), Betaproteobacteria (в) зоне впадения р. Верхней Ангары в оз. Байкал в 2008 г.

меняющимся в зависимости от участка акватории и в разные годы. Общая численность микроорганизмов, поступающих в озеро с речной водой в различные годы, определялась изменениями водного стока на речном водосборе. Влияние стока р. Верхней Ангары отмечалось на расстоянии до 3 км. В устье реки доля легкоминерализуемого органического вещества составляла 39%, по мере удаления от устья отмечено повышение до 46% [19]. В этом же районе зарегистрированы высокие значения численности органотрофных бактерий и гетеротрофной ассимиляции углекислоты, что свидетельствует об интенсивности продукционно-деструкционных процессов. Скорее всего, именно эти процессы обеспечивают снижение в 2—3 раза концентрации минеральных форм азота, фосфора и кремния в зоне свыше 3 км от устья [19].

Одним из основных факторов, определяющих вертикальное распределение микроорганизмов в весенний период, был термобар. Фронт термобара находился на расстоянии 3 км от устья, различие температур на границах термобара составляло 11,5°C и 4°C. В зоне формирования термобара более теплые и насыщенные микроорганизмами поверхностные воды опускаются в глубинные слои [16]. Опускание теплых речных вод в придонные слои в зоне термобара обусловило увеличение в 11 раз численности органотрофных бактерий в придонном слое воды по сравнению с поверхностным. Однако следует отметить, что полученные нами величины численности органотрофных бактерий и гетеротрофной ассимиляции углекислоты, были гораздо ниже отмечаемых ранее в исследуемом районе (1984—1999 гг.) — соответственно от 12 до 22 мкг С/дм³·сут и от 156 до 1903 КОЕ/см³ [13].

Между содержанием в воде минеральных форм азота и фосфора [19] и численностью органотрофов наблюдалась положительная корреляция. Структура микробного сообщества была сопряжена с температурой и такими гидрофизическими процессами, как снижение скорости речного течения, формирование фронта термобара.

Применение FISH-метода позволило выявить изменения филогенетической структуры микробных сообществ по мере смешения речных вод с озерными. В устье р. Верхней Ангары в микробном сообществе преобладали Alphaproteobacteria (до 23% ОЧМ), включающие большинство фотосинтезирующих бактерий и симбионтов растений. Здесь же была более значительной доля Cytophaga-Flavobacteria и Actinobacteria, представители которых характеризуются как активные деструкторы органического вещества, способные к минерализации соединений отмершей высшей водной растительности и фитопланктона [9]. С речного водосбора на мелководье поступает большое количество органических соединений различной природы, в том числе труднорастворимых, что обуславливает развитие в пределах этой зоны бактерий перечисленных филогенетических групп.

На расстоянии 3 км от устья реки, в зоне смешения речных вод с озерными, доминировали Betaproteobacteria (до 18% ОЧМ), включающие бактерии с разными типами метаболизма (облигатные и факультативные хемолитотрофы, фотосинтетики, паразиты).

В 7 км от устья реки, в зоне наибольших глубин, в бактериопланктоне незначительно снижалась доля Alpha- и Betaproteobacteria и увеличивался вклад Gammaproteobacteria, к которым относятся органотрофные копиотрофы, а также представители Planctomyces — облигатные гетеротрофными аэробы, способные расти при концентрации органического углерода менее 0,1% [9].

Отмечено, что филогенетическая структура микробного сообщества в зоне впадения р. Верхней Ангары отличается от таковой в зоне впадения р. Селенги. В устье р. Селенги преобладали Gammaproteobacteria [12], тогда как в устье р. Верхней Ангары доминировали Alphaproteobacteria. В зонах смешения (3 км от устья) соотношение представителей названных групп было приблизительно одинаковым. На расстоянии 7 км от устья р. Селенги в сообществе микроорганизмов доминируют Betaproteobacteria, а в 7 км от устья р. Верхней Ангары — Gammaproteobacteria. Стоит отметить, что филогенетическая структура микробного сообщества на расстоянии 7 км от устья р. Верхней Ангары схожа с наблюдаемой ранее на глубоководных станциях южного и среднего Байкала [1, 27]. Возможно, это обусловлено большими глубинами как в пелагиали озера, так и на расстоянии 7 км от устья р. Верхней Ангары (до 400 м).

**

*Вивчено структуру мікробних угруповань в зоні впадіння р. Верхньої Ангары в оз. Байкал у 2006—2008 рр. В усі роки досліджень максимальні значення загальної чисельності мікроорганізмів і чисельності органотрофних бактерій відмічено у гирлі річки до відстані 3 км від гирла — відповідно $3,0 \pm 0,1$ — $7,5 \pm 0,8$ млн. кл/см³ та до 2100 КУО/см³. В цьому районі виявлено і максимум гетеротрофної асиміляції вуглекислоти ($1,3$ мкг С/дм³·сут). Встановлено позитивну кореляцію ($r = 0,87$) просторового розподілу мікробіологічних параметрів і температури води. Використання методу флуоресцентної *in situ* гібридизації дозволило виявити зміну філогенетичної структури микробного угруповання. У гирлі річки домінували представники філогенетичних груп Alphaproteobacteria, Actinobacteria та Cytophaga-Flavobacteria, на*

відстані 3 км переважали *Betaproteobacteria*, у пелагіалі зростала частка представників *Gammaproteobacteria* і *Planctomyces*.

**

The structure of microbial communities was investigated in the Upper Angara River mouth and Lake Baikal in 2006—2008 using a set of microbiological methods. Maximal values of total abundance and abundance of organotrophic microorganisms were recorded in the river mouth and at a distance of 3 km from the river mouth (up to $7,5 \cdot 10^6$ cell ml⁻¹ and 2100 CFU ml⁻¹) during all years of observations. Peaks of heterotrophic CO₂ assimilation by bacteria ($1,3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ day}^{-1}$) were also recorded in this area. Distribution of these parameters correlated with water temperature ($p = 0,87$). Phylogenetic composition of microorganisms was estimated using fluorescence in situ hybridization (FISH). Representatives of Alphaproteobacteria, Actinobacteria and Cytophaga-Flavobacteria dominated in the river mouth, whilst Betaproteobacteria prevailed in the 3 km zone from the river mouth. The percentage of Gammaproteobacteria and Planctomyces increased in the lake water.

**

1. Белькова Н.Л., Дрюккер В.В., Хонг С.Х., Ан Т.С. Изучение состава водного бактериального сообщества озера Байкал методом гибридизации *in situ* // Микробиология. — 2003. — № 2. — С. 282—283.
2. Блинов В.В., Гранин Н.Г., Гнатовский Р.Ю. и др. Определение водных масс в озере Байкал методом T,S — анализа // География и природ. ресурсы. — 2006. — № 2. — С. 63—69.
3. Богданов В.Т. Роль притоков северной оконечности Байкала в общем химическом стоке в озеро и их влияние на динамику биогенных элементов // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. — М.: Наука, 1975. — С. 177—180.
4. Вотинцев К.К. Гидрохимические условия в глубинной области озера Байкал // Лимнологические исследования Байкала и некоторых озер Монголии. — М.: Наука, 1965. — С. 71—114.
5. Гранин Н.Г. Устойчивость стратификации и некоторые механизмы генерации конвекции в Байкале: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — Иркутск, 1999. — 24 с.
6. Дроздов В.Н., Сергеева В.Н., Максименко С.Ю., Земская Т.И. Компьютерная система учета изображений флюоресцентно-окрашенных бактерий // Микробиология. — 2006. — № 6. — С. 861—864.
7. Емельянов Е.М. Барьерные зоны в океане. — Калининград: Янтарный Сказ, 1998. — 416 с.
8. Заварзин Г.А., Колотилова Н.Н. Введение в природоведческую микробиологию. — М.: Книжный дом «Университет», 2001. — 256 с.
9. Кузнецов С.И., Романенко В.И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1963. — 129 с.
10. Лисицын А.П. Маргинальный фильтр океанов // Океанология. — 1994. — № 5. — С. 735—147.
11. Максименко С.Ю., Земская Т.И., Павлова и др. Микробное сообщество водной толщи на биогеохимическом барьере «река Селенга — озеро Байкал» // Микробиология. — 2008. — № 5. — С. 660—667.

12. Максимов В.В., Щетинина Е.В., Крайкивская О.В. и др. Структура микробиоценозов и их активность как основа классификации и мониторинга состояния речных и приустьевых локальных экосистем Байкала // Там же. — 2002. — № 5. — С. 690—696.
13. Михайлов В.Н. Гидрологические процессы в устьях рек. — М.: ГЕОС, 1997. — 176 с.
14. Нечёсов И.А. Численность и биомасса бактериопланктона рек Верхне-Ангарской котловины // Республ. совещ: Тез. докл., Иркутск, 10—13 сент. 1979 г. — Иркутск: Б.и., 1979. — Ч. 1. — С. 28—30.
15. О состоянии озера Байкал и мерах по его охране в 2008 году // Гос. Доклад. Росприроднадзор, Сибирский филиал ФГУНПП «Росгеолфонд» по заказу Министерства природных ресурсов и экологии Российской Федерации. — 2008. — Вып. 15. — С. 82—84.
16. Парфенова В.В., Шимараев М.Н., Косторнова Т.Я. и др. О вертикальном распределении микроорганизмов в озере Байкал в период весеннего обновления глубинных вод // Микробиология. — 2000. — № 3. — С. 433—440.
17. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. — Л.: Наука, 1985. — 295 с.
18. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоёмов. — М.: Наука, 1974. — 194 с.
19. Томберг И.В. Трансформация химического состава речных вод в зоне смешения с озерными (на примере главных притоков Байкала): Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — Иркутск, 2008. — 25 с.
20. Bouvier T.C., del Giorgio P.A. Compositional changes in free-living bacterial communities along a salinity gradient in two temperate estuaries // Limnol. Oceanogr. — 2002. — Vol. 47, N 2. — P. 453—470.
21. Cole J.J., Caraco N.F. The pelagic microbial food webs of oligotrophic lakes // Aquatic microbiology: Blackwell, 1993. — P. 101—112.
22. Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview // Mar. Ecol. Prog. Ser. — 1988. — Vol. 43. — P. 1—10.
23. Cottrell M.T., Kirchman D.L. Contribution of major bacterial groups to bacterial biomass production (thymidine and leucine incorporation) in the Delaware estuary // Limnol. Oceanogr. — 2003. — Vol. 48, N 1. — P. 168—178.
24. Crump B.C., Armbrust E.V., Baross. J.A. Phylogenetic analysis of particle-attached and free-living bacterial communities in the Columbia river, its estuary, and the adjacent coastal ocean // Appl. Environ. Microbiol. — 1999. — Vol. 65, N 7. — P. 3192—3204.
25. del Giorgio P.A., Bouvier T.C. Linking the physiologic and phylogenetic successions in free-living bacterial communities along an estuarine salinity gradient // Limnol. Oceanogr. — 2002. — Vol. 47, N 2. — P. 471—486.
26. DeLong E.F., Wickham G.S., Pace N.R. Phylogenetic strains: Ribosomal RNA-based probes for the identification of single cells // Science. — 1989. — Vol. 243. — P. 1360—1363.

27. *Glöckner, F.O., Fuchs B.M., Amann R.* Bacterioplankton compositions of lakes and oceans: a first comparison based on fluorescence *in situ* hybridization // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1999. — Vol. 65, N 8. — P. 3721—3726.
28. *Kirchman D.L., Dittel A.I., Findlay S.E., Fischer D.* Changes in bacterial activity and community structure in response to dissolved organic matter in the Hudson river, New York // *Aquat. Microb. Ecol.* — 2004. — Vol. 35, N 3. — P. 243—257.
29. *Kirchman D.L., Dittel A.I., Malmstrom R.R., Cottrell M.T.* Biogeography of major bacterial groups in the Delaware estuary // *Limnol. Oceanogr.* — 2005. — Vol. 50. — P. 1697—1706.
30. *Logue J.B., Bürgmann H., Robinson C.T.* Progress in the ecological genetics and biodiversity of freshwater bacteria // *Bioscience.* — 2008. — Vol. 58, N 2. — P. 103—113.
31. *Malki M., Marin I., Essahale A.* // *J. of food, agriculture and environment.* — 2008. — Vol. 6, N 1. — P. 172—176.
32. *Sekiguchi H., Watanabe M., Nakahara T. et al.* Succession of bacterial community structure along the Changjiang River determined by denaturing gradient gel electrophoresis and clone library analysis // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2002. — Vol. 68, N 10. — P. 5142—5150.
33. *Selje N., Simon M.* Composition and dynamics of particle-associated and free-living bacterial communities in the Weser estuary, Germany // *Aquat. Microb. Ecol.* — 2003. — Vol. 30, N 3. — P. 221—237.
34. *Shimaraev M.N., Granin N.G., Zhdanov A.A.* Deep ventilation of Lake Baikal waters due to spring thermal bars // *Limnol. Oceanogr.* — 1993. — Vol. 38, N 5. — P. 1068—1072.
35. *Zhang Y., Jiao N., Cottrell M.T., Kirchman D.L.* Contribution of major bacterial groups to bacterial biomass production along a salinity gradient in the South China Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* — 2006. — Vol. 43, N 3. — P. 233—241.

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, Россия

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН, Улан-Удэ, Россия

Поступила 14.02.12