

УДК 577.475:591.524.12

ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА И ЕГО РОЛЬ В ПИТАНИИ ЗООПЛАНКТОНА оз. СЕВАН

М. Е. ГАМБАРЯН

(Севанская гидробиологическая станция АрмССР)

В течение последних десятилетий Севанская гидробиологическая станция АН Армянской ССР ведет исследования с целью изучения влияния спуска вековых запасов вод оз. Севан на его физико-химический и биологический режим. В комплексе указанных работ нами проведен ряд исследований, связанных с ролью микроорганизмов в биологической продуктивности этого своеобразного водоема.

В данной статье вкратце излагаются результаты определений общей численности, биомассы, времени генерации и продукции бактериопланктона, а также освещается его роль в питании зоопланктона оз. Севан в период понижения уровня воды на 15 м.

Высокогорное оз. Севан, как известно, относится к водоемам олиготрофного типа. Ему свойственны низкие среднегодовые температуры воды, малое содержание органических веществ и высокая степень насыщения свободно растворенным кислородом. Микробиологические исследования, проведенные в 1961—1962 гг., показали, что бактериопланктон оз. Севан развит слабо. Общая численность микроорганизмов, установленная методом прямого счета на мембранных ультрафильтрах (Разумов, 1932), на различных глубинах открытых участков водной толщи в течение года колеблется от 91 до 759 тыс. *кл/мл*, а биомасса — от 0,096 до 0,819 *мг/л*. В среднем общее число бактерий в воде оз. Севан составляет 289 тыс. *кл/мл*, биомасса — 0,343 *мг/л*. В связи с этим интересно отметить, что общее число бактерий в однотипных озерах летом достигает в Байкале — 960 тыс. (Романова, 1958), Ладожском — 450 тыс. (Родина и Кузьмицкая, 1963), Онежском — 270 тыс. *кл/мл* (Салимовская-Родина, 1932).

Распределение бактерий в водной толще оз. Севан почти равномерно; незначительное увеличение их численности отмечается в верхних слоях во время летней и зимней стагнации. Наибольшее количество микроорганизмов наблюдается в марте, июне—июле и сентябре—октябре. По численности бактериопланктон озера представлен 68% кокковидных клеток, 28% палочковидных клеток и 4% азотобактероподобных и эллипсоидных форм. По биомассе палочковидные клетки составляют 52%, кокковидные — 31%, другие формы — 17%. Сравнение результатов исследований количественного развития микроорганизмов, проведенных вначале (Гамбарян, 1957) и после понижения уровня Севана на 15 м, свидетельствует о том, что спуск вековых запасов озерных вод не оказал существенного влияния на развитие бактериального населения его водной массы.

Определения времени генерации микроорганизмов по методике М. В. Иванова (1955) показали, что бактериопланктон озера размножается крайне медленно. Минимальное время, необходимое для удвоения исходного числа бактерий, редко составляет 20 час; чаще оно достигает нескольких сот часов. При определении скорости размножения бактерий иногда наблюдалось уменьшение числа микробов в инкубированной воде по сравнению с исходной, что указывало на преобладание в определенные периоды года процессов отмирания над размножением бактерий. Сравнительно интенсивное размножение микроорганизмов наблюдалось в трофогенном слое водной толщи в феврале — во время вегетации холодолюбивых форм диатомовых водорослей, в мае—августе — в период смены зимних форм планктона и размножения зеленых водорослей, и в ноябре — во время массового отмирания летних форм планктонных растительных и животных организмов. Время генерации микроорганизмов на различных глубинах водной толщи в течение года составляет в среднем 308 час (табл. 1).

Таблица 1

Количественное развитие бактериопланктона оз. Севан по данным 1961—1962 гг.

Месяцы	Температура, °С	O ₂ , мг/мл	Окисляемость, мгO ₂ /л	Численность бактерий			Биомасса бактерий, мг/л	Время генерации бактерий, час	Продукция бактерий, тыс. кл./мл·сутки	П/Б-коэффициент	
				%							
				Кокки	Палочки	Другие формы					
II	1,7	11,7	2,8	65	31	4	155	0,188	144	25,8	0,166
III	3,2	—	2,7	65	23	12	269	0,392	469	13,8	0,051
IV	4,6	10,0	3,3	60	32	8	227	0,342	428	12,7	0,055
V	7,3	10,2	3,1	62	34	4	256	0,340	227	27,0	0,105
VI	10,5	10,0	4,7	79	18	5	318	0,315	301	25,3	0,079
VII	14,8	8,1	3,3	76	22	2	295	0,311	131	54,0	0,183
VIII	15,0	6,7	2,4	79	17	4	257	0,233	99	62,3	0,242
IX	13,6	7,8	3,3	70	27	3	610	0,679	767	19,0	0,031
X	12,3	7,4	2,2	60	39	1	300	0,383	654	11,0	0,036
XI	9,6	8,8	2,2	63	35	2	255	0,323	198	30,9	0,121
XII	5,3	9,2	2,4	68	30	2	246	0,286	0	0	
Среднее	8,9	9,0	2,9	68	28	4	289	0,345		25,6	0,097

Для сравнения отметим, что время генерации бактерий в поверхностном слое воды оз. Байкал в августе составляло 218 час (Иванов, 1955), а в мезотрофном оз. Нарочь в зависимости от времени года оно колебалось от 61 до 103 час (Беляцкая, 1959).

Расчеты, произведенные на основании данных общей численности и времени генерации бактерий, показали, что величина продукции микроорганизмов на различных глубинах открытых участков водной толщи оз. Севан в течение года колеблется от 0 до 130 тыс. кл./мл·сутки. Среднесуточная ее величина составляет 25,6 тыс. кл./мл. Суточный коэффициент отношения продукции бактерий к их биомассе в течение года колеблется от 0 до 1,2. Среднесуточная величина его составляет 0,074, годовая — 27,1. В связи с этим интересно отметить, что годовой П/Б-коэффициент фитопланктона равен 17,8, зоопланктона — 4,5 (Мешкова, 1953).

Рассматривая вопрос о значении бактериопланктона озера в питании планктонных животных, следует отметить, что многие гидробиологические работы освещают роль бактерий в питании водных животных с качественной стороны (Науманн — Naumann, 1921; Родина, 1946,

1948, 1950; Гаевская, 1948, 1949, и др.). В литературе довольно подробно освещены также вопросы, связанные с механизмом питания, скоростью фильтрации воды, избирательностью потребления пищи различными планктонными животными (Гаевская, 1949; Родина, Трошин, 1954; Райзер — Ryther, 1954; Сушения, 1958; Монаков и Сорокин, 1961; Маловицкая и Сорокин, 1961, и др.). В то же время количественному значению бактерий в питании планктонных животных в природных условиях посвящено небольшое число работ. Данным вопросом, в частности, занимался Байер (Baier, 1935), который составил схему относительной значимости бактериального питания планктонных животных в озерах различных типов. Согласно приведенным им данным, в водоемах олиготрофного типа бактерии играют большую роль лишь в питании седиментаторов. Исследования Ю. С. Беляцкой (1959) показали, что годовая продукция бактериопланктона в мезотрофном оз. Нарочь может быть достаточна для удовлетворения пищевых потребностей лишь 30% ветвистоусых рачков, а в эвтрофном оз. Баторин — 10%.

Зоопланктон оз. Севан, как известно (Мешкова, 1953, 1962), представлен пятью видами копепод, одним — кладоцера и четырьмя — колловраток. Основную часть планктонных животных озера составляют организмы, питающиеся путем фильтрации воды. Животные, ведущие хищный образ жизни, в частности циклопы в III—V копеподитных стадиях развития и в половозрелом состоянии, встречаются в незначительном количестве (около 6%). Биомасса планктонных животных в течение года составляет в среднем 490 мг/м^3 ; биомасса копепод — 69,1, кладоцера — 30,3, колловраток — 0,6% общего веса планктонных животных. Наибольшее количество зоопланктона встречается в верхнем тридцатиметровом слое воды. Постоянными обитателями водной массы озера являются представители веслоногих рачков. Ветвистоусые рачки значительно развиваются лишь во второй половине года.

Рассматривая вопросы питания зоопланктона оз. Севан, Т. М. Мешкова (1962) указывает, что фитопланктон, за исключением *Asterionella formosa* служит пищей планктонным ракообразным. Однако в водной толще часто складываются условия, при которых концентрация растительной пищи оказывается низкой; в такие сезоны года пищевые потребности рачков удовлетворяются за счет других источников питания. По расчетам Л. М. Сушения (1961), фитопланктон оз. Севан может удовлетворять пищевые потребности зоопланктона лишь на 34,8—46,5%.

Опираясь на подробные сведения о количественном развитии микроорганизмов и их консументов на различных глубинах и участках водной толщи Севана в течение года, мы могли, в известной степени, подойти к количественной оценке роли бактерий в питании зоопланктона. Расчеты, произведенные по формуле Беляцкой (1959) на основании данных общей численности и времени генерации микроорганизмов в водной толще озер в течение года, показали, что количество воды, освобожденной от бактериальной флоры в результате ее фильтрации всем комплексом планктонных животных, колеблется от одного-двух до нескольких сот литров в 1 м^3 воды в сутки. Среднесуточное количество фильтруемой планктонными животными воды составляет $96 \text{ л/м}^3 \cdot \text{сутки}$, или 211 мл/мг животных в сутки. Интересно отметить, что примерно такие же данные по фильтрационной активности некоторых планктонных ракообразных животных получены другими исследователями (Беляцкая, 1959; Маловицкая, Сорокин, 1961).

Расчеты, произведенные на основании данных по количественному составу микроорганизмов и фильтрационной активности планктонных

животных, показали, что количество потребляемых фильтраторами бактерий в толще воды Севана в течение года составляет в среднем 26,8 млрд. кл/м³ воды в сутки (табл. 2). Наиболее интенсивные фильтрация воды и выедание бактерий отмечались в верхних слоях в феврале, июле — августе и ноябре.

Таблица 2

Интенсивность потребления бактерий зоопланктоном в оз. Севан

Месяцы	Биомасса зоопланктона*, мг/л ³	Энергетические затраты зоопланктона, мкО ₂ /м ³ ·сутки	Пищевые потребности зоопланктона			Количество воды, фильтруемой зоопланктоном		Количество бактерий, потребляемых зоопланктоном			Отношение веса потребляемых бактерий к био-массе зоопланктона, %	Пищевые потребности рачков, удовлетворенные за счет бактерий, %
			Мг сухого органического вещества в м ³ ·сутки**	ккал/м ³ ·сутки	% к весу тела животных	мл/мг животных в сутки	всеми животными, л/м ³ ·сутки	млрд. кл/м ³ ·сутки	Мг сухого органического вещества в м ³ ·сутки***	ккал/м ³ ·сутки		
II	343	0,904	1,808	9,04	2,6	428	147	19,3	3,86	19,3	5,6	106,7
III	196	0,752	1,504	7,52	3,8	285	56	16,4	3,28	16,4	8,3	109,0
IV	205	1,134	2,268	11,34	5,5	253	52	11,7	2,34	11,7	5,7	51,5
V	400	3,125	6,250	31,25	7,8	242	97	24,4	4,88	24,4	6,1	39,0
VI	600	6,258	12,516	62,58	10,4	137	82	35,0	7,00	35,0	5,8	28,0
VII	1099	7,282	14,564	72,82	16,1	107	187	53,6	10,72	53,6	4,9	37,0
VIII	452	10,453	20,906	104,53	18,0	477	216	63,2	12,24	62,2	13,9	29,8
IX	621	7,156	14,312	71,56	15,0	86	54	25,3	5,06	25,3	4,1	17,6
X	476	6,068	12,136	60,68	12,7	88	42	12,3	2,46	12,3	2,6	10,1
XI	622	5,891	11,782	58,91	9,4	196	122	32,0	6,40	32,0	5,1	27,1
XII	377	2,148	4,296	21,48	5,7	19	7	2,3	0,46	2,3	0,6	5,3
Средняя	490	4,652	9,304	46,52	9,7	211	96	26,8	5,33	26,8	5,7	41,9

* Данные, полученные Т. М. Мешковой (1962) за 1958 г.

** Принято, что 1 мл О₂ равен 1 мг сухого органического вещества, или 5 кал (Суццена, 1958; Винберг, 1960).

*** Принято, что объем одной клетки бактерий равен 1 м³, удельный вес — 1,0, сухой вес — 20%, 1 мг сухого веса бактерий — 5 кал (Иванов, 1955; Беляцкая, 1959).

Для оценки степени удовлетворения пищевых потребностей ветвистоусых и веслоногих рачков оз. Севан за счет бактериального корма, на основании индивидуальных весов планктонных животных и соответствующей формулы (Винберг, 1950), был рассчитан энергетический обмен указанных животных при 20°. Оказалось, что наибольшие энергетические затраты в расчете на единицу веса, свойственные *Cyclops strenuus* в I—науплиальной стадии развития (0,257 кал/мг·сутки), наименьшие — у самки *Acanthodiptomus denticornis* (0,097 кал/мг·сутки). Зная средний вес ветвистоусых и веслоногих рачков в оз. Севан в различные сезоны года и коэффициенты обмена¹ ракообразных при различных температурах, характерных для озера, мы рассчитали энергетические затраты планктонных ракообразных животных на протяжении года. Оказалось, что максимальные энергетические затраты рачков отмечаются в поверхностном слое летом, минимальные — на больших глубинах зимой. Среднесуточная величина энергетических затрат планктонных животных в течение года составляет 4,6 мЛО₂/м³·сутки.

¹ Рассчитывались по формуле (Винберг, 1956), на основании коэффициента обмена ракообразных при 20° (Винберг, 1950), температурных коэффициентов Круга и температур, характерных для толщи воды Севана в течение года.

Принимая удвоенную величину энергетического обмена за пищевые потребности ракообразных (Сушня, 1961а; Винберг, 1964) и зная количество потребленных рачками микроорганизмов, мы рассчитали степень удовлетворения пищевых потребностей зоопланктона за счет бактерий. Оказалось, что бактериопланктон является одним из основных источников питания планктонных животных Севана. При условии 50%-ного усвоения продукции бактериопланктона озеро в течение года удовлетворяет пищевые потребности планктонных животных в среднем на 41,9%. Наибольшая степень удовлетворения пищевых потребностей ветвистоусых и веслоногих рачков за счет бактерий наблюдается в первой половине года, хотя абсолютная величина потребляемых микроорганизмов в это время меньше, чем во второй половине года. Процентное отношение веса потребленных бактерий к весу тела фильтрующих животных в течение года колеблется от 0,6 до 13,9; в среднем оно составляет 5,7.

Рассматривая роль бактерий в питании различных представителей зоопланктона, можно отметить следующее. Как известно (Маловицкая и Сорокин, 1961), представители веслоногих рачков в III—V копеподитных стадиях развития и в половозрелом состоянии являются грубыми фильтраторами и не способны отфильтровывать дисперсно распределенных в воде бактерий. Следовательно, им доступны лишь крупные формы микроорганизмов, бактериальные колонии и бактериодетрит. Основная часть бактерий, очевидно, используется тонкими фильтраторами; ветвистоусыми рачками и копеподами в науплиальных и I—II копеподитных стадиях развития. Об этом свидетельствует возрастание количества потребляемых бактерий во второй половине года, когда в составе зоопланктона преобладает кладоцера. Количество потребляемых седиментаторами бактерий, ввиду их малочисленности, очевидно, невелико. Помимо изложенного, бактериальная флора водной толщи оз. Севан играет большую роль в разложении отмерших растительных и животных организмов и образовании так называемого бактериодетрита (являющегося также источником питания водных животных), ликвидации трофических «тупиков», мобилизации растворенных автохтонных и аллохтонных органических веществ и т. д.

Рассматривая трофические связи зоопланктона оз. Севан в целом, можно отметить, что бактериальная флора, населяющая водную толщу, удовлетворяет пищевые потребности планктонных животных примерно в такой же степени, в какой и «потребляемые» формы фитопланктона. Соотношение годовой продукции бактерио- и фитопланктона и их потребителей — зоопланктона в озере, по нашим расчетам, равно примерно 7 : 1.

ВЫВОДЫ

1. Исследования 1961—1962 гг. показали, что понижение уровня оз. Севан на 15 м не оказало существенного влияния на количественное развитие его бактериопланктона. Общая численность микроорганизмов в открытых участках водной толщи в течение года равнялась в среднем 289 тыс. кл/мл, а биомасса — 0,345 мг/л. Количество кокковидных клеток составляло 68%, палочковидных — 28%, азотобактероподобных и эллипсоидных форм — 4% общей численности бактерий. Биомасса бактерий складывалась из 52% палочек, 31% — кокков и 17% крупных форм.

Размножение бактерий в водной толще оз. Севан происходит медленно. Время генерации бактерий на протяжении года составляет в среднем 308 час, а продукция — 25,6 тыс. кл/мл · сутки. Суточный П/Б-коэффициент бактериопланктона равен 0,074, годовой — 27,1.

2. Бактериопланктон оз. Севан является одним из основных источников питания планктонных беспозвоночных. Выяснено, что количество воды, освобождаемой от бактериальной флоры в процессе фильтрации всей популяцией ветвистоусых и веслоногих рачков, в течение года составляет $96 \text{ л/м}^3 \cdot \text{сутки}$, или 211 мл/мг животных в сутки. Количество потребляемых фильтраторами бактерий составляет $26,8 \text{ млрд. кл/м}^3 \cdot \text{сутки}$. Установлено, что бактериопланктон оз. Севан удовлетворяет пищевые потребности планктонных животных в среднем на $41,9\%$.

ЛИТЕРАТУРА

- Беляцкая Ю. С. 1959. Бактериопланктон озер Нарочь, Мястро, Баторин и его значение в питании зоопланктона. Автореф. диссерт.
- Винберг Г. Г. 1950. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. Ж. общей биол., **11**, 5.
- Его же. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Изд-во Бел. гос. ун-та, Минск.
- Его же. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН БССР, Минск.
- Его же. 1964. Пути количественного изучения потребления и усвоения пищи водными животными. Ж. общей биол., **24**, 4.
- Гаевская Н. С. 1948. Трофологическое направление в гидробиологии, его объект, некоторые основные проблемы и задачи. Памяти акад. С. А. Зернова, Изд-во АН СССР.
- Ее же. 1949. О пищевой элективности у животных фильтраторов. Тр. ВГБО, **1**.
- Гамбарян М. Е. 1957. Общая характеристика процессов превращения азота, численность и биомасса бактерий в оз. Севан. Тр. Севанск. гидробиол. ст., **15**.
- Иванов М. В. 1955. Метод определения продукции бактериальной биомассы в водоеме. Микробиол., **24**, 1.
- Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. 1961. Экспериментальное исследование питания *Diaptomus* (Crustacea, Copepoda) с помощью C^{14} . Тр. Ин-та биол. водохр., **4** (7).
- Мешкова Т. М. 1953. Зоопланктон оз. Севан (биология и продуктивность). Тр. Севанск. гидробиол. ст., **13**.
- Ее же. 1962. Современное состояние планктона в оз. Севан. Тр. Севанск. гидробиол. ст., **16**.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. 1961. Количественные данные о питании дафний. Тр. Ин-та биол. водохр., **4** (7).
- Разумов А. С. 1932. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха. Микробиол., **1**, 27.
- Родина А. Г. 1946. Опыты по питанию *Daphnia magna*. Зоол. ж., **25**, 3.
- Ее же. 1948. Роль бактерий и дрожжевых грибов в питании *Cladocera* (*D. magna*). Тр. ЗИН, **8**, 3.
- Ее же. 1950. Экспериментальные исследования питания дафний. Тр. ВГБО, **7**.
- Родина А. Г., Трошин А. С. 1954. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. ДАН СССР, **98**, 2.
- Родина А. Г., Кузьмицкая Н. К. 1963. Численность и распределение бактериопланктона в Ладожском озере. Микробиол., **32**, 2.
- Романова А. Г. 1958. Сезонная динамика бактериопланктона и его горизонтальное и вертикальное распределение в южной части Байкала. Изв. Сиб. отд. АН СССР, **7**.
- Салимовская-Родина А. Г. 1932. Микробиологические исследования Онежского озера в 1930—1931 гг. Исслед. озер СССР, **1**.
- Сущеня Л. М. 1958. Количественные данные о фильтрационном питании планктонных рачков. Научн. докл. высш. школы (биол. н.), **1**.
- Его же. 1961. Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи. Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск.
- Его же. 1961а. Пищевые потребности планктонных ракообразных, рассчитанные по интенсивности дыхания. Научн. докл. высшей школы (биол. н.), **4**.
- Baier C. R. 1935. Studien zur Hydrobakteriologie stehender Binnengewässer Arch. Hydrobiol., **29**.
- Naumann E. 1921. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons, 1 (Cladoceren). Lunds. univ. Arsskrift, N. F., **2**, 17.
- Ryther J. 1954. Inhibitory effects of phytoplankton upon the feeding of *Daphnia magna*. With reference to growth, reproduction, and survival. Ecol., **35**, 4.

Поступила 29.VII 1965 г.

PRODUCTION OF BACTERIOPLANKTON AND ITS ROLE IN THE NUTRITION OF LAKE SEVAN ZOOPLANKTON

M. E. GAMBARYAN

(Sevan Hydrobiological Station, Academy of Sciences of the Armenian SSR)

S u m m a r y

The author presents the results of a study of the quantitative development of bacteria and their role in the nutrition of Lake Sevan zooplankton during the period of a fall of 15m in the lake surface. It was found that the total number of microorganisms in the water of the open lake areas during the course of the year is 289,000 cells/ml, while the biomass is 0.345 mg/l. Reproduction of bacteria in Sevan water occurs slowly, the time of their generation during the year is 308 hours on the average, the production is 25,000 cells/ml of water per day. It was found that the bacterioplankton of Lake Sevan is a basic food source for planktonic crustaceans. Under condition of 50% assimilation the bacteria satisfy the food requirements of the crustaceans by 41.9%.