

УДК [(574.5)(579.68 + 578.23)]:(602.64)

Г. Н. Олейник, В. И. Юришинец, Е. В. Старосила

**БАКТЕРИОПЛАНКТОН И БАКТЕРИОБЕНТОС КАК
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ
ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

Выполнен анализ и обобщение литературных данных о биологических свойствах и экологических связях бактериопланктона и бактериобентоса, позволяющих использовать их в качестве биологических индикаторов качества водной среды. Приведены примеры применения традиционных и новых методов использования микроорганизмов как биоиндикаторов экологического состояния водоемов. Обсуждается адекватность и информативность применения определенных методик.

Ключевые слова: бактериопланктон, бактериобентос, вириопланктон, антропопрессия, биологическая индикация, биотестирование.

Возрастающее антропогенное воздействие вызывает изменения состояния экосистем, нарушения внутреннего динамического равновесия, поддерживаемого постоянной функциональной саморегуляцией их компонентов. Биологический мониторинг состояния водных экосистем — неотъемлемая составляющая комплекса природоохранных мер. Оценка изменений, происходящих в экосистемах под действием антропогенных факторов, необходима для разработки критериев их стойкости и гибкости, устойчивости функционирования, определения критических антропогенных нагрузок. Такая оценка может быть получена в результате изучения реакции наиболее чувствительных к антропогенному загрязнению компонентов биоценозов — микробиоценозов. Антропогенное воздействие приводит к заметным изменениям их состава и функционирования, и, хотя по ряду параметров, определяемых микроорганизмами, гомеостаз в экосистеме сохраняется, равновесие устанавливается на новом уровне, который отличается от характерного для ненарушенных биоценозов [19].

Биоиндикационные свойства микроорганизмов

Микробные сообщества воды и донных отложений — активные и информативные структурные единицы водных экосистем, быстро реагирующие на смену экологических условий благодаря широкому диапазону адаптационных возможностей. Большой набор ферментов определяет способность микроорганизмов утилизировать и трансформировать различные ор-

© Олейник Г. Н., Юришинец В. И., Старосила Е. В., 2010

ганические соединения, в том числе высокотоксичные, с образованием менее токсичных продуктов. Короткий жизненный цикл бактерий позволяет проследить изменения структуры, отклонения некоторых функциональных показателей и метаболизма сообщества в зависимости от степени и характера антропогенного воздействия на водоем.

Для характеристики реакции сообщества микроорганизмов на изменение условий существования (при достаточном количестве регулярных наблюдений) используется коэффициент флуктуации [41] в модификации, разработанной для микробиологических исследований [31]. Нестабильным микробным сообществам, как правило, свойственны высокие амплитуды колебаний численности и биомассы, обусловленные частыми и значительными изменениями абиотических факторов в экосистеме. При большой амплитуде колебаний коэффициент флуктуаций намного превышает единицу, а при малой — стремится к нулю. Амплитуда колебаний численности микробных популяций является достаточно чувствительным индикатором реакции микроорганизмов на изменение факторов природной среды обитания [20, 31]. Коэффициент флуктуаций > 1 свидетельствует о нестабильности условий обитания, быстром и частом изменении трофности и других биотических и абиотических факторов. При этом минимальные значения численности микроорганизмов, фиксируемые за определенный промежуток времени при частом отборе проб, отражают величину их пула (запас латентных форм). Отклонения от этой величины и их амплитуда свидетельствуют о выведении микробного сообщества из равновесного состояния вследствие действия внешних факторов. Часто в разное время в водоеме наблюдаются различные значения коэффициента флуктуации, однако среднее количество бактерий за длительный период (например, год) остается почти неизменным. Это обусловлено большой гибкостью микробного сообщества, позволяющей ему при значительных, но кратковременных колебаниях численности и биомассы сохранять относительно постоянный уровень количественного развития [21]. Антропогенное воздействие вызывает заметные изменения в структуре и функционировании микробиологических систем: изменяется видовой состав микробиоценоза, интенсивность процессов метаболизма; при этом гомеостаз по ряду структурных и функциональных параметров микробиологического сообщества сохраняется, однако устанавливается на новом уровне, отличном от характерного для не испытывающего антропопрессии микробиоценоза [19].

Экологические связи микроорганизмов

Экологические (биотические) связи микроорганизмов весьма разнообразны, однако с точки зрения методологии биоиндикации наиболее значимыми являются связи с микроводорослями (первичными продуцентами, способными использовать биогенные вещества и растворимое органическое вещество (РОВ)), простейшими (консументами первого порядка, потребляющими бактерии) и вирусами (также своеобразными консументами первого порядка).

Молекулярно-генетическим методом установлено, что изменения состава бактериального сообщества сопровождаются изменениями в составе фи-

топланктона. В свою очередь количественная и качественная дифференциация фитопланктона может обусловить дифференциацию сообщества бактериопланктона [55].

Элиминирование микроорганизмов в пищевых цепях происходит с ведущей ролью фаготрофных простейших (гетеротрофных флагеллят и инфузорий), однако их роль в этом процессе остается малоизученной [60]. В пелагических (планктонных) сообществах протисты являются повсеместными элементами биоты с размерами от 2 мкм (мелкие гетеротрофные флагелляты различных систематических групп) до более чем 100 мкм (инфузории и динофлагелляты). Их трофический статус весьма изменчив: от строгой фаготрофии до миксоотрофии и автотрофности со способностью к фаготрофии. Считается, что гетеротрофные флагелляты являются основными потребителями водных бактерий [57], а другие группы протист лишь периодически существенно влияют на выедание бактерий [61]. Именно протисты, питающиеся бактериями, рассматриваются как существенный источник органического углерода, поступающего на более высокие трофические уровни [44, 49].

В последнее время большое внимание уделяется изучению в водных объектах вириопланктона. Его количество в водоемах исчисляется 10^4 — 10^8 вириусов в 1 см^3 и зависит от уровня первичного и вторичного продуцирования органического вещества [63, 64]. Между численностью бактериофагов и количеством бактериопланктона в пелагиали Мазурских озер наблюдалась прямая зависимость, наиболее отчетливо выраженная летом. В евтрофных озерах отмечали значительную вариабельность и максимальное количество бактериофагов, однако отчетливая зависимость между развитием фемтопланктона и трофностью озер не установлена [46]. Лизируя клетки бактерий, вирусы играют существенную роль в микробиальной «петле» и круговороте органического углерода в водоемах. После атаки вируса 99% содержимого бактериальной клетки переходит в РОВ, при этом органическое вещество атаковавших вирусов составляет не более 1%. В результате лизиса вирусами в водоемах ежедневно разрушается 20—50% бактериальной биомассы и 3—5% биомассы фитопланктона. Освобождая органическое вещество из клеток водорослей и бактерий, вирусы увеличивают пул РОВ и интенсифицируют круговорот органического углерода [45, 64]. В евтрофных озерах элиминация бактерий вследствие выедания флагеллятами и вирусного лизиса была сопоставима, а в анаэробном гипolimнионе лизис превалировал над выеданием [42]. В экстремальных условиях, например в горячих источниках, фаги — единственные микробные хищники, их численность составляет несколько миллионов в 1 см^3 , они толерантны к изменениями температуры, активно репродуцируются (их популяция обновляется за 1—2 дня) и являются важным компонентом микробиальной «петли», определяя структуру микробного сообщества и поток энергии [43]. Результаты исследований свидетельствуют, что бактериофаги, лизируя бактериальные клетки, способствуют разнородности бактериальной популяции. Увеличению разнообразия генетического уровня популяции и биоразнообразию бактерио- и фитопланктона способствует также осуществляемый вирусами горизонтальный генетический обмен — трансдукция [47, 54, 65]. Фаготрофные

простейшие считаются существенным фактором переноса вирусов и микроорганизмов, в том числе патогенных для человека и животных [51].

Оценка состояния водных экосистем с использованием бактерий

Для изучения экологии почвенных и водных микроорганизмов в 70—80-х годах прошлого столетия широко применялась концепция первичной классификации компонентов микробного сообщества, которая основывалась на функциональных и трофических связях [20, 30]. Численность микроорганизмов, определяемую прямым микроскопическим методом, сопоставляли с учитываемым на соответствующих питательных средах количеством бактерий круговорота углерода, фосфора, серы, трансформации металлов и др., находили доминантную эколого-трофическую группу бактерий и получали представление о разнообразии сложного сообщества микроорганизмов в естественной среде обитания. Эта концепция используется и в настоящее время, хотя с разработкой и применением в экологической микробиологии молекулярно-генетических методов она в значительной степени утрачивает актуальность.

Результаты многолетних комплексных исследований Ладожского озера, проводимых Институтом озероведения РАН, показали, что в период максимальной фосфорной нагрузки на озеро количественные показатели фитопланктона и зоопланктона практически не увеличивались, отмечалась лишь некоторая перестройка видового состава этих сообществ. Вместе с тем наблюдалась отчетливая реакция бактериопланктона: возросло его количество, изменились показатели функционирования — величины темновой ассимиляции CO_2 и дыхания бактерий [16]. Количественные и качественные микробиологические параметры в загрязненной сточными водами устьевого области реки Северная Двина позволили достаточно четко обозначить локальные районы влияния сточных вод, в то время как различия по гидрохимическим показателям (BPK_5 , ХПК, содержанию нитратов, общего фосфора) были статистически недостоверны [18].

Одним из способов изучения действия антропогенных нагрузок на экосистему и ее компоненты является метод «доза — реакция». Он был применен для исследований влияния загрязнения органическим веществом и минерализованным стоком на бактериопланктон в лабораторных моделях водотоков. Характер структурных и функциональных изменений в бактериопланктоне при одноразовом поступлении в экосистему высоких и небольших концентраций органического вещества (ОВ), хронического загрязнения небольшими дозами ОВ, совместного действия минерализованного стока и органического вещества был различным. Наиболее опасной оказалась нагрузка системы небольшими, но регулярно поступающими через короткие промежутки времени дозами ОВ, вызвавшая структурную и функциональную перестройку микробсообщества: уменьшение коэффициента олиготрофности, снижение удельного дыхания бактерий, превышение пула бактериопланктона в 3,0 раза по сравнению с фоновыми значениями. Загрязнение минерализованным стоком обусловило увеличение пула микроорганизмов, сохранявшееся длительное время, снижение удельного потреб-

ления кислорода бактериопланктоном и сдвиг его метаболизма в сторону преимущественного использования ассимилированной энергии на анаболические процессы [34]. Аналогичную реакцию наблюдали в природных условиях. В Ангарских водохранилищах воздействие антропогенных факторов обуславливало неустойчивую, с широким спектром флуктуаций, численность бактериопланктона и бактериобентоса, изменение соотношения различных групп микроорганизмов — увеличение количества фенолразлагающих, сульфатредуцирующих бактерий, некоторых условно-патогенных микроорганизмов (например, энтерококков) [5].

Донные бактериоценозы, как и планктонные, отчетливо реагируют на изменения среды и могут быть использованы как тесты этих изменений. Методом «доза — реакция» в лабораторных микрокосмах исследовано влияние нефтяного загрязнения на бактериальные сообщества грунтов [26]. Установлена предельная граница концентрации нефти в донных отложениях, при которой бактериобентос еще способен к трансформированию углеводородов и поддержанию стабильной экологической ситуации. Превышение этой концентрации вызывает изменения в структуре и функционировании бактериобентоса, проявляющиеся в снижении численности и скорости размножения аэробных микроорганизмов, доминировании нефтеокисляющих бактерий и возрастании интенсивности окисления метана. Результаты исследований подтверждаются данными, полученными в естественных условиях водоемов. Под воздействием техногенных стоков в донных отложениях происходит перестройка структуры бактериобентоса: наблюдается разрушение естественных аэробных и доминирование анаэробных микробных сообществ, возрастают численность и активность метаногенов, сульфатредуцирующих бактерий, интенсивность сульфатредукции [1, 13]. Активность жизнедеятельности бактериобентоса подавляется, например при нефтяном загрязнении почти на порядок снижается скорость размножения бактерий, ингибируется темновая ассимиляция углекислоты — показатель общей активности микробного сообщества [12]. На участках водоемов, подверженных антропопрессии, активизируется метаногенез, который может быть настолько интенсивным, что происходит проникновение метана в водную толщу, а расход O_2 на его окисление существенно влияет на кислородный режим водоема. Процессы метанообразования протекают не только на глубоководных участках, но и в закрытых мелководьях, достигая величин, характерных для гипертрофных водоемов [14, 59]. Разработана оценка экологического состояния водоемов и их отдельных участков, базирующаяся на структурных и функциональных характеристиках бактериобентоса различных водных объектов. Водоемы ранжированы на четыре группы — норма, состояние риска, предкризисное состояние, кризис [15]. Авторы считают, что структурные и функциональные характеристики бактериобентоса пригодны в качестве микробиологических тестов для оценки экологических последствий загрязнения водоемов.

Чувствительным показателем изменения среды обитания может быть реакция бактериопланктона и бактериобентоса в экотонных экосистемах. В экотонах бактериопланктону свойственна большая напряженность кратковременных флуктуаций численности при относительно стабильном среднем уровне количественного развития, что свидетельствует о высокой толерант-

ности сообщества. Смена условий в экотонных зонах отражается не только на структуре, но и на функционировании бактериопланктона, у которого в зависимости от факторов среды меняются скорость размножения и интенсивность дыхания. В бактериопланктоне и бактериобентосе экотонов присутствуют микроорганизмы с различными стратегиями роста и пищевыми потребностями. Значительные кратковременные флуктуации показателей численности и жизнедеятельности бактериопланктона и бактериобентоса, обусловленные динамичностью факторов среды обитания, могут быть индикатором экотонных экосистем [32].

По мнению исследователей, антропогенное воздействие особенно опасно для искусственных водоемов, в том числе водохранилищ, поскольку приводит к снижению уровня разнообразия биоценозов и упрощению структуры экосистемы в целом [2].

Откликом экосистемы на антропопрессию могут быть изменения таких показателей функционирования микробного сообщества, как активность ферментов, особенно регулирующих окислительно-восстановительные процессы — каталазы, пероксидазы, дегидрогеназы. При деструкции углеводородов нефти, в процессах которой ведущую роль играют микроорганизмы, образуются высокореакционные формы кислорода. Эти повреждающие бактериальные клетки формы кислорода в аэробных условиях инактивируются микроорганизмами с помощью ферментов каталазы и пероксидазы. В экспериментальных условиях установлено, что в условиях загрязнения нефтепродуктами формируется сообщество резистентных к загрязнителю углеводородоксилирующих бактерий, обладающих высокой каталазной активностью, по которой можно оценить интенсивность микробиологической деструкции нефтепродуктов [6]. Загрязнение нефтепродуктами ингибирует дегидрогеназы [50].

Существенное влияние на энзиматическую активность и интенсивность деструкции органического вещества в донных отложениях оказывают трофность водоема, термический режим, антропогенное влияние. Активность каталазы и процессы деструкции органического вещества в донных отложениях в мезотрофном озере были в 2,0 раза выше, чем в евтрофном. В озерах — охладителях подогретых вод ТЭС активность каталазы была в 3,0, а деструкция ОВ — в 3,5 раза ниже, чем в необогреваемых озерах. В районах поступления загрязнения в водоемы показатели энзиматической активности и деструкции в 2,0—4,0 раза ниже, чем в акватории, не испытывающей антропопресии. Положительная зависимость между активностью каталазы, деструкцией ОВ и численностью бактериобентоса подтверждает ингибирование его жизнедеятельности вследствие действия загрязнения [33, 39, 40, 52, 53].

Один из микробиологических тестов экологического состояния водоема и подтверждение его антропогенного загрязнения — присутствие в воде патогенных и условно-патогенных бактерий. В водных объектах в черте городов, вблизи сброса недостаточно очищенных сточных вод, увеличивается частота обнаружения индикаторных микроорганизмов группы колиформных бактерий, представляющих потенциальную эпидемиологическую опасность для человека. При этом по мере нарастания антропопресии видовое

разнообразии условно-патогенных бактерий возрастает — кроме доминирующих в микробиоценозе представителей сем. Enterobacteriaceae (штаммы *E. coli*) достаточно часто обнаруживаются *Pseudomonas* spp., *Klebsiella* spp., *Enterobacter* spp., представители родов *Aeromonas*, *Bacillus*, *Clostridium*, *Enterococcus* [3, 35]. Часто условно-патогенные бактерии — показатели санитарного состояния водоема — представлены в водоеме жизнеспособными клетками, но не выделяются на питательных средах. Это так называемые «non-culturable» бактерии [7, 48, 56], например, представитель бактерий р. *Enterococcus* — *E. faecales*, который чаще всего является причиной энтерококковых инфекций, при неблагоприятных условиях переходит в некультивируемое состояние, но способен длительное время выживать в водной среде, сохраняя свою жизнеспособность. Одним из механизмов выживания энтерококков является изменение строения клеточной стенки [35].

Антропогенная нагрузка, особенно промышленное загрязнение, может вызывать возрастание изменчивости в микробных популяциях, появление генетических повреждений, способствующих увеличению мутагенной активности. Микроорганизмы, выделенные из зон антропогенного влияния, несмотря на то, что их численность часто соответствует санитарно-микробиологическому стандарту для воды бытового назначения, отличаются повышенной патогенностью, выраженной вирулентностью, устойчивостью к антибиотикам [3, 17, 28, 38, 62]. Для оценки антропогенного влияния на водные экосистемы в качестве одного из маркеров предлагается использовать множественную устойчивость микроорганизмов к антибиотикам и увеличение количества плазмидосодержащих клеток в популяциях [36]. Устойчивость к антибиотикам зачастую кодируется генами плазмидных ДНК. В клетках штаммов бактерий с множественной устойчивостью к антибиотикам обнаружено от двух до пяти плазмид одного размера. Плазмиды аллохтонных бактерий могут распространяться (горизонтальный перенос) и быть источниками генов лекарственной устойчивости для автохтонных сапрофитных водных микроорганизмов. Горизонтальный перенос генов от автохтонных бактерий, ответственных за адаптацию к условиям среды, к аллохтонным микроорганизмам повышает их выживаемость в водных экосистемах [17].

Сапрофитные микроорганизмы, претерпевшие генетические изменения вследствие антропопрессии, могут представлять потенциальную опасность для гидробионтов и человека. Типичный сапрофит, обитающий в водоемах, — *Pseudomonas aeruginosa* в силу ряда особенностей биологии в последние годы стал в больницах более опасным патогеном, чем *Staphylococcus aureus*. Он является причиной гнойного инфицирования ран, инфицирования легких у больных кистозным фиброзом и больных с пониженным иммунитетом. У выделенных из реки с высокой антропопрессией штаммов сапрофитных бактерий р. *Pseudomonas* были обнаружены генетические изменения, которые выражались в цитопатическом действии по отношению к культуре клеток зеленой мартышки: наблюдалось разрушение цитоплазмы, уменьшение размеров клеток, разрушение связей между ними. В 89% случаев монослой культуры клеток нарушался более чем на 50%. Штаммы *Pseudomonas*, выделенные из чистых районов оз. Байкал, практически не проявляли цитопатических свойств [8].

Перспективным путем исследования загрязнения является биотестирование. Реакция биологических объектов на загрязнение может служить интегральной оценкой действия загрязняющих веществ. Один из методов биотестирования — использование в качестве биотестов светящихся бактерий. Бактериальный люминесцентный тест является одним из наиболее оперативных и массовых биотестов. За 5—30 мин экспонирования бактериальных клеток с исследуемым агентом произвольного состава и сложности он позволяет получить информацию об их активности. Светящиеся бактерии содержат фермент люциферазу, осуществляющую трансформацию энергии химических связей жизненно важных метаболитов в световой сигнал. Светящиеся бактерии достаточно широко распространены в водоемах, к ним относятся четыре рода — *Photobacterium*, *Vibrio*, *Shewanella*, *Xenorhabdus*. Большинство из них — морские микроорганизмы, среди которых есть свободноживущие и симбионты. Встречаются и пресноводные виды, а также микроорганизмы, обитающие на суше [10].

Способность светящихся бактерий излучать свет в видимом диапазоне обеспечивается функционированием люминесцентной системы, которая имеет свой механизм регуляции, включающий сигнальные молекулы — аутоиндукторы. Для начала экспрессии генов люминесцентной системы и появления интенсивной люминесценции концентрация аутоиндукторов должна составлять около 3 молекул на клетку. У разных видов светящихся бактерий системы регуляции включают аутоиндукторы различного строения [24]. Экспрессия биолюминесцентных оперонов зависит от их структуры и связана с метаболической активностью клетки, определяющейся условиями среды обитания. Количественными критериями эффективности экспрессии биолюминесценции могут служить копияность lux-оперона (уровень репликации) на клетку, длительность латентного периода в индукции биолюминесценции (уровень транскрипции), максимальная интенсивность свечения (уровень трансляции) [9]. Между люминесценцией и жизнедеятельностью бактерий существует тесная связь; влияние внешних факторов, приводящее к ингибированию метаболических процессов и жизнедеятельности бактерий, сопровождается затуханием свечения [11, 27, 29]. Отражая меру токсичности значительного количества токсикантов, тесты на светящихся бактериях превосходят по скорости, точности и чувствительности другие биотесты [23]. С помощью экспресс-метода биолюминесцентного биотестирования можно по степени отклонения люминесцентного сигнала от нормы количественно оценить степень токсичности различных загрязнителей — фенолов, тяжелых металлов, радиационного следа ядерных испытаний [25], а также влияния факторов среды обитания — солености, содержания питательных веществ и др. [58]. Замена в настоящее время культур светящихся бактерий их лиофилизированными препаратами, а также использование трансгенных и рекомбинантных штаммов бактерий в свободном или иммобилизованном виде значительно облегчают и ускоряют процедуру анализа [4, 9, 22, 37].

Заключение

Антропогенное воздействие, влияя на жизнедеятельность микроорганизмов, приводит к нарушению процессов самоочищения и к серьезным изменениям

экологического состояния водных объектов в зависимости от его продолжительности и устойчивости. Реакция бактериопланктона и бактериобентоса может и должна быть использована при оценке влияния антропопрессии на экосистемы водоемов. Микробиологические показатели — одни из наиболее чувствительных тестов возмущения (реакции) биоты на техногенное (антропогенное) воздействие. Микроорганизмы, в отличие от гидрохимических и некоторых биологических маркеров, быстрее информируют о состоянии экосистемы в условиях влияния различных антропогенных факторов. При комплексном гидробиологическом мониторинге водных объектов желательным (если не обязательно) исследовать структурные и функциональные показатели микроорганизмов воды и донных отложений и их изменение как реакцию на антропогенное воздействие.

**

Здійснено аналіз і узагальнення літературних даних про біологічні властивості та екологічні зв'язки бактеріопланктону і бактеріобентосу, що дозволяють використовувати їх як біологічні індикатори якості водного середовища. Наведено приклади застосування традиційних і нових методів використання мікроорганізмів як біоіндикаторів екологічного стану водойм. Обговорюється адекватність та інформативність застосування певних методик.

**

The analysis and synthesis of published data concerning biological properties and ecological relationships of bacterioplankton and bacteriobenthos, which allow to use them as biological indicators of water quality are proposed. The examples of traditional and new methods of microorganisms' application as bioindicators of ecological state of water bodies are presented. The relevance and informativeness of some techniques are discussed.

**

1. Алгохина Л.В. Характеристика донных бактериоценозов Азовского моря в современный период // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 5.
2. Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования экосистем. — СПб.: ЗИН РАН, 2000. — 147 с.
3. Анганова Е.В., Астафьев В.А., Мамонтова Л.И. и др. Особенности микробиологического мониторинга водных объектов // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 7.
4. Бирюков М.В., Данилов В.С. Бактериальный люминесцентный тест как инструмент для исследования свойств природных биополимеров // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симп. с междунар. участием, г. Москва, 24—27 дек. 2009 г. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2009. — С. 27.
5. Виноградова Т.П. О формировании микробиологического режима Ангарских водохранилищ // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 40.

6. Гоголева О.А., Немцева Н.В. Динамика каталазной активности углеводородокисляющих бактерий в процессе деструкции дизельного топлива // Там же. — С. 53.
7. Головлев Е.Л. Экологическая стратегия бактерий: специфика проблемы // Микробиология. — 2001. — Т. 70, № 4. — С. 437—443.
8. Гурьева М.О., Безвербная И.П., Компанец Г.Г. и др. Сравнительное исследование цитопатических свойств псевдомонад, выделенных из р. Туманган и оз. Байкал // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 61.
9. Гусев А.А., Каргатова Т.В., Попова Л.Ю. Количественные критерии оценки эффективности экспрессии биolumинесценции у природных и трансгенных светящихся бактерий // Там же. — С. 63.
10. Данилов В.С., Егоров Н.С. Бактериальная биolumинесценция. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. — 152 с.
11. Деревин Д.Г., Алешина Е.С. Влияние солей на свечение биосенсора на основе природного и рекомбинантного штамма люминесцирующих бактерий // Приклад. биохимия и микробиология. — 2008. — Т. 44, № 3. — С. 324—329.
12. Дзюбан А.Н. Бактериобентос водохранилищ Верхней Волги как показатель экологического состояния водоемов // Вод. ресурсы. — 2003. — Т. 30, № 6. — С. 742—749.
13. Дзюбан А.Н. Бактериобентосные сообщества Рыбинского водохранилища в зоне влияния г. Череповца // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Материалы III Всерос. конф. по вод. токсикол., посвящ. пам. Б. А. Флерова, п. Борок, 11—16 нояб. 2008 г. — Борок, 2008. — Ч. 2. — С. 225—228.
14. Дзюбан А.Н. Микробиологические процессы превращения метана и деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы // Гидробиол. журн. — 2004. — Т. 40, № 2. — С. 72—77.
15. Дзюбан А.Н., Косолапов И.А., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и оз. Плещеево как факторы формирования качества водной среды // Там же. — 2005. — Т. 41, № 4. — С. 82—88.
16. Драбкова В.Г., Капустина Л.Л. Значение микробиологических исследований в системе комплексного изучения Ладожского озера // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 69.
17. Емельянова Е.К., Лобова Т.И. Антибиотикорезистентность и плазмидный профиль бактерий из малой реки Новосибирской области // Там же. — С. 73.
18. Забелина С.А., Воробьева Т.Я. Микробиологическая характеристика устьевой области Северной Двины // Там же. — С. 81.
19. Звягинцев Д.Г. Организация и устойчивость микробных систем и закономерности их антропогенных изменений // Структурно-функциональ-

- ная организация и устойчивость биологических систем. — Днепропетровск: Изд-во Днепропетр. ун-та, 1990. — С. 78—89.
20. *Звягинцев Д.Г., Кочкина Г.А., Кожевин П.А.* Новые подходы к изучению сукцессии микроорганизмов в почве // Почвенные организмы как компоненты биогеоценоза. — М.: Наука, 1984. — С. 81—103.
 21. *Звягинцев Д.Г., Голимбет В.Е.* О кратковременных изменениях численности микроорганизмов в почве // Микробиология. — 1981. — Т. 50, Вып. 3. — С. 556—560.
 22. *Исмаилов А.Д., Ефременко Е.Н.* Иммобилизация светящихся бактерий в криогеле поливинилового спирта // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симп. с междунар. участием, г. Москва, 24—27 дек. 2009 г. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 2009. — С. 72.
 23. *Кацев А.М.* Использование светящихся бактерий для биотестирования в экологии и медицине // Матеріали ІХ Укр. біохім. з'їзду. — Харків, 2006. — С. 150—151.
 24. *Котов Д.А., Мегвегева С.Е., Гусев А.А. и др.* Продукция регуляторных метаболитов светящимися бактериями // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ; Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 117.
 25. *Кузнецов А.М., Могильная О.А., Мегвегева С.Е.* Изменение клеток фито- и бактериопланктона водоемов и рек Алтая при антропогенном воздействии // Там же. — С. 125.
 26. *Кузнецова И.А., Дзюбан А.Н.* Бактериобентосные сообщества под воздействием нефтяного загрязнения водоемов // Гидробиол. журн. — 2006. — Т. 42, № 5. — С. 88—92.
 27. *Лесняк Д.В., Попова Л.Ю.* Конфликт: индукция — ингибирование люминесценции трансгенных бактерий в изучении экспрессии lux-генов // Биофизика. — 2002. — Т. 47, № 6. — С. 1059—1063.
 28. *Лобова Т.И.* Множественная устойчивость к антибиотикам у бактерий из озер Шира и Шунет как маркер антропогенного воздействия на экосистемы // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ; Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 143.
 29. *Немцева Е.В., Кудряшева Н.С.* Механизм электронного возбуждения в биолюминесцентной реакции бактерий // Успехи химии. — 2007. — Т. 76, № 1. — С. 101—112.
 30. *Никитин Д.И., Никитина Э.С.* Процессы самоочищения окружающей среды и паразиты бактерий (род *Bdellovibrio*). — М.: Наука, 1978. — 205 с.
 31. *Никитина З.И.* Микробиологический мониторинг наземных экосистем. — Новосибирск: Наука, 1991. — 222 с.
 32. *Олейник Г.Н.* Бактериопланктон и бактериобентос в экотонных экосистемах // Гидробиол. журн. — 1997. — Т. 33, № 1. — С. 51—62.
 33. *Олейник Г.Н., Старосила Е.В.* Каталазная активность донных отложений прудов с экстремальной концентрацией минерального азота // Микро-

- организмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 180.
34. Олейник Г.Н., Якушин В.М., Кабакова Т.Н. Реакция бактериопланктона как индикатор изменений в экосистеме водоемов в результате антропогенного загрязнения // Гидробиол. журн. — 1996. — Т. 32, № 2. — С. 29—41.
35. Парфенова В.В., Павлова О.Н., Кравченко О.С. и др. Изучение локального антропогенного влияния на горизонтальное и вертикальное распределение микроорганизмов в воде оз. Байкал // Там же. — 2009. — Т. 45, № 2. — С. 51—62.
36. Попова Л.Ю. Мониторинг экспрессии генетических маркеров и оценка сайта их локализации в клетках гетеротрофных бактерий в водных экосистемах // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 195.
37. Родичева Э.К., Кузнецов А.М., Мегведева С.Г. БиOLUMиНесцентные биотесты на основе светящихся бактерий для экологического мониторинга // Вестн. on-line Оренбург. ун-та. — 2004. — № 5. — С. 96—100.
38. Симонова Е.В. Качество воды природных водоемов — источников питьевого потребления населения // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ: Материалы 2-го Байкал. микробиол. симп. с междунар. участием, г. Иркутск, 10—15 сент. 2007 г. — Иркутск, 2007. — С. 207.
39. Старосила Е. В. Деструкция органического вещества и каталазная активность в донных отложениях прудов с экстремальной нагрузкой аллохтонным азотом // Гидробиол. журн. — 2008. — Т. 44, № 4. — С. 67—77.
40. Старосила Є.В. Деструкція органічної речовини та активність каталази у донних відкладах як показники високого антропогенного навантаження водойм // Наук. зап. Тернопіл. ун-ту. Сер. Біологія. Спец. вип. «Оцінка екологічного стану водойм та адаптація гідробіонтів». — 2008. — Т. 3, № 37. — С. 143—147.
41. Умттекер Р. Сообщества и экосистемы. — М.: Прогресс, 1980. — 325 с.
42. Bettarel Y., Sime-Ngando T., Amblard Ch. et al. Viral activity in two contrasting lake ecosystems // Appl. Environ. Microbiol. — 2000. — Vol. 70, N 5. — P. 2941—2951.
43. Breitbart M., Wegley L., Leeds S. et al. Phage community dynamics in hot springs // Appl. Environ. Microbiol. — 2004. — Vol. 70, N 3. — P. 1633—1640.
44. Chróst R.J., Adamczewski T., Kalinowska K. et al. Abundance and structure of microbial loop components (bacteria and protists) in lakes of different trophic status // J. Microbiol. Biotechnol. — 2009. — Vol. 19, N 9. — P. 858—868.
45. Chróst R.J., Koton M., Siuda W. Bacterial secondary production and bacterial biomass in four Mazurian Lakes of differing trophic status // Pol. J. Environ. Stud. — 2000. — Vol. 9. — P. 255—266.

46. Górnjak D., Świątecki A. Temporal and spatial diversity of virioplankton in the water of the Great Mazurian Lake complex // *Limnol. Papers.* — 2007. — Vol. 2. — P. 111—120.
47. Koenraad K., Van der Gucht K., Vloemans N. et al. Relationship between bacterial community composition and bottom-up versus top-down variables in four eutrophic shallow lakes // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2002. — Vol. 68, N 100. — P. 4740—4750.
48. Kogure K., Ikemoto E. Wide occurrence of enterohemorrhagic *Escherichia coli* 0157 in natural freshwater environment // *Jap. J. Bacteriol.* — 1997. — Vol. 52. — P. 601—607.
49. Koton-Czarnecka M., Chróst R.J. Protozoans prefer large and metabolically active bacteria // *Pol. J. Environ. Stud.* — 2003. — Vol. 12. — P. 325—334.
50. Kucharski J., Jastrzębska E. Aktywność enzymów w glebie zanieczyszczonej produktami ropopochodnymi // *Mikrobiologia na przełomie wieków.* — Olsztyn: UWM, 2000. — S. 92—93.
51. Lorenzo-Morales J., Coronado-Alvarez N., Martinez-Carretero E. et al. Detection of four adenovirus serotypes within water-isolated strains of *Acanthamoeba* in the Canary Islands, Spain // *Amer. J. Trop. Med. Hyg.* — 2007. — Vol. 77, N 4. — P. 753—756.
52. Olejnik G., Górnjak D., Kacprzycka-Nowicka M. Liczebność i funkcjonowanie bakteriobentosu w zróżnicowanych ekologicznie jeziorach // *Materiały zjazdowe XIII zjazdu hydrobiologów polskich, 4—8 września, 2000 r.* — Białystok, 2000. — S. 186—187.
53. Olejnik G., Górnjak D., Marchlik W. Aktywność katalazy w osadach dennych jezior różnych typów // *Mikrobiologia na przełomie wieków.* — Olsztyn: UWM, 2000. — S. 113.
54. Paul J.H. Microbial gene transfer: an ecological perspective // *J. Mol. Microbiol. Biotechnol.* — 1999. — N 1. — P. 45—50.
55. Pinhassi J., Sala M.M., Havskum H. et al. Changes in bakterioplankton composition under different phytoplankton regimens // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 70, N 11. — P. 6753—6766.
56. Pommepuy M., Butin M., Derrien A. et al. Retention of enteropathogenicity by viable but nonculturable *Escherichia coli* exposed to seawater and sunlight // *Ibid.* — 1996. — Vol. 62. — P. 4621—4626.
57. Psenner R. Determination of size and morphology of aquatic bacteria by automated image analysis // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Ed. by P. F. Kemp, B. F. Sherr, E. B. Sherr, J. J. Cole. — Boca Raton: Lewis Publ., 1993. — P. 339—345.
58. Sardo A., Accornero A., Giovinazzi F. Luminescent bacteria as indicators of marine water quality: Preliminary results from the Campania coastal waters // *Chem. and Ecol.* — 2008. — Vol. 24. — P. 19—26.
59. Schuler S., Thebraht B., Conrad R. Seasonal changes in methane, hydrogen and carbon monoxide concentrations in a large and a small Lake/large Lakes // *Ecological Structure and Function.* — Berlin; Heidelberg: Springer Verl., 1990. — P. 503—510.

60. Sherr E.B., Sherr B.F. Significance of predation by protists in aquatic microbial food webs // *Antonie Van Leeuwenhoek*. — 2002. — Vol. 81, N 1—4. — P. 293—308.
61. Šimek K., Bobkova J., Macek M. et al. Ciliate grazing on picoplankton in eutrophic reservoir during summer phytoplankton maximum: A study at the species and community level // *Limnol. Oceanogr.* — 1995. — Vol. 40. — P. 1077—1090.
62. *The enterococci: pathogenesis, molecular biology and antibiotic resistance* / Ed. by M. S. Gilmore // *Amer. Soc. Microbiol.* — Washington, 2002. — 439 p.
63. Wen K., Ormann A.C., Suttle C.A. Accurate estimation of viral abundance by epifluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 70, N 7. — P. 3862—3867.
64. Wommack K.E., Colwell R.R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Molecular Biol. Rev.* — 2000. — Vol. 64, N 1. — P. 69—114.
65. Wommack K.E., Ravel J., Hill R.T. et al. Hybridization analysis of Chesapeake Bay virioplankton // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1999. — Vol. 65, N 1. — P. 241—250.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 25.06.10