

УДК 26.3 (285.2) + 579.6877

Н. А. Лаптева¹, И. В. Рыбакова¹, Е. В. Суханова²,
Н. Л. Белькова^{2,3}

**СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ
БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ВОДЕ СРЕДИ ЗАРОСЛЕЙ
МАКРОФИТОВ В ПРИБРЕЖЬЕ РЫБИНСКОГО
ВОДОХРАНИЛИЩА¹**

Изучена динамика структурно-функциональных характеристик бактериопланктона в вегетационный период в зоне зарослей макрофитов Рыбинского водохранилища. Установлено большее разнообразие морфологических форм клеток и более интенсивное развитие бактерий в зоне зарослей, чем в открытой части водохранилища. Генетическое разнообразие сообществ бактерий зоны зарослей представлено двумя основными филами: цианобактериями и протеобактериями. Существенные изменения гидрохимического режима и продукционно-деструкционных процессов в водохранилище наблюдались при распаде растений и в период их активной вегетации.

***Ключевые слова:** микробные сообщества, структура, таксономическое разнообразие, молекулярно-генетический анализ, продукционно-деструкционные процессы, макрофиты.*

Известно, что высшие водные растения (макрофиты) играют важную роль в формировании гидробиологического режима и качества воды водоема [7, 8]. Выполняя в экосистеме важные функции — синтетическую и продукционную, они поставляют в водную толщу и грунт водоемов различные органические вещества (ОВ) и минеральные элементы в период вегетации и, особенно, в процессе отмирания [3]. В воде среди зарослей значительно повышена численность и разнообразие бактериопланктона, что обеспечивает высокую численность зоопланктона и зообентоса. В свою очередь, беспозвоночные служат пищей для молоди и взрослых рыб. Таким образом, микробные сообщества, ассоциированные с макрофитами и формирующиеся в воде среди их зарослей, способствуют ускорению биогеохимических процессов и выполняют функцию связующего звена между макрофитами и пелагической пищевой цепью [15].

В настоящее время при исследовании бактериальной компоненты природных экосистем необходимо использовать комплексные подходы, вклю-

¹ Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 090400.

чающие разные методы, как микробиологические, так и молекулярно-генетические. Традиционно, отдельные физиологические группы бактерий, обладающие метаболическими особенностями, изучали на селективных питательных средах [5, 13 и др.]. Использование молекулярно-генетических методов для исследования и характеристики таксономической структуры природных микробных сообществ дает возможность получить более детальную информацию, в том числе и о некультивируемых микроорганизмах [14, 20 и др.].

Ранее в прибрежье Рыбинского водохранилища преимущественно изучали отдельные физиологические группы микроорганизмов, ассоциированных с макрофитами: сапрофиты, нитрификаторы, денитрификаторы, целлюлозоразрушающие, нефтеразрушающие, амилалитические. Молекулярно-генетические методы использовали для характеристики микробных ассоциаций на макрофитах [10]. В условиях зарастания водоемов важное значение приобретают комплексные исследования сообществ водных микроорганизмов, включающие количественную оценку их роли в процессах продукции и деструкции ОВ.

Целью настоящей работы было изучение динамики структурно-функциональных характеристик бактериопланктона и гидрохимических параметров воды в зоне зарослей макрофитов Рыбинского водохранилища.

Материал и методика исследований. *Физико-химическая характеристика воды.* Температуру воды измеряли ртутным термометром, кислотность среды — полевым рН-метром, прозрачность определяли по диску Секки. В воде зарослей анализировали содержание кислорода, минеральных форм углерода, азота и фосфора. Все анализы выполняли стандартными методами [1]. Отбор проб проводили с глубины 0,5—1,0 м.

Микробиологическая характеристика воды. Общую численность бактерий (ОЧБ) и биомассу учитывали с использованием флуорохрома 4,6-диамидино-2-фенилиндола (ДАФИ) на ядерных фильтрах (РЕАТРЕК, г. Дубна) с диаметром пор 0,17 мкм, под микроскопом ЛЮМАМ-1 при увеличении $\times 1000$ [18]. Объем клеток вычисляли по формулам объема шара, эллипсоида и цилиндра. Удельный вес принимали равным 1,06 [6]. Морфологическое разнообразие форм бактериальных клеток устанавливали под электронным микроскопом (JEM-100) при увеличении $\times 6600$ —16000 способом осаждения бактерий на электронно-микроскопических сеточках. Продукцию бактерий определяли радиоуглеродным методом с использованием $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, время удвоения бактериальной биомассы — комбинированным методом, скорость деструкции — кислородным методом [6]. Для оценки бактериальной деструкции ($\Delta_{\text{бакт}}$) воду фильтровали через задерживающую зоо- и фитопланктон сеть с ячейей 76 мкм. Об интенсивности распада легкодоступных ОВ (ЛОВ) судили на основании соотношения суммарной ($\Delta_{\text{сум}}$) и бактериальной ($\Delta_{\text{бакт}}$) суточной деструкции соответственно по БПК-5_{сум} и БПК_{бак} [1].

Молекулярно-генетический анализ. Отобранные в стерильные емкости пробы воды фильтровали через бактериальный фильтр (диаметр пор 0,22 мкм), который фиксировали 80% этанолом. Выделение суммарной бак-

териальной ДНК, полимеразную цепную реакцию, лигирование, трансформацию и анализ клонов проводили как было описано ранее [10]. Секвенирование осуществляли на автоматическом секвенаторе ABI310A (ABI PRISM 310 Genetic Analyzer) в ЦКП «Геномика» (г. Новосибирск). Сравнительный анализ полученных последовательностей проводили с помощью пакета программ FASTA, проверку на наличие химерных структур — программой CHECK CHIMERA, филогенетический анализ — с помощью пакета программ Mega v3.1. Нуклеотидные последовательности зарегистрированы в банке данных и им присвоены следующие номера: AM910378—AM910397, FM177205—FM177207, FM177233, FM212461—FM212464.

Результаты исследований и их обсуждение

Характеристика зоны обследования. В смешанных зарослях макрофитов доминировали плавающие (стрелолист, горец), полупогруженные (тростник, осока) и погруженные (рдест) растения. Глубина в районе обследованной станции в течение периода наблюдений составляла 0,5—1,0 м, прозрачность — до дна, рН 7,0—8,5. Температура колебалась от 12 до 27°C. Концентрация растворенного кислорода в воде изменялась в интервале 6—14 мг/л при максимуме в периоды активного фотосинтеза фитопланктона и макрофитов. Содержание минерального углерода составляло весной 11 мг/л и достигало 36—46 мг/л осенью, при интенсивной деструкции ОВ. Значения БПК-5_{сум} и БПК_{бак} были максимальными в периоды интенсивной вегетации и распада растений (табл. 1). Содержание аммонийного азота и минерального фосфора в воде в период исследований составляло соответственно 0,3—0,8 мг/л и 0,11—0,13 мг/л, максимальные значения отмечены в период минерализации отмерших растений и в конце их активной вегетации. Эти данные свидетельствуют о значительной роли растений в формировании гидрохимического режима в зоне зарослей и согласуются с результатами других исследователей [5, 8].

Характеристика бактериопланктона. В течение вегетационного периода общая численность бактерий, морфология и размеры их клеток колебались в значительных пределах (табл. 1, рис. 1), их динамика носила пилообразный характер. Максимальные значения ОЧБ, биомассы и высокая скорость (19 ч) ее удвоения зарегистрированы в конце мая при температуре воды 27°C в зоне зарослей макрофитов. В этот период происходил распад прошлогодней растительности и содержание ЛОВ составило 5,0—6,0 мг О₂/л·сут.

Судя по значениям БПК-5_{сум} и БПК_{бак}, пополнение ЛОВ шло и за счет поступлений аллохтонного ОВ во время весеннего половодья. В июне, когда ОЧБ и биомасса были высокими, удвоение биомассы бактерий происходило в течение 37—40 ч. В это время содержание ЛОВ снизилось в два раза (до 2,5—3,0 мг О₂/л·сут).

Резкое снижение ОЧБ и биомассы отмечено в начале июля и августа, хотя скорость удвоения бактерий была высокой (13—18 ч). Очевидно, это было связано с интенсивным выеданием бактерий протозойным и метазойным зоопланктоном, способным потреблять более 60% их биомассы [4, 17].

1. Количественные, структурные и функциональные показатели бактериопланктона в воде среди зарослей макрофитов в прибрежье Рыбинского водохранилища

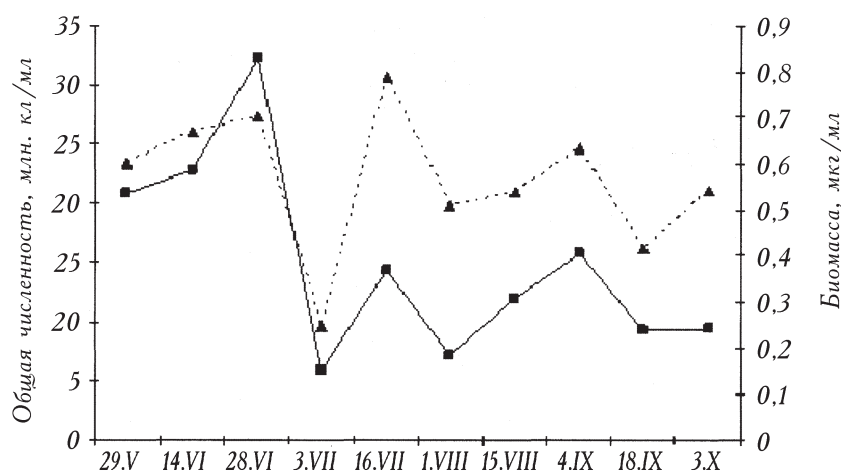
Дата	В	ТА	БП	Ф	$\Delta_{\text{сум}}$	БПК-5 _{сум}	$\Delta_{\text{бак}}$	БПК _{бак}
29.05	19,1	3,77	62,9	321	691	5,0	860	6,0
14.06	40,3	1,52	25,3	316	285	2,5	720	2,7
28.06	37,6	1,77	29,6	719	327	3,0	520	4,8
03.07	13,4	2,72	45,4	815	495	1,5	240	1,8
19.07	43,8	1,63	27,2	883	503	2,5	380	3,8
02.08	18,4	3,38	56,4	829	528	3,5	570	4,8
15.08	10,1	10,1	168,4	616	1110	4,2	530	2,6
05.09	17,7	4,40	73,3	322	528	4,5	240	3,5
21.09	36,8	1,08	17,9	780	432	1,8	240	2,8
03.10	42,1	1,18	19,6	11	135	1,8	190	4,0
В среднем	$27,9 \pm 12,6$	$3,16 \pm 2,56$	$52,6 \pm 42,7$	561 ± 282	503 ± 250	$3,0 \pm 1,2$	449 ± 217	$3,7 \pm 1,2$

П р и м е ч а н и е. В — время удвоения популяции (ч); ТА — темновая ассимиляция углекислоты (мкг С/л·сут); БП — бактериальная продукция (мкг С/л·сут); Ф — фотосинтез (мкг С/л·сут); $\Delta_{\text{сум}}$ — суммарная деструкция (мкг С/л·сут); БПК-5_{сум} — суммарное биохимическое потребление кислорода (мг О₂/л·сут); $\Delta_{\text{бак}}$ — деструкция бактериальная (мкг С/л·сут); БПК_{бак} — бактериальное биохимическое потребление кислорода (мг О₂/л·сут).

Более стабильные количественные характеристики бактериопланктона отмечены в августе — конце октября. Его сезонная динамика наиболее зависела от температуры, содержания ЛОВ и зоопланктона (коэффициент корреляции $K = 0,5$, $p < 0,05$).

Морфология бактерий различалась по сезонам (рис. 2). Так, весной, в период разложения прошлогодней растительности, преобладали палочковидные и кокковидные клетки, образующие крупные агрегаты, летом разнообразие повышалось за счет появления простекастных форм, а осенью, в конце вегетации растений, в бактериопланктоне отмечали спириллы, спирохетоподобные формы и колонии крупных сферических клеток, напоминающих по морфотипу микоплазмы. Такое разнообразие форм клеток может быть обусловлено достаточным содержанием ЛОВ и минеральных веществ.

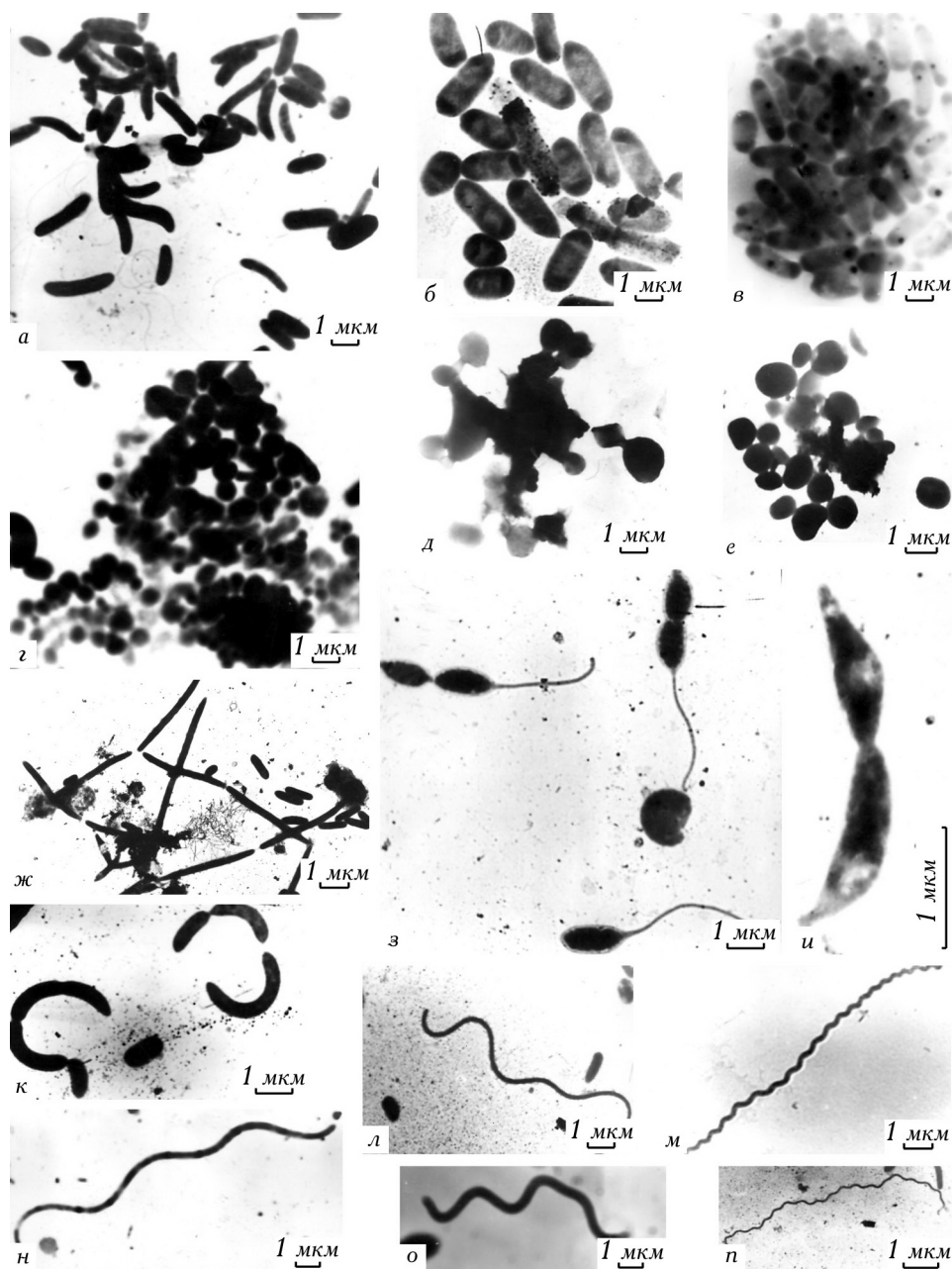
Следует отметить, что в начале вегетационного сезона и второй декаде августа развитие бактериопланктона в зоне зарослей начиналось раньше, чем на открытых участках. Значения ОЧБ, биомассы и времени ее удвоения были в два — четыре раза выше, чем в водной толще открытой части водохранилища [4, 9]. Этому, по-видимому, способствовало пополнение в зоне зарослей содержания ЛОВ и органического фосфора, минерализацию которого бактерии могут осуществлять при недостатке минерального [2]. Подобную картину наблюдали как в эксперименте с бактериями, ассоциирован-



1. Сезонная динамика общей численности и биомассы бактерий в воде зарослей макрофитов.

ными с разлагающимися листьями осоки, так и в воде зарослей оз. Нарочь [3, 12]. Известно, что наиболее быстрой деструкции ОВ макрофитов подвергаются его легкоокисляемые компоненты: углеводы, декстраны и аминокислоты [11]. Высокое содержание бактериоплантона и скорость его размножения среди зарослей можно объяснить обилием ЛОВ и биогенных элементов, образующихся при распаде макрофитов и выделении их прижизненных метаболитов. Кроме того, его развитие стимулируется за счет интенсивных процессов первичного продуцирования ОВ [4]. Значение ОЧБ не зависело от фотосинтеза фитопланктона, однако известно, что развитие бактерий тесно связано с содержанием хлорофилла [2]. Показано, что бактерии не только активно взаимодействуют с высшими водными растениями, образуя биопленку на их погруженных частях [14], но и формируют в водной толще специфические сообщества [19]. В полевых сезонных исследованиях и экспериментальных микрокосмах было установлено, что именно видовой состав макрофитов влияет на формирование состава и структуры бактериопланктона в зарослях мелководных озер [20].

Генетическое разнообразие бактериопланктона. Таксономическое разнообразие микроорганизмов водохранилища изучено по структурам фрагментов гена 16S рРНК. Сравнительный анализ проведен для 49 последовательностей длиной от 665 до 896 пар нуклеотидов (п. н.). Обнаружено 5 химерных структур, которые были исключены из дальнейшего анализа, остальные последовательности сгруппированы по генотипам. Бактериопланктон в зоне зарослей макрофитов представлен двумя основными филогенетическими линиями: протеобактериями и цианобактериями. Подавляющее большинство последовательностей (13) составляют класс гаммапротеобактерий — это представители широко распространенного рода *Pseudomonas*. Среди них можно выделить три кластера. Ближайшие родственники последовательности В1-06-04 — культивируемые бактерии рода *Pseudomonas* (EF028122, 98,0%), но не определенные до вида. Во вторую группу отнесены последовательности, близкие к В1-06-08, которые имеют практически идентичные ге-



2. Электронные микрофотографии морфологических форм бактерий в воде в зарослях макрофитов: а, б — палочковидные; в, з — микроколонии; д, е — микоплазмы; ж — цитофаги; з, и — простекатные; к — близкие к роду *Rhodocyclus*; л, н, о — спираиллы; м, п — спирохеты.

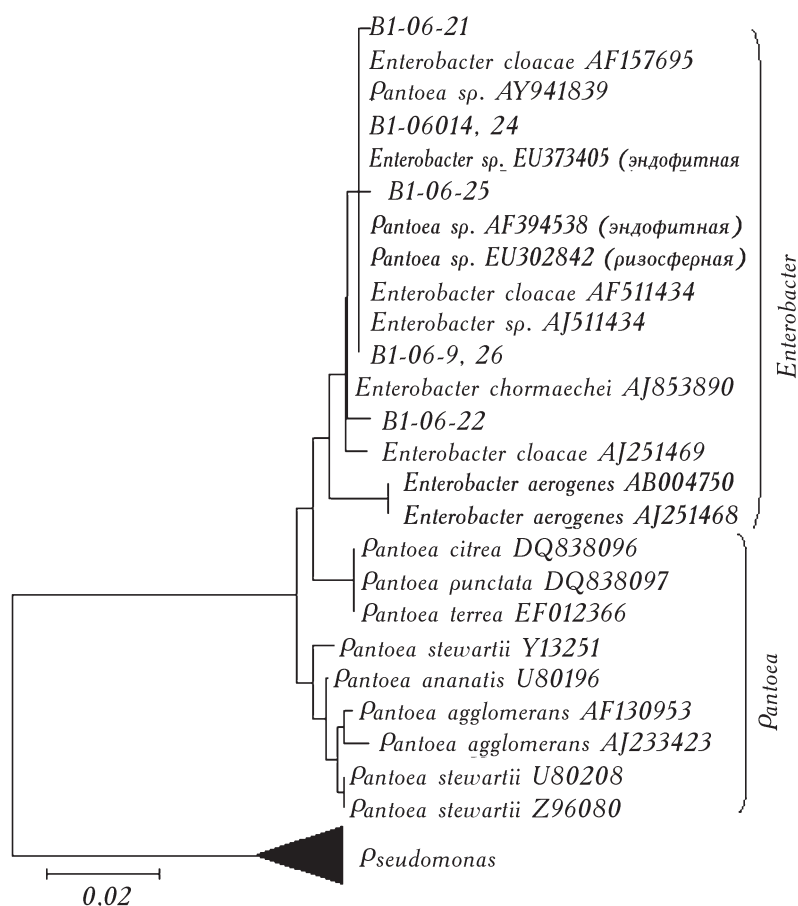
нотипы, их отличия составляют 4—6 п. н. Третью группу составляют последовательности, имеющие гомологию с представителями вида *Pseudomonas chlororaphis* (AY509898, 99,5%). Родство всех проанализированных последовательностей с представителями рода *Pseudomonas* составляет от 98,8 до 99,7%.

Кроме представителей *Pseudomonas*, получены последовательности, имеющие гомологию с представителями родов *Pantoea* (3) и *Enterobacter* (5). Принимая во внимание, что среди ближайших родственников для последовательностей В1-06-14 (-36а) и -24г с высокой долей гомологии отмечены культивируемые бактерии родов *Pantoea* (AF394538, 99,7%) и *Enterobacter* (AF157695, 99,7%), для уточнения их таксономического положения использовали филогенетический анализ. Все последовательности кластеризуются с представителями рода *Enterobacter* (рис. 3). Кластер с типовыми штаммами рода *Pantoea* формирует самостоятельную ветку. Интересно, что идентифицированные энтеробактерии выделены как эндофитные (EU373405, AF394538) или ризосферные (EU302842). Среди представителей классов альфа- и бета-протеобактерий также отмечены преимущественно некультивируемые виды, полученные молекулярными методами из других пресных и почвенных экосистем.

Цианобактерии представлены родами *Synechococcus* (2), *Anabaena* (7) и *Arhanizomenon* (1). Следует отметить высокую степень (от 98,9 до 99,8%) их гомологии с культивируемыми представителями.

Таким образом, разнообразие бактериопланктона в воде зарослей макрофитов представлено известными гетеротрофными и фотосинтезирующими микроорганизмами. Разные подходы молекулярно-генетического анализа позволили выявить широкий спектр бактериальных фил в воде среди зарослей макрофитов: протеобактерии, цианобактерии, актинобактерии, бактериоидетес, вирумы, верукомикробия и хлорофлексии [14, 19, 20].

Продукционно-деструкционные процессы. В зоне зарослей макрофитов скорость продукционно-деструкционных процессов изменялась в течение всего периода наблюдений. Так, первый пик суммарной деструкции ($\Delta_{\text{сум}}$) отмечен в конце мая при температуре воды 27°C (690 мкг С/л-сут), когда шло активное разложение прошлогодней растительности (см. табл. 1). Снижение $\Delta_{\text{сум}}$ в первой половине июня совпадало с низким уровнем фотосинтеза фитопланктона. В июле скорость фотосинтеза увеличивалась до 700—880 мкг С/л-сут, вероятно за счет интенсивного развития диатомовых и синезеленых водорослей, одновременно $\Delta_{\text{сум}}$ повышалась до 500—1100 мкг С/л-сут. Максимальные значения $\Delta_{\text{сум}}$ отмечали в период интенсивной вегетации растений (середина августа), чему способствовало высокое содержание ЛОВ, фосфора и аммонийного азота за счет прижизненных и посмертных выделений фитопланктона и макрофитов. Это подтверждается и экспериментальными исследованиями других авторов [7]. Суммарная деструкция ОВ более тесно связана с температурой воды ($K = 0,5, p < 0,05$), бактериальной продукцией ($K = 0,93, p < 0,05$) и содержанием ЛОВ ($K = 0,74, p < 0,05$), чем с фотосинтезом ($K = 0,34, p < 0,05$). К началу октября интенсивность фотосинтеза резко снизилась. В этот период меняются световые условия и, как правило, изменяется видовой состав водорослей и их биомасса. Известно, что интенсивность фотосинтеза (Φ) и $\Delta_{\text{сум}}$ в открытой воде и прибрежной зоне взаимозависимы [9]. В наших исследованиях динамика этих показателей также в определенной степени была сходной. Различия отмечены в начале и конце лета, когда отношение $\Phi/\Delta_{\text{сум}}$ было минимальным и составляло 0,5—0,08. В июле оно было равно 1,7—2,0, а в середине августа



3. Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей, показавших высокую степень гомологии с представителями родов *Pantoea* и *Enterobacter*, а также ближайших родственников и типовых штаммов родов *Pantoea*: *P. citrea* (DQ838096), *P. punctata* (DQ838097), *P. terrea* (EF012366), *P. stewartii* (Y13251, U80208, Z96080), *P. ananatis* (U80196), *P. agglomerans* (AF130953, AJ233423) и *Enterobacter*: *E. aerogenes* (AB004750, AJ251468), *E. cloacae* (AJ251469) и *E. hormaechei* (AJ853890). Масштаб соответствует двум заменам на 100 п. н.

— 0,6. Это было обусловлено накоплением ЛОВ и биогенных элементов в период интенсивного развития фитопланктона. Второй значительный кратковременный пик фотосинтеза, превышающий $\Delta_{\text{СУМ}}$ в два раза, произошел во второй декаде сентября после интенсивной деструкции. Подобная тенденция отмечена и в открытой воде водохранилища [9]. Среднее значение $\Phi/\Delta_{\text{СУМ}}$ за сезон составило 1,2. Активность гетеротрофной ассимиляции углекислоты совпадала с низкой $\Delta_{\text{СУМ}}$ (см. табл. 1). Динамика бактериальной продукции и гетеротрофной ассимиляции была сходной, значения изменялись от 17 до 168 мкг С/л·сут. Полученные данные в целом согласуются с литературными. Так, при разложении остатков макрофитов в соленом марше в летне-осенний период БП колебалась от 36 до 242 мкг С/л·сут [17]. Другими авторами показано, что БП, связанная с распадом полупогруженного макрофита *Juncus effuses*, варьировала в пределах 4,0—32,0 мкг С/л·сут [16].

Заключение

Результаты исследований показали, что в начале вегетационного периода в зоне зарослей макрофитов развитие бактериопланктона начинается раньше, чем в открытой воде водохранилища. Общая численность, биомасса бактерий и время ее удвоения в два — четыре раза выше, чем установленные для открытой воды [4]. Динамика численности бактерий положительно связана с температурой, содержанием ЛОВ и биомассой зоопланктона. В период активной вегетации макрофитов в их зарослях зарегистрировано значительное разнообразие бактериальных клеток специфических форм, которые редко отмечаются в открытой воде водохранилища. Генетическое разнообразие бактерий представлено двумя основными филами: цианобактериями и протеобактериями. Отмечена сильная положительная связь между $D_{сум}$ и бактериальной продукцией и слабая — между $D_{сум}$ и фотосинтезом. После интенсивной деструкции (при возрастании в воде концентрации фосфора и аммонийного азота) следует повышение интенсивности фотосинтеза фитопланктона. В период накопления ЛОВ за счет фотосинтеза фитопланктона и макрофитов деструкция превышала фотосинтез. Изменения структурно-функциональных показателей бактериопланктона происходят на фоне сезонного развития макрофитов и динамики гидрохимических показателей: температуры, содержания ЛОВ, рН, содержания кислорода, минерального углерода, аммонийного азота и минерального фосфора. Таким образом, макрофиты как в период вегетации, так и в процессе разложения, оказывают значительное влияние на формирование и развитие бактериопланктона.

**

Досліджено динаміку структурно-функціональних характеристик бактеріопланктону впродовж вегетаційного періоду в зоні заростей макрофітів Рибінського водосховища. Показано, що різноманітність морфологічних форм клітин і розвиток бактерій вищі у зоні заростей, ніж на відкритих ділянках. Генетичне різноманіття угруповань представлено двома основними філами: ціанобактеріями і протеобактеріями. Істотні зміни гідрохімічних характеристик і продукційно-деструкційних процесів відбуваються при розкладі рослин і під час їх інтенсивної вегетації.

**

The dynamics of structural and functional characteristics of microbial communities during the vegetation period in the zone with macrophyte growing of the Rybinsk reservoir has been studied. It was established that considerable variety of morphological forms of bacteria is more intensive in this zone than in the open sections. Genetic diversity of bacterial communities is represented by two main phyla: Cyanobacteria and Proteobacteria. Significant variation of hydrochemical regime and production-destruction processes in the reservoir have been observed during the decay of plants and period of their active vegetation.

**

1. Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу суши. — Л.: Гидрометеиздат, 1973. — 269 с.
2. Бульон В.В. Взаимоотношения между фитопланктоном и бактериями и их реакция на содержание фосфора в воде (на примере озер Карельского перешейка) // Тр. Зоол. Ин-та РАН. — 1999. — Т. 279. — С. 115—134.

3. Захаренкова Г.Ф. Характеристика химического состава продукции макрофитов Нарочанских озер // Первичная продукция морей и внутренних водоемов. — Минск, 1961. — С. 112—115.
4. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. — М.: Изд-во СГУ, 2008. — 377 с.
5. Кудрявцев В.М., Кудрявцева Н.А. Разложение камыша озерного в литорали Рыбинского водохранилища // Гидробиол. журн. — 1985. — Т. 21, № 4. — С. 49—54.
6. Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. — М.: Наука, 1989. — 286 с.
7. Олейник Г.Н., Якушин В.М., Цаплина Е.Н. Влияние разложения высших водных растений на содержание органического вещества в воде // Вод. ресурсы. — 1988. — Т. 2. — С. 135—143.
8. Ратушняк А.А. Оценка роли сообществ макрофитов в формировании качества воды мелководий Куйбышевского водохранилища (на примере Свяжского и Мешинского заливов) // Экол. химия. — 2002. — Т. 11, № 2. — С. 133—139.
9. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. — Л.: Наука, 1985. — 295 с.
10. Рыбакова И.В., Лаптева Н.А., Суханова Е.В., Белькова Н.Л. Адаптация молекулярно-генетических методов для изучения таксономического разнообразия микробных сообществ, ассоциированных с макрофитами // Биология внутр. вод. — 2009. — № 1. — С. 102—110.
11. Bastardo H. Laboratory studies on decomposition of littoral plants // Polskie. Arch. Hydrobiol. — 1979. — Vol. 26, N 3. — P. 267—299.
12. Federle T.W., Mc Kinley V.L., Vestal J.R. Physical determinants of microbial colonization and decomposition of plant litter in an Arctic Lake. // Microb. Ecol. — 1982. — Vol. 8, N 2. — P. 127—138.
13. Gagnon V., Chazarenc F., Comeau Y., Brisson J. Influence of macrophyte species on microbial density and activity in constructed wetlands // Water Sci. Technol. — 2007. — Vol. 56, N 3. — P. 249—254.
14. Jackson C.R., Denney W.C. Annual and seasonal variation in the phyllosphere bacterial community associated with leaves of the southern Magnolia (*Magnolia grandiflora*) // Microb. Ecol. — 2011. — Vol. 61, N 1. — P. 113—122.
15. Kent A.D., Jones S.E., Lauster G.H. et al. Experimental manipulations of microbial food web interactions in a humic lake: shifting biological drivers of bacterial community structure. // Environ. Microbiol. — 2006. — Vol. 8, N 8. — P. 1448—1459.
16. Kuehn K.A., Lemke M.J., Suberkropp K., Wetzel R.G. Microbial biomass and production associated with decaying leaf litter of the emergent macrophyte *Juncus effusus* // Limnol. Oceanogr. — 2000. — Vol. 45, N 4. — P. 862—870.
17. Newell R.C., Linley E.A.S., Lucas M.I. Bacterial production and carbon conversion based on saltmarsh plant debris // Estuarine, Coast. Shelf Sci. — 1983. — Vol. 17, N 4. — P. 405—419.

18. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. — 1980. — Vol. 25, N 5. — P. 943—948.
19. Tsuchiya Y., Hiraki A., Kiriya C. et al. Seasonal change of bacterial community structure in a biofilm formed on the surface of the aquatic macrophyte *Phragmites australis* // Microbes Environ. — 2011. — Vol. 26, N 2. — P. 113—119.
20. Zeng J., Bian Y., Xing P., Wu Q.L. Macrophyte species drive the variation of bacterioplankton community composition in a shallow freshwater lake // Appl. Environ. Microbiol. — 2012. — Vol. 78, N 1. — P. 177—184.

¹ Институт биологии внутренних вод РАН, Борок, РФ

² Лимнологический институт РАН, Иркутск, РФ

³ Иркутский государственный университет, РФ

Поступила 27.04.15