



Среда обитания водных биологических ресурсов

Современное состояние бактериопланктона оз. Ильмень

Л.Л. Капустина¹, А.А. Быстрова², А.С. Прищепа², Е.М. Соловьева²

¹ Санкт-Петербургский ФЦ РАН, Институт озерадения РАН (ФГБУН «ИНОЗ РАН»), ул. Севастьянова, 9, Санкт-Петербург, 196105

² Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга), наб. Макарова, 26, Санкт-Петербург, 199053

E-mail: larisa.kapustina@mail.ru

Цель работы: определение количественного уровня развития бактериального сообщества оз. Ильмень в ретроспективном аспекте. Оценка качества вод озера по микробиологическим показателям на основе результатов сезонных микробиологических исследований в 2022 г.

Материалы и методы: материалом служили пробы бактериопланктона из поверхностного слоя воды оз. Ильмень, собранные в мае, августе и сентябре 2022 г. Общая численность микроорганизмов определялась эпифлуоресцентным методом с использованием флуорохрома ДАФИ. Для определения численности сапрофитных микроорганизмов при двух температурных режимах использовали стандартные методы.

Новизна: впервые за последние 25 лет определены количественные характеристики бактериального сообщества оз. Ильмень. Проведена оценка качества воды озера и рассчитаны значения коэффициентов самоочищения.

Результаты: представлена микробиологическая характеристика водных масс оз. Ильмень, как среды обитания биоресурсов. Максимальные величины общей численности бактерий (ОЧБ) наблюдались в мае (ср. $5,05 \pm 0,52 \times 10^6$ кл/мл) во время весеннего паводка, минимальные – в конце сентября (ср. $3,21 \pm 0,89 \times 10^6$ кл/мл) в период охлаждения озера. В бактериопланктоне преобладали кокковидные клетки, что косвенно свидетельствует об отсутствии загрязнения вод озера органическим веществом различного происхождения. Судя по средней за период наблюдений ОЧБ ($4,10 \pm 1,05 \times 10^6$ кл/мл), трофический статус водоёма находился на границе мезотрофного и слабо эвтрофного. На основании величин количественных соотношений ОЧБ и численности сапрофитных бактерий, растущих при 22 °C (ОМЧ 22 °C), водные массы озера, за редкими исключениями, относились к условной категории «чистые» (олигосапробные).

Ключевые слова: оз. Ильмень, бактериопланктон, морфотипы бактерий, трофический статус, качество воды.

Current state of bacterioplankton of Lake Ilmen

Larisa L. Kapustina¹, Anna A. Bystrova², Anna S. Prishchepa², Elizaveta M. Solov'eva²

¹ St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Institute of Limnology RAS, 196105, Sevast'yanova st., 9, St. Petersburg, Russia

² St. Petersburg branch of «VNIRO» («L.S. Berg «GosNIORKh»), 26, emb. Makarova, St. Petersburg, 199053, Russia

Objective: Determination of the quantitative level of the Lake Ilmen bacterial community in a retrospective. Assessment of lake water quality by microbiological indicators based on the results of seasonal microbiological studies in 2022

Research material and methods used: The material was samples of bacterioplankton from the surface water layer of the Lake Ilmen, collected in May, August and September 2022. The total numbers of microorganisms was determined by the epifluorescence method using DAPI fluorochrome. Standard methods were used to determine the number of saprophytic microorganisms at two temperature regimes.

Originality: For the first time in the last 25 years, the quantitative characteristics of the bacterial community of Lake Ilmen were determined. A quality assessment of lake waters has been carried out, and the values of self-purification coefficients were calculated.

Results: The microbiological characteristic of the water masses of Lake Ilmen, as a habitat for bioresources, is presented. The maximum values of the total bacterial numbers (TBN) were observed in May (average $5.05 \pm 0.52 \times 10^6$ cells/ml) during the spring flood, the minimum – at the end of September (average $3.21 \pm 0.89 \times 10^6$ cells/ml) during the cooling period of the lake. Coccoid cells prevailed in the bacterioplankton, which indirectly indicates the absence of contamination of the lake waters with organic matter of various origins. According to the average for the observation period TBN ($4.10 \pm 1.05 \times 10^6$ cells/ml), the trophic state of the lake corresponded to weakly eutrophic. The number of saprophytic bacteria growing at 22 °C always exceeded that at 37°C, which indicated active self-purification processes. According to the quantitative ratios of the TBN and the number of saprophytic bacteria growing at 22 °C (OMH 22 °C), the water masses of the lake, with rare exceptions, belonged to the conditional category of “pure” (oligosaprobic).

Keywords: Lake Ilmen, bacterioplankton, bacterial morphological types, trophic state, water quality.

ВВЕДЕНИЕ

Оз. Ильмень – важнейший рыбопромысловый водоём, на долю которого приходится 80–90% общего улова в Ильмень-Волховском бассейне [Кудерский, 2017]. Кроме того, озеро служит главным источником пресной воды для г. Великий Новгород.

Современный Ильмень – мелководное озеро с плоским дном, сложенным 9–10-метровой толщей ила. Размеры водоёма сильно изменяются вследствие значительных внутригодовых и межгодовых колебаний уровня воды в условиях плоской низменной поймы. Коэффициент условного водообмена озера равен 4,3. Максимальная глубина в разное время года варьирует от 4,4 до 12,7 м, средняя – 2,9 м [Науменко, 1995; Науменко и др., 2015]. Основными притоками являются Мста, Пола, Ловать и Шелонь, вытекает р. Волхов, впадающая в Волховскую губу Ладожского озера. Площадь водосбора Волхова составляет около 5% общей площади Ильмень-Волховского бассейна, поэтому в формировании гидрохимического состава воды р. Волхов большую роль играют водные массы оз. Ильмень [Матвеев и др., 1990]. В связи с этим воды Ильменя могут опосредованно оказывать влияние на отдельные районы Ладоги – Волховскую губу и южный прибрежный район [Крючков, 2013]. Поскольку Волхов подвержен значительному антропогенному эвтрофированию и загрязнению [Капустина, 1990; Аршаница, 1988], это может негативно воздействовать на ихтиофауну южного района Ладожского озера. Поэтому, определение качества воды оз. Ильмень по гидробиологическим и микробиологическим показателям, как среды обитания биоресурсов и источника водоснабжения населения, является жизненно важным.

Ихтиофауна оз. Ильмень хорошо изучена, чего, к сожалению, нельзя сказать о некоторых других планктонных сообществах этого водоёма. Особенно это касается бактериопланктона, причём, немногочисленные доступные данные относятся к концу 70-х – середине 80-х гг. прошлого столетия [Капустина, 1984¹; Капустина, 1990; Экосистема оз. Ильмень..., 1997]. В 2022 г. впервые за несколько десятилетий были проведены сезонные микробиологические исследования на оз. Ильмень, что позволило оценить современный уровень развития бактериопланктона и его изменения по сравнению с данными предыдущих исследований.

Микроорганизмы играют первостепенную роль в процессах естественного самоочищения вод. Бактериопланктон служит связующим звеном между

растворимыми органическими соединениями и консументами в пищевых цепях, играет ключевую роль в минерализации органических веществ [Кузнецов, 1970; Cole et al., 1988]. Благодаря широкому диапазону адаптационных возможностей и высоким скоростям роста, микроорганизмы являются одним их наиболее информативных компонентов экосистем, способным реагировать на малейшие изменения экологических условий. Поэтому при оценке качества воды обязательно должны приниматься во внимание значения микробиологических показателей.

Цель работы: охарактеризовать количественный уровень развития бактериального сообщества оз. Ильмень в ретроспективном аспекте. Оценить качество вод озера Ильмень по микробиологическим показателям, на основе результатов сезонных микробиологических исследований в 2022 г.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Оз. Ильмень находится в юго-западной части Новгородской области и имеет ледниковое происхождение [Экосистема оз. Ильмень..., 1997]. Ильмень входит в систему великих озёр северо-запада, которая включает Ладожское оз. (замыкающее), Онежское оз., оз. Ильмень и расположенное в пределах Финляндии оз. Сайма. Отбор проб производился из поверхностного слоя воды в мае (25.05), начале августа (02.08) и в конце сентября (22.09) 2022 г. батометром Паталаса. Сетка станций охватывала основную часть акватории озера (рис. 1).

Для определения общей численности бактериопланктона (ОЧБ) пробы фиксировали 40%-ным раствором формальдегида до финальной концентрации 2%. Количество бактериальных клеток подсчитывали под люминесцентным микроскопом МИКМЕД – 26 при увеличении $\times 1000$ на тёмных нуклеопоровых фильтрах (диаметр пор 0,20 мкм) с использованием флуорохрома ДАФИ (4,6-диамидино-2-фенилиндол дигидрохлорид) [Porter & Feig, 1980; Кузнецов, Дубинина, 1989]. По величинам общей численности микроорганизмов в соответствии с классификацией водоёмов по этому показателю [Сорокин, 1973; Дзюбан и др., 2007; Копылов, Косолапов, 2007] оценивался трофический статус озера. Количественное соотношение различных морфотипов микроорганизмов определялось в качестве косвенного показателя антропогенного воздействия на водоём [Кожова, Дутова, 1989; Киреева, 2007].

Численность сапрофитных микроорганизмов (ОМЧ, при 22 и 37 °С) определялась методом глубинного посева на твёрдую питательную среду ГРМ-агар

¹ Численность бактериопланктона в оз. Ильмень и р. Волхов // Вопросы гидрофизических, гидрохимических и гидробиологических исследований озёр. 1984. Л.: Деп. ВИНТИ 16.01.85. № 4. С. 61-85. С. 176-187.



Рис. 1. Схема станций отбора проб на акватории оз. Ильмень
Fig. 1. Scheme of sampling stations in the water area of the Lake Ilmen

[МУК 4.2. 1884–04, 2004²]. Рассчитывался коэффициент самоочищения K_c – ОМЧ 22 °С / ОМЧ 37 °С (иногда используют его обратную величину) [Перетрухина, Блинова, 2011; Перетрухина и др., 2011]. Значения этого коэффициента косвенно характеризуют степень загрязнения водоёма аллохтонным органическим веществом биологического происхождения и степень завершённости процессов самоочищения.

Качество воды и сапробность оценивали по соотношениям общей численности микроорганизмов и численности сапрофитов (ОЧБ/ОМЧ) [Руководство по методам..., 1982³; Романенко, 1979; Копылов, Колосов, 2007; Перетрухина и др., 2011].

РЕЗУЛЬТАТЫ

В конце мая общая численность микроорганизмов варьировала в интервале $(4,35–6,02) \times 10^6$ кл/мл (ср. величина ОЧБ – $5,05 \pm 0,52 \times 10^6$ кл/мл) (табл. 1). Максимальные величины общей численности бактерий $((4,97–6,02) \times 10^6$ кл/мл) весной были найдены в истоке Волхова, дельте р. Мста и центральной части озера. Летом концентрация микроорганизмов в поверхностном слое воды колебалась от $3,36 \times 10^6$ кл/мл в центральной

части озера до $5,02 \times 10^6$ кл/мл в устье р. Шелонь (ср. $4,03 \pm 0,66 \times 10^6$ кл/мл). В сентябре аналогичные величины варьировали в истоке Волхова и в основной водной массе в пределах $(1,03–4,42) \times 10^6$ кл/мл соответственно (ср. $3,21 \pm 0,89 \times 10^6$ кл/мл). Относительно повышенные значения отмечались в центральном районе озера. Внутрисезонные колебания общей численности бактерий в весенний и летний периоды были очень невелики – 1,4–1,5 раз. Разброс колебаний в сентябре был значительно больше – в 4,3 раза за счет низкой концентрации бактериопланктона в истоке р. Волхов. Если не учитывать исток Волхова, диапазон колебаний численности сильно сокращается (~ 1,7 раз).

Микрофлора воды была представлена, в основном, палочковидными и кокковидными формами. Крайне редко встречались нитевидные формы и спириллы. Как видно из табл. 2, процент палочковидных клеток колебался от 22,8 до 44,2% (ср. $35,4 \pm 4,1\%$). Средние по акватории значения колебались от весны к осени незначительно ($36,1 \pm 4,3\%$; $35,7 \pm 3,5\%$; $34,4 \pm 4,4\%$ соответственно).

В конце мая пространственное распределение сапрофитных бактерий, вырастающих при 22 °С, отличалось существенной неоднородностью. Их численность колебалась от 450 КОЕ/мл в истоке Волхова до 21000 КОЕ/мл вблизи дельты р. Мсты (ср. по акватории 3912 ± 6605 КОЕ/мл). Максимальные величины отмечались на акваториях, близких к устьям притоков. Численность сапрофитов, растущих при 37 °С, была

² МУК 4.2.1884-04. 2004. Санитарно-микробиологический и санитарно-паразитологический анализ воды поверхностных водных объектов. М.: Стандартинформ. 92 с.

³ Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1982 / под ред. В. А. Абакумова. М.: Гидрометиздат. 56 с.

Таблица 1. Общая численность бактериопланктона (ОЧБ), численность сапрофитов (ОМЧ), количественное соотношение ОЧБ/ОМЧ 22°C, качество воды и сапробность, коэффициент самоочищения (Кс) в мае, августе и сентябре 2022 г.
Table 1. Total bacterial numbers (TBN), abundance of saprophytes (OMH), quantitative ratio TBN/OMH 22 °C, water quality and saprobity, self-purification coefficient (Kc) in May, August and September 2022

№ Станции	ОЧБ ×10 ⁶ кл/мл	ОМЧ, КОЕ*/мл		ОЧБ/ ОМЧ 22°C	Качество воды/ сапробность	Кс (ОМЧ 22°C/ ОМЧ 37°C)
		22°C	37°C			
25.05.2022						
1	5,16	450	69	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	6,5
2	5,41	21000	460	менее 10 ³	«умеренно загрязнённая» / бетамезосапробность	45,7
3	5,29	820	46	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	17,8
4	5,48	9500	990	менее 10 ³	«умеренно загрязнённая» / бетамезосапробность	9,6
5	6,02	1200	44	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	27,3
6	4,97	720	170	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	4,2
7	4,35	490	120	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	4,1
8	4,67	950	63	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	15,1
9	4,51	890	100	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	8,9
10	4,61	3100	480	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	6,5
08.08.2022						
1	3,50	290	150	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	1,9
2	4,82	220	130	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	1,7
3	3,36	170	100	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	1,7
5	3,78	330	120	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	2,8
7	3,88	300	65	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	4,6
8	4,46	690	320	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	2,2
9	5,02	500	210	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	2,4
10	3,39	120	40	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	3,0
22.09.2022						
1	1,03	7100	310	менее 10 ³	«умеренно загрязнённая» / бетамезосапробность	22,9
2	3,53	1700	160	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	10,6
3	3,54	960	40	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	24
4	3,43	320	60	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	5,3
5	3,62	840	61	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	13,8
6	4,42	310	63	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	4,9
7	3,53	2100	78	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	26,9
8	2,66	540	68	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	7,9
9	3,28	76	45	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	1,7
10	3,04	310	31	более 10 ³	«чистая» / олигосапробность	10
Ср. величина общей численности бактериопланктона за вегетационный сезон 4,10 ± 1,05						

* КОЕ – колониобразующая единица, т.е. отдельная колония микроорганизмов, вырастающая на твёрдой питательной среде.

Таблица 2. Процентное соотношение морфотипов бактериальных клеток в поверхностном слое воды оз. Ильмень в 2022 г.

Table 2. Percentage ratio of bacterial cell morphological types in the surface water layer of the Lake Ilmen in 2022

№ станции	Палочки, %	Кокки, %
25.05.2022		
1	43,1	56,9
2	44,2	55,8
3	36,4	63,6
4	35,8	64,2
5	33	67
6	31,8	68,2
7	35,6	64,4
8	34,1	65,9
9	35,5	64,5
10	31,5	68,5
08.08.2022		
1	38,8	61,2
2	30,4	69,4
3	40,2	59,8
5	37	63
7	38,9	61,1
8	32,5	67,5
9	34,2	65,8
10	33,8	66,2
22.09.2022		
1	33,6	66,4
2	22,8	77,2
3	34,6	65,4
4	36,3	63,7
5	35,6	64,4
6	36,2	63,8
7	39,8	60,2
8	35,7	64,3
9	34,9	65,1
10	34,7	65,3
Ср. величина количества палочек и кокков за вегетационный сезон 35,4 ± 4,06% и 65,6 ± 4,06% соответственно.		

значительно ниже таковой для бактерий, растущих при 22 °С, но их распределение также было неравномерным. Максимальные величины (990 КОЕ/мл) были найдены на приустьевых участках притоков, минимальные (63 КОЕ/мл) – в центральной части озера (ср. по акватории 254 ± 306 КОЕ/мл) (рис. 1, табл. 1).

В августе обе вышеназванные группы микроорганизмов демонстрировали более равномерное пространственное распределение. Разброс ко-

лебаний численности сапрофитов, растущих при 22 °С, составлял (120–690) КОЕ/мл (ср. по акватории 328 ± 186 КОЕ/мл). Минимальное количество отмечалось у северо-западного берега озера (ст. 10), максимальное – между дельтами рек Ловати и Шелони (ст. 8). Численность сапрофитов, вырастающих при 37 °С, колебалась от 13 КОЕ/мл вблизи дельты Мсты до 320 КОЕ/мл между дельтами рек Ловати и Шелони (ст. 8) (ср. по акватории 127 ± 100 КОЕ/мл) (рис. 1, табл. 1).

В сентябре наблюдалась существенная неоднородность пространственного распределения сапрофитов, вырастающих при 22 °С. Их численность варьировала от 76 КОЕ/мл вблизи дельты р. Шелонь до 7100 КОЕ/мл в истоке Волхова (ср. по акватории 1426 ± 2098 КОЕ/мл). Распределение микроорганизмов, вырастающих при 37 °С, было более однородным, их численность колебалась от 31 КОЕ/мл у северо-западного берега до 310 КОЕ/мл в истоке Волхова (ср. по акватории 92 ± 85 КОЕ/мл) (рис. 1, табл. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

Максимальные величины общей численности бактериопланктона наблюдались в конце мая, что, по-видимому, связано с попаданием в озеро терригенного стока в период весеннего паводка. В августе ОЧБ несколько снижалась по сравнению с маем. Минимальные концентрации микроорганизмов в оз. Ильмень были найдены осенью (конец сентября) в период охлаждения и снижения уровня развития фитопланктона, максимальная численность фитопланктона наблюдалась в августе – начале сентября [Авинская, 1981, 1983; Лаврентьева, 2003]. Удивление вызывает низкая по сравнению с другими районами численность бактерий осенью в истоке Волхова (1,03 × 10⁶ кл/мл), тем более что в это же время здесь отмечается максимальная по акватории численность сапрофитов обоих температурных режимов (табл. 1). Значительная численность сапрофитов указывает на высокое содержание органического вещества в воде, причём, судя по количественному соотношению бактерий разных температурных режимов (всегда превалирует ОМЧ 22 °С), это не фекальное загрязнение. На основании наших данных объяснить низкую ОЧБ в данном случае не представляется возможным.

В отличие от других крупных озёр северо-западного региона (Ладожское, Онежское, Сайма) в оз. Ильмень из-за его морфометрических (мелководное, без резкого перепада глубин) и гидрологических особенностей, не наблюдается существенной пространственной неоднородности в распределении бактериопланктона по акватории в течение вегетационного сезона. Относительно повышенные величины ОЧБ, как прави-

ло, отмечались в дельте р. Мсты и в центральной части озера. Поскольку Мста имеет самый большой годовой расход воды (38%) по сравнению с остальными крупными притоками Ильменя [Науменко, 1995; Экосистема оз. Ильмень..., 1997], её воды наиболее обогащены аллохтонными микроорганизмами, что приводит к повышенной концентрации бактерий в дельте реки. Разбавленные водные массы притоков, обогащённые бактериями, транзитом, через центральную часть, перемещаются к истоку Волхова. В центре озера течение рек, впадающих в озеро, замедляется и носит циркуляционный характер [Богословский, Кириллова, 1973; Дружинин и др., 1983]. Первичные водные массы могут задерживаться в этой части озера, что приводит к повышению здесь численности бактериопланктона. По результатам гидрохимических исследований повышение концентрации некоторых загрязняющих веществ также отмечалось в центральной части водоёма [Кузьмина, Кузнецова, 2014].

Предыдущие исследования, касающиеся бактериопланктона оз. Ильмень, датируются концом 70-х – серединой 80-х гг. прошлого столетия. В июле 1978 г. и июне 1980 г. ОЧБ колебалась от $0,89 \times 10^6$ кл/мл в истоке Волхова до $2,75 \times 10^6$ кл/мл в устье Шелони. За период исследований наблюдалось равномерное распределение микроорганизмов по акватории. Средняя за два года общая численность бактериопланктона в летний период составляла $1,70 \times 10^6$ кл/мл в поверхностном слое воды и $1,56 \times 10^6$ кл/мл в придонном горизонте (ср. в столбе воды $1,63 \times 10^6$ кл/мл). Вертикальное распределение бактериопланктона было практически равномерным, что связано, как указывалось выше, с мелководностью озера и интенсивным ветровым перемешиванием [Капустина, 1984¹, 1990].

По данным других исследований [Экосистема оз. Ильмень..., 1997] летом (июль) 1978, 1983, 1985 и 1986 гг. средняя величина общей численности бактерий в воде оз. Ильмень составляла (1,6, 5,5, 5,1, 5,8) $\times 10^6$ кл/мл соответственно. Данные авторов за 1978 г., практически, совпадали с нашими за 1978 и 1980 гг. Сопоставление результатов разных авторов за ряд лет обнаруживает резкий подъём ОЧБ в период с 1978 по 1983 гг. (в 3,2–3,4 раза), тогда как с 1983 по 1986 гг. происходили лишь незначительные колебания этой величины.

Общая численность бактерий в воде является одним из показателей трофического статуса водоёмов [Кузнецов, 1970; Сорокин, 1973 и др.]. Определение трофического статуса производится в первую очередь по концентрации фосфора и уровню развития фитопланктона и может не всегда совпадать с таковым по микробиологическим параметрам. Тем не ме-

нее, натурные микробиологические данные хорошо согласуются с величинами численности микроорганизмов, рассчитанными по уравнению зависимости между концентрациями хлорофилла и бактериопланктона [Bird, Kalff, 1984; Boulion, Hakanson 2003]. Современные классификации, как правило, включают количественные характеристики, как бактерио-, так и фитопланктона. Основываясь на средней за вегетационный сезон величине общей численности бактериопланктона ($4,1 \times 10^6$ кл/мл) трофический статус оз. Ильмень можно оценить, как пограничный между мезотрофным и слабо эвтрофным [Копылов, Косолапов, 2007]. Если исключить из расчётов аномально низкую концентрацию бактерий в истоке Волхова осенью ($1,03 \times 10^6$ кл/мл при максимальной по акватории численности сапрофитов), вышеуказанная величина равна $4,2 \times 10^6$ кл/мл, т.е. соответствует нижнему порогу численности для слабо эвтрофных водоёмов. На основании исследований фитопланктона оз. Ильмень, проведённых в конце прошлого столетия, озеро относилось к мезотрофно-эвтрофному типу [Авинская, 1983; Лаврентьева, 2003]. Более современные литературные данные практически отсутствуют. За период 2003–2020 гг., судя по среднегодовым концентрациям общего фосфора в воде, в большинстве случаев Ильмень имел эвтрофный статус, хотя в отдельные годы озеро характеризовалось как мезотрофно-эвтрофный водоём [Фрумин, Терещенко, 2022]. По обилию фитопланктона в настоящее время Ильмень также относится к типично эвтрофным водоёмам [личное сообщение О.А. Павловой]. Оценка трофического статуса оз. Ильмень по общей численности бактериопланктона несколько ниже, чем по обилию фитопланктона и концентрации общего фосфора. Вероятно, степень совпадения оценки по различным показателям зависит от конкретных сроков проведения исследований, определяющих различные стадии развития альгоценозов и, соответственно, численность бактериопланктона, прямо зависящую от органического вещества фитопланктона. Особенно это может быть существенно для мелководных с быстрым водообменом и интенсивным ветровым перемешиванием водоёмов, к которым относится оз. Ильмень.

Данные по общей численности микроорганизмов и интенсивности протекания микробиологических процессов в оз. Ильмень в летний период в конце 70-х гг. прошлого столетия позволяли отнести его к слабо мезотрофным водоёмам [Капустина, 1984; Капустина, 1990], а в 80-х – к мезотрофным [Экосистема оз. Ильмень..., 1997]. Повышение уровня развития бактериопланктона в 2022 г., отчасти, может быть результатом применения в настоящее время

более современного метода подсчёта микроорганизмов. Однако вряд ли это может полностью объяснить переход озера в пограничное состояние между мезотрофным и слабо эвтрофным. Тем более что, как указывалось выше, по концентрации общего фосфора и уровню развития фитопланктона в настоящее время Ильмень является эвтрофным озером. По-видимому, дело в прогрессирующем эвтрофировании оз. Ильмень, что не может не затрагивать все сообщества биоты. Необходимо учесть, что ретроспективные данные относятся исключительно к летнему периоду, когда наблюдается наиболее высокий уровень развития планктонных сообществ, и являются средними величинами весьма немногочисленных наблюдений (1–4 наблюдения в разные годы). Более того, к сожалению, неизвестно в каких частях озера отбирались пробы. В наиболее мелководных частях озера (например, Аркадский залив) по нашим данным 1978 и 1980 гг. ОЧБ была почти в 2 раза выше, чем в центре. А в настоящей статье использована средняя величина общей численности бактерий за вегетационный сезон 2022 г. на всей акватории. Поэтому, весьма вероятно, что повышение уровня трофии озера по общей численности бактерий за последние 25 лет более существенно.

Соотношение различных морфотипов микроорганизмов является косвенным показателем загрязнения водоёма органическим веществом. Преобладание палочковидных форм может свидетельствовать о более высокой концентрации и низкой степени минерализации органического вещества в воде. При интенсивном загрязнении водоёма доля палочковидных форм может существенно возрастать (до 80%), в значительном количестве появляются вибрионы (10% и более), численность кокков снижается до 10% и менее [Кожова, Дутова, 1989; Киреева, 2007]. Различные соотношения морфотипов бактериальных клеток, по-видимому, определяются вариативностью состояния сообщества фитопланктона, как основного источника лабильного органического вещества для бактерий крупных водоёмов. На протяжении периода исследований на всей акватории численность кокков существенно превышала количество палочковидных клеток (ср. за сезон: кокки – 64,6±4,1%, палочки – 35,4±4,1%), что может косвенно свидетельствовать об отсутствии существенного загрязнения оз. Ильмень аллохтонным органическим веществом. Максимальные величины численности палочковидных форм, отмечавшиеся в мае (36,1±4,3%), по-видимому, отражали интенсивное поступление аллохтонного органического вещества в озеро во время паводка. Корреляции между ОЧБ и количеством палочковидных/кокковидных форм бактерий обнаружено не было. Близкие соотно-

шения морфотипов бактериальных клеток отмечались в Ладожском озере в 2018–2019 гг.: среднелетние величины численности кокков составляли 64,4±4,5% и 61,1±4,6% соответственно, палочек – 35,6±4,5% и 38,9±4,6% соответственно. В 2022 г. аналогичные величины были равны 67±3,7% и 33,0±3,7% [Капустина, Митрукова, 2021].

Максимальные величины ОМЧ 22 °С и 37 °С на акватории озера в сезонном аспекте наблюдались в весенний период. В это время наиболее значительные численности сапрофитов обоих температурных режимов были найдены на акваториях, близких к устьям притоков, а низкие – в центральной части озера. Во время весеннего паводка с водными массами притоков в озеро поступает значительное количество органического вещества, тогда как в центре озера, ещё заполненном минерализованными зимними водами, его концентрация относительно низкая [Богословский, Кириллова, 1973]. В августе количество бактерий вышеупомянутых групп снижалось примерно на порядок. Возможно, это связано со специфическими особенностями оз. Ильмень, когда во время межени (летний период) наблюдается самый низкий уровень воды в водоёме. В маловодные годы наблюдается преобладание меженичных вод не только в приустьевых участках, но и в центральном районе озера [Богословский, Кириллова, 1973], а летом 2022 г. уровень воды в озере был низким. В августе пространственное распределение обеих групп сапрофитов носило более равномерный характер, по-видимому, в связи с интенсивным перемешиванием водных масс. В отличие от сапрофитов, растущих при 22 °С, численность сапрофитов при 37 °С монотонно снижалась от мая к сентябрю. Осенью максимальный уровень развития сапрофитов обоих температурных режимов отмечался в истоке Волхова, несмотря на низкую общую численность бактериопланктона, о чём упоминалось выше. Статистически значимой прямой зависимости численности сапрофитов обеих групп от общей численности бактериопланктона обнаружено не было.

Численность сапрофитных микроорганизмов используют в качестве косвенного показателя присутствия в воде легкоусвояемых органических веществ, причём, не только и не столько в абсолютном, но и в относительном исчислении [Романенко 1979; Корш, Артемова, 1978; Копылов, Косолапов, 2007]. Количественное соотношение между общей численностью микроорганизмов (ОЧБ) и численностью гетеротрофных бактерий (либо обратное соотношение, что не суть важно), растущих на агаризованной питательной среде при 22 °С (ОМЧ 22 °С), используется для оценки качества воды [Романенко, 1979; Руковод-

ство по методам..., 1982³; Перетрухина и др., 2011]. В весенний период, по значениям соотношений ОЧБ и ОМЧ 22 °С, качество воды оз. Ильмень на большей части акватории (кроме устья р. Мсты, ст. 2 и устья р. Ниша, ст. 4) соответствовало категории «чистые воды» («олигосапробные»). Водные массы в районе рек Мсты и Ниши соответствовали категории «умеренно-загрязнённые воды» и, соответственно, «β – мезосапробные воды» (табл. 1), что вполне понятно, так как во время весеннего паводка в притоки поступает терригенный сток с водосбора. Летом водные массы на всей акватории озера соответствовали категории «чистые воды», что соответствовало «олигосапробности». В конце сентября, судя по значениям соотношений ОЧБ и ОМЧ 22 °С, качество воды оз. Ильмень на большей части акватории (кроме истока р. Волхов, ст. 1) соответствовало категории «чистые воды» («олигосапробные»). В истоке Волхова водные массы характеризовались как «умеренно загрязнённые» («β- мезосапробные»), из-за аномально низкой ОЧБ, значение соотношения ОЧБ/ОМЧ 22 °С также уменьшается. Причины аномально низкой численности бактерий в истоке Волхова, как уже указывалось выше, непонятны.

Соотношение численности гетеротрофов при разных температурах инкубации позволяет судить об интенсивности и степени завершённости процессов бактериального самоочищения. Разница между ОМЧ при 22 °С и при 37 °С более выражена при завершении процесса самоочищения. Сближение численности сапрофитов обеих групп свидетельствует о существенном загрязнении водоёма органическим веществом [Корш, Артемова, 1978; МУК 4.2.1884–04; Паршуков, Сидорова, 2010]. Для определения степени завершённости процессов самоочищения был введён коэффициент самоочищения Кс (ОМЧ 22 °С/ ОМЧ 37 °С). Считается, что при завершении процессов самоочищения коэффициент равен 4 и выше [Перетрухина, Блинова, 2011; Перетрухина и др., 2011].

На протяжении всего периода исследований численность сапрофитов, растущих при 22 °С, превышала таковую сапрофитов, растущих при 37 °С, но в разной степени. Весной значения Кс на акватории колебались в интервале 4,1–47,7, что свидетельствовало о завершённости процессов самоочищения. В мае водные массы в районе рек Мсты и Ниши характеризовались как «умеренно-загрязнённые» («β-мезосапробные») (табл. 1). Однако величины коэффициента Кс на обеих станциях велики – 45,7 и 9,6 соответственно (табл. 1), т.е. загрязнения водных масс легкоокисляемым органическим веществом не наблюдалось (например, фекальное загрязнение). Можно предположить, что

в мае концентрация легкоокисляемого органического вещества в озере относительно невелика, так как уровень развития фитопланктона невысок, а с терригенным стоком в воду поступают, в основном, трудноокисляемые органические вещества. В конце августа, как указывалось выше, ОМЧ 22 °С превышали ОМЧ 37 °С на всех станциях. Однако абсолютные величины Кс значительно снижаются и варьируют от 1,7 до 4,6 на ст. 7 (табл. 1), что указывает на незавершённость процессов самоочищения на основной части акватории. Определяемая численность сапрофитов колеблется не только при попадании в водоём загрязнений, но и в зависимости от сезонных факторов, наличия органических веществ, при интенсивном размножении автохтонной микрофлоры. В летний период разница в показателях уменьшается, а в зимний увеличивается [Корш, Артемова, 1978]. Аналогичная ситуация (низкие значения Кс – 1,5–2,4) наблюдалась в начале осени 2020 г. в пелагиали Ладожского озера (глубины 70–150 м), где вряд ли можно было предположить наличие загрязнения. В июне значения Кс в этом же районе были значительно выше (около 7) [Белозерова, Капустина, 2021]. По всей вероятности, снижение значения Кс в Ильмене в конце августа объяснялось значительным поступлением в воду легкоокисляемого органического вещества (так же как в Ладожском озере) в связи с повышением температуры воды и интенсивным развитием фитопланктона. В оз. Ильмень поступление органического вещества за счёт фотосинтеза, в среднем, почти в два раза превышает его поступление с речными водами [Смирнова, 1980; Матвеев и др., 1990; Экосистема озера Ильмень ..., 1997]. В конце сентября значения Кс вновь существенно повышаются (1,7–26,9), что свидетельствует о завершении процессов самоочищения, по-видимому, в связи со снижением концентрации легкоокисляемого органического вещества в воде озера.

Р. Волхов является связующим звеном между оз. Ильмень и Ладожским оз. и оказывает непосредственное влияние на южную часть (в основном, на Волховскую губу) Ладоги. Именно южная мелководная зона является основным местом размножения и нагула многих видов рыб [Кудерский, 2013]. Поэтому важно знать, как трансформируются водные массы оз. Ильмень в системе Ильмень – р. Волхов – Ладожское оз. По нашим данным в весенний и летние периоды 2022 г. водные массы в истоке Волхова соответствовали категории «чистые воды», а в конце сентября – категории «умеренно загрязнённые».

По результатам исследований бентических сообществ р. Волхов (макрозообентос, индексы Гуднайта и Уитлея) на всём протяжении реки, воды только от-

дельных её участков (например, исток Волхова) могли считаться «условно чистыми» («β-, α-мезосапробными»). Качество вод варьировало от «слабо загрязнённые» до «очень грязные» [Аршаница, 1988; Курашов и др., 2020], что являлось следствием поступления в Волхов бытовых и промышленных стоков городов Великий Новгород, Кириши, Волхов, Новая Ладога. По летним (июль) данным 1980 г. [Капустина, 1984¹, 1990], максимальная общая численность бактериопланктона ($2,75 \times 10^6$ кл/мл) в реке наблюдалась ниже г. Великий Новгород, что, скорее всего, связано с поступлением в воду бытовых стоков. В истоке Волхова ОЧБ колебалась в интервале $(0,90-1,80) \times 10^6$ кл/мл. Ниже по течению концентрация микроорганизмов периодически снижалась (до $1,3 \times 10^6$ кл/мл), снова повышаясь ниже городов (например, ниже г. Краснофарфоровское), составляя в устье Волхова $2,22 \times 10^6$ кл/мл. По микробиологическим показателям (ОМЧ, ОКБ, ТКБ) в 2013–2014 гг. на протяжении реки водные массы характеризовались как «чистые» и «слабо загрязнённые» («олигосапробные» и «β-мезосапробные»), однако, в устьевом участке характеризовались как «загрязнённые» («α-мезосапробные»). Обычно в реках с большой антропогенной нагрузкой максимальные значения большинства биологических параметров наблюдаются в устьевой части. Необходимо отметить, что оценки качества вод по планктонным и бентосным сообществам далеко не всегда совпадают, так как бентос отражает долговременные воздействия, тогда как планктон характеризует ситуацию в момент отбора проб. Особенно это касается лентических экосистем. В июне 2020 г. в устье Волхова наблюдались высокие значения ОЧБ и ОМЧ при 37 °С, а также превышение установленного норматива численности общих колиформных и термотолерантных колиформных (ТКБ). Поскольку все общие колиформные бактерии здесь являлись термотолерантными, норматив ТКБ для всех видов водопользования был превышен в 50 раз, т.е. в воде присутствовало свежее фекальное загрязнение. Это может быть следствием воздействия коммунальных стоков г. Новая Ладога и/или влиянием загрязнения, попадающего в воду на всем протяжении р. Волхов и концентрирующегося в устье [Белозерова, Капустина, 2021].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании средних за вегетационный сезон 2022 г. величин общей численности бактериопланктона, трофический статус оз. Ильмень оценивался как пограничный между мезотрофным и слабо эвтрофным, тогда как в конце 70-х и в середине 80-х гг. прошлого столетия характеризовался как слабо ме-

зотрофный и мезотрофный соответственно. В течение периода исследований по количественным соотношениям ОЧБ/ОМЧ 22 °С водные массы большей части акватории оз. Ильмень соответствовали категории «чистые воды» («олигосапробные»). Весной и осенью более низким качеством вод выделялись приустьевые участки рек Мсты и Ниши и исток р. Волхов, где воды характеризовались как «умеренно загрязнённые» («β-мезосапробные») соответственно. В настоящее время водные массы оз. Ильмень являются благоприятной средой обитания для водных биоресурсов. За время исследований численность сапрофитов, растущих при 22 °С, всегда превышала таковую при 37 °С, что косвенно свидетельствует об интенсивности процессов самоочищения. Весной и осенью количественные соотношения ОМЧ 22 °С / ОМЧ 37 °С (коэффициент самоочищения Кс) указывали на завершенность процессов самоочищения. В конце августа абсолютные величины Кс значительно снижались, что свидетельствует о незавершенности процессов самоочищения на акватории озера.

В истоке Волхова в зависимости от сезона обнаруживались «чистые» или «слабо загрязнённые» (сентябрь) озёрные воды. В устьевом участке реки, по различным показателям, водные массы соответствовали категориям «грязные» и «очень грязные» из-за попадания в воду различного рода стоков. В Волховскую губу Ладожского озера с водами Волхова (трансформированными водами оз. Ильмень) поступает значительное количество автохтонного и аллохтонного органического вещества, биогенных элементов, что способствует поддержанию более высокого, нежели в остальных районах, уровня количественного развития бактериопланктона в южной прибрежной части Ладоги.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Гостемы Новгородского филиала ФГБНУ «ВНИРО» «Оценка состояния, распределения, численности и воспроизводства водных биоресурсов, а также среды их обитания» 5.1.10, № гос. регистрации 086–00007–22–01 при поддержке Гостемы Института озераведения СПб ФИЦ РАН FMNG-2019–0001. № гос. регистрации: АААА-А19–119031890106–5.

ЛИТЕРАТУРА

- Авинская Е.В. 1981. Сезонная динамика фитопланктона озера Ильмень (по данным 1978 г.) // Сборник научных Трудов ГосНИОРХ. Т. 161. С. 97–103.
- Авинская Е.В. 1983. Роль некоторых лимнологических факторов в формировании фитопланктона оз. Ильмень // Сборник научных Трудов ГосНИОРХ. Т. 196. С. 108–112.
- Аршаница Н.М. 1988. Материалы ихтиотоксикологических исследований в бассейне Ладожского озера // Сборник научных Трудов ГосНИОРХ. Т. 285. С. 12–23.
- Белозерова Д.В., Капустина Л.Л. 2021. Санитарно-микробиологическая характеристика среды обитания водных биоресурсов в Ладожском озере // Труды ВНИРО. Т. 185. С. 94–104. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–94–104.
- Богословский Б.Б., Кириллова В.А. 1973. Водные массы озёр с различным водообменом // Вопросы современной лимнологии / С.В. Калесник ред. Л.: Наука. С. 102–114.
- Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Корнева Л.Г., Кузнецова И.А., Столбунова В.Н. 2007. Комплексная оценка экологического состояния мелководий Рыбинского и Горьковского водохранилищ // Биология внутренних вод. № 4. С. 3–8.
- Дружинин Г.В., Короткевич О.Е., Смирнова Т.С. 1983. О связи развития зоопланктона с распределением водных масс в оз. Ильмень // Биология внутренних вод. Инф. Бюллетень. № 57. С. 15–19.
- Капустина Л.Л. 1990. Микробиологические процессы трансформации органического вещества в экосистеме Ладожского озера. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: МГУ им. М.В. Ломоносова. 24 с.
- Капустина Л.Л., Митрукова Г.Г. 2021. Бактериопланктон // Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата / С.А. Кондратьев, Ш.Р. Поздняков, В.А. Румянцев ред. М.: РАН. С. 323–336.
- Киреева И.Ю. 2007. Морфобиологические и структурные показатели бактериопланктона как биоиндикаторы // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: ЛЕМА. С. 191–193.
- Кожова О.М., Дутова Н.В. 1989. Морфологическое разнообразие планктонных бактерий как показатель качества вод // Гидробиологический журнал. Т. 25. № 1. С. 42–48.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных водоёмов // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. СПб.: ЛЕМА. С. 176–181.
- Корш Л.Е., Артемова Т.З. 1978. Ускоренные методы санитарно-бактериологического исследования воды. М.: Медицина. 272 с.
- Крючков А.М. 2013. Распространение вод притоков на акватории озера // Ладога. СПб.: Нестор-История. С. 168–175.
- Кудерский Л.А. 2013. Биоресурсы и рыболовство // Ладога. СПб.: Нестор-История. С. 397–412.
- Кудерский Л.А. 2017. Избранные труды. Исследования по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Том 5. Сборник научных Трудов ГосНИОРХ. Т. 344. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 592 с.
- Кузнецов С.И. 1970. Микрофлора озёр и её геохимическая деятельность. М.: Наука. 440 с.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука. 285 с.
- Кузьмина И.А., Кузнецова О.В. 2014. Анализ результатов гидро- и геохимического мониторинга озера Ильмень. // Вестник Новгородского ГУ. № 76. С. 69–73.
- Курашов Е.А., Аршаница Н.М., Стекольников А.А., Барбашова М.А., Гребцов М.Р. 2020. Воспроизводство рыб и беспозвоночных при воздействии загрязняющих веществ // Международный вестник ветеринарии. № 3. С. 105–115.
- Лаврентьева Г.М. 2003. Исторический обзор гидробиологических исследований // Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озёр. Труды IV Межд. симп., Великий Новгород, 2–6.09.2002 / И.И. Иванов ред. СПб.: СПбГУ. С. 130–133.
- Матвеев А.А., Резников С.А., Зозуля С.С., Якунина О.В. 1990. Гидрохимическая и гидробиологическая характеристика озёр Ильмень // Гидрохимические материалы. Т. 108. С. 124–135.
- Науменко М.А., Каретников С.Г., Гузиватый В.В., Крючков А.М., Поздняков Ш.Р. 2015. Озеро Ильмень: определение морфометрических характеристик на основе цифровой модели // Водные ресурсы. Т. 42. № 5. С. 467–475. DOI: 10.7868/S0321059615050120.
- Паршуков А.Н., Сидорова Н.А. 2010. Бактериальное самоочищение водоёмов рыбохозяйственного назначения // Учёные записки Петрозаводского ГУ. № 8. С. 14–17.
- Перетрухина А.Т., Блинова Е.И. 2011. Бактериальное самоочищение озёр г. Мурманска // Международный журнал экспериментального образования. № 6. С. 12.
- Перетрухина А.Т., Богданова О.Ю., Макаревич Е.В., Мищенко Е.С., Новикова А.Н. 2011. Разработка методологии микробиологического мониторинга водных экосистем бассейна Кольского залива // Фундаментальные исследования. № 1. С. 22–28.
- Романенко В.И. 1979. Микробиологические показатели качества воды и методы их определения // Водные ресурсы. № 6. С. 140–153.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1982. / В.А. Абакумов ред. М.: Гидрометеиздат. 56 с.
- Смирнова Л.Ф. 1980. Ориентировочный расчёт баланса биогенов, минеральных и органических веществ озера Ильмень (1971–1975) // Сборник научных Трудов ГосНИОРХ. Т. 155. С. 11–19.
- Сорокин Ю.И. 1973. Бактериальная продукция в водоёмах. // Итоги науки и техники. Общая экология, биоценология, гидробиология. Т. 1. С. 47–101.
- Фрумин Г.Т., Терещенко О.В. 2022. Трофический статус озера Ильмень (по данным 2003–2020 годов) // Труды КарелНЦ РАН. № 6. С. 50–57. DOI: 10.17076/lim1555.
- Экосистема озера Ильмень и его поймы. 1997. / Ю.Н. Сергеев ред. СПб.: СПбГУ. 275 с.
- Bird D.F., Kalff J. 1984. Empirical relationship between bacterial abundance and chlorophyll concentrations in fresh and marine waters // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. P. 1015–1023.
- Boulion V.V., Hakanson L.A. 2003. A new general dynamic model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes // Ecol. Model. V. 160. P. 91–114.

- Cole J.J., Findlay S., Pace M.L.* 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 43. P. 1–10.
- Porter K.G., Feig Y.S.* 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. // *Limnology Oceanography*. № 25. P. 943–948.
- ### REFERENCES
- Avinskaya E.V.* 1981. Seasonal dynamics of phytoplankton of Lake Ilmen (according to 1978 data) // *Col. Scientific papers GosNIORKh.* V. 161. P. 97–103 (In Russ.).
- Avinskaya E.V.* 1983. The role of some limnological factors in the formation of phytoplankton of the lake. Ilmen // *Col. Scientific papers GosNIORKh. Methods of studying the state of the forage base of fishery reservoirs.* V. 196. P. 108–112 (In Russ.).
- Arshanitsa N.M.* 1988. Materials of ichthyotoxicological studies in the Ladoga Lake basin // *Col. Scientific papers GosNIORKh.* V. 285. P. 12–23 (In Russ.).
- Belozerova D.V., Kapustina L.L.* 2021. Sanitary and microbiological characteristics of the habitat of aquatic bioresources in Lake Ladoga // *VNIRO Proceedings.* V. 185. C. 94–104 (In Russ.). DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–94–104.
- Bogoslovsky B.B., Kirillova V.A.* 1973. Water masses of lakes with different water exchange // *Questions of modern limnology / S.V. Kalesnik.* ed. Leningrad: Nauka. P. 102–114 (In Russ.).
- Dzyuban A.N., Kosolapov D.B., Korneva L.G., Kuznetsova I.A., Stolbunova V.N.* 2007. Comprehensive assessment of the ecological state of the shallow waters of the Rybinsk and Gorky reservoirs // *Biology of inland waters.* No. 4. P. 3–8. (In Russ.).
- Druzhinin G.V., Korotkevich O.E., Smirnova T.S.* 1983. On the relationship of zooplankton development with the distribution of water masses in the lake Ilmen // *Biology of inland waters.* Inf. Bulletin. No. 57. P. 15–19. (In Russ.).
- Kapustina L.L.* 1990. Microbiological processes of organic matter transformation in the ecosystem of Lake Ladoga. PhD tes. in biol. sciences. Moscow: Moscow State University. 24 c. (In Russ.).
- Kapustina L.L.* 2013. Bacterioplankton of Lake Ladoga // *Ladoga.* St. Petersburg: Nestor-history. P. 289–298. (In Russ.).
- Kapustina L.L., Mitrukova G.G.* 2021. Bacterioplankton // *The current state and problems of anthropogenic transformation of the ecosystem of Lake Ladoga in a changing climate.* / S.A. Kondratiev, Sh.R. Pozdnyakov, V.A. Rumyantsev eds. P. 323–336. (In Russ.).
- Kireeva I. Yu.* 2007. Morphobiological and structural indicators of bacterioplankton as bioindicators // *Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems.* St. Petersburg: LEMA. P. 191–193. (In Russ.).
- Kozhova O.M., Dutova N.V.* 1989. Morphological diversity of planktonic bacteria as an indicator of water quality // *Hydrobiological Journal.* V. 25. No. 1. P. 42–48. (In Russ.).
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B.* 2007. Microbiological indicators of eutrophication of freshwater reservoirs // *Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems.* St. Petersburg: LEMA. P. 176–181. (In Russ.).
- Korsh L.E., Artemova T.Z.* 1978. Accelerated methods of sanitary and bacteriological examination of water. Moscow: Medicine. 272 p. (In Russ.).
- Kryuchkov A.M.* 2013. The distribution of tributary waters in the water area of the lake // *Ladoga.* St. Petersburg: Nestor-History. P. 168–175. (In Russ.).
- Kudersky L.A.* 2013. Bioresources and fisheries // *Ladoga.* St. Petersburg: Nestor-History. P. 397–412. (In Russ.).
- Kudersky L.A.* 2017. Selected papers. Research in ichthyology, fisheries and related disciplines. V. 5. *Col. Scientific papers GosNIORKh.* V. 344. Moscow-St. Petersburg: Association of Scientific publications of the KMK. 592 p. (In Russ.).
- Kuznetsov S.I.* 1970. The microflora of lakes and its geochemical activity. Moscow: Nauka. 440 p. (In Russ.).
- Kuznetsov S.I., Dubinina G.A.* 1989. Methods of studying aquatic microorganisms. Moscow: Nauka. 285 p. (In Russ.).
- Kuzmina I.A., Kuznetsova O.V.* 2014. Analysis of the results of hydro- and geochemical monitoring of Lake Ilmen // *Bulletin of the Novgorod SU.* No. 76. P. 69–73. (In Russ.).
- Kurashov E.A., Arshanitsa N.M., Stekolnikov A.A., Barbashova M.A., Grebtsov M.R.* 2020. Reproduction of fish and invertebrates under the influence of pollutants // *International Bulletin of Veterinary Medicine.* No. 3. P. 105–115. (In Russ.).
- Lavrentieva G.M.* 2003. Historical review of hydrobiological research // *Protection and rational use of water resources of Lake Ladoga and other large lakes.* Proc. of the IV Intern. Symp. Veliky Novgorod. 2–6.09.2002. / I.I. Ivanov ed. St. Petersburg: St. Petersburg SU. P. 130–133. (In Russ.).
- Matveev A.A., Reznikov S.A., Zozulya S.S., Yakunina O.V.* 1990. Hydrochemical and hydrobiological characteristics of Lake Ilmen // *Hydrochemical materials.* V. 108. P. 124–135. (In Russ.).
- Naumenko M.A., Karetnikov S.G., Guzevaty V.V., Kryuchkov A.M., Pozdnyakov S.R.* 2015. Lake Ilmen: determination of morphometric characteristics based on a digital model // *Water resources.* V. 42. No. 5. P. 467–475. (In Russ.).
- Parshukov A.N., Sidorova N.A.* 2010. Bacterial self-purification of fishery reservoirs // *Scientific notes of Petrozavodsk SU.* No. 8. P. 14–17. (In Russ.).
- Peretrukhina A.T., Blinova E.I.* 2011. Bacterial self-purification of Murmansk lakes // *International J. of Experimental Education.* No. 6. P. 12. (In Russ.).
- Peretrukhina A. T., Bogdanova O. Yu., Makarevich E. V., Mishchenko E.S., Novikova A.N.* 2011. Development of methodology for microbiological monitoring of aquatic ecosystems of the Kola Bay basin // *Fundamental research.* No. 1. P. 22–28. (In Russ.).
- Romanenko V.I.* 1979. Microbiological indicators of water quality and methods of their determination // *Water resources.* No. 6. P. 140–153. (In Russ.).
- Guidelines on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments 1982 / V.A. Abakumov* ed. M.: Hydrometeoizdat. 56 p. (In Russ.).
- Smirnova L.F.* 1980. Approximate calculation of the balance of biogens, mineral and organic substances of Lake Ilmen (1971–1975) // *Col. Scientific papers GosNIORKh.* V. 155. C. 11–19.

- Sorokin Yu.I.* 1973. Bacterial production in reservoirs. // Results of science and technology. General ecology, biocenology, hydrobiology. T. 1. P. 47–101. (In Russ.).
- Frumin G.T., Tereshchenko O.V.* 2022. Trophic status of Lake Ilmen (according to 2003–2020 data) // Proceedings of the Karelian SC of the RAS. No. 6. P. 50–57. (In Russ.).
- Ecosystem of Lake Ilmen and its floodplain 1997* // Yu.N. Sergeev ed. St. Petersburg: St. Petersburg SU. 275 p. (In Russ.).
- Bird D.F., Kalff J.* 1984. Empirical relationship between bacterial abundance and chlorophyll concentrations in fresh and marine waters // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 41. P. 1015–1023.
- Boulion V.V., Hakanson L.A.* 2003. A new general dynamic model to predict biomass and production of bacterioplankton in lakes // Ecol. Model. V. 160. P. 91–114.
- Cole J.J., Findlay S., Pace M.L.* 1988. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: A cross-system overview // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 43. P. 1–10.
- Porter K.G., Feig Y.S.* 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // Limnology Oceanography. № 25. P. 943–948.

Поступила в редакцию 06.04.2023 г.

Принята после рецензии 09.06. 2023 г.