

## Характеристика бактериопланктона Камских водохранилищ в летний период 2022 года

© 2026. М. В. Уманская, к. б. н., с. н. с.,

Е. С. Краснова, м. н. с.,

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,  
Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук,  
445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10,  
e-mail: mvumansk67@gmail.com, Krasnova-eck@mail.ru

В работе дана характеристика размерно-морфологической структуры и пространственного распределения гетеротрофного бактериопланктона в Нижнекамском, Воткинском и Камском водохранилищах в августе–сентябре 2022 г. Общая численность гетеротрофного бактериопланктона в исследованных водоёмах изменялась в пределах  $(1,9–8,7) \cdot 10^6$  кл./мл (в среднем  $(3,8 \pm 1,2) \cdot 10^6$  кл./мл), биомасса – 44,1–190,8 мкг С/л ( $91,0 \pm 29,3$  мкгС/л), что соответствует мезотрофно-эвтрофному уровню продуктивности водохранилищ. В составе бактериопланктона преобладали мелкие одиночные свободноплавающие гетеротрофные бактерии, преимущественно кокки и коккобациллы. С севера на юг вниз по течению р. Камы происходило увеличение общей численности и биомассы бактерий, и также возрастала доля агрегированных бактерий. В устьевых участках притоков численность бактерий в 1,5–2,0 раза превышала таковую на прилегающих участках водохранилища. Агрегированный бактериопланктон был преимущественно ассоциирован с частицами детрита и вносил большой вклад в общую численность бактерий в основном в устьевых участках притоков. Пикодетритные частицы постоянно присутствовали во всех пробах и по массе превосходили биомассу бактериопланктона в 2,8 раза, а их наибольшее количество обнаружено в устьях притоков. Вода во всех водохранилищах каскада соответствовала IV (загрязнённого) классу качества по численности бактериопланктона.

**Ключевые слова:** гетеротрофные бактерии, детрит, пространственное распределение, каскад Камских водохранилищ.

## Heterotrophic bacterioplankton in the Kama reservoirs in summer 2022

© 2026. M. V. Umanskaya ORCID: 0000-0003-2097-4913

E. S. Krasnova ORCID: 0000-0002-4062-9774

Samara Federal Research Scientific Center RAS,  
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS,  
10, Komzina St., Togliatti, Russia, 445003,  
e-mail: mvumansk67@gmail.com, krasnova-eck@mail.ru

The paper describes the size-morphological structure and spatial distribution of heterotrophic bacterioplankton in the Nizhnekamskoe, Votkinskoe and Kamskoe Reservoirs in August – September 2022. The total abundance of heterotrophic bacterioplankton in the studied reservoirs varied within the range of  $(1.91–8.74) \cdot 10^6$  cells/mL (on average  $(3.8 \pm 1.2) \cdot 10^6$  cells/mL), biomass – 44.1–190.8 µg C/L ( $91.0 \pm 29.3$  µg C/L), which corresponds to the mesotrophic-eutrophic level of productivity. The composition of bacterioplankton was dominated by small single free-floating heterotrophic bacteria, mainly cocci and cocobacilli. Unicellular filamentous cells constantly present in the samples during the observation period, and were an integral component of heterotrophic bacterioplankton, despite their small abundance at most stations. In the mouth areas of the tributaries, the number of bacteria was 1.5–2.0 times higher than in the adjacent areas of the reservoirs. This may be due to the fact that mouth areas are a kind of barrier between the tributary and the reservoir, where transformation and accumulation of river flow occur, i.e. they represent ecotones characterized, among other things, by an increase in the abundance of organisms. Aggregated bacterioplankton was mainly associated with detritus particles and made a significant contribution to the total abundance of bacteria, mainly in the mouth areas of tributaries. Picodetritic particles were constantly present in all samples and exceeded the mass of bacterioplankton by 2.8 times, and their greatest number was found in the mouths of tributaries. The water in all reservoirs of the cascade corresponded to the IV (polluted) quality class in terms of the number of bacterioplankton.

**Keywords:** heterotrophic bacteria, detritus, spatial distribution, the Kama reservoirs' cascade.

Микроорганизмы – это одна из самых многочисленных и разнообразных групп гидробионтов, которые являются основными участниками разнообразных биогеохимических процессов в водоёмах [1–3]. Гетеротрофный бактериопланктон играет главную роль в деструкции органического вещества и является важным пищевым объектом микрозоопланктона, включая простейших [4–6], а его вклад в суммарную биомассу планктона и степень участия в планктонных пищевых сетях существенно зависят от условий среды и типа водного объекта [7]. Бактерии, обладая высокой скоростью реагирования на изменения условий среды, служат индикаторами качества вод и состояния экосистемы [8].

Детрит представляет большой интерес при исследовании экологии бактериопланктона, так как аккумулирует на своей поверхности растворённые в воде органические вещества, а за счёт значительной агрегированности бактериопланктоном служит ценным источником пищи для многих видов планктонных организмов (простейших, коловраток, ракообразных) [9]. В связи с этим изучение детрита и его структурных показателей имеет большое значение для исследования деструкционных процессов в водоёмах и свидетельствует о его существенной роли в водных экосистемах.

Цель данной работы – определить численность, биомассу и размерно-морфологическую

структуру гетеротрофного бактериопланктона Камских водохранилищ в условиях многофакторного антропогенного воздействия.

### Объекты и методы исследования

Кама – крупнейший приток Волги, как по длине реки и площади бассейна, так и по водности. В настоящее время Кама представляет собой каскад из трёх водохранилищ, различающихся по времени создания, площади водосбора и морфометрическим показателям (табл. 1). В отличие от других водохранилищ каскада, большая часть водосборной территории Камского водохранилища заболочена [10]. На всех водохранилищах мелководные участки составляют существенную часть акватории (табл. 1), поэтому пробы отбирали как на глубоководных станциях, так и на мелководье (табл. 2).

Исследования проводили с 30 августа по 7 сентября 2022 г. на всём протяжении исследованных водохранилищ. Всего было отобрано и проанализировано 43 интегральные пробы воды, в том числе 10 – в Нижнекамском, 20 – в Воткинском и 13 – в Камском водохранилище. Станции были расположены как на глубоководных, так и на мелководных участках водохранилищ (табл. 2). Пробы воды на всех станциях отбирали послойно с интервалом 1 м от поверхности до дна батометром Пата-

Таблица 1 / Table 1  
Основные морфометрические характеристики водохранилищ (по [11, 12])  
Main morphometric characteristics of reservoirs (based on [11, 12])

Показатель Indicator	Водохранилище / Reservoir		
	Нижнекамское Nizhnekamskoe	Воткинское Votkinskoe	Камское Kamskoe
Годы заполнения / Years of filling	1978	1961–1964	1954–1956
Общая площадь, км <sup>2</sup> / Total area, km <sup>2</sup>	1080	1065	1910
Объём, км <sup>3</sup> / Volume, km <sup>3</sup>	2,9	9,36	12,2
Нормальный подпорный уровень, м Normal backwater level, m	72	89	22
Длина, км / Length, km	270	360	350
Максимальная ширина, км Maximum width, km	15	9	14
Средняя глубина, м Average depth, m	3,3	8,8	6,4
Максимальная глубина, м Maximum depth, m	20,0	28,0	30
Площадь водосбора, км <sup>2</sup> Drainage basin, km <sup>2</sup>	366000	184000	168000
Площадь мелководий (с глубиной до 2 м), % Area of shallow waters (with depth up to 2 m), %	49,8	11,3	19,4

ласа. Интегральные пробы получали путём смешивания равного объёма воды, отобранной с каждого горизонта станции. Одновременно с отбором гидробиологических проб измеряли некоторые физико-химические показатели воды многопараметрическим зондом Aqua TROLL 500 (температура, рН, электропроводность, цветность), прозрачность по диску Секки. Отобранные пробы фиксировали раствором формалина до конечной концентрации 4 %. Для учёта бактериопланктона и детрита пробы воды концентрировали фильтрованием через мембранные нитроцеллюлозные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм.

Общую численность бактериопланктона и количество детритных частиц определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии (микроскоп Leica DM 5500 В, увеличение ×1000) с использованием флуорохрома DAPI (“Sigma-Aldrich”, Германия) [13–15]. Удельную массу клеток принимали равной единице, общую биомассу рассчитывали по [16]. Биомассу выражали в единицах органического углерода и рассчитывали, исходя из данных по содержанию углерода в клетках бактерий и частицах детрита [4, 14].

Статистическую обработку полученных результатов осуществляли с использованием программы Excel. Класс качества воды по бактериологическим показателям оценивали в соответствии с классификацией из РД 52.24.309-92.

### Результаты и обсуждение

**Абиотические условия.** Средняя прозрачность воды по диску Секки в водохранилищах изменялась в пределах 0,8–1,9 м (табл. 2), что соответствует мезотрофно-эвтрофному уровню продуктивности [17]. Активная реакция

(рН) воды всех водохранилищ была близкой к нейтральной, различия между показателями в разных водохранилищах были выражены слабо (табл. 2). По уровню минерализации, вода исследованных водохранилищ (табл. 2) относится к средне- и умереннопресной [18]. По величине цветности Нижнекамское водохранилище является мезоолигогумозным; Воткинское и Камское – мезогумозными [18]. Цветность воды в целом снижалась от верхний Камского водохранилища к нижнему участку Нижнекамского, что связано с поступлением большого количества гуминовых соединений с заболоченной части водосборной территории Камского водохранилища [10]. В период исследования температура воды возрасла с севера на юг (табл. 2). Такое изменение температуры воды может быть связано как с широтной зональностью, так и изменением среднесуточной температуры воздуха, так как во время работы на Нижнекамском водохранилище она составляла 23,2 °С, на Воткинском – 13,9 °С, и на Камском – 8,3 °С.

**Гетеротрофный бактериопланктон.** Общая численность гетеротрофного бактериопланктона (ОЧБ) и его биомасса в Нижнекамском водохранилище варьировали в довольно широких пределах  $(2,2–8,7) \cdot 10^6$  кл./мл и 63,5–190,8 мкг С/л, соответственно. В Воткинском водохранилище ОЧБ изменялась в пределах  $(2,6–6,2) \cdot 10^6$  кл./мл, биомасса – 58,4–338,4 мкг С/л. Общая численность бактерий в Камском водохранилище колебалась от  $1,9 \cdot 10^6$  до  $4,7 \cdot 10^6$  кл./мл, а общая биомасса – от 44,1 до 104,6 мкг С/л. Степень изменчивости ОЧБ в водохранилищах различна: коэффициент вариации изменялся от 39,2 % в Нижнекамском до 22,5 % в Воткинском водохранилище. Средние показатели общей численности и биомассы бактериопланктона

Таблица 2 / Table 2

Физико-химическая характеристика станций отбора  
Physicochemical characteristics of sampling stations

Водохранилище Reservoir	Глубина, м Depth, m	Прозрачность, м Transparence, m	Температура, °С Temperature, °С	рН	Цветность, °Pt Color, °Pt	Электропроводность, мкСм/см Cond, μS
Нижнекамское Nizhnekamskoe	3,0–16 7,4 ± 4,8	1,2–1,9 1,5 ± 0,3	22,3–25,2 23,4 ± 1,0	6,8–7,6 7,1 ± 0,2	25–45 36,1 ± 6,5	188–864 330 ± 209
Воткинское Votkinskoe	2,0–22 8,3 ± 6,5	0,8–1,5 1,3 ± 0,2	14,6–22,3 17,8 ± 2,0	6,9–7,4 7,1 ± 0,1	30–50 42 ± 5	181–389 299 ± 58
Камское Kamskoe	2,0–21,5 6,3 ± 5,9	0,8–1,7 1,3 ± 0,2	11,2–17,9 15,5 ± 2,0	7,0–7,4 7,2 ± 0,1	35–50 46,8 ± 5,6	290–826 400 ± 139

Примечание: над чертой – min–max, под чертой – среднее значение ± стандартное отклонение.  
Note: min–max is above the line, average value ± standard deviation is below the line.

для каждого водохранилища показаны на рисунке 1, причём в устьевых участках притоков всех водохранилищ оба показателя были выше, чем на русловых станциях. Это может быть связано с тем, что устьевые участки являются своего рода барьерами между притоком и водохранилищем, где происходят процессы трансформации и аккумуляции речного стока, т. е. представляют собой экотоны, характеризующиеся увеличением обилия организмов [19–21]. Аналогичный эффект ранее мы наблюдали в устьевой части р. Сок (Саратовское водохранилище) [23]. При этом в районе крупных промышленных центров не выявлено существенного снижения или увеличения численности или биомассы бактериопланктона.

Судя по численности бактериопланктона в исследуемый период качество воды в каскаде Камских водохранилищ соответствует IV классу (загрязнённая вода), за исключением устьевых участков исследованных притоков – V класс (грязная вода).

**Детритные частицы.** Детрит – постоянный компонент водных экосистем, который, наряду с бактериями и водорослями, является пищевым ресурсом для организмов более высоких трофических уровней [9]. Во всех пробах Камских водохранилищ присутствовали детритные частицы, при этом их количество было существенно ниже численности бактерий, а масса на большинстве станций выше, чем биомасса бактериопланктона (рис. 1, 2). Это

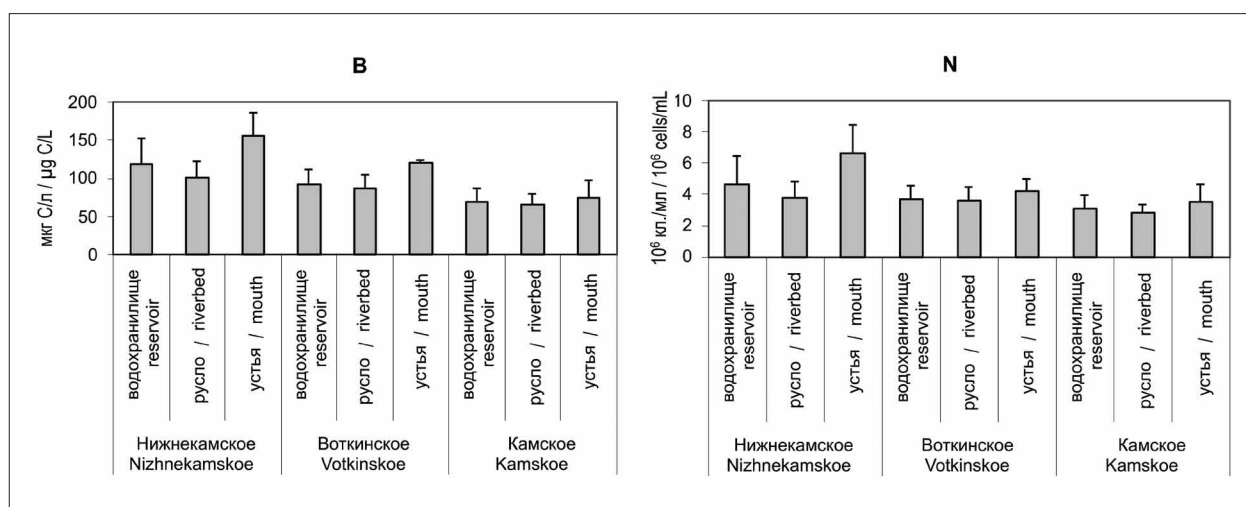


Рис. 1. Биомасса (B, мкг С/л) и численность (N, млн. кл./мл) гетеротрофных бактерий в каскаде Камских водохранилищ  
 Fig. 1. Biomass (B, µg C/L) and abundance (N,  $\cdot 10^6$  cells/mL) of heterotrophic bacteria in the Kama reservoirs' cascade

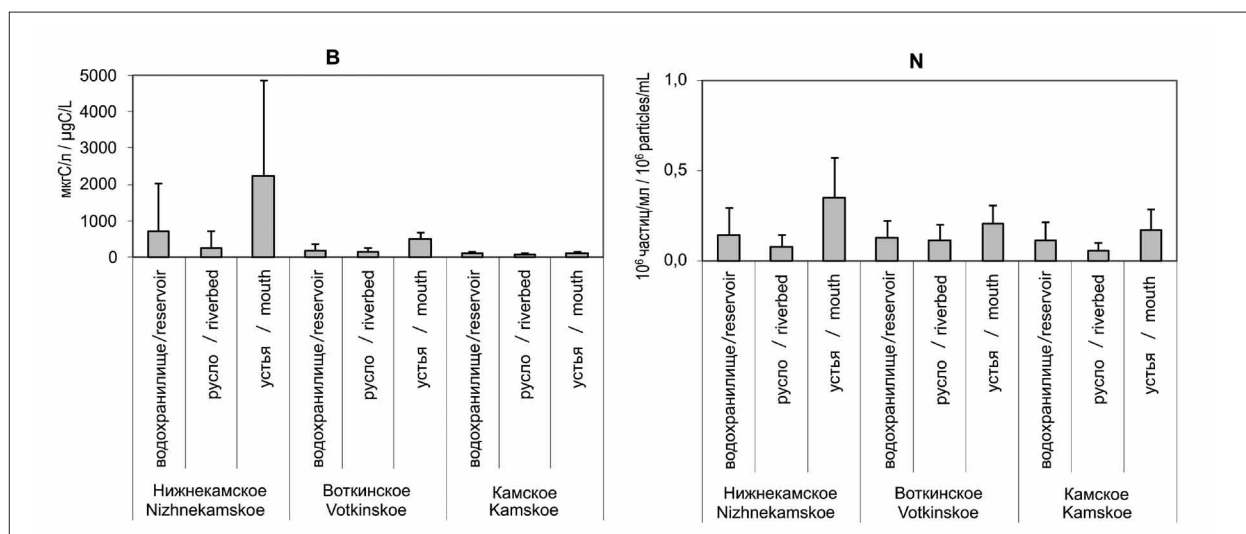
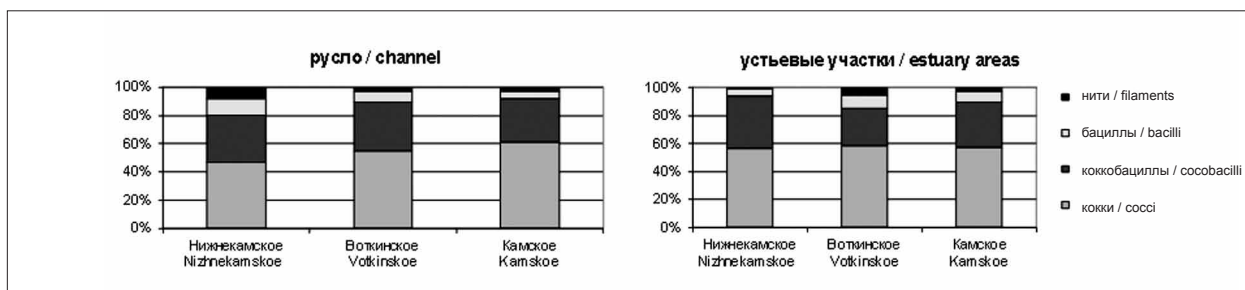
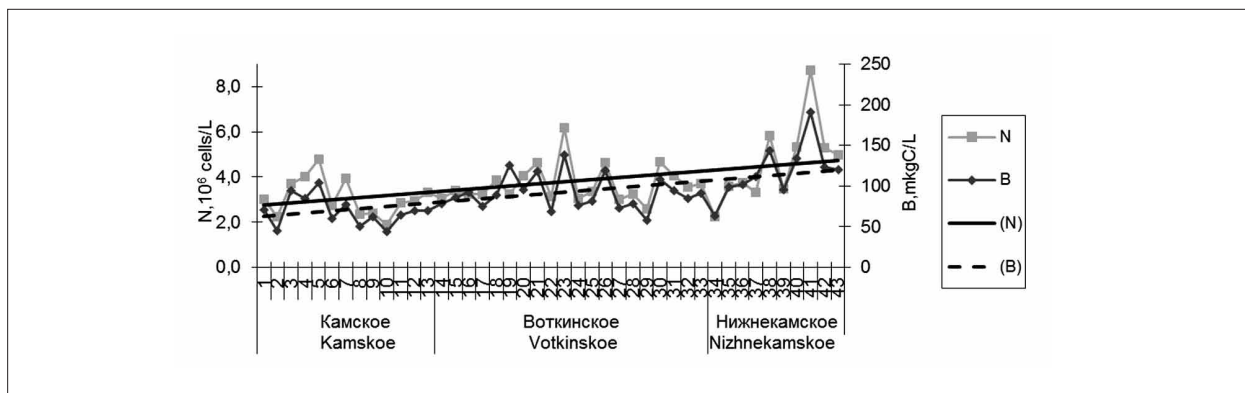


Рис. 2. Масса (B, мкг С/л) и количество (N,  $\cdot 10^6$  частиц/мл) детритных частиц в исследованных водохранилищах  
 Fig. 2. Weight (B, µg C/L) and quantity (N,  $\cdot 10^6$  particles/mL) of detrital particles in the studied reservoirs



**Рис. 3.** Вклад отдельных морфологических групп клеток в общую численность гетеротрофного бактериопланктона, в % по биообъёму  
**Fig. 3.** The contribution of individual morphological groups of heterotrophic bacterioplankton to the total abundance, in % by biovolume



**Рис. 4.** Численность (N, млн. кл./мл) и биомасса (B, мкг С/л) гетеротрофных бактерий на станциях отбора. Линейный тренд для численности (N) и биомассы (B)  
**Fig. 4.** Abundance (N,  $\cdot 10^6$  cells/mL) and biomass (B,  $\mu\text{g C/L}$ ) of heterotrophic bacteria at sampling stations. Linear trend for abundance (N) and biomass (B)

связано с тем, что размеры детритных частиц, как правило, превышают размеры гетеротрофных бактерий. Размер детритных частиц (рассчитанный в соответствии с [15]) в каскаде Камских водохранилищ изменялся от 0,61 до 29,14 мкм, в среднем же составлял 2,63 мкм. Максимальное количество детритных частиц отмечалось в Нижнекамском водохранилище (рис. 2), куда они в большом количестве попадают из притоков.

**Размерно-морфологическая структура бактериопланктона.** Размер и форма бактериальных клеток – важный показатель, отражающий взаимоотношения по типу хищник–жертва между бактериями и их основными потребителями – простейшими в водных экосистемах [23]. В условиях сильного трофического давления простейших в сообществе начинают доминировать устойчивые к выеданию морфотипы, такие как мелкие клетки, крупные агрегаты и нити [24–27].

Размеры бактериальных клеток в исследованных водохранилищах варьировали от 0,3 до 100 мкм по длине и от 0,020 до 12,8 мкм<sup>3</sup> по объёму. В сообществе бактериопланктона всех

водохранилищ доминировали кокки и коккобациллы (рис. 3). Одноклеточные нитевидные клетки являлись неотъемлемой составляющей гетеротрофного бактериопланктона, несмотря на их малую численность на большей части станций (рис. 3). Более половины ОЧБ водохранилищ (~63 %) формировалось за счёт мелких клеток (со средней длиной 0,58 мкм и объёмом 0,07 мкм<sup>3</sup>), устойчивых к поеданию простейшими, что может свидетельствовать о значительном прессе последних.

Агрегированный бактериопланктон в основном был представлен клетками, ассоциированными с частицами детрита и, значительно реже, с крупными клетками фитопланктона. На собственно водохранилищных станциях его доля составляла  $3,5 \pm 2,3$  % ОЧБ. В устьях рек Обва, Тулва, Ик и Иж, более 90 % бактерий было агрегировано с детритом, а в устьях прочих притоков средняя доля агрегированного планктона составляла около 5 %. Надо отметить, что, по сравнению с соседними русловыми станциями, на всех устьевых станциях доля агрегированного планктона была более высокой, что вполне соответствует повы-

шенному содержанию детрита в них (рис. 2). Единственное исключение – русловая ст. 79 у г. Оса (Воткинское водохранилище) в районе паромной переправы. Около 90 % бактерий здесь были ассоциированы с частицами детрита, но причины такой аномалии не ясны.

Исследуемые водохранилища характеризуются высоким уровнем развития бактериопланктона. Мы предполагаем, что это может быть связано со временем отбора проб (конец лета – начало осени), когда для бактерий доступно большое количество растворённых органических веществ, образовавшихся в период летнего максимума в развитии фитопланктона [4]. Наибольшая ОЧБ, биомасса, средний объём клеток и процент агрегированных бактерий были зарегистрированы в Нижнекамском водохранилище. В каскаде Камских водохранилищ отмечено увеличение численности и биомассы бактерий с севера на юг вниз по течению реки (рис. 4). Подобный характер изменения численности в каскаде Камских водохранилищ был зафиксирован в 2014 и 2016 гг. для планктонных инфузорий [28].

### Заключение

В каскаде Камских водохранилищ в 2022 г. были исследованы станции с широким диапазоном абиотических условий и антропогенной нагрузки. Общая численность и биомасса бактерий варьировали в пределах  $(1,9-8,7) \cdot 10^6$  и  $44,1-190,8$  мкг С/л, соответствующих мезоэвтрофному уровню продуктивности. Оба показателя в общем увеличивались в широтном направлении с севера на юг вниз по течению реки. Изменения размерно-морфологической структуры бактериопланктона Камских водохранилищ были разнонаправленными и представляли собой результат совместного воздействия различных комплексов антропогенных и природных факторов на каждой отдельной станции. В целом, полученные результаты указывают на то, что воды притоков оказывают большее влияние на численность и размерную структуру бактериопланктона, чем промышленные источники загрязнения (крупные города, переправы, гидротехнические сооружения). В составе бактериопланктона Камских водохранилищ в исследованный период преобладали мелкие одиночные свободноплавающие гетеротрофные бактерии, устойчивые к выеданию простейшими, что свидетельствует о значительном прессе последних. Пикодетритные частицы, несмотря на небольшую численность, присутствовали в

большинстве исследованных проб, но основное их поступление в водохранилища происходило с водами притоков. Вода всех водохранилищ каскада соответствовала IV классу качества (загрязнённая вода) по численности бактериопланктона.

*Отдельно авторы выражают признательность за помощь в отборе проб с. н. с. С. В. Быковой (Институт экологии Волжского бассейна РАН) и с. н. с. Н. Г. Тарасовой (Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина) за любезно предоставленные данные физико-химических параметров.*

*Работа выполнена в рамках темы государственного задания Института экологии Волжского бассейна-филиал СамНЦ РАН № 1024032600218-3-1.6.20.*

### Литература

1. Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озёрах. Л.: Наука, 1981. 212 с.
2. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
3. Romanenko A.V. Seasonal dynamics of the structural and functional organization of heterotrophic bacterioplankton in the mouth area of the Small Il'd River // Inland Water Biol. 2023. V. 16. Suppl. 1. P. 67–74. doi: 10.1134/S199508292307012X
4. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2008. 377 с.
5. Callieri C., Karjalainen S.M., Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy // J. Plankton Res. 2002. V. 24. No. 8. P. 785–796. doi: 10.1093/plankt/24.8.785
6. Gilbert J.J. Food niches of planktonic rotifers: diversification and implications // Limnol. Oceanogr. 2022. V. 67. No. 10. P. 2218–2251. doi: 10.1002/lno.12199
7. Raven J.A. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton // Funct. Ecol. 1998. V. 12. No. 4. P. 503–513. doi: 10.1046/j.1365-2435.1998.00233.x
8. Олейник Г.Н., Юришинец В.И., Старосила Е.В. Бактериопланктон и бактериобентос как биологические индикаторы состояния водных экосистем // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46. № 6. С. 38–51.
9. Садчиков А.П., Остроумов С.А. Экологическое и трофическое значение детрита в водоёмах // Рыбное хозяйство. 2017. № 2. С. 65–69.
10. Комлев А.М. Реки Пермского края. Пермь: ООО Алекс-Пресс, 2011. 144 с.

11. Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник) / Отв. ред. Г.С. Розенберг, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.

12. Правила использования водных ресурсов Нижнекамского водохранилища на р. Кама. М.: Росводресурсы, 2014. 132 с.

13. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. No. 5. P. 943–948. doi: 10.4319/lo.1980.25.5.0943

14. Mostajir B., Dolan J.R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus: DAPI Yellow Particles (DYP) // *Aquat. Microb. Ecol.* 1995. V. 9. P. 259–266. doi: 10.3354/ame009259

15. Chateauvert C.A., Lesack L.F.W., Bothwell M.L. Abundance and patterns of transparent exopolymer particles (TEP) in Arctic floodplain lakes of the Mackenzie River Delta // *J. Geophys. Res. G: Biogeosci.* 2012. V. 117. No. G4. Article No. G04013. doi: 10.1029/2012JG002132

16. Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.

17. Carlson R.E. A trophic state index for lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1977. V. 22. No. 2. P. 361–369. doi: 10.4319/lo.1977.22.2.0361

18. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.

19. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

20. Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / ред. А.В. Крылов, А.И. Цветков, С.Э. Болотов. Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с.

21. Законнов В.В., Поддубный С.А., Законнова А.В., Касьянова В.В. Осадкообразование в зонах переменного подпора водохранилищ Волжского каскада // *Водные ресурсы.* 2010. Т. 37. № 4. С. 425–433.

22. Уманская М.В., Рахуба А.В., Краснова Е.С. Влияние суточного гидрологического режима на бактериопланктон устьевой области р. Сок // *Проблемы изучения краевых структур биоценозов: Мат. 3-й Междунар. конф. Саратов, 2–4 октября 2012 г. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2012. С. 123–126.*

23. Pernthaler J., Sattler B., Šimek K., Schwarzenbacher A., Psenner R. Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. No. 3. P. 255–263. doi: 10.3354/ame010255

24. Jürgens K. Predation on bacteria and bacterial resistance mechanisms: comparative aspects among different predator groups in aquatic systems // *Predatory Prokaryotes. Microbiology Monographs. V. 4.* / Ed. E. Jurkevitch. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. P. 57–92. doi: 10.1007/7171\_053

25. Salcher M.M. Same same but different: ecological niche partitioning of planktonic freshwater prokaryotes //

*J. Limnol.* 2014. V. 73. No. 1. P. 74–87. doi: 10.4081/jlimnol.2014.813

26. Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Быкова С.В., Шерышева Н.Г. Экология сообществ бактерий и свободноживущих инфузорий малых водоёмов Самарской Луки. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. 193 с.

27. Kuznetsova E.V., Kosolapov D.B., Krylov A.V. Changes in size-morphological structure of bacterioplankton in freshwater environments of Svalbard // *Contemp. Probl. Ecol.* 2022. V. 15. No. 2. P. 139–146. doi: 10.1134/S199542552202007X

28. Bykova S.V. Free-living ciliates of the deepwater part of the Kama Reservoirs // *Inland Water Biol.* 2023. V. 16. No. 2. P. 237–254. doi: 10.1134/S1995082923020037

## References

1. Drabkova V.G. Zonal change in the intensity of microbiological processes in lakes. Leningrad: Nauka, 1981. 212 p. (in Russian).

2. Romanenko V.I. Microbial processes of production and destruction of organic matter in inland aquatic environments. Leningrad: Nauka, 1985. 295 p. (in Russian).

3. Romanenko A.V. Seasonal dynamics of the structural and functional organization of heterotrophic bacterioplankton in the mouth area of the Small Il'd River // *Inland Water Biol.* 2023. V. 16. Suppl. 1. P. 67–74. doi: 10.1134/S199508292307012X

4. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. Bacterioplankton of the Upper and Middle Volga reservoirs. Moskva: Izdatelstvo SGU, 2008. 377 p. (in Russian).

5. Callieri C., Karjalainen S.M., Passoni S. Grazing by ciliates and heterotrophic nanoflagellates on picocyanobacteria in Lago Maggiore, Italy // *J. Plankton Res.* 2002. V. 24. No. 8. P. 785–796. doi: 10.1093/plankt/24.8.785

6. Gilbert J.J. Food niches of planktonic rotifers: Diversification and implications // *Limnol. Oceanogr.* 2022. V. 67. No. 10. P. 2218–2251. doi: 10.1002/lno.12199

7. Raven J.A. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton // *Funct. Ecol.* 1998. V. 12. No. 4. P. 503–513. doi: 10.1046/j.1365-2435.1998.00233.x

8. Oleynik G.N., Yurishinets V.I., Starosila E.V. Bacterioplankton and bacteriobenthos as biological indicators of the aquatic ecosystem state // *Hydrobiological journal.* 2010. V. 46. No. 6. P. 38–51 (in Russian).

9. Sadchikov A.P., Ostroumov S.A. Ecological and trophic role of detritus in water bodies // *Rybnoe khozyaystvo.* 2017. No. 2. P. 65–68 (in Russian).

10. Komlev A.M. Perm Krai rivers. Perm: Alex-Press LLC, 2011. 144 p. (in Russian).

11. Kuibyshev reservoir (scientific information guide) / Eds. G.S. Rozenberg, L.A. Vykhristyuk. Togliatti: IEVB RAN, 2008. 123 p. (in Russian).

12. Rules for the use of water resources of the Nizhnekamsk reservoir on the Kama River. Moskva: Rosvodresursy, 2014. 132 p. (in Russian).

13. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. No. 5. P. 943–948. doi: 10.4319/lo.1980.25.5.0943
14. Mostajir B., Dolan J.R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus: DAPI Yellow Particles (DYP) // *Aquat. Microb. Ecol.* 1995. V. 9. P. 259–266. doi: 10.3354/ame009259
15. Chateauvert C.A., Lesack L.F.W., Bothwell M.L. Abundance and patterns of transparent exopolymer particles (TEP) in Arctic floodplain lakes of the Mackenzie River Delta // *J. Geophys. Res. G: Biogeosci.* 2012. V. 117. No. G4. Article No. G04013. doi: 10.1029/2012JG002132
16. Kuznetsov S.I., Dubinina G.A. Methods of studying aquatic microorganisms. Moskva: Nauka, 1989. 288 p. (in Russian)
17. Carlson R.E. A trophic state index for lakes // *Limnol. Oceanogr.* 1977. V. 22. No. 2. P. 361–369. doi: 10.4319/lo.1977.22.2.0361
18. Kitaev S.P. Basic general limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the RAS, 2007. 395 p. (in Russian).
19. Odum Yu. Fundamentals of ecology. Moskva: Mir, 1975. 740 p. (in Russian).
20. Hydroecology of lowland water reservoir tributaries' mouth / Ed. A.V. Krylov, A.I. Tsvetkov, S.E. Bolotov. Yaroslavl: Filigran Publ., 2015. 466 p. (in Russian).
21. Zakonnov V.V., Poddubnyy S.A., Zakonnova A.V., Kas'yanova V.V. Sedimentation in variable-backwater zones of Volga chain reservoirs // *Water Resour.* 2010. V. 37. No. 4. P. 462–470. doi: 10.1134/S0097807810040056
22. Umanskaya M.V., Rakhuba A.V., Krasnova E.S. Daily hydrological regime effect on bacterioplankton of the mouth area of the Sok River // *Problems of studying marginal structures of biocenoses: materialy 3 Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii.* Saratov, October 2–4, 2012. Saratov: of Saratov University Publ., 2012. P. 123–126 (in Russian).
23. Pernthaler J., Sattler B., Šimek K., Schwarzenbacher A., Psenner R. Top-down effects on the size-biomass distribution of a freshwater bacterioplankton community // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. V. 10. No. 3. P. 255–263. doi: 10.3354/ame010255
24. Jürgens K. Predation on bacteria and bacterial resistance mechanisms: comparative aspects among different predator groups in aquatic systems // *Predatory Prokaryotes. Microbiology Monographs.* V. 4. / Ed. E. Jurkevitch. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag, 2007. P. 57–92. doi: 10.1007/7171\_053
25. Salcher M.M. Same same but different: ecological niche partitioning of planktonic freshwater prokaryotes // *J. Limnol.* 2014. V. 73. No. 1. P. 74–87. doi: 10.4081/jlimnol.2014.813
26. Zharikov V.V., Gorbunov M.Yu., Umanskaya M.V., Bykova S.V., Sherysheva N.G. Ecological features of bacterioplankton development in Samara Luka small eutrophic lakes. Tolyatti: IEVB RAN, 2007. 193 p. (in Russian).
27. Kuznetsova E.V., Kosolapov D.B., Krylov A.V. Changes in size-morphological structure of bacterioplankton in freshwater environments of Svalbard // *Contemp. Probl. Ecol.* 2022. V. 15. No. 2. P. 139–146. doi: 10.1134/S199542552202007X
28. Bykova S.V. Free-living ciliates of the deepwater part of the Kama Reservoirs // *Inland Water Biol.* 2023. V. 16. No. 2. P. 237–254. doi: 10.1134/S1995082923020037