

*На правах рукописи*

МАКСИМЕНКО Светлана Юрьевна

**СТРУКТУРА МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ  
В БАРЬЕРНЫХ ЗОНАХ ВПАДЕНИЯ  
ОСНОВНЫХ ПРИТОКОВ ОЗЕРА БАЙКАЛ**

03.02.08 – Экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Иркутск – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки  
Лимнологическом институте Сибирского отделения Российской академии наук

**Научный руководитель:** доктор биологических наук  
**Земская Тамара Ивановна**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук  
**Саловарова Валентина Петровна**  
кандидат биологических наук  
**Косолапов Дмитрий Борисович**

**Ведущая организация:** Дальневосточный Федеральный  
университет

Защита состоится 13 апреля 2012 г. в 13:00 часов на заседании диссертационного  
совета Д 212.074.07 при ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет» по  
адресу: 666003, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, ауд. 219.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИГУ по адресу: 664003, г. Иркутск,  
ул. Бульвар Гагарина, 24.

Отзывы просим направлять ученому секретарю диссертационного совета по адресу:  
664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ.

Тел. / факс: (3952) 241855; e-mail: dissovet07@gmail.com.

Автореферат разослан 12 марта 2012 года.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
к.б.н., доцент



А.А. Приставка

## Общая характеристика работы

**Актуальность работы.** Устьевые области рек – место контакта и взаимодействия двух водных масс (речной и озёрной) с различными физическими, химическими и биологическими свойствами. Одновременно устья рек представляют собой природные барьеры на пути поступления стока воды, наносов, растворённых веществ речного происхождения в озёра. Между этими водными массами располагается довольно обширная зона смешения (т.н. барьерная зона), в пределах которой происходят наиболее активные процессы трансформации свойств речной воды, что наглядно показано на примерах зон впадения рек в моря и океаны (Liss, 1976; Лисицын, 1974, 1994; Емельянов, 1998; Гордеев, 2004; Лопатин и др., 2000). Подобные процессы происходят и в районах впадения рек в пресноводные водоёмы (Kenzaka et al., 1998; del Giorgio et al., 2002).

В процессах трансформации свойств воды большая роль принадлежит микробным сообществам, которые осуществляют круговорот биогенных веществ, обеспечивают функционирование пищевой цепи, благодаря чему органическое вещество вновь вовлекается в пищевые цепи водной толщи. В барьерных зонах бактериопланктон обеспечивает деструкцию 40-60% органического вещества водной толщи (Woodwell et al., 1973; Fuhrman et al., 1982; Kirchner et al., 1985; Виноградов, 1987; и др.). Микроорганизмы осуществляют до 30-75% круговорота азота, показана их существенная роль и в преобразованиях соединений фосфора (Sorokin, 1971; Jackson, 1985).

Воды крупных притоков оз. Байкал (Селенга, Верхняя Ангара, Баргузин и др.) отличаются от вод Байкала по содержанию взвешенных и органических веществ, растворённых солей, биогенных элементов и планктонных организмов. В зоне смешения речных и озёрных вод отмечается постепенная смена речного комплекса водорослей на озёрный, увеличивается численность фитопланктона и его первичная продукция (Вотинцев и др., 1963, 1965; Шимараев, 1971; Поповская, 1975; Богданов, 1978; Тарасова, 1992; Сороковикова и др., 2000, 2006). Общая численность микроорганизмов, численность органотрофов и бактериальная активность (гетеротрофная ассимиляция углекислоты) также претерпевают изменения в этих зонах (Максимов и др., 2002). Выполненные ранее микробиологические работы ограничивались определением количественных показателей бактериопланктона, а его филогенетический состав и таксономическое разнообразие оставались неисследованными. В связи с этим была поставлена **цель работы**:

Исследовать особенности количественной и филогенетической структуры микробных сообществ в барьерных зонах впадения трёх наиболее крупных притоков оз. Байкал и установить связь с некоторыми экологическими факторами.

### **Задачи исследования:**

1. Исследовать особенности распределения общей численности микроорганизмов, культивируемых органотрофных бактерий и гетеротрофную ассимиляцию углекислоты в зонах впадения рек и взаимосвязь данных параметров с экологическими характеристиками.
2. Оценить состояние водных экосистем барьерных зон впадения по количественным показателям бактериопланктона.
3. Провести количественную оценку распределения представителей основных филогенетических классов и групп микроорганизмов в зонах впадения крупных рек в оз. Байкал и оценить их вклад в структуру микробных сообществ.

4. Исследовать таксономический состав микроорганизмов, входящих в состав микробных сообществ изучаемых районов сравнительным анализом структуры нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 16S рРНК.

**Научная новизна:** Впервые исследована филогенетическая структура микробных сообществ основных притоков оз. Байкал, оценен вклад различных классов и групп микроорганизмов в структуру сообществ.

Выявлены особенности распределения доминирующих представителей микробного сообщества с учётом конкретных экологических факторов, установлены наиболее значимые таксоны микроорганизмов в зонах с высокой функциональной активностью.

Получен банк данных рибосомальных последовательностей некультивируемых микроорганизмов, выделенных из водной толщи зон смешения речных вод с озёрными.

**Практическая значимость.** Проведённые комплексные исследования зон впадения крупных рек в оз. Байкал дают возможность оценить состояние бактериопланктона в данных зонах в современный период, выявить изменения в количественных показателях структуры микробных сообществ по сравнению с отмечаемыми ранее (База данных «Бактериопланктон р. Селенги, ее дельты и барьерной зоны Селенгинского мелководья оз. Байкал» – свидетельство № 2006620011 Роспатент РФ).

Данные по общей численности микроорганизмов, численности органотрофов и их соотношению позволяют охарактеризовать качество воды при различных гидрологических условиях, установить зоны, где происходят процессы деструкции органического вещества. Результаты работы могут быть использованы для оценки современного состояния микробных сообществ приустьевых зон и учтены при разработке рекомендаций по охране озера Байкал.

Выявленные таксоны микроорганизмов, доминирующие в зонах с наибольшей функциональной активностью, характеризуются как активные деструкторы органического вещества и различных химических соединений, поступающих с речного водосбора. Среди этих групп можно более целенаправленно вести поиск активных штаммов микроорганизмов для биотехнологических целей.

Полученная в данной работе библиотека последовательностей фрагментов гена 16S рРНК (JN255165-JN255180) пополняет банк известных байкальских последовательностей и может быть использована для конструирования специфичных праймеров и зондов для быстрого и эффективного анализа структуры водного микробного сообщества.

#### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. В барьерных зонах впадения крупных притоков оз. Байкал основные структурные показатели микробных сообществ (общая численность микроорганизмов, численность культивируемых органотрофных бактерий и вклад *Eubacteria* в ОЧМ) коррелируют с температурой воды. Характер распределения данных показателей зависит от гидрологических и геоморфологических особенностей района.
2. Количественная структура микробных сообществ свидетельствует о стабильности качества вод в барьерных зонах основных притоков оз. Байкал.
3. В филогенетической структуре микробных сообществ зон впадения доминируют *Eubacteria*, *Archaea* характеризуются минорным вкладом. В устьях рек преобладают *Cytophaga-Flavobacteria*, среди *Eubacteria* с различным

вкладом детектируются основные классы протеобактерий: *Alpha*-, *Beta*-, *Gamma*proteobacteria. При удалении от устья реки изменяется соотношение классов *Proteobacteria*, в зоне смешения доминируют представители филума *Actinobacteria*, в 7 км от устья – *Planctomyces*.

**Апробация работы.** Основные положения диссертации докладывались на российских и международных конференциях и совещаниях: FEMS Congress of European Microbiologists (Slovenia, 2003); на трёх Международных байкальских Симпозиумах «Микроорганизмы в экосистемах озёр, рек, водохранилищ» (Иркутск, 2004, 2008, 2011); The First Baikal Workshop on Evolutionary Biology (Irkutsk, 2004); на IV и V Верещагинских Байкальских конференциях (2005, 2010); «Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами» (Улан-Удэ-Улан-Батор, 2004); «Основные факторы и закономерности формирования дельт и их роль в функционировании водно-болотных экосистем в различных ландшафтных зонах» (Улан-Удэ, 2005); на IX Съезде Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006); III Международная научная конференция «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Нарочь-Минск, 2007); 1<sup>st</sup> International Symposium «Use of algae for monitoring rivers» (Luxembourg, 2009); 1<sup>st</sup> International Conference «Survey of Mongolian aquatic ecosystems in a changing climate: Results, new approaches and future outlook» (Mongolia, 2010).

**Публикации.** По результатам исследования опубликовано 27 научных работ, из них 7 статей в рецензируемых изданиях, рекомендованных в действующем перечне ВАК, 1 глава в совместной монографии и 18 тезисов конференций. Российским агентством по патентам зарегистрирована база данных «Бактериопланктон р. Селенги, ее дельты и барьерной зоны Селенгинского мелководья оз. Байкал» (свидетельство № 2006620011 РОСПАТЕНТ РФ. Дата регистрации 10.01.2006г.).

**Личный вклад автора.** Диссертационная работа является результатом исследований автора, выполненных согласно планам НИР в отделе микробиологии Лимнологического института СО РАН, в рамках базовых проектов и проектов по программе Президиума РАН. Фактические данные получены автором при его непосредственном участии в экспедиционных и лабораторных работах, включая отбор проб, подготовку специальных сред, реактивов, анализ и обобщение полученных результатов. Измерение температуры и удельной электропроводности воды проведено сотрудником лаборатории гидрологии и гидрофизики н.с. В.Г. Ивановым, гетеротрофная ассимиляция углекислоты оценена сотрудником Института общей и экспериментальной биологии СО РАН к.б.н., н.с. С.П. Бурюхаевым. Секвенирование проведено в ЦКП «Секвенирование ДНК» (г. Новосибирск).

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов и списка литературы. Работа изложена на 120 страницах, содержит 30 рисунков и 8 таблиц. Список литературы включает 177 наименования, из которых 91 – отечественных и 86 – зарубежных изданий.

Автор выражает искреннюю благодарность д.б.н. Т.И. Земской за научное руководство и поддержку в работе, сотрудникам отдела микробиологии за всестороннюю помощь, а также сотрудникам лаборатории гидрохимии: к.г.н. Л.М. Сороковиковой, к.г.н. И.В. Томберг, сотрудникам лаборатории гидрологии и гидрофизики: д.г.н. М.Н. Шимараеву, к.г.н. В.Н. Синюковичу, н.с. В.Г. Иванову, сотруднику лаборатории геносистематики н.с. Т.И. Трибой.

## Содержание работы

### Глава 1. Обзор литературы

Приведены литературные данные по выполненным ранее исследованиям зон впадения рек в «приёмный водоём». Большое количество работ посвящено зонам впадения рек в солёные водоёмы – моря и океаны. Освещены факты применения молекулярно-биологических подходов для оценки структуры микробных сообществ и описания их таксономического состава.

Дана физико-географическая характеристика районов исследования, рассмотрены гидрологические особенности зон впадения основных притоков Байкала и обобщены результаты по микробиологическим исследованиям, проведённым ранее в данных зонах впадения.

### Глава 2. Объекты и методы исследования

#### *Физико-химическая характеристика объектов исследования*

В качестве объектов были исследованы микробные сообщества барьерных зон впадения крупных притоков оз. Байкал – рр. Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин.

Река Селенга является самым крупным притоком оз. Байкал. В среднем за год она приносит около 30 км<sup>3</sup> воды, что составляет половину всего притока в озеро. При впадении в Байкал р. Селенга образует обширную дельту площадью около 1800 км<sup>2</sup>.

Река Верхняя Ангара – второй по величине приток оз. Байкал, впадает в залив Ангарский сор, образуя обширную дельту с множеством протоков, рукавов и озер-стариц (Ресурсы ..., 1973). В отличие от Селенгинского мелководья и Баргузинского залива, где глубины в приустьевой области не превышают 50 м, в зоне смешения вод р. Верхняя Ангара уже в 2 км от берега глубина достигает 200 и более метров.

Река Баргузин – третий по величине приток оз. Байкал. Воды р. Баргузин непосредственно поступают в Баргузинский залив, а не проходят по многочисленным протокам дельты, как в зонах впадения рек Селенга и Верхняя Ангара. Изолированность вод залива от открытых вод озера предопределяет особенности распространения поступающих речных вод.

В весенне-летний период во всех барьерных зонах впадения отмечается развитие весеннего термобара, препятствующего свободному прохождению речных вод до акватории озера (Шимараев и др., 2000; Парфёнова и др., 2000; Шерстянкин и др., 2007).

#### *Методы исследования*

Температура и удельная электропроводность воды измерялась от поверхности до дна высокоточным CTD-зондом MCTD3 (Falmouth Scientific Inc., США) с точностью  $\pm 0.005^\circ\text{C}$  и 0.0003 S/m. Органотрофные микроорганизмы культивировали на среде РПА:10 (Романенко и др., 1974). Функциональная активность микробных сообществ была определена радиоуглеродным методом по скорости гетеротрофной ассимиляции углекислоты (Романенко и др., 1974; Максимова и др., 1989). Определение общей численности микроорганизмов (ОЧМ) проводилось окрашиванием фильтров с пробами флюорохромным красителем ДАФИ (4,6-диамидино-2-фенилиндол), которые просматривались под эпифлюоресцентным микроскопом Olympus (Япония) с использованием автоматической системы подсчёта (Дроздов и др., 2006).

Флюоресцентная *in situ* гибридизация (FISH) с олигонуклеотидными зондами, мечеными флюоресцентным красителем - CY3, осуществлялась по стандартной методике, предложенной ранее (Glockner et al., 1999). Выделение ДНК и амплификацию фрагмента гена 16S рРНК проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) по методике, предложенной ранее (Денисова и др., 1999). Трансформацию и клонирование выполняли по стандартной методике (Sambrook et al., 1989). Денатурирующий градиентный гель-электрофорез (DGGE) проводился согласно методике (Overmann et al., 1999; Schauer et al., 2000). Для сравнительного анализа полученных последовательностей использовали пакет программ BLASTA (Altschul et al., 1997) и ClustalW (Higgins et al., 1994). Филогенетический анализ выполняли с помощью пакета программ TREECON W (Van de Peer et al., 1994) и Mega ver. 5.01, Neighbor-Joining кластерного метода и Kimura two-parameters алгоритма. Полученные нуклеотидные последовательности депонированы в GenBank под номерами JN255165-JN255180. Статистическая обработка данных была проведена по стандартным методикам (Рождественский, Чеботарев, 1974) с использованием программного обеспечения Microsoft Excel для Windows 2003. Выводы сделаны с учётом уровня значимости  $p=0.05$ . Анализ многомерных данных проведён с применением метода главных компонент – principal component analysis (PCA) (Gorban et al., 2007) с использованием программы STATISTICA для Windows.

### Глава 3. Структура микробных сообществ в барьерной зоне впадения р. Селенга

#### Температурный режим

Июль 2006 г. характеризовался наиболее высокими значениями температуры воды в данном районе. В устье реки температура воды от поверхности до дна составляла 19.6°C, снижаясь по направлению в озеро до 7-8°C. Температура воды в начале июня 2007-2008 гг. была ниже - от 16°C в устье реки, постепенно снижаясь до 7-8°C на расстоянии 3 км от устья. Однако, если в 2006 г. тёплые речные воды были равномерно распределены по поверхности, то в последующие – холодный фронт озёрных вод не давал речным водам проникать вглубь озера. Подобное распределение температуры создавало условия для формирования и развития весеннего термобара – явления, типичного для всех озёр умеренных широт.

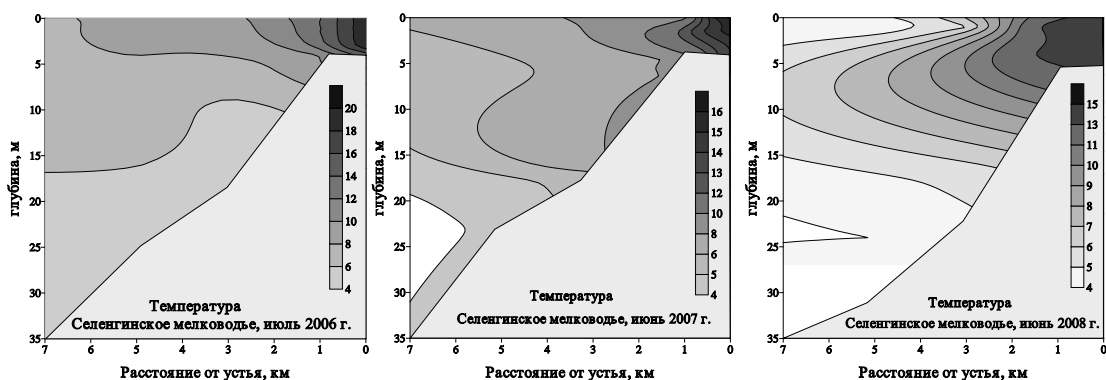


Рис. 1. Распределение температуры в барьерной зоне впадения р. Селенга в оз. Байкал в 2006-2008 гг.

**Структурно-функциональная характеристика микробных сообществ  
в зоне впадения р. Селенга**

Основные микробиологические параметры структуры микробных сообществ зоны впадения р. Селенга представлены в табл. 1.

В июле 2006 г. и июне 2007 г. в данной зоне наиболее высокие значения ОЧМ регистрировались на расстоянии от 3 до 7 км от устья реки ( $3.6\pm 0.21$  и  $3.20\pm 0.23$  млн.кл/мл, соответственно). Это, скорее всего, обусловлено тем, что весенний комплекс водорослей в открытом озере уже отvegetировал и происходило его разложение микроорганизмами. В 2008 г. максимумы ОЧМ отмечены в устьевой части реки, в зоне формирующегося термобара –  $1.94\pm 0.05$  млн.кл/мл, распределение её коррелировало с температурой воды.

Таблица 1

Температура воды и микробиологические показатели в барьерной зоне впадения р. Селенга  
в оз. Байкал в 2006-2008 гг.

Год отбора проб	Место отбора проб	T, °C	ОЧМ, млн.кл/мл	Органотрофные микроорганизмы КОЕ/мл	Гетеротрофная ассимиляция углекислоты, мкгС/л·сут
2006	устье р. Селенга, 0 м	19.6	$2.40\pm 0.09$	$645\pm 112$	6.04
	устье р. Селенга, 4,5 м	19.6	$1.60\pm 0.07$	$395\pm 78$	6.04
	3 км, 0 м	9.2	$2.40\pm 0.09$	$388\pm 13$	3.82
	3 км, 17 м	5.3	$2.00\pm 0.10$	$231\pm 25$	2.95
	7 км, 0 м	7.5	$2.40\pm 0.09$	$114\pm 10$	3.21
	7 км, 35 м	4.8	$3.60\pm 0.21$	$83\pm 12$	2.76
2007	устье р. Селенга, 0 м	16.2	$1.50\pm 0.07$	$2200\pm 117$	×
	устье р. Селенга, 4,5 м	9.4	$0.90\pm 0.06$	$2270\pm 232$	×
	3 км, 0 м	8.4	$1.80\pm 0.01$	$490\pm 40$	×
	3 км, 17 м	5.6	$1.90\pm 0.10$	$940\pm 61$	×
	7 км, 0 м	6.4	$3.20\pm 0.23$	$170\pm 28$	×
	7 км, 35 м	4.1	$3.00\pm 0.17$	$50\pm 9$	×
2008	устье р. Селенга, 0 м	14.4	$1.94\pm 0.05$	$124\pm 43$	×
	устье р. Селенга, 4,5 м	14.0	$1.65\pm 0.07$	$88\pm 21$	×
	3 км, 0 м	5.9	$1.46\pm 0.05$	$115\pm 19$	×
	3 км, 17 м	5.4	$1.58\pm 0.07$	$69\pm 12$	×
	7 км, 0 м	4.5	$0.84\pm 0.04$	$21\pm 5$	×
	7 км, 35 м	4.4	$0.71\pm 0.02$	$8\pm 3$	×

Примечание: × - не определяли.

Известно, что важным фактором, влияющим на развитие органотрофных микроорганизмов можно считать легкоокисляемое органическое вещество, поступающее с речного водосбора и автохтонное органическое вещество, продуцируемое водорослями (Кузнецов с соавт., 1963; Максимова с соавт., 1989). В 2006-2008 гг. максимумы численности органотрофных бактерий выявлялись в устье р. Селенга в поверхностных слоях воды: в 2006 г. – до  $645\pm 112$  КОЕ/мл, в 2007 г. –  $2270\pm 232$  КОЕ/мл, в 2008 г. –  $124\pm 43$  КОЕ/мл. Следует отметить, что численность органотрофов положительно коррелировала с показателями температуры в данном районе, при снижении температуры до  $4.0^{\circ}\text{C}$  численность органотрофов уменьшалась в 7-10 раз.



### **Филогенетическая структура микробных сообществ**

Оценку разнообразия и численности метаболически активных представителей отдельных филогенетических групп микроорганизмов в водной толще барьерных зон впадения проводили с помощью метода FISH с рРНК-специфичными флюоресцентно-мечеными олигонуклеотидными зондами. Показано, что основным компонентом структуры микробных сообществ являлись *Eubacteria*. Они давали максимальный вклад в устьевой зоне впадения р. Селенга до расстояния 3 км – 50-56% от ОЧМ. По мере удаления от устья реки до расстояния 7 км их вклад снижался до 30-44% от ОЧМ. Полученные нами результаты сопоставимы с данными, приводимыми для пресноводных водоемов, в т.ч. отмеченными ранее в пелагиали оз. Байкал – 43-59% (Glockner et al., 1999).

Для исследования микробных сообществ водной толщи барьерных зон был использован зонд на представителей *Archaea*, как одного из компонентов микробной структуры (Pernthaler et al., 1998). В барьерной зоне впадения р. Селенга микроорганизмы, относящиеся к домену *Archaea*, были выявлены в минорных долях (до 4.5% от ОЧМ) на расстоянии 7 км от устья реки.

Наибольшие изменения в структуре микробного сообщества зоны впадения р. Селенга, образующей дельту, отмечались в устьевой зоне до расстояния 3 км. В микробной структуре на этом расстоянии преобладали представители *Cytophaga-Flavobacterium* (7% от ОЧМ), *Actinobacteria* (до 12% от ОЧМ), *Alphaproteobacteria* (11-22% от ОЧМ) и *Gammaproteobacteria* (15-17% от ОЧМ). В 2007 г. здесь же детектировались микроорганизмы классов *Betaproteobacteria* (15% от ОЧМ) и *Gammaproteobacteria* (15-17% от ОЧМ). Стоит отметить, что микроорганизмы, принадлежащие таксонам *Actinobacteria* и *Cytophaga-Flavobacterium*, играют существенную роль в микробном сообществе, минерализуя весьма устойчивые и труднодоступные для других бактерий органические вещества, которые попадают в водоем из окружающей среды или образуются при отмирании фитопланктона и высшей водной растительности (Горленко и др., 1977; Peczynska-Czoch et al, 1988; Crawford et al, 1993; Jiang et al, 1996). Учитывая, что с речного водосбора поступает большое количество органики различной природы, в т.ч. трудноразлагаемой, развитие в пределах приустьевой зоны бактерий перечисленных филогенетических таксонов вполне закономерно.

По мере смешения речных вод с озёрными, в структуре микробного сообщества отмечался более низкий вклад микроорганизмов, доминирующих на мелководье, за исключением представителей *Betaproteobacteria*, доля которых незначительно снижалась до 11-14% от ОЧМ. К данному классу микроорганизмов относится большинство групп облигатных и факультативных микроорганизмов с разными типами метаболизма (хемолитотрофы, фотосинтетики, паразиты).

На расстоянии 7 км от устья в филогенетическую структуру сообщества также основной вклад вносили планктонные микроорганизмы класса *Betaproteobacteria* (до 15% от ОЧМ), отмечено увеличение доли представителей *Planctomyces* до 7%. Микроорганизмы данного филума характеризуются как облигатные гетеротрофные аэробы, способные развиваться при концентрациях органических источников углерода менее 0.1% (Заварзин и др., 2001).

**Таксономическое разнообразие микроорганизмов в барьерной зоне  
впадения р. Селенга**

Для исследования таксономического разнообразия микробного сообщества зоны впадения р. Селенга был проведен сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК.

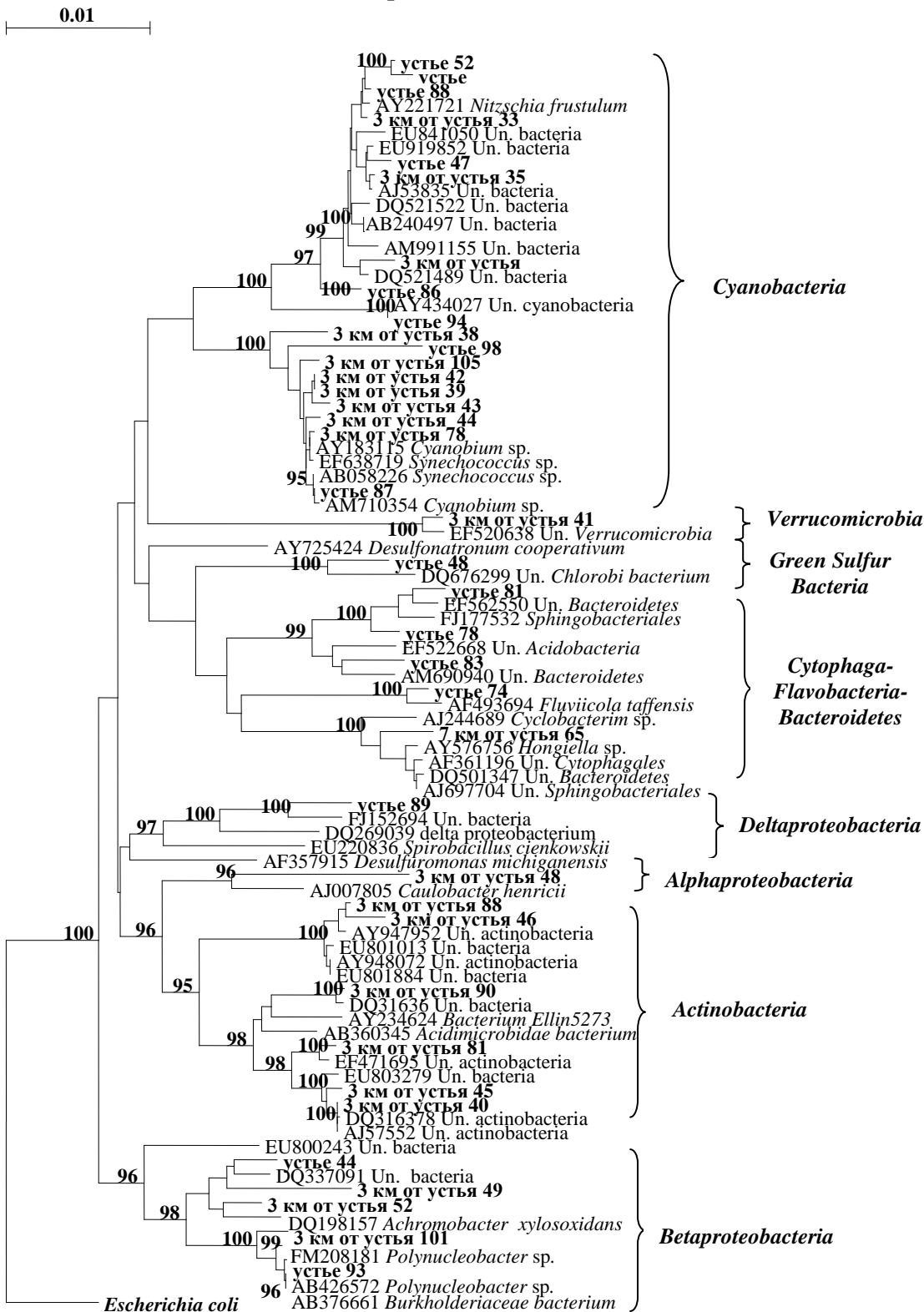


Рис.2. Филогенетическое дерево, построенное на основе анализа нуклеотидных последовательностей фрагментов гена 16S рРНК микроорганизмов, изолированных из водной толщи барьерной зоны впадения р. Селенга. Масштаб соответствует 1 нуклеотидной замене на каждые 100 нуклеотидов.

Из суммарной ДНК водной толщи устья р. Селенга и на 3 и 7 км было получено 82 клон. Проведенный филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей (рис. 2) выявил 10 таксономических групп бактерий: *Alpha-*, *Beta-*, *Deltaproteobacteria*, *Actinobacteria*, *Green Sulfer Bacteria*, *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides (CFB)*, *Cyanobacteria*, *Planctomyces*, *Fibrobacteres* и *Verrucomicrobia*. Наиболее представительны оказались микроорганизмы, принадлежащие филумам *Actinobacteria* (бактерии с высоким содержанием Г+Ц пар) и *Cyanobacteria*, а также классу *Betaproteobacteria*. Следующей по разнообразию клонов была группа *CFB*. Сравнительный анализ фрагментов гена 16S рРНК показал, что в составе микробного сообщества треть клонов принадлежит некультивируемым бактериям, широко распространенным в водных экосистемах. Ближайшие родственники некультивируемых бактерий были изолированы из осадков и воды рек Китая, водной толщи пресноводных озер Европы, ледников Антарктиды и Делаверского и Чесапикского заливов США (Zeng et al., 2006; Elsaied et al., 2007, Pronk et al., 2008; Shaw et al., 2008, и др.). Особо следует отметить большое количество последовательностей, проявляющих наибольшее сходство с последовательностями цианобактерий из разных пресноводных озёр (до 99-100%). На филогенетическом дереве цианобактериальный кластер выявил два ветвления, в одном оказались клоны, полученные в устье р. Селенги, сходные некультивируемым цианобактериям (7 клонов), в другом – клоны, выделенные в районе 3 км от устья реки, сходные известным пикоцианобактериям *Synechococcus* (11 клонов) и *Cyanobium* (4 клон). Их большое разнообразие в водной толще Селенгинского мелководья согласуется с литературными данными, когда численность этой группы, в т.ч. представителей доминирующих родов *Synechococcus* и *Cyanobium* достигала 3 млн.кл/мл (Белых О.И. с соавт., 2007).

#### **Глава 4. Структура микробных сообществ в барьерной зоне впадения р. Верхняя Ангара**

##### ***Температурный режим***

В июле 2006 г. температура воды была максимальной на поверхности в устье реки (15.5°C), прогретые воды распространялись по поверхности на расстояние 7 км от устья (12.2°C). Далее 3 км от устья температура в залегающих ниже поверхностного слоях водах по всей исследуемой трансекте соответствовала температуре озёрных вод (3.5°C). В июне 2007-2008 гг. в данном районе наблюдалось формирование весеннего термобара, что отмечалось и в других исследуемых районах. Стоит отметить необычность его локализации в зоне впадения р. Верхняя Ангара, по сравнению с описанными ранее случаями (Shimaraev et al., 1993). Активное вертикальное смещение в зоне до 3 км от устья привело к заглублению речных вод с температурой больше 4°C до глубин около 20 м. Контакт этих вод с холодными озерными, температура которых ниже температуры максимальной плотности (3.96°C), вызвало образование термобара не на поверхности, а на глубинах от 4 до 20 м, что предопределило особенности пространственной динамики распределения микроорганизмов.

**Структурно-функциональная характеристика микробных сообществ  
в зоне впадения р. Верхняя Ангара**

Анализ пространственной динамики ОЧМ в барьерной зоне впадения р. Верхняя Ангара (табл. 2) показал, что ОЧМ в 2006 г. была максимальна в устье реки –  $7.0\pm 0.43-7.5\pm 0.80$  млн.кл/мл. Повышенные значения ОЧМ совпали с паводком (данные Росгидромет), обусловленным таянием снегов Северо-Муйского хребта. При удалении от устья реки ОЧМ снижалась в 3-7 раз, ее значения положительно коррелировали с температурой воды (0.72). Высокие значения ОЧМ в 2007-2008 гг. наблюдались в зоне термобара, на расстоянии от устья реки до 3 км –  $2.4\pm 0.09$  и  $1.86\pm 0.03$  млн.кл/мл, соответственно. Непосредственно в устье реки ОЧМ была несколько ниже и колебалась от  $1.24\pm 0.50$  до  $1.48\pm 0.09$  млн.кл/мл. На расстоянии 7 км от устья ОЧМ была наиболее низкой и по глубине варьировала незначительно, составляя  $0.42\pm 0.01-0.50\pm 0.04$  млн.кл/мл. Её значения в 7 км от устья реки сопоставимы с величинами, характерными для вод открытого Байкала (Glöckner et al., 1999). Характер распределения ОЧМ в барьерной зоне впадения р. Верхняя Ангара соответствовал отмечаемому в зоне впадения р. Селенга, обе реки при впадении в оз. Байкал образуют расширенные дельты.

Таблица 2

Температура воды и микробиологические показатели в зоне впадения р. Верхняя Ангара  
в оз. Байкал в 2006-2008 гг.

Год отбора проб	Место отбора проб	T, °C	ОЧМ, млн.кл/мл	Органотрофные микроорганизмы, КОЕ/мл	Гетеротрофная ассимиляция углекислоты, мкгС/л·сут
2006	устье р. В.Ангара, 0 м	15.5	$7.50\pm 0.80$	$285\pm 38$	0.80
	устье р. В.Ангара, 4 м	15.4	$7.00\pm 0.43$	$328\pm 14$	0.90
	3 км, 0 м	14.9	$3.00\pm 0.10$	$733\pm 110$	1.30
	3 км, 200 м	3.5	$1.30\pm 0.01$	$40\pm 10$	0.06
	7 км, 0 м	12.2	$1.00\pm 0.08$	$440\pm 23$	0.40
	7 км, 400 м	3.5	$1.20\pm 0.12$	$3\pm 1$	0.06
2007	устье р. В.Ангара, 0 м	11.5	$1.24\pm 0.50$	$2100\pm 150$	×
	устье р. В.Ангара, 4 м	11.6	$1.48\pm 0.09$	$1142\pm 225$	×
	3 км, 0 м	4.0	$2.40\pm 0.09$	$17\pm 9$	×
	3 км, 200 м	3.6	$2.00\pm 0.10$	$200\pm 62$	×
	7 км, 0 м	3.3	$0.85\pm 0.02$	$142\pm 30$	×
	7 км, 400 м	3.5	$0.93\pm 0.01$	$136\pm 28$	×
2008	устье р. В.Ангара, 0 м	16.0	$1.37\pm 0.41$	$98\pm 15$	×
	устье р. В.Ангара, 4 м	11.5	$1.44\pm 0.01$	$90\pm 23$	×
	3 км, 0 м	5.2	$1.86\pm 0.03$	$80\pm 20$	×
	3 км, 200 м	3.5	$1.54\pm 0.07$	$27\pm 8$	×
	7 км, 0 м	3.3	$0.42\pm 0.01$	$12\pm 5$	×
	7 км, 400 м	3.5	$0.50\pm 0.04$	$8\pm 3$	×

Примечание: × - не определяли.

Характер распределения органотрофных бактерий в барьерной зоне впадения р. Верхняя Ангара в июле 2006 г. и июне 2007-2008 гг. был схож. Численность их в 2006 г. в поверхностных и придонных слоях в устье реки составляла  $285\pm 38$  и  $328\pm 14$

КОЕ/мл, соответственно. Наиболее высокие значения численности органотрофов отмечались в поверхностных водах на расстоянии 3 км от устья – до  $733 \pm 110$  КОЕ/мл. В 2007 г. численность органотрофных бактерий в устье по сравнению с данными июля 2006 г. была выше в поверхностной воде в 9 раз, в придонной – почти в 4 раза. Возможно, подобное увеличение численности органотрофов в зоне от устья до расстояния 3 км связано с влиянием формирующегося термобара и концентрированием органотрофных бактерий в слое поступающей речной воды. В 2008 г. значения численности органотрофов были ниже отмечаемых в 2006-2007 гг., однако характер их распределения был такой же, как и в 2007 г (см. табл. 3). Коэффициенты корреляции между температурой воды и численностью органотрофных бактерий составляли 0.61-0.87.

#### **Филогенетическая структура микробных сообществ**

Филогенетическая структура микробных сообществ барьерной зоны впадения р. Верхняя Ангара схожа с таковой в зоне впадения р. Селенга. Вклад *Eubacteria* в структуру сообществ составлял 58-75% от ОЧМ, *Archaea* – 2.5%-5.3%. В устьевой зоне реки до расстояния 3 км в микробном сообществе доминировали представители *Cytophaga-Flavobacterium*, *Actinobacteria*, *Alpha*- и *Gamma*proteobacteria. На расстоянии 7 км от устья реки преобладали *Beta*proteobacteria (до 13.6% ОЧМ), *Gamma*proteobacteria (17-20% от ОЧМ) и *Planctomyces* (6-8% от ОЧМ). Отмечено, что филогенетическая структура микробного сообщества на расстоянии 7 км от устья р. Верхняя Ангара схожа с наблюдаемой ранее на глубоководных станциях Южного и Среднего Байкала (Glöckner et al., 1999; Белькова и др., 2003). Возможно, это обусловлено наличием больших глубин (до 400 м) в этом районе.

#### **Таксономическое разнообразие микроорганизмов в барьерной зоне впадения р. Верхняя Ангара**

Из суммарной ДНК водной толщи устья р. Верхняя Ангара и на 3 и 7 км было получено 65 клонов. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей (табл. 3) выявил 8 таксономических групп бактерий: *Alpha*-, *Beta*-, *Gamma*proteobacteria, *Actinobacteria*, *Cytophaga-Flavobacteria*, *Cyanobacteria* и *Firmicutes*.

Среди полученных последовательностей 12 сходны с некультивируемыми бактериями, изолированными из рек и озёр США, пресноводных озёр Европы, ледников Гималаев (Crump et al., 2005; Salcher et al., 2007; Shaw et al., 2008). В отличие от водной толщи барьерной зоны впадения р. Селенга, в зоне впадения р. Верхняя Ангара отмечен менее разнообразный генетический состав микроорганизмов. Результаты прямого секвенирования свидетельствуют, что большинство последовательностей, выделенных из водной толщи зоны от устья реки до расстояния 3 км, сходны микроорганизмам класса *Beta*proteobacteria.

Именно эта зона характеризуется наибольшей плотностью органотрофных микроорганизмов, высокой функциональной активностью микроорганизмов и преобладанием микроорганизмов, обладающих высокой метаболической активностью. Интересно отметить, что часть полученных клонов близкородственны последовательностям бактерий, выделенным из вод речных систем р. Паркер (США), р. Богота (Колумбия), р. Ксао (Китай) и осадков р. Данубер (Германия).

Таблица 3

Состав бактериального сообщества барьерной зоны впадения р. Верхняя Ангара

Таксономическая группа	Число последовательностей	Ближайший гомолог по 16S рРНК	Идентичность, (%)
<i>Alphaproteobacteria</i>	1	<i>Un. alphaproteobacteria</i>	100
<i>Betaproteobacteria</i>	5	<i>Un. betaproteobacteria</i>	94-97
	2	<i>Variovorax sp.</i>	93-96
	1	<i>Un. Rhodoferrax</i>	98
	1	<i>Polaromonas sp.</i>	93
	1	<i>Un. Flexibacteriaceae</i>	98
	1	<i>Polinucleobacter necessarius</i>	89
	1	<i>Acidovorax sp.</i>	96
	2	<i>Iron-reduction bacteria</i>	98
	1	<i>Comamonadaceae</i>	91
	1	<i>Un. Curvibacter</i>	93
	1	<i>Un. Alcaligenaceae</i>	95
<i>Gammaaproteobacteria</i>	1	<i>Pseudomonas fluorescens</i>	95
	1	<i>Acinetobacter johnsonii</i>	96
<i>CFB</i>	2	<i>Flavobacteria</i>	94-96
	1	<i>Un. Sphingobacteriales</i>	86
<i>Planctomyces</i>	1	<i>Un. Planctomycetales</i>	98
<i>Actinobacteria</i>	3	<i>Un. actinobacteria</i>	93
	1	<i>Actinomycetales</i>	95
	1	<i>Micrococcineae</i>	92
<i>Cyanobacteria</i>	3	<i>Un. Synechococcus</i>	90-97
	1	<i>Synechococcus sp.</i>	89
<i>Firmicutes</i>	2	<i>Un. Firmicutes</i>	95-100
другие	12	<i>Un. bacteria</i>	81-97

## Глава 5. Структура микробных сообществ в барьерной зоне впадения р. Баргузин

### Температурный режим

Температура воды в районе впадения р. Баргузин в оз. Байкал в исследуемый период изменялась от 4 до 16°C. Характер распределения температуры подобен таковому в других исследуемых нами реках, с максимальными значениями в устье реки и постепенным снижением по направлению открытой части озера. В июне 2007-2008 гг. отмечалось «запирающее» действие весеннего термобара, препятствующего проникновению теплых баргузинских вод в воды залива.

### Структурно-функциональная характеристика микробных сообществ в зоне впадения р. Баргузин

В июле 2006 г., в период максимального прогрева воды по всей исследуемой трансекте, в зоне впадения р. Баргузин ОЧМ составляла  $2.3 \pm 0.05 - 2.7 \pm 0.12$  млн.кл/мл в поверхностных слоях воды от устья реки и до расстояния 7 км от устья, незначительно снижаясь (до  $2.0 \pm 0.06$  млн.кл/мл) к придонным слоям. Динамика ОЧМ в 2007 г. была схожа с таковой в 2006 г. (табл. 4), значения её составляли  $1.30 \pm 0.17 -$

2.0±0.08 млн.кл/мл по всей исследуемой зоне, с максимумами на расстоянии от 3 до 7 км в слоях воды ниже глубины 15 м и вдоль склона дна. В 2008 г. наиболее высокие значения выявлялись от устья до расстояния 3 км (1.1±0.03-1.54±0.07 млн.кл/мл).

Исследования пространственной динамики численности органотрофных бактерий в районах впадения рек Селенга и Верхняя Ангара показали, что зоны с максимальной численностью данных бактерий регистрируются от устьев рек до расстояния 3 км. В барьерной зоне впадения р. Баргузин в июле 2006 г. отмечалась несколько иная картина. Максимумы численности органотрофов были зарегистрированы на расстоянии от 3 км до 7 км от устья (124±34-160±19 КОЕ/мл), что, скорее всего, связано с какими-то локальными изменениями в динамике водных масс. В июне 2007-2008 гг. в изучаемом районе наблюдалась та же картина распределения органотрофных бактерий, что и отмечаемая в зонах рр. Селенга и Верхняя Ангара.

В районах с максимальными значениями численности органотрофных бактерий были зафиксированы и наибольшие значения гетеротрофной ассимиляции углекислоты. Ее значения составляли до 6.04 мкгС/л·сут в зоне впадения р. Селенга, до 1.30 мкгС/л·сут в зоне впадения р. Верхняя Ангара и 0.516 мкгС/л·сут в зоне впадения р. Баргузин. Полученные данные заметно ниже величин, отмеченных ранее в исследуемых районах, когда значения гетеротрофной ассимиляции углекислоты в устьях рек и их приустьевых зонах составляли до 20 и 5 мкгС/л·сут, соответственно (Максимов и др., 1984, 2002). Возможно, эти различия обусловлены тем, что отбор проб проводился нами в июне, а вышеупомянутыми авторами – в августе.

Таблица 4

Температура воды и микробиологические показатели в барьерной зоне впадения р. Баргузин в оз. Байкал в 2006-2008 гг.

Год отбора проб	Место отбора проб	Т, °С	ОЧМ, млн. кл/мл	Органотрофные микроорганизмы, КОЕ/мл	Гетеротрофная ассимиляция углекислоты, мкгС/л·сут
2006	устье р. Баргузин, 0 м	18.1	2.30±0.05	97±14	0.157
	устье р. Баргузин, 2 м	18.1	2.30±0.05	28±9	0.157
	3 км, 0 м	16.3	2.70±0.12	28±12	0.269
	3 км, 12 м	13.7	2.00±0.06	230±2	0.280
	7 км, 0 м	15.9	2.40±0.09	160±19	0.516
	7 км, 35 м	5.4	2.30±0.20	124±34	0.142
2007	устье р. Баргузин, 0 м	11.5	1.50±0.03	596±16	×
	устье р. Баргузин, 2 м	11.5	1.30±0.17	536±59	×
	3 км, 0 м	5.5	1.60±0.07	730±91	×
	3 км, 12 м	4.9	1.80±0.04	425±13	×
	7 км, 0 м	4.4	1.70±0.08	813±54	×
	7 км, 35 м	3.8	2.00±0.08	125±9	×
2008	устье р. Баргузин, 0 м	16.0	1.10±0.03	384±65	×
	устье р. Баргузин, 2 м	15.6	1.54±0.07	440±40	×
	3 км, 0 м	5.2	1.11±0.04	50±11	×
	3 км, 12 м	3.5	0.63±0.07	110±23	×
	7 км, 0 м	3.3	0.53±0.05	76±10	×
	7 км, 35 м	3.4	0.86±0.01	34±6	×

Примечание: × - не определяли.

### **Филогенетическая структура микробных сообществ**

Филогенетическая структура микробных сообществ барьерной зоны впадения р. Баргузин имела свои особенности. Так, в июле 2006 г. и июне 2007 г. суммарный вклад представителей исследуемых филогенетических классов и групп бактерий в микробную структуру устья р. Баргузин составлял не более 20%, несмотря на достаточно высокую численность *Eubacteria* (60-66% от ОЧМ). Скорее всего, микробное сообщество представлено группами микроорганизмов, не детектируемыми используемыми в работе рРНК-зондами. Вклад *Archaea* в ОЧМ Баргузинского залива составлял 6.0-8.5% от ОЧМ и сопоставим с отмечаемыми значениями на глубоководной станции Южного Байкала в 2005-2006 гг. (Максименко и др., 2008), где их доля составляла 6%, а в подлёдный период – до 10% от ОЧМ. В поверхностных водах морей и океанов в летний период *Archaea* могут достигать до 45% от ОЧМ (Pernthaler et al., 2002, 2005; Bouvier et al., 2003), в водах пресных водоемов – не более 6% (Pernthaler et al., 1998; Kenzaka et al., 1998).

По мере смешения речных вод с озерными на расстоянии 3 км от устья р. Баргузин основной вклад в структуру сообщества вносили представители классов *Alpha-* и *Gamma*proteobacteria (5-7% и 9-10% от ОЧМ, соответственно). В этой же зоне были зафиксированы и повышенные значения вклада представителей *Cytophaga-Flavobacteria* – до 6-7% от ОЧМ. *Beta*proteobacteria распределялись равномерно на всех станциях исследуемой трансекты, составляя 10-16% от ОЧМ.

В июне 2008 г. в микробной структуре устья р. Баргузин доминировали *Gamma*proteobacteria – 18-19% от ОЧМ, выявлялись также представители *Alphaproteobacteria*, но не более 4% от ОЧМ. По мере удаления от устья снижался вклад микроорганизмов *Gamma*proteobacteria до 12-13% от ОЧМ и увеличивалась доля представителей *Alphaproteobacteria* и *Actinobacteria* (до 10% и 11% от ОЧМ, соответственно). В филогенетической структуре сообщества на расстоянии 7 км от устья реки преобладали микроорганизмы, принадлежащие *Beta*proteobacteria, *Cytophaga-Flavobacteria* – до 18% и 6.5% от ОЧМ, соответственно, и *Planctomyces* – 8% от ОЧМ. Стоит отметить, что представители *Planctomyces* во все исследуемые годы распределялись так же, как описано для барьерных зон впадения рек Селенга и Верхняя Ангара. Возможно, это связано с их способностью выживать при небольших концентрациях органических веществ.

Установлено, что в июле 2006 г. и июне 2007 г. в барьерной зоне впадения р. Баргузин наибольшие изменения в структуре микробных сообществ происходят на расстоянии от 3 до 7 км от устья, в июне 2008 гг. – от устья до расстояния 3 км. Скорее всего, эти отличия связаны с геоморфологическими особенностями данного района, в т.ч. изолированностью вод Баргузинского залива от открытых вод оз. Байкал.

### **Оценка класса качества воды и состояния водных экосистем**

В соответствии с ГОСТ 17.1.3.07-82 о правилах контроля качества воды водоемов и водотоков, по средним значениям ОЧМ, численности органотрофных бактерий и их соотношению дана оценка качества воды в исследуемых районах.

В июле 2006 г. и июне 2007-2008 гг. по показателям ОЧМ воды барьерных зон впадения рр. Селенга, Верхняя Ангара и Баргузин характеризовались как «умеренно загрязнённые» (III класс качества), а воды устьев рек Селенга и Верхняя Ангара в



июле 2006 г. как «загрязненные» (IV класс). Учет общей численности микроорганизмов в данной работе осуществлялся с использованием универсального красителя ДАФИ, а не эритрозина, как выполнялось ранее. Возможно, применение ДАФИ повлияло на увеличение значений ОЧМ. По численности органотрофных бактерий качество воды исследуемых зон определялось как «очень чистые» (I класс). Соотношение ОЧМ/численность органотрофов в барьерной зоне впадения р. Селенга составляет  $0.40 \cdot 10^3$ - $88.75 \cdot 10^3$ , р. Верхняя Ангара –  $0.6$ - $400.0 \cdot 10^3$ , р. Баргузин –  $2.09$ - $96.4 \cdot 10^3$ . Согласно этому показателю воды барьерных зон рр. Селенга и Верхняя Ангара отнесены к промежуточному положению между «очень чистой» (I класс) и «чистой» (II класс), воды зоны впадения р. Баргузин – к «очень чистой» (I класс).

Корреляционный анализ данных, полученных во всех исследуемых районах впадения, показал значимые положительные коэффициенты между температурой, численностью органотрофов и долей *Eubacteria*.

Методом главных компонент (РСА) был проанализирован значительный массив данных по структуре микробных сообществ барьерных зон впадения рек. Установлено, что наиболее значимыми и важными компонентами, определяющими структуру микробных сообществ во всех барьерных зонах, являются численность органотрофных бактерий и доля *Eubacteria* в ОЧМ.

### **Выводы**

1. В барьерных зонах впадения крупных притоков оз. Байкал в 2006-2008 гг. оценены основные структурные показатели микробных сообществ: ОЧМ, численность органотрофных бактерий и гетеротрофная ассимиляция углекислоты. Величины данных показателей сопоставимы с результатами исследований конца двадцатого века.
2. Наиболее высокие значения исследуемых параметров микробной структуры зарегистрированы в зоне от устья реки до расстояния 3 км. Здесь выявлены максимумы ОЧМ (до  $7.50 \pm 0.80$  млн.кл/мл), численности органотрофов (до 2270 КОЕ/мл) и гетеротрофной ассимиляции углекислоты (до 6.04 мкгС/л·сут), которые достоверно коррелировали с температурой воды. В соответствии с ГОСТ 17.1.3.07-82, полученные данные характеризуют воды устьев рек как «умеренно загрязнённые» (III класс качества), воды барьерной зоны впадения – как «очень чистые» (I класс) и «чистые» (II класс).
3. В филогенетическую структуру микробных сообществ всех исследуемых зон основной вклад вносят представители *Eubacteria* (50-75% от ОЧМ), их максимальные значения выявлены в устьях рек, на расстоянии 7 км от устьев рек регистрируются представители *Archaea*, вклад которых составляет 4-8% от ОЧМ.
4. Установлено, что соотношение между другими таксонами микроорганизмов зависит от гидрологических и геоморфологических особенностей районов. В устьевых районах всех исследуемых зон впадения рек в микробной структуре преобладали *Cytophaga-Flavobacterium* и *Actinobacteria*, при удалении от устья отмечалось увеличение вклада *Planctomyces*.
5. В устьях рек Селенга и Верхняя Ангара, образующих дельты, значителен вклад *Alpha*- и *Betaproteobacteria*, по направлению к глубоководной части – *Gammaproteobacteria*. В зоне впадения р. Баргузин, не образующей дельты, на

устьевом участке доминировали *Gamma*proteobacteria, при удалении от устья – *Alpha*- и *Beta*proteobacteria.

6. Сравнительный анализ фрагментов гена 16S рРНК нуклеотидных последовательностей суммарной ДНК барьерных зон впадения крупных рек выявил представителей следующих таксономических групп: *Alpha*-, *Beta*-, *Gamma*-, *Delta*proteobacteria, *Actinobacteria*, *Green Sulfer Bacteria*, *Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides*, *Cyanobacteria*, *Planctomyces*, *Fibrobacteres*, *Verrucomicrobia*, которые были детектированы и с помощью FISH-метода. Выделенные последовательности имели высокий процент сходства с представителями *Cyanobacteria* (до 99%), *Actinobacteria* (до 97%) и *Beta*proteobacteria (до 97%), выделенными из различных пресноводных экосистем.

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации:**

#### **Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:**

1. Активность щелочной фосфатазы и динамика фосфора р. Селенга / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Биология внутренних вод. – 2007. – № 4. – С. 9–14.
2. Анализ микробного сообщества желудка байкальского эндемика *Epischura baicalensis* с помощью метода флюоресцентной *in situ* гибридизации / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Гидробиол. журнал. – 2008. – № 5. – С. 78–82.
3. Изучение видового состава культивируемых гетеротрофных микроорганизмов / В.В. Парфенова, Н.Л. Белькова, **С.Ю. Максименко** [и др.] // Биология внутренних вод. – 2006. – № 1. – С. 8–15.
4. Качество вод в дельте реки Селенги / Л.М. Сороковикова, А.К. Тулохонов, **С.Ю. Максименко** [и др.] // География и природные ресурсы. – 2005. – № 1. – С. 73–80.
5. Компьютерная система учета изображений флюоресцентно-окрашенных бактерий / В.Н. Дроздов, В.Н. Сергеева, **С.Ю. Максименко**, Т.И. Земская // Микробиология. – 2006. – № 6. – С. 861–864.
6. Микробное сообщество водной толщи на биогеохимическом барьере «река Селенга–озеро Байкал» / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Микробиология. – 2008. – № 5. – С. 660–667.
7. Butina T.V. Phylogenetic diversity of T4-like bacteriophages in Lake Baikal, East Siberia / T.V. Butina, O.I. Belykh, **S.Y. Maksimenko**, S.I. Belikov // Microbiology Letters. – 2010. – V. 309 – № 2. – P. 122–129.

#### **Авторское свидетельство:**

8. Пат. № 2006620011 Российская Федерация. Бактериопланктон р. Селенги, ее дельты и барьерной зоны Селенгинского мелководья оз. Байкал (БД «Бактериопланктон Селенги и ее дельты») / И.Г. Никулина, **С.Ю. Максименко**, Т.П. Лаврентьева - Заявка № 2005620278. Дата регистрации 10.01.2006г.

#### **Глава в монографии:**

9. Никулина И.Г. Микробиологическая характеристика вод р. Селенги и проток ее дельты / И.Г. Никулина, **С.Ю. Максименко** // Дельта реки Селенги – естественный биофильтр и индикатор состояния озера Байкал. Серия «Интеграционные проекты СО РАН». 2008. Вып.15. – С. 202–205.

### **Прочие публикации:**

1. Активность щелочной фосфатазы и динамика фосфора в воде дельты реки Селенги / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Материалы международной конференции «Основные факторы и закономерности формирования дельт и их роль в функционировании водно-болотных экосистем в различных ландшафтных зонах». Улан-Удэ, 2005. – С. 91.
2. Активность щелочной фосфатазы как показатель обеспеченности водоема фосфором / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Материалы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 90-летию со дня рождения проф. Гриневич А.Г. «Биология микроорганизмов и их научно-практическое использование». Иркутск, 2004. – С. 169–171.
3. Активность щелочной фосфатазы как показатель обеспеченности водоема фосфором / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Четвертая Верещагинская байкальская конференция: тезисы докладов. Иркутск, 2005 г. – С. 118–119.
4. Анализ микробного сообщества желудков байкальского *Epischura baicalensis* методом флуоресцентной *in situ* гибридизации / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Всероссийская конференция с международным участием «Фундаментальные и прикладные аспекты исследования симбиотических систем». Саратов, 2007. – С. 76.
5. Влияние активности щелочной фосфатазы на изменение концентрации фосфора в воде и донных осадках дельты р. Селенги / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Тезисы международной конференции: Научные основы сохранения водосборных бассейнов: междисциплинарные подходы к управлению природными ресурсами. Улан-Удэ-Улан-Батор, 2004. – Т. 2. – С. 116–117.
6. Дельта р. Селенги – естественный биофильтр в экосистеме озера Байкала (проблемы дельтообразования и их эволюция) / А.К. Тулохонов, Л.М. Сороковикова, **С.Ю. Максименко** [и др.] // Четвертая Верещагинская байкальская конференция: тезисы докладов. Иркутск, 2005 г. – С. 197-198.
7. Изучение сезонной динамики состава бактериопланктона методом гибридизации *in situ* (FISH) / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Международное рабочее совещание «Происхождение и эволюция биосферы» (ВОЕ). Новосибирск, 2005. – С. 252–253.
8. **Максименко С.Ю.** Активность щелочной фосфатазы как показатель экологического состояния водоёма / **С.Ю. Максименко**, И.В. Томберг, В.Г. Иванов // Материалы VI Международного симпозиума «Контроль и реабилитация окружающей среды». – Томск, 2008. – С. 121–122.
9. **Максименко С.Ю.** Анализ структуры бактериопланктона методом гибридизации *in situ* в районах оз. Байкал, разных по экологической обстановке / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Молодежная школа-конференция «Актуальные аспекты современной микробиологии». Москва, 2005. – С. 30.
10. **Максименко С.Ю.** Исследование микробных сообществ зон впадения крупных притоков в оз. Байкал / **С.Ю. Максименко**, Т.И. Земская // Пятая Верещагинская байкальская конференция: тезисы докладов. Иркутск, 2010. – С. 142–143.
11. **Максименко С.Ю.** Микробные сообщества барьерных зон озера Байкал / **С.Ю. Максименко** / IX Съезд Гидробиологического общества РАН. Тольятти, Тезисы докладов, 2006. – Т.2. – С. 9.
12. Микробное сообщество барьерных зон озера Байкал / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Материалы III международной научной конференции «Озерные экосистемы:

- Биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды». Минск-Нарочь, 2007. – С. 231–232.
13. Микробные сообщества барьерных зон озера Байкал / **С.Ю. Максименко** [и др.] // Материалы Второго Байкальского Микробиологического Симпозиума с международным участием «Микроорганизмы в экосистемах озер, рек, водохранилищ». Иркутск, 2007. – С. 146–147.
  14. Никулина И.Г. Некоторые микробиологические показатели воды проток р. Селенги в мае-октябре 2002 г. / И.Г. Никулина, **С.Ю. Максименко** // Материалы Байкальского симпозиума по микробиологии «Микроорганизмы в экосистемах озер, рек и водохранилищ». Иркутск, 2003. – С. 102.
  15. Трансформация вещества в системе р. Селенга - дельта - оз. Байкал / Л.М. Сороковикова, В.Н. Синюкович, **С.Ю. Максименко** [и др.] // Материалы международной конференции «Основные факторы и закономерности формирования дельт и их роль в функционировании водно-болотных экосистем в различных ландшафтных зонах». Улан-Удэ, 2005. – С. 125.
  16. **Maksimenko S.Y.** Studies of the microorganisms associated with the silicious walls of the water body and of the bottom sediments of lake Baikal / **S.Y. Maksimenko**, A.V. Likhoshvay, T.I. Zemskaya // 19<sup>th</sup> International diatom symposium. Listvyanka, Russia, 2006. – P.96.
  17. Plankton and water chemistry in the mixing zone of the Selenga river and Lake Baikal waters / T.I. Zemskaya, L.M. Sorokovikova, **S.Y. Maksimenko** [et al.] // 1<sup>st</sup> International Symposium «Use of algae for monitoring rivers». Abstract book. – Luxembourg, 2009. – P. 123.
  18. Studies on microbial structure in lake Baikal water with fluorescence hybridization *in situ* (FISH) / **S.Y. Maksimenko** [et al.] // The First Baikal Workshop on Evolutionary Biology. Abstracts. Irkutsk, 2004. – P. 11–12.