

СОСТАВ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ КАК ИНДИКАТОР  
СОСТОЯНИЯ ВОДОЕМОВ, РАСПОЛОЖЕННЫХ НА МОРСКОМ  
ПОБЕРЕЖЬЕ (НА ПРИМЕРЕ ЗАЛИВА КАНДА,  
КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ БЕЛОГО МОРЯ)© 2023 г. А. С. Саввичев<sup>а</sup>, \*, Н. А. Демиденко<sup>с</sup>, В. В. Кадников<sup>б</sup>,  
В. В. Беленкова<sup>а</sup>, И. И. Русанов<sup>а</sup>, В. М. Горленко<sup>а</sup><sup>а</sup> Институт микробиологии им. С.Н. Виноградского, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 119071 Россия<sup>б</sup> Институт биоинженерии им. К.Г. Скрябина, ФИЦ Биотехнологии РАН, Москва, 119071 Россия<sup>с</sup> Институт океанологии им. П.П. Шишова РАН, Москва, 117997 Россия

\*e-mail: savvichev@mail.ru

Поступила в редакцию 22.06.2023 г.

После доработки 05.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

Залив (губа) Канда относится к водоемам, образовавшимся в результате строительства железнодорожной дамбы (1916 г.) и последовавшей изоляции морской лагуны от основного бассейна Канда-лакшского залива Белого моря. В результате сокращения влияния приливо-отливных течений, перемешивающих водную толщу морской лагуны, изменился гидрологический режим водоема. Сокращение водообмена привело к появлению придонных застойных вод, лишенных кислорода, а также сероводородного заражения. При этом в южной части акватории залива Канда сохранилось пресное озеро. В различных акваториях залива Канда проведены исследования состава микробного сообщества придонного водного слоя. Показано, что в придонной воде залива Канда меняется кислородный режим, возрастает концентрация сероводорода и метана, активизируются процессы сульфатредукции и метаноокисления. Заметно меняется состав микробного сообщества, уменьшается численность истинно морских и пресноводных микроорганизмов, развиваются бактерии и археи, доминирующие в микробных сообществах аноксигенных вод меромиктических водоемов. Среди общего разнообразия микроорганизмов выявлены индикаторные виды, увеличивающие свое обилие. К таким видам относятся археи из родов *Methanoregula* и *Methanosaeta* (филум *Halobacterota*). Индикаторами застойных морских вод оказались микроорганизмы цикла серы. Это аноксигенные фототрофные бактерии класса *Chlorobia* (*Chlorobium phaeovibrioides*, *Pelodictyon phaeoclathratiforme*), это *Chloroflexi* рода *Chloronema*, несерные пурпурные бактерии, близкие к роду *Rhodoferrax*, бесцветные серные бактерии семейства *Beggiatoaceae*, а также тионовые бактерии рода *Thiobacillus*. Археи рода *Nitrosopumilus* (филум *Crenarchaeota*), а также бактерии рода *Woeseia* могут считаться “анти-индикаторными” микроорганизмами, поскольку они обнаруживаются только в водах открытого моря. Мы полагаем, что при устойчивом обмене вод через морскую дамбу состав микробного сообщества вод залива Канда не будет существенно меняться и будет подвержен только сезонным и межгодовым колебаниям. При негативном развитии событий можно дать прогноз превращения залива Канда в стратифицированный водоем с аноксигенным придонным водным слоем и сообществом микроорганизмов, сходным с меромиктическими водоемами.

**Ключевые слова:** микробные сообщества, микробные процессы, губа Канда, меромиктические водоемы, водообмен, гидрологический режим, стратификация, сероводородное заражение

**DOI:** 10.31857/S0026365623600323, **EDN:** VTBBKB

Освоение морского побережья вследствие строительства насыпей, дамб, плотин, приливных электростанций и т.д. неизбежно приводит к изоляции заливов. Изолированным водоемом является залив Канда. Залив Канда — это искусственный водоем, поскольку с 1916 г. акватория со сложной береговой линией была отделена от Кандалакшского залива Белого моря дамбой, возведенной при

строительстве железной дороги (Семенов, 1988). В залив впадает река Канда и множество ручьев. Участок железной дороги, пересекающий залив Канда, строился с сентября 1915 по ноябрь 1916 г. На морском мелководье была возведена фильтрационная дамба. В основу конструкции закладывались крупные валуны, далее по мере наращивания дамбы использовались более мелкие валуны

и камни. В результате вода в приливы и отливы могла проходить сквозь тело дамбы. Для прохода мелких судов и рыбы была оставлена протока, через которую был построен однопролетный мост. Во время Второй мировой войны – в 1942 г., протока, соединяющая губу с морем, была засыпана. Это было связано с тем, что немецкая авиация в первую очередь бомбила мосты. В результате связь водных масс залива Канда с морем стала слабой, только при фильтрации через тело плотины. В 1972 г. в теле дамбы был построен рыбоход – водопропускное сооружение. Водообмен с морем немного увеличился, и в водоем снова смогли заходить морские и проходные рыбы. Антропогенные преобразования новообразованного водоема отразились на изменении гидрологического и гидрохимического режимов. По данным института СеврыбНИИпроект (г. Петрозаводск) в 1981–1982 гг. в заливе Канда существовала выраженная стратификация вод с пресным поверхностным слоем и заполненными солоноватой водой глубоководными застойными зонами со значительной концентрацией растворенного сероводорода (Иванов и соавт., 1983). Фильтрующая железнодорожная дамба находится в 700 м от границ водно-болотного угодья международного значения “Кандалакшский залив” и границ Кандалакшского заповедника. В связи с этим необходим регулярный мониторинг за изменениями, происходящими в заливе Канда.

Состав микробных сообществ водной толщи и донных осадков как пресных, так и связанных с морем водоемов зависит от гидрологического режима этих водоемов. Регулярное перемешивание водной толщи за счет ветровых, приливо-отливных, сезонных процессов приводит к притоку кислородсодержащих вод и, как следствие, формированию кислородзависимого микробного сообщества. Напротив, сокращение водообмена приводит к исчерпанию кислорода и появлению аноксических зон, в которых значительно меняется состав микробных сообществ. Установлено, что если до верхней границы аноксической зоны водной толщи достигает свет, то в составе микробного сообщества преобладают аноксигенные фототрофные бактерии (АФБ). В отсутствие света активизируется процесс микробного хемосинтеза (Горленко, 1974; Van Gemerden, Mas, 1995; Overmann, 1997; Rogozin et al., 2009; Gulati et al., 2017). Также известно, что микробное сообщество аноксических вод коренным образом отличается от микробного сообщества кислородсодержащей водной толщи (Pjevac et al., 2015; Tassi et al., 2018).

Практическая значимость исследования микробных сообществ и микробных процессов в водоемах, отделенных от основного морского бассейна, связана, прежде всего, с необходимостью прогноза негативных последствий сероводородного заражения в искусственно замкнутых мор-

ских акваториях, а также с нарастающей актуальностью прогноза реакции морских экосистем на появление придонной аноксической зоны – мирового тренда, наблюдаемого по всему Мировому океану (Velinsky, Fogel, 1999; Middelburg, Levin, 2009; Zhang et al., 2010; Savvichev et al., 2017). На примере губы Канда предлагается показать, как меняется состав микробных сообществ и в целом вся экосистема морского залива при его частичной или полной изоляции от моря.

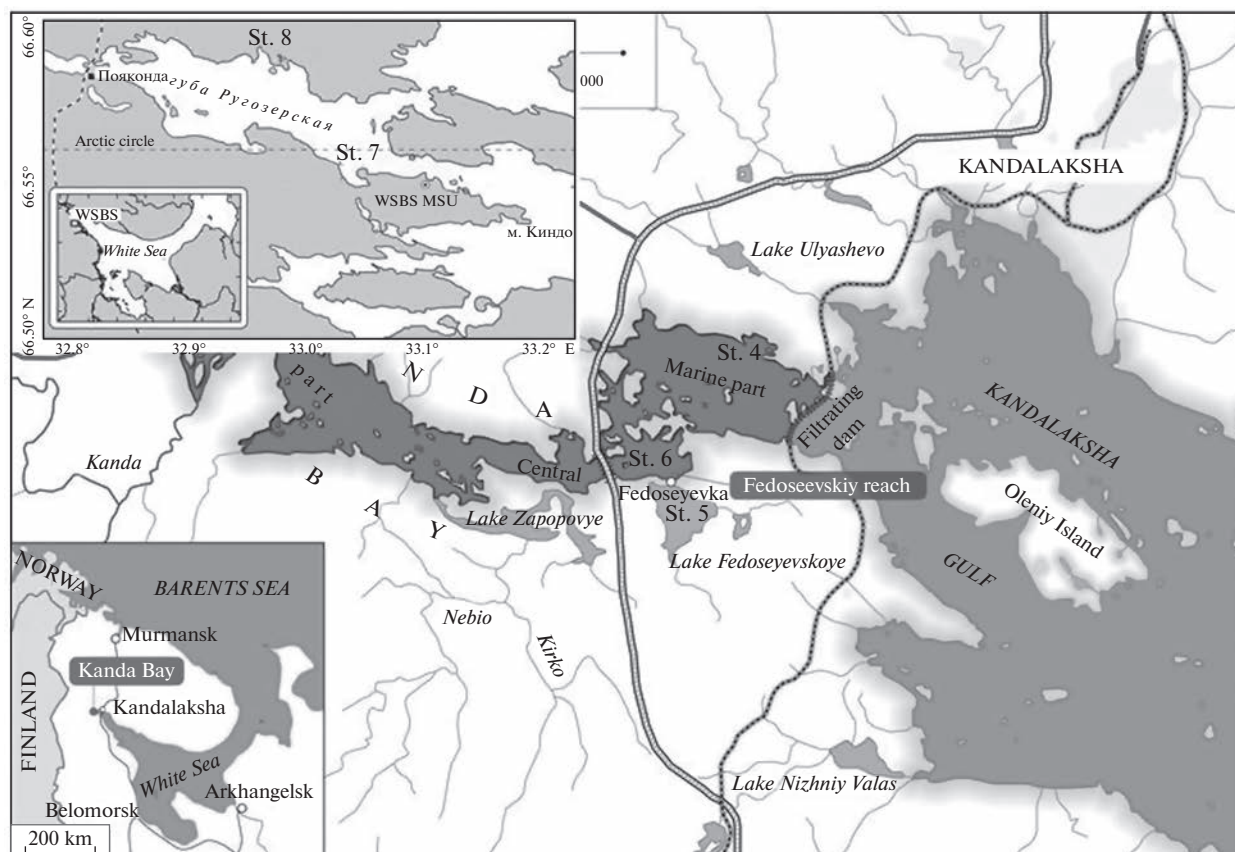
Целью настоящего исследования было получение данных о гидрохимическом состоянии, составе микробных сообществ придонной воды, интенсивности микробных процессов циклов углерода и серы в разных акваториях залива Канда и сравнению состава сообществ с микробными сообществами открытой части Белого моря, примыкающей к заливу Канда и к пресному озеру бассейна залива Канда.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Характеристика объекта исследования.** Залив (губа) Канда расположен в западной части Кандалакшского залива Белого моря, имеет длинную, извилистую форму. Акватории залива Канда различаются по гидрологическому режиму и имеют разную соленость. Залив Канда относится к внутренним морским водам Российской Федерации.

**Основная идея и схема проведения исследований.** Для проведения исследований было выбрано 5 станций, расположенных в различных акваториях Кандалакшского залива. Две станции отражают ситуацию до искусственной изоляции залива Канда. Это пресная часть залива (St. 5), находящаяся выше зоны смешивания речных и морских вод, а также морская акватория Кандалакшского залива (St. 7), находящаяся вне залива Канда. Еще одна станция взята вне залива Канда (St. 8). Это мезомиктическое озеро Трехцветное, которое, благодаря естественным процессам поднятия суши, уже как 200 лет отделилось от морского залива (Krasnova et al., 2015). В озере Трехцветное произошли процессы формирования глубоко аноксического водного слоя. Ситуация в водной толще этого водоема является негативным прогнозом полной изоляции залива Канда. И, наконец, две станции (St. 4 и St. 6) располагаются непосредственно в изолированной части залива Канда и в разной степени испытывают влияние морских вод, втекающих в залив во время приливов (рис. 1). В придонном водном слое на каждой станции имеется уникальное микробное сообщество, приспособленное к соответствующим условиям обитания.

В статье представлены данные, полученные при исследовании материала, отобранного исключительно в зимний сезон. Весной и летом для полярных водоемов характерны сезонные изме-



**Рис. 1.** Карта-схема губы Канда и прилегающей акватории Кандалакшского залива. Обозначения станций отбора проб: St. 4 – залив Канда “проточная”; St. 5 – “пресная”, оз. Федосеевское; St. 6 – залив Канда “сероводородная”, St. 7 – “морская”, Кандалакшский залив; St. 8 – “меромиктическая” оз. Трехцветное.

нения гидрологического режима, определяющего периоды интенсивного развития (“цветения”) фитопланктона. В свою очередь, цветение фитопланктона является мощным фактором, влияющим на состав микробного сообщества всей водной толщи. Таким образом, весной и летом микробное сообщество полярных водоемов изменчиво и нестабильно. Зимой, под слоем льда, активность фотосинтеза крайне низкая, и микробное сообщество придонного водного слоя и поверхностного слоя осадка развивается за счет органических веществ, синтезированных в течение летнего сезона. Длительная зимняя пауза фотосинтеза является причиной достаточно стабильного состояния микробного сообщества придонной воды и поверхностного осадка.

**Отбор проб** придонной воды в заливе Канда, Кандалакшском заливе и оз. Трехцветное проводили зимой 2015–2023 гг. Пробы отбирали через пробуренные во льду лунки. Температуру и содержание растворенного кислорода измеряли с помощью портативного электротермометра и оксиметра WTW© 340iA HANNA HI8314F (“Wen-soket”, RI, США). Общую соленость определяли с

помощью кондуктометра HANNA HI8733 (“Wen-soket”, RI, США). Пробы воды отбирали лимнологическим 1-литровым батометром, закрепленным на калиброванном тросе. Содержание метана в пробах определяли по методике фазово-равновесной дегазации. Концентрацию метана в газовой “head-space” фазе измеряли на газовом хроматографе Kristall-2000-M (“Хроматэк”, Россия), снабженном пламенно-ионизационным детектором. Для определения содержания сероводорода пробу воды при отборе фиксировали ацетатом цинка, и в фиксированных образцах сероводород определяли с использованием N,N-диметил-*n*-фенилендиамина. Для учета общей численности микроорганизмов (ОЧМ = microbial abundance; МА) пробы воды фиксировали раствором глутаральдегида, конечная концентрация которого в пробе составляла 2%. Фиксированные пробы фильтровали на черные поликарбонатные фильтры (“Миллипор”) с диаметром пор 0.2 мкм и окрашивали раствором акридинового оранжевого. Препараты просматривали с помощью эпифлуоресцентного микроскопа Axio Imager D1 (“Carl Zeiss”, Германия) с системой визуализации Image

Scope Color (M) при увеличении  $\times 1000$ . Биомасса микроорганизмов (BM, мкг л<sup>-1</sup>; влажный вес) была рассчитана исходя из объема клеток (кокков, палочек и нитей) и плотности клеток (1.0 мг мм<sup>-3</sup>). При проведении микроскопического учета одиночные клетки и клетки, собранные в агрегаты, учитывали отдельно. Агрегатом считалась группа клеток с общим очертанием, в которой зрительный пересчет отдельных клеток был затруднен или невозможен.

Интенсивности микробных процессов: темновой ассимиляции углекислоты (DCA), сульфатредукции (SR), автотрофного (гидрогенотрофного) образования метана (MGh) и окисления метана (MO) определяли радиоизотопным методом с использованием меченых соединений – NaH<sup>14</sup>CO<sub>3</sub>, <sup>14</sup>CH<sub>4</sub> и Na<sub>2</sub><sup>35</sup>SO<sub>4</sub> (Pimenov, Bonch-Osmolovskaya, 2006; Savvichev et al., 2021). Радиоактивности (<sup>14</sup>C и <sup>35</sup>S) продуктов микробных процессов измеряли на жидкостном сцинтилляционном счетчике TRI-Carb TR2400 (“Packard”, США). Для расчетов интенсивности микробных процессов DCA, MGh, MO и SR использовали среднюю величину, полученную из двух повторностей для каждого образца.

**Выделение метагеномной ДНК, ПЦР-амплификация и высокопроизводительное секвенирование фрагментов генов 16S рРНК.** Свежеотобранные образцы воды (объемом 100–400 мл) пропускали через фильтры с диаметром пор 0.22 мкм. Фильтр гомогенизировали, растирая с жидким азотом, препарат метагеномной ДНК выделяли с помощью Power Soil DNA Isolation Kit (“MO BIO Laboratories Inc.”, Carlsbad, США). Состав сообщества прокариот определяли на основании анализа последовательностей варибельного региона V3–V4 гена 16S рРНК, амплифицированного с помощью ПЦР с использованием праймеров PRK341F (5'-CCTACGGGRBGCASCAG-3') и PRK806R (5'-GGACTAGYVGGGTATCTAAT-3') (Frey et al., 2016). ПЦР-фрагменты были баркодированы с помощью Nextera XT Index Kit v.2 (“Illumina”, США) и очищены с использованием Agencourt AMPure beads (“Beckman Coulter”, Brea, CA, США). Концентрация полученных ПЦР продуктов была определена с помощью Qubit dsDNA HS Assay Kit (“Invitrogen”). Затем ПЦР-фрагменты были смешаны в эквимольных количествах и секвенированы на Illumina MiSeq (2  $\times$  300 нт с обоих концов). Парные чтения были объединены с использованием FLASH v.1.2.11 (Magoc, Salzberg, 2011). Полученные последовательности были кластеризованы в операционные таксономические единицы (ОТЕ) при 97% идентичности с помощью программы Usearch (Edgar, 2010); низкокачественные чтения, химерные и единичные последовательности были удалены при кластеризации. Таксономическая идентификация OTU была выполнена

по базе SILVA v.138 с использованием алгоритма VSEARCH (Rognes et al., 2016). Полученные последовательности были депонированы в базе данных NCBI Sequence Read Archive (SRA) в рамках проекта PRJNA986318.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Физико-химическая характеристика исследуемых образцов.** Все 5 образцов придонной воды были отобраны в акваториях со сходной глубиной (7–17 м; табл. 1). Водные образцы содержали минимальное количество взвеси поверхностного осадка. Количество этой взвеси зависело от типа осадка. Донные осадки в местах отбора придонной воды различались по цвету и консистенции. Осадок St. 7 включал фракции алевролита и мелкого песка, на St. 5 поверхностный осадок состоял из рыхлых черных хлопьев, на St. 6 и St. 8 в составе осадка преобладал черный сероводородный вязкий пелит.

Поскольку отбор всех образцов проводили в зимнее время с поверхности льда, температура поверхностного слоя воды была около 0°C. Придонная вода имела разную температуру, от 1.0°C в открытой части Кандалакшского залива до 4.8°C в Федосеевском плесе и до 5.1°C в меромиктическом озере Трехцветное (табл. 1). Соленость воды также различалась, от 0.3‰ в пресном озере Федосеевское до типичной “беломорской” воды Кандалакшского залива (24.0‰). Придонная вода на St. 4 и St. 7 содержала растворенный кислород и имела положительные значения окислительно-восстановительного потенциала. В пресной придонной воде St. 5 кислород отсутствовал, содержание сероводорода было низким (не более 25 мкмоль), значение Eh (мВ) было близким к нулю. Придонная вода на St. 6 и St. 8 была восстановленной и содержала сероводород в концентрации 1.95 и 13.25 ммоль соответственно. Содержание растворенного метана в воде “морской” St. 7 было крайне низким (60–240 нмоль) и типичным для Беломорских вод (Саввичев и соавт., 2008). В придонной воде St. 4 залива Канда содержание метана увеличивалось до 2.4–5.8 мкмоль, а в сероводородной воде St. 6 и St. 8 содержание метана достигало 0.38–0.82 ммоль. Таким образом, содержание метана в пяти исследованных водных образцах различалось в 14000 раз. Изотопный состав углерода метана ( $\delta^{13}\text{C}-\text{CH}_4$ ) из придонного водного горизонта St. 6 = –79.2‰, что свидетельствует о его современном микробном генезисе.

**Интенсивность микробных процессов в придонной воде пяти станций залива Канда.** Во время подледной съемки активность фотосинтеза регистрировали только в узком подледном водном слое (до 1.5 мкмоль С л<sup>-1</sup> сут<sup>-1</sup>). Достоверных значений активности фотосинтеза в нижележащих

Таблица 1. Основные физико-химические и биогеохимические характеристики образцов придонной воды пяти станций залива Канда и Кандалакшского залива

| Станция  | St. 4<br>“Проточная”<br>(морское русло<br>залива Канда) | St. 5<br>“Пресная”<br>(Федосеевское<br>озеро залива Канда) | St. 6<br>“Сероводородная”<br>(Федосеевский плес<br>залива Канда) | St. 7<br>“Морская”<br>(Ермолинская губа<br>Кандалакшского<br>залива) | St. 8*<br>“Аноксидная”<br>(меромиктическое<br>оз. Трехцветное) |
|--|---|--|--|--|--|
| Координаты   | 67°07'50" N<br>32°12'02" E                              | 67°05'53" N<br>32°10'32" E                                 | 67°06'24" N<br>32°10'32" E                                       | 66°33'28" N<br>33°02'25" E   | 66°35'31" N<br>32°58'40" E                                     |
| Глубина, м   | 14  | 17   | 14   | 10   | 7  |
| Образец  | Вода с серым<br>алевриговым<br>осадком                  | Вода с черным<br>хлопьевидным<br>осадком                   | Вода с черным<br>сероводородным<br>осадком                       | Вода со следами<br>серого песка<br>и алеврита                        | Вода с черным<br>сероводородным<br>осадком                     |
| T, °C придонная  | 2.5   | 2.4  | 4.8  | 1.0  | 5.1  |
| Соленость, ‰   | 19  | 0.3  | 17   | 24   | 21.9   |
| Еh, мВ   | 40  | -10...+10  | -295   | 220  | -330   |
| O <sub>2</sub> , ммоль л <sup>-1</sup>                     | 0.15  | 0  | 0  | 0.36   | 0  |
| H <sub>2</sub> S, ммоль л <sup>-1</sup>                    | 0   | до 0.025   | 1.1-1.95   | 0  | 7.5-13.25  |
| CH <sub>4</sub> , мкмоль л <sup>-1</sup>                   | 2.4-5.8   | 82-106   | 300-380  | 0.06-0.24  | 600-820  |
| MgH, мкмоль л <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>              | 0.8-1.0 × 10 <sup>-3</sup>                              | 0.035  | 0.06   | 0.1 × 10 <sup>-3</sup>   | 0.11   |
| DCA, мкмоль л <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>              | 0.11-0.41   | 1.3-2.5  | 8-14   | 0.01-0.03  | 28-38  |
| SR, мкмоль S л <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>             | 1.2-3.5 × 10 <sup>-3</sup>                              | 1.5 × 10 <sup>-3</sup>                                     | до 3.0   | 0.2-0.5 × 10 <sup>-3</sup>   | 16.8   |
| MO, мкмоль л <sup>-1</sup> сут <sup>-1</sup>               | 30-52 × 10 <sup>-3</sup>                                | 0.35-0.4   | 1.2-2.0  | 0.8-2.3 × 10 <sup>-3</sup>   | 4.2-6.8  |
| ОЧМ = МА, млн кл. мл <sup>-1</sup> /В, мкг л <sup>-1</sup> | 0.48/86   | 8.5/1520   | 4.0/616  | 0.22/46  | 22/4300*   |

\* Savichev et al., 2018.

**Таблица 2.** Альфа-разнообразие в образцах придонной воды со станций 7, 5, 8, 4, 6 в акватории залива Канда и прилегающих морских и пресных водоемах

| Образец  | Archaea<br>OTU % | Bacteria<br>OTU % | Chao1  | Shannon_e |
|--|------------------|-------------------|--------|-----------|
| St. 7. “Морская”                                       | 24.12            | 75.79             | 495.2  | 4.38      |
| St. 5. “Пресная”                                       | 22.67            | 74.35             | 1095.3 | 5.78      |
| St. 8. “Сероводородная вода” Из меромиктического озера | 27.42            | 71.35             | 770.5  | 5.30      |
| St. 4. Бухта Канда “Насыщенная кислородом вода”        | 34.53            | 62.95             | 972.4  | 5.49      |
| St. 6. Бухта Канда “Сероводородная вода”               | 29.90            | 68.8              | 905.8  | 5.44      |

водных горизонтах при подледной съемке получено не было. Темновая ассимиляция углекислоты (ТАУ) является суммарным показателем, включающим как интенсивность гетеротрофного карбоксилирования, так и автотрофного потребления  $\text{CO}_2$  при хемосинтезе. Низкая микробная активность ТАУ была отмечена в придонной воде “морской” станции (10–30 нмоль  $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ). В воде залива Канда St. 4 активность ТАУ была заметно выше (110–410 нмоль  $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ). Высокая активность ТАУ обнаружена в придонной воде “пресной” St. 5 (1.3–2.5 мкмоль  $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ), а также в сероводородсодержащих образцах St. 6 и St. 8 (8–14 и 28–38 мкмоль  $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ). Активность автотрофного (гидрогенотрофного) метаногенеза (MGh) в придонной воде на “морской” и “проточной” станциях была низкой и соответствовала пределу чувствительности используемого метода (0.1–1.0 нмоль  $\text{CH}_4$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ). Заметно выше активность MGh была в пресном придонном водном слое St. 5 (ср. 35 нмоль  $\text{CH}_4$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ). Наиболее высокая активность MGh показана в образцах St. 6 и 8 (60 и 110 нмоль  $\text{CH}_4$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$  соответственно). Интенсивность окисления метана (МО) повторяла тенденцию содержания метана (от 0.8 нмоль  $\text{CH}_4$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$  на St. 7 до 2.0 и 6.8 мкмоль  $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$  на St. 6 и 8). Активность сульфатредукции (SR) была минимальной (на пределе чувствительности метода) в придонной воде St. 7 (0.2–0.5 нмоль  $\text{S}^{2-}$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ), низкой на St. 4 (1.2–3.5 нмоль  $\text{S}^{2-}$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ) и необычно высокой (для пресных вод) активностью (4.5 нмоль  $\text{S}$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ) в воде St. 5 с низким содержанием сульфат-иона 0.18 мкмоль. Высокая активность SR была, что было ожидаемо, в придонных водах St. 6 и St. 8 (3 и 16.8 мкмоль  $\text{S}$   $\text{л}^{-1}$  сут $^{-1}$ ).

**Общая численность (ОЧМ = МА) и биомасса микроорганизмов (В).** Микроскопирование окрашенных препаратов на мембранных фильтрах пяти образцов придонной воды показало, что в воде St. 7 величина МА (microbial abundance) соответствовала значениям, обычным для Кандакшского залива (ср. 220 тыс. кл.  $\text{мл}^{-1}$ ). В воде на St. 4 залива Канда величина МА была несколько выше

(ср. 480 тыс. кл.  $\text{мл}^{-1}$ ). Заметно выше численность бактерий в сероводородной воде St. 6 залива Канда (до 4 млн кл.  $\text{мл}^{-1}$ ) и пресной воде St. 5 (8.5 млн кл.  $\text{мл}^{-1}$ ). Наиболее высокая величина МА соответствовала St. 8 (22 млн кл.  $\text{мл}^{-1}$ ).

**Результаты высокопроизводительного секвенирования.** В придонной воде пяти станций залива Канда и Кандакшского залива методом высокопроизводительного секвенирования фрагмента гена 16S рРНК был исследован таксономический состав микроорганизмов придонного водного слоя. Общее число идентифицированных фрагментов 16S rRNA, использованных для идентификации микробных сообществ, составило 132457. В результате проведенной кластеризации идентифицированы 1971 бактериальных и 871 архейных OTU с 97% идентичностью. Археи составили от 22.67 до 34.53% от всех 16S rRNA сиквенсов (табл. 2). Они были представлены 9 филумами, которые были определены с помощью программы SILVA и GTDB базы данных: *Aenigmarchaeota*, *Asgardarchaeota*, *Crenarchaeota*, *Euryarchaeota*, *Halobacteriota*, *Iainarchaeota*, *Micrarchaeota*, *Nanoarchaeota* и *Thermoplasmata*. Бактерии были представлены 21 филумом: *Acetothermia*, *Acidobacteriota*, *Actinobacteriota*, *Bacteroidota*, *Caldatibacteriota*, *Chloroflexi*, *Cyanobacteria*, *Desulfobacterota*, *Firmicutes*, *Gemmatimonadota*, *Latescibacterota*, *Myxococcota*, *Nitrospirota*, *Patescibacteria*, *Planctomycetota*, *Proteobacteria*, SAR324\_clade (Marine\_group\_B), *Spirochaetota*, *Thermotogota*, *Verrucomicrobiota*, *Zixibacteria*.

Индекс Chao1 показывает, что самое низкое видовое богатство приходится на микробное сообщество олиготрофных морских вод St. 7, а наиболее высокое – на микробное сообщество мезотрофных пресных вод St. 5. Видовое богатство придонных вод залива Канда (St. 4 и St. 6) ближе к высокому. Индекс видового разнообразия Shannon\_e оказался достаточно ровным, при этом самым низким для сообщества вод “морской” станции и наиболее высоким для вод “пресного” залива. Видовое разнообразие вод залива Канда высокое, близкое к максимальному среди полученных.

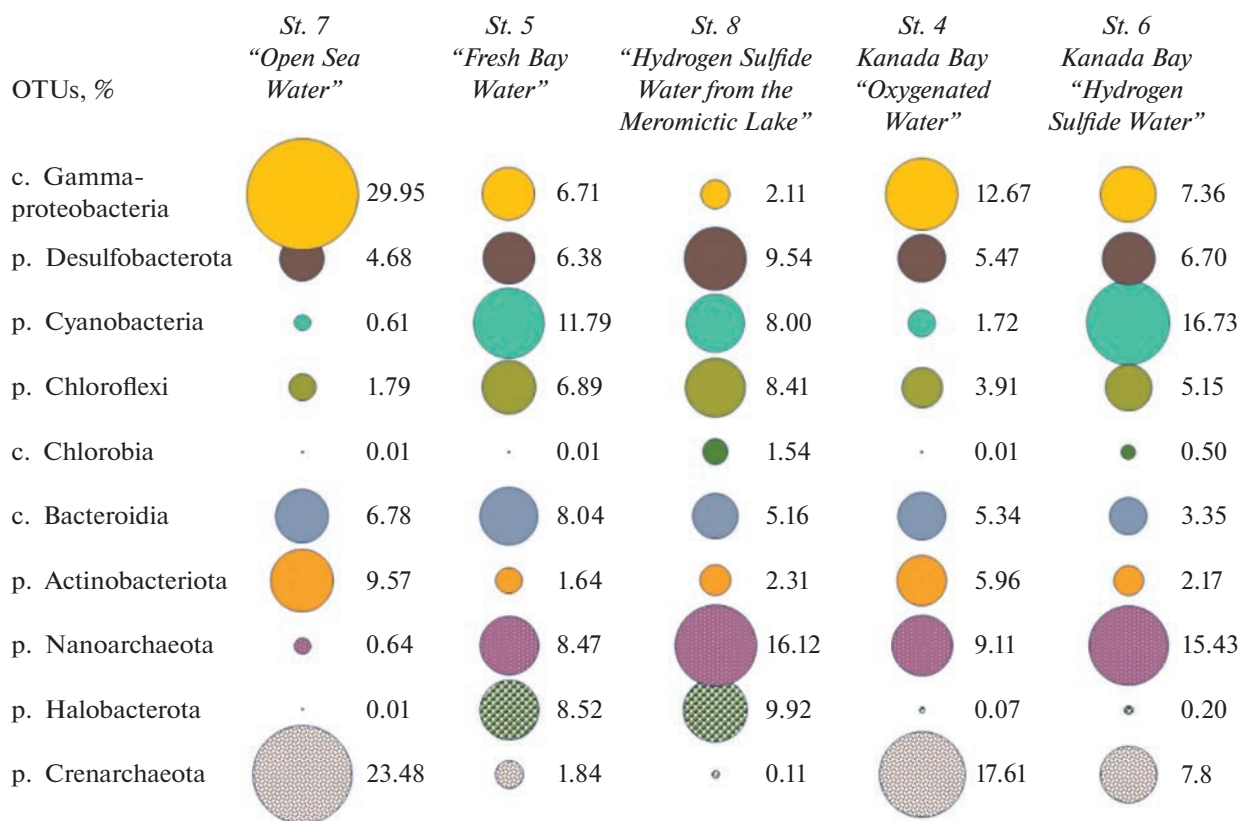


Рис. 2. Доля основных таксономических групп архей и бактерий в составе микробного сообщества в пяти образцах придонной воды залива Канда и прилегающих акваториях Кандалакшского залива. Обозначения станций – как на рис. 1.

Из 9 архейных и 21 бактериальных филумов было выбрано 10 таксонов, составляющих по долям OTU более 80% от всего микробного сообщества (рис. 2). 7 выбранных таксонов относятся к филумам, а 3 таксона являются классами. У выбранных нами таксонов наиболее велика разница между исследованными образцами в долях OTU. Поэтому выбранные таксоны могут считаться индикаторными.

**Таксономический состав сообщества архей.** Микробные сообщества придонной воды исследуемых водоемов, как это и следовало из физико-химических условий среды обитания, значительно отличались друг от друга (рис. 2). В насыщенной кислородом и предельно охлажденной морской воде St. 7 в сообществе архей явно доминировали некультивируемые археи рода *Nitrosopumilus*, OTU 23.48% (филум *Crenarchaeota*). Археи рода *Nitrosopumilus* – облигатные аэробы, способные к окислению аммония, содержащегося в морской воде в предельно низких концентрациях. Предполагается, что они способны к автотрофному росту. Представители этого рода распространены как в фотической зоне морей, так и поверхностной части донных отложений в морях всех регионов мира (Könneke et al., 2005; Park et al., 2012; Qin et al.,

2017). В пресных (St. 5) и особенно в сероводородсодержащих (St. 8) водах археи *Nitrosopumilus* были представлены в минимальных долях. Присутствие и обилие *Nitrosopumilus* в образце из залива Канда явно указывает на близость St. 4 к открытой части моря. Заметное уменьшение *Nitrosopumilus* в образце St. 6 указывает на ее близость к аноксийным застойным водам.

В пресных (St. 5) и сероводородсодержащих (St. 8) водах встречены археи из родов *Methanoregula* и *Methanosaeta* (филум *Halobacterota*). Наиболее известный вид *Methanoregula boonei* выделен из пресного болота, основой его метаболизма является гидрогенотрофный метангенез (Bräuer et al., 2011). Археи рода *Methanosaeta* являются умеренно галотолерантными, широко распространены в морских водоемах и в процессе метаногенеза используют ацетат. Ацетокластический метаноген *Methanosaeta pelagica* был выделен из приливно-отливной полосы Токийского залива (Mori et al., 2012). В воде открытого моря (St. 7), а также в воде St. 4 из залива Канда метаногенные археи найдены в следовых количествах. В образце St. 6 метаногенных архей было чуть больше (OTU 0.2%).

В лишенной кислорода воде пресного залива (St. 5) найдены некультивируемые археи рода *Woeseearchaealis* (OTU 8.47%). В сероводородных водах (St. 8) их обилие достигало 16.12%. Некультивируемые археи рода *Woeseearchaealis* (филум *Nanoarchaeota*) обитают в пресных и слабоминерализованных водоемах мезотрофного и евтрофного типа. Они являются гетеротрофами и предпочитают микроаэрофильные условия (Liu et al., 2018). В морской воде St. 7 археи филума *Nanoarchaeota* встречаются в минимальном количестве (OTU 0.64%). Археи рода *Woeseearchaealis* были найдены в образце St. 4 залива Канда (OTU 9.11%). Придонная вода на St. 4 испытывает дефицит растворенного кислорода (0.15 ммоль; табл. 1), что способствует развитию микроаэрофильных архей. В исследуемых водах залива Канда (St. 6) их обилие достигало 15.43%, что указывает на близость микробного сообщества St. 6 с сообществом сероводородных вод St. 8.

Необходимо отметить, что доля архей в микробном сообществе распределялась следующим образом: (OTU %) 24.12 (“Морская”) – 22.67 (“Пресная”) – 27.42 (“Сероводородная”) – 34.53 (“Канда St. 4”) – 28.4 (“Канда St. 6”). Близкие численные показатели долевого содержания суммы архей в микробных сообществах исследованных нами разнообразных водных местообитаниях свидетельствуют о ненадежности использования такого интегрального индикационного инструмента.

**Таксономический состав сообщества бактерий.** Бактерии отряда *Actinomariales* (филум *Actinobacteriota*) являются космополитами морских вод. Эти бактерии имеют ультрамалые размеры, а также способность к фотогетеротрофному метаболизму (Ghai et al., 2013). В наших образцах бактерии *Actinomariales* встречаются в морской воде станций St. 7 и St. 4 залива Канда (OTU 9.57 и 5.96%). В пресной и сероводородной воде, а также в воде St. 6 залива Кан их было заметно меньше.

Бактерии класса *Bacteroidia* во всех исследованных водных образцах найдены в близких долях (OTU 5.16% в сероводородных водах и OTU 8.04% в пресных водах). Известно, что бактерии этого класса широко распространены в самых разных местах обитания, от морских и пресных вод и почвы до желудочно-кишечного тракта и экскрементов животных. Вероятно, наличие бактерий класса *Bacteroidia* является наименее значимым показателем для диагностики микробных сообществ прибрежных морских водоемов.

Наличие бактерий класса *Chlorobia* (зеленые серные бактерии) четко и надежно указывают на наличие процессов аноксигенного фотосинтеза, протекающих с потребления сероводорода. В наших образцах *Chlorobia* были найдены (в очень малом количестве) в образцах St. 8 и St. 6. В лет-

нее время аноксигенные фототрофные бактерии населяют зону хемоклина водной толщи стратифицированных водоемов и осуществляют активный фотосинтез. В зимний сезон в покрытых льдом водоемах при отсутствии света в слое хемоклина *Chlorobia* оседают в придонный водный слой и на поверхность осадка.

В воде “морской” St. 7, а также “пресной” St. 5 найдены аэробные (микроаэрофильные) сероокисляющие бактерии родов *Sulfurimonas* и *Sulfurovum*, филум *Campilobacterota*. Представители рода *Sulfurimonas* – типичные градиентные морские бактерии, микроаэрофилы. Они способны окислять элементарную серу, сульфид, другие восстановленные соединения серы в процессе кислородного, а некоторые виды в процессе нитратного дыхания (Han, Pernger, 2015). Известные культивируемые представители рода *Sulfurovum* являются хемолитавтотрофными бактериями, окисляющими серу и тиосульфат и использующими кислород, а также нитрат в качестве акцептора электрона (Mori et al., 2018). Большинство представителей этого рода найдены в образцах воды и осадков, отобранных из морских гидротермальных источников. Однако бактерии рода *Sulfurovum* найдены также и в воде и осадках Арктических морей (Sun et al., 2020). Незначительные количества бактерий этих родов обнаружены в образцах залива Канда St. 8 и St. 6.

Бактерии рода *Chloroflexi* найдены в составе микробных сообществ водных образцов с дефицитом кислорода или его отсутствием (St. 5 OTU 6.89%, St. 8 OTU 8.41%). В морской воде этих бактерий было заметно меньше (St. 7 OTU 1.79%). Большая часть *Chloroflexi* была представлена гетеротрофными некультивируемыми бактериями из класса *Anaerolineae*, род SBR1031. Принято считать, что эти бактерии являются анаэробными синтрофами, мутуалистически связанными с метаногенными археями (Narihito et al., 2012). Доля этих малоизученных бактерий в составе микробного сообщества St. 4 была невелика (OTU 3.91%), но весьма значительна в составе микробного сообщества St. 6 (OTU 10.5%). Примечательно, что в образцах St. 8 и St. 6 (следовые количества) найдены *Chloroflexi* рода *Chloronema*. Это крупные, нитчатые зеленые серные бактерии с газовыми вакуолями, осуществляющие аноксигенный фотосинтез и ведущие, как правило, бентосный образ жизни (Dubinina, Gorlenko, 1975). Эти хорошо морфологически различимые бактерии могут служить хорошим маркером микробных сообществ с развитым циклом серы. В то же время отметим, что *Chloronema* sp. ранее находили только в пресных стратифицированных водоемах (Gich et al., 2001).

Цианобактерии обитают в фотической зоне пресных и морских водоемов, где существуют за счет оксигенного фотосинтеза. Придонный слой водоемов (если до него не доходит свет) является



исключительно местом накопления, но не обитания цианобактерий. Обилие цианобактерий является показателем продуктивности фотической зоны водоемов и зависит, в первую очередь, от содержания биогенных элементов. “Морская” St. 7 по показателю обилия цианобактерий (OTU 0.61%) оказалась явно олиготрофной, а “пресная” St. 5 (OTU 11.79%) и “сероводородная” St. 8 (OTU 8.0%) – евтрофными. В состав сообщества цианобактерий входили представители семейств *Nostocaceae*, *Cyanobiaceae*, *Synechococcaceae*. Исследуемые воды залива Канда (St. 4) были скорее олиготрофными, а St. 6 – явно евтрофными (OTU 16.73%).

Сульфатредуцирующие бактерии филума *Desulfobacterota* найдены во всех образцах, включая придонную воду пресного залива St. 5. Большинство представителей филума *Desulfobacterota* в образцах относились к классам *Desulfobacteria* и *Desulfobulbia*. В сероводородных водах St. 8 и пресной воде St. 5 преобладали некультивируемые сульфатредукторы рода *Desulfatiglans*. В придонной воде морской St. 7 найдены некультивируемые сульфатредукторы семейства *Desulfocapsaceae*, рода *Desulfosarcina*, а также *Desulfosarcinaceae*, g:SEEP-SRB1, образующие ассоциации с археями ANME-1 (Kleindienst et al., 2012). Бактерии филума *Desulfobacterota* продуцируют сероводород за счет восстановления элементной серы, сульфита, а также диспропорционирования тиосульфата (Murphy et al., 2021). При этом бактерии не нуждаются в органических субстратах и развиваются как хемолитоавтотрофы. Некоторые бактерии филума *Thermodesulfobacteriota* вступают в синтрофные отношения с микроорганизмами, использующими сероводород. В исследуемых образцах губы Канда (St. 4 и St. 6) найдены все вышеуказанные таксоны сульфатредукторов, однако явно доминирующих родов среди них не было.

В образце морской воды St. 7 в составе класса *Alphaproteobacteria* найдены некультивируемые бактерии семейства *Hypomicrobiaceae*, большинство которых являются олиготрофами. В придонной воде пресного залива (St. 5) найдены нитчатые бесцветные серные бактерии семейства *Beggiatoaceae*. Бактерии этой группы не склонны к планктонному способу жизни. Наиболее вероятно, что эти крупные бактерии находились на поверхности мелких частиц поверхностного слоя донного осадка. находка бактерий семейства *Beggiatoaceae* указывает на наличие активных микробных процессов цикла серы, протекающих в отсутствие света (Salman et al., 2013).

Обилие бактерий класса *Gammaproteobacteria* в исследуемых образцах оказалось наиболее ярким признаком, отличающим образец воды открытого моря (St. 7) от остальных образцов. Доля *Gammaproteobacteria* в этом образце составила 29.95%.

Наиболее многочисленными находками в образцах морской станции (St. 7) были представители рода *Woeseia* (класс *Gammaproteobacteria*). Вероятно, единственным культивируемым видом этого рода является *Woeseia oceani*, выделенным из приливо-отливной полосы Желтого моря (Du et al., 2016). Бактерии рода *Woeseia* являются морскими космополитами. Они найдены в водах и осадках прибрежных акваторий многих морей. При этом их трофическая роль остается малоизученной. В сероводородных водах St. 8 преобладали бактерии рода *Rhodoferrax* (сем. *Comamonadaceae*). *Rhodoferrax* относятся к несерным пурпурным бактериям, способны к аноксигенному фотосинтезу, но при этом могут развиваться и в отсутствие света. Помимо образца St. 8 *Rhodoferrax* найдены в сероводородных водах St. 6 залива Канда. В этих же образцах (St. 8, St. 6) в малых количествах найдены пурпурные серные бактерии семейства *Chromatiaceae* (генетически близкие к пресным и морским видам *Thiocapsa roseopersicina*, *Thiocapsa imhoffii*, *Thiodictyon bacillosum*). В образцах St. 5, St. 8, а также St. 4 и St. 6 залива Канда найдены бактерии наиболее близкие к роду *Thiobacillus*. Культивируемые представители этого рода являются классическими участниками окислительного звена цикла серы. В образцах St. 5, St. 6 и St. 8 найдены бактерии, близкие к классическим метанотрофам из родов *Methylocystis* и *Methylocapsa*. В образцах St. 5, St. 6 и St. 8 также найдены бактерии близкие к роду *Methylotenera*. Бактерии этого рода выделены из осадков пресных водоемов, а также почв и рисовых чеков. Культивируемые *Methylotenera* способны к росту на метиламине, как единственному источнику энергии, углерода и азота (Kalyuzhnaia et al., 2006). Крайне интересно, что в образце St. 7 “Морская” все найденные метанотрофы оказались близкими к бактериям рода *Methyloceanibacter*, обитающих в осадках северных морей и способных к окислению широкого спектра одноуглеродных соединений (Vekeman et al., 2016). Как и ожидалось, детектируемые метанотрофы пресной St. 5 оказались близки к нитчатых гамма-протеобактериям, родственными *Crenothrix* sp. По мнению ряда исследователей, это главные потребители метана в стратифицированных озерах (Osvold et al., 2017).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что по своим гидрологическим и гидрохимическим параметрам придонная вода акватории залива Канда, искусственно изолированного от основного морского бассейна, является смесью пресных (речных и озерных) и морских вод (табл. 1). Это доказывается, прежде всего, показателем солености. С другой стороны, придонная вода изолированного водоема приобретает свойства, отсут-

ствующие как в исходно пресных водах, так и в водах открытого моря. Это дефицит кислорода (St. 4), а также наличие сероводорода (St. 6). Помимо этого, в придонных водах залива Канда меняется окислительно-восстановительная обстановка, и появляется растворенный метан. Объективным показателем является изменение показателей интенсивности ключевых микробных процессов. В придонной воде залива Канда интенсивность ассимиляции углекислоты, сульфатредукции, гидрогенотрофного метаногенеза и метаноокисления заметно выше, чем в открытом море (табл. 1). Все вышеназванные изменения гидрохимического и биогеохимического состояния придонных вод залива Канда указывают на приобретение новых качеств, присущих стратифицированным водоемам с аноксическим, сероводородсодержащим придонным слоем. Водоемы такого типа известны на побережье Белого моря (Краснова, 2021).

Аноксические зоны стратифицированных водоемов, как реликтовые экосистемы, на протяжении многих лет привлекали внимание микробиологов (Overmann, 1997; Garcia-Gil et al., 1999; Camacho et al., 2001; Gorlenko, Kuznezov, 1972; Gorlenko, 1978; Jørgensen et al., 1979; Savvichev et al., 2021). Стабильная аноксическая зона водной толщи существует в меромиктическом озере Могильное на острове Кильдин, Фрамварен фиорде в южной Норвегии, Черном море (Dyrssen et al., 1996; Иванов и соавт., 2001; Strelkov, 2014). Менее стабильная анаэробная обстановка характерна для глубоководных впадин Каспийского моря (Иванов и соавт., 2013). Многочисленные стратифицированные водоемы небольшого размера известны на побережье Кандалакшского залива Белого моря (marine-derived lakes). Они уникальны по происхождению, т.к. образуются путем отделения от моря из-за быстрого поднятия суши (около 40 см за последние столетия) (Krasnova et al., 2012). По мере отдаления от моря происходит ослабление промывного режима, что ведет к накоплению значительного количества осадков, активизации анаэробных микробных процессов, в первую очередь процесса сульфатредукции и, в конечном итоге, распространению сероводорода в толще мнимомимниона (Losyuk, Kokryatskaya, 2015). Сульфатредуцирующие бактерии не ограничивают перечень анаэробных микроорганизмов, участвующих в трансформации органических соединений. В анаэробных условиях образование метана обеспечивают метаногенные археи, участвующие, наряду с сульфатредуцирующими бактериями, в терминальной фазе разложения органического вещества (Иванов и соавт., 2012).

Проведенные исследования показали, что среди богатого микробного сообщества придонных вод прибрежных морских водоемов можно выделить микроорганизмы, являющиеся индикаторами изменений, приводящих к возникновению анок-

сических зон. Это археи из родов *Methanoregula* и *Methanosaeta* (филум *Halobacterota*). Археи рода *Nitrosopumilus* (филум *Crenarchaeota*) также могут считаться индикаторными (точнее анти-индикаторными) микроорганизмами, поскольку они обнаруживаются только в богатых кислородом водах открытого моря. Прекрасными индикаторами устойчивых морских вод оказались микроорганизмы участники цикла серы. Известно, что микроорганизмы цикла серы явно доминируют в хемоклине меромиктических водоемов. Биогеохимический смысл их деятельности получил название “сульфуреты”. В водах залива Канда их было мало, но их индикаторный потенциал очевиден, поскольку в воде открытого моря (St. 7) эти микроорганизмы отсутствовали. Это аноксигенные фототрофные бактерии класса *Chlorobia* (соленоводные *Chlorobium phaeovibrioides*, пресноводные *Pelodictyon phaeoclathratiforme*). Это *Chloroflexi* рода *Chloronema*, также существующие за счет аноксигенного фотосинтеза. Они найдены в малых количествах в образцах St. 8 и St. 6. Индикаторными организмами изолированных вод залива Канда оказались также несерные пурпурные бактерии, близкие к роду *Rhodospirillum rubrum*. Они также найдены в малых количествах в образцах St. 8 и St. 6. В группу индикаторных таксонов бактерий, окисляющих восстановленные соединения серы, попали нитчатые бесцветные серные бактерии семейства *Beggiatoaceae*, а также тионовые бактерии рода *Thiobacillus*. Оказалось, что бактерии восстановительного звена цикла серы имеют более слабый индикаторный потенциал. Сульфатредуцирующие бактерии филума *Desulfobacterota* найдены во всех исследуемых водоемах. В воде St. 6 и St. 8 доля бактерий филума *Desulfobacterota* была немного выше, чем в воде других водоемов. Вероятно, что наиболее эффективными анти-индикаторами оказались бактерии рода *Woeseia*. Они явно доминировали в воде St. 5 “Морская” и уступали свою лидирующую позицию в водах залива Канда.

Проведенные исследования показали, что по своим гидрологическим, гидрохимическим, биогеохимическим свойствам, а также по составу микробных сообществ, придонный водный слой акватории залива Канда заметно отличается от пресных вод Федосеевского озера и морских вод Кандалакшского залива. Микробные сообщества акватории залива Канда пополняются археями и бактериями, обитающими в меромиктических водоемах. В водах St. 4 изменения в составе микробного сообщества незначительны, а в водах St. 6 они хорошо заметны. Можно предположить, что при позитивном развитии событий, а именно при устойчивом обмене вод через морскую дамбу, состав микробного сообщества придонных вод залива Канда не будет существенно меняться и, возможно, будет подвержен сезонным и межгодовым колебаниям. При негативном развитии событий можно

дать прогноз превращения залива Канда в стратифицированный водоем с устойчиво аноксийным придонным водным слоем и сообществом микроорганизмов, сходным с меромиктическими водоемами оз. Могильное, оз. Трехцветное, оз. Большие Хрусломены (Иванов и соавт., 2001; Lunina et al., 2005; Savvichev et al., 2018, 2021).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность Е.Д. Красновой, В.П. Шевченко, О.В. Калмацкой, А.Н. Харчевой, Н.М. Кокрятской, Г.Н. Лосюк, Д.А. Воронову, М.А. Летаровой, помогавших в разные годы и сезоны в проведении полевых исследований губы Канда.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при поддержке Российского национального фонда (грант 23-24-00208; А.С. Саввичев, В.М. Горленко и В.В. Беленкова – полевые и лабораторные исследования 2023 года), а также в рамках госзадания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (И.И. Русанов – радиоизотопные исследования).

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горленко В.М. Окисление тиосульфата *Atoebobacter roseus* в темноте в микроаэрофильных условиях // Микробиология. 1974. Т. 43. С. 729–731.
- Иванов Н.О., Китаев В.П., Чеченков А.В // Сборник научных трудов / АН СССР, Зоол. Ин-т, Секция по Белому морю Ихтиол. Комиссия. Гл. ред. О.А. Скарлато. – Л.: ЗИН, 1983. С. 37–44.
- Иванов М.В., Русанов И.И., Пименов Н.В., Байрамов И.Т., Юсупов С.К., Саввичев А.С., Леин А.Ю., Сапожников В.В. Микробные процессы цикла углерода и серы в озере Могильном // Микробиология. 2001. Т. 70. С. 675–686.
- Ivanov M.V., Rusanov I.I., Pimenov N.V., Vairatov I.T., Yusupov S.K., Savvichev A.S., Lein A. Yu., Sapozhnikov V.V. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in Lake Mogil'noe // Microbiology (Moscow). 2001. V. 70. P. 583–593.
- Иванов М.В., Саввичев А.С., Ключиткин А.А., Чульцова А.Л., Захарова Е.Е., Русанов И.И., Леин А.Ю., Лисицын А.П. Возобновление сероводородного заражения глубоководных впадин Каспийского моря // ДАН. 2013. Т. 453. С. 76–81.  
https://doi.org/10.7868/S0869565213230187
- Ivanov M.V., Savvichev A.S., Klyuvitkin A.A., Chul'tsova A.L., Zakharova E.E., Rusanov I.I., Lein A. Yu., Listsyn A.P. Resumption of hydrogen sulfide contamination of the water column of deep basins in the Caspian Sea // Doklady Earth Sci. 2013. V. 453. P. 1094–1099.
- Краснова Е.Д. Экология меромиктических озер России. 1. Прибрежные морские водоемы // Водные ре-

сурсы. 2021. Т. 48. С. 322–333.

https://doi.org/10.31857/S0321059621030093

Krasnova E.D. Ecology of meromictic lakes of Russia. Coastal marine waterbodies // Water Resour. 2021. V. 48. P. 427–438.

https://doi.org/10.1134/S009780782103009X

Саввичев А.С., Русанов И.И., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Мицкевич И.Н., Кравчишина М.Д., Леин А.Ю., Иванов М.В. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом море // Микробиология. 2008. Т. 77. С. 823–838.

Savvichev A.S., Rusanov I.I., Zakharova E.E., Veslopolova E.F., Mitskevich I.N., Kravchishina M.D., Lein A. Yu., Ivanov M.V. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in the White Sea // Microbiology (Moscow). 2008. V. 77. P. 734–750.

https://doi.org/10.1134/S002626170806012X

Семенов В.Н. Систематика и экология морских бассейнов Севера на разных этапах изоляции. Апатиты: Изд-во ММБИ КФ АН СССР, 1988. 46 с.

Bräuer S.L., Cadillo-Quiroz H., Ward R.J., Yavitt J.B., Zinder S.H. *Methanoregula boonei* gen. nov., sp. nov., an acidiphilic methanogen isolated from an acidic peat bog // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2011. V. 61. P. 45–52.

https://doi.org/10.1099/ijs.0.021782–0

Camacho A., Erez J., Chicote A., Florin M., Squires M.M., Lehmann C., Bahofen R. Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web // Aquat. Sci. 2001. V. 63. P. 91–106.

https://doi.org/10.1007/PL00001346

Dubinina G.A., Gorlenko V.M. New filamentous photosynthetic green bacteria containing gas vacuoles // Microbiology (Moscow). 1975. V. 44. P. 511–517.

Dyrssen D.W., Hall P.O.J., Haraldsson C., Chierici M., Skei J., Ostlund H.G. Time dependence of organic matter decay and mixing processes in Framvaren, a permanently anoxic fiord in south Norway // Aquatic Geochem. 1996. V. 2. P. 111–129.

Edgar R.C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST // Bioinformatics. 2010. V. 26. P. 2460–2461.

https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461

Garcia-Gil L.J., Vicente E., Camacho A., Borrego C.M., Vila X., Cristina X.P., Rodriguez-Gonzalez J. Vertical distribution of photosynthetic sulphur bacteria linked to saline gradients in Lake “El Tobar” (Cuenca, Spain) // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 20. P. 299–303.

Ghai R., Mizuno C.M., Picazo A., Camacho A., Rodriguez-Valera F. Metagenomics uncovers a new group of low GC and ultra-small marine *Actinobacteria* // Sci. Rep. 2013. V. 3. P. 1–8.

https://doi.org/10.1038/srep02471

Gorlenko W.M., Kuznezov S.I. Über die photosynthesierenden Bakterien des Kononjer-Sees // Arch. Hydrobiol. 1972. V. 70. № 1. S. 1–13.

Gorlenko V.M., Vainshtein M.B., Kachalkin V.I. Microbiological characteristic of Lake Mogilnoye // Arch. Hydrobiol. 1978. V. 81. P. 475–492.

Gulati R.D., Zadereev T.S., Degermendzhi A.G. // Ecology of meromictic lakes / Eds. Gulati R.D., Zadereev T.S., Degermendzhi A.G. Springer International Publish, 2018.

- Ecol. Stud. V. 228. 405 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-49143-1>
- Han Y., Perner M. The globally widespread genus *Sulfurimonas*: versatile energy metabolisms and adaptations to redox clines // Front. Microbiol. 2015. V. 6. Art. 989.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00989>
- Jørgensen B.B., Kuenen J.G., Cohen Y. Microbial transformations of sulfur-compounds in a stratified lake (Solar Lake, Sinai) // Limnol. Oceanogr. 1979. V. 24. P. 799–822.
- Kalyuzhnaya M.G., Bowerman S., Lara J.C., Lidstrom M.E., Chistoserdova L. *Methylothermobacter mobilis* gen. nov., sp. nov., an obligately methylamine-utilizing bacterium within the family *Methylophilaceae* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2006. V. 56. P. 2819–2823.  
<https://doi.org/10.1099/ijse.0.64191-0>
- Kleindienst S., Ramette A., Amann R., Knittel K. Distribution and *in situ* abundance of sulfate-reducing bacteria in diverse marine hydrocarbon seep sediments // Environ. Microbiol. 2012. V. 14. P. 2689–2710.  
<https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2012.02832.x>
- Könneke M., Bernhard A.E., De La Torre J.R., Walker C.B., Waterbury J.B., Stahl D.A. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon // Nature. 2005. V. 437. P. 543–546.  
<https://doi.org/10.1038/nature03911>
- Krasnova E.D., Kharcheva A.V., Milyutina I.A., Voronov D.A., Patsaeva S.V. Study of microbial communities in redox zone of meromictic lakes isolated from the White Sea using spectral and molecular methods // J. Marine Biol. Assoc. UK. 2015. V. 95. P. 1–12.  
<https://doi.org/10.1017/S0025315415000582>
- Liu X., Li M., Castelle C.J., Probst A.J., Zhou Z., Pan J., Liu Y., Banfield J.F., Gu J.D. Insights into the ecology, evolution, and metabolism of the widespread Woese archaeal lineages // Microbiome. 2018. V. 6. P. 1–16.  
<https://doi.org/10.1186/s40168-018-0488-2>
- Losyuk G., Kokryatskaya N., Krasnova E. Formation of hydrogen sulfide in isolated basins at the Karelian of the White Sea coast // EARSeL eProc. 2015. V. 14. P. 49–54.  
<https://doi.org/10.12760/02-2015-1-07>
- Lunina O.N., Gorlenko V.M., Solov'eva O.A., Akimov V.N., Rusanov I.I., Pimenov N.V. Seasonal changes in the structure of the anoxygenic phototrophic bacterial community in Lake Mogilnoe, a relict lake on Kil'din Island in the Barents Sea // Microbiology (Moscow). 2005. V. 74. P. 588–596.  
<https://doi.org/10.1007/s11021-005-0107-7>
- Magoc T., Salzberg S.L. FLASH: Fast length adjustment of short reads to improve genome assemblies // Bioinformatics. 2011. V. 27. P. 2957–2963.  
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btr507>
- Middelburg J.J., Levin L.A. Coastal hypoxia and sediment biogeochemistry // Biogeosciences. 2009. V. 6. P. 1273–1293.  
<https://doi.org/10.5194/bg-6-1273-2009>
- Mori K., Iino T., Suzuki K., Yamaguchi K., Kamagata Y. Aceticlastic and NaCl-requiring methanogen “*Methanosaeta peilagica*” sp. nov., isolated from marine tidal flat sediment // Appl. Environ. Microbiol. 2012. V. 78. P. 3416–3423.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.07484-11>
- Mori K., Yamaguchi K., Hanada S. *Sulfurovum denitrificans* sp. nov., an obligately chemolithoautotrophic sulfur-oxidizing epsilonproteobacterium isolated from a hydrothermal field // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2018. V. 68. P. 2183–2187.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002803>
- Murphy C.L., Biggerstaff J., Eichhorn A., Ewing E., Shahan R., Soriano D., Stewart S., VanMol K., Walker R., Walters P., Elshahed M.S., Youssef N.H. Genomic characterization of three novel *Desulfobacterota* classes expand the metabolic and phylogenetic diversity of the phylum // Environ. Microbiol. 2021. V. 23. P. 4326–4343.  
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.15614>
- Narihiro T., Terada T., Ohashi A., Kamagata Y., Nakamura K., Sekiguchi Y. Quantitative detection of previously characterized syntrophic bacteria in anaerobic wastewater treatment systems by sequence-specific rRNA cleavage method // Water Res. 2012. V. 46. P. 2167–2175.  
<https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.01.034>
- Oswald K., Graf J.S., Littmann S., Tienken D., Brand A., Wehli B., Albertsen M., Daims H., Wagner M., Kuypers M.M., Schubert C.J., Milucka J. *Crenothrix* are major methane consumers in stratified lakes // ISME J. 2017. V. 11. P. 2124–2140.  
<https://doi.org/10.1038/ismej.2017.77>
- Overmann J. Mahoney Lake: a case study of the ecological significance of phototrophic sulphur bacteria // Adv. Microb. Ecol. 1997. V. 15. P. 251–288.
- Park S.J., Kim J.G., Jung M.Y., Kim S.J., Cha I.T., Ghai R., Martín-Cuadrado A.B., Rodríguez-Valera F., Rhee S.K. Draft genome sequence of an ammonia-oxidizing archaeon, “*Candidatus Nitrosopumilus sediminis*” AR2, from Svalbard in the arctic circle // J. Bacteriol. 2012. V. 194. P. 6946–6947.  
<https://doi.org/10.1128/JB.01869-12>
- Pimenov N.V., Bonch-Osmolovskaya E.A. *In situ* activity studies in thermal environments // Meth. Microbiol. 2006. V. 35. P. 29–53.
- Pjevac P., Korlevic M., Berg J.S., Bura-Nakic E., Ciglenecki I., Amann R., Orlic S. Community shift from phototrophic to chemotrophic sulfide oxidation following anoxic holomixis in a stratified seawater lake // Appl. Environ. Microbiol. 2015. V. 81. P. 298–308.  
<https://doi.org/10.1128/AEM.02435-14>
- Qin W., Heal K.R., Ramdasi R., Kobel J.N., Martens-Habben W., Bertagnoll A.D., Amin S.A., Walker C.B., Urakawa H., Konneke M., Devol A.H., Moffett J.W., Armbrust E.V., Jensen G.J., Ingalls A.E., Stahl D.A. *Nitrosopumilus maritimus* gen. nov., sp. nov., *Nitrosopumilus cobalaminigenes* sp. nov., *Nitrosopumilus oxycliniae* sp. nov., and *Nitrosopumilus ureiphilus* sp. nov., four marine ammonia-oxidizing archaea of the phylum *Thaumarchaeota* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. 2017. V. 67. P. 5067–5079.  
<https://doi.org/10.1099/ijsem.0.002416>
- Rognes T., Flouri T., Nichols B., Quince C., Mahé F. VSEARCH: a versatile open source tool for metagenomics // Peer. J. 2016. V. 4. P. 1–22.  
<https://doi.org/10.7717/peerj.2584>
- Rogozin D.Y., Zykov V.V., Chernetsky M.Y., Degermendzhy A.G., Gulati R.D. Effect of winter conditions on distributions of anoxic phototrophic bacteria in two meromictic lakes in Siberia, Russia // Aquat. Ecol. 2009. V. 43. P. 661–672.  
<https://doi.org/10.1007/s10452-009-9270-7>

- Salman V., Bailey J.V., Teske A.* Phylogenetic and morphologic complexity of giant sulphur bacteria // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2013. V. 104. P. 169–186.  
<https://doi.org/10.1007/s10482-013-9952-y>
- Savvichev A.S., Demidenko N.A., Krasnova E.D., Kalmatskaya O.V., Kharcheva A.N., Ivanov M.V.* Microbial processes in the Kanda Bay, a meromictic water body artificially separated from the White Sea // *Doklady Biol. Sci.* 2017. V. 474. P. 135–139.  
<https://doi.org/10.1134/S0012496617030103>
- Savvichev A.S., Babenko V.V., Lunina O.N., Letarova M.A., Boldyreva D.I., Veslopolova E.F., Demidenko N.A., Kokryatskaya N.M., Krasnova E.D., Gaisin V.A., Kostryukova E.S., Gorlenko V.M., Letarov A.V.* Sharp water column stratification with an extremely dense microbial population in a small meromictic lake, Trekhtzvetnoe // *Environ. Microbiol.* 2018. V. 20. P. 3784–3797.  
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.14384>
- Savvichev A.S., Kadnikov V.V., Rusanov I.I., Beletsky A.V., Krasnova E.D., Voronov D.A., Kallistova A.Yu., Veslopolova E.F., Zakharova E.E., Kokryatskaya N.M., Losyuk G.N., Demidenko N.A., Belyaev N.A., Sigalevich P.A., Mardanov A.V., Ravin N.V., Pimenov N.V.* Microbial processes of the carbon and sulfur cycles and the relevant microorganisms in the water column of the meromictic lake Bol'shie Khruslomeny Lake at the White Sea coast // *Front. Microbiol.* 2020. V. 11. Art. 1945. P. 1–17.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01945>
- Strelkov P., Shunatova N., Fokin M., Usov N., Fedyuk M., Malavenda S., Lubina O., Poloskin A., Korsun S.* Marine Lake Mogilnoe (Kildin Island, the Barents Sea): one hundred years of solitude // *Polar Biol.* 2014. V. 37. P. 297–310.  
<https://doi.org/10.1007/s00300-013-1431-4>
- Sun Q.L., Zhang J., Wang M.X., Cao L., Du Z.F., Sun Y.Y., Liu S.Q., Li C.L., Sun L.* High-throughput sequencing reveals a potentially novel *Sulfurovum* species dominating the microbial communities of the seawater–sediment interface of a deep-sea cold seep in South China sea // *Microorganisms*. 2020. V. 8. P. 687.  
<https://doi.org/10.3390/microorganisms8050687>
- Tassi F., Fazi S., Rossetti S., Pratesi P., Ceccotti M., Cabassi J., Capecchiacci Fr., Venturi St., Vaselli O.* The biogeochemical vertical structure renders a meromictic volcanic lake a trap for geogenic CO<sub>2</sub> (Lake Averno, Italy) // *PLoS One*. 2018. V. 13. P. 1–26.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193914>
- Van Gemerden H., Mas J.* Ecology of phototrophic sulfur bacteria // *Anoxygenic photosynthetic bacteria* / Eds. Blankenship R.E., Madigan M.T., Bauer C.E. New York: Kluwer Academic, 1995. P. 49–85.
- Vekeman B., Kerckhof F.M., Cremers G., Vos P., Vandamme P., Boon N., Camp H.J.M., Heylen K.* New *Methyloceanibacter* diversity from North Sea sediments includes methanotroph containing solely the soluble methane monooxygenase // *Environ. Microbiol.* 2016. V. 18. P. 4523–4536.  
<https://doi.org/10.1111/1462-2920.13485>
- Velinsky D.J., Fogel M.L.* Cycling of dissolved and particulate nitrogen and carbon in the Framvaren Fjord, Norway: stable isotopic variations // *Mar. Chem.* 1999. V. 67. P. 161–180.
- Zhang J., Gilbert D., Gooday A., Levin L., Naqvi S.W.A., Middelburg J.J., Scranton M., Ekau W., Peña A., Dewitte B., Oguz T., Monteiro P.M.S., Urban E., Rabalais N.N., Ittekkot V., Kemp W.M., Ulloa O., Elmgren R., Escobar-Brion E., Van der Plas A.K.* Natural and human-induced hypoxia and consequences for coastal areas: synthesis and future development // *Biogeosci.* 2010. V. 7. P. 1443–1467.  
<https://doi.org/10.5194/bg-7-1443-2010>

## Microbial Community Composition as an Indicator of the State of Basins Located at the Sea Coast (Exemplified by the Kanda Bay, Kandalaksha Gulf, White Sea)

A. S. Savvichev<sup>1, \*</sup>, N. A. Demidenko<sup>3</sup>, V. V. Kadnikov<sup>2</sup>, V. V. Belenkova<sup>1</sup>,  
I. I. Rusanov<sup>1</sup>, and V. M. Gorlenko<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Winogradsky Institute of Microbiology, Federal Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>2</sup> Skryabin Institute of Bioengineering, Federal Research Center of Biotechnology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia

<sup>3</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117997 Russia

\*e-mail: savvichev@mail.ru

Received June 22, 2023; revised July 5, 2023; accepted July 5, 2023

**Abstract**—Formation of the Kanda Bay resulted from construction of a railway dam (1916) and subsequent isolation of the sea lagoon from the main basin of the Kandalaksha Gulf, White Sea. Decreased action of tidal flows, which mix the water column of the lagoon, altered the hydrological regime of the basin. Decreased water exchange resulted in formation of oxygen-depleted near-bottom water and to sulfide contamination. A freshwater lake was, however, preserved in the southern part of the Kanda Bay. The composition of microbial communities was studied for the near-bottom water horizons at different sides of the Kanda Bay. The oxygen regime in this layer was found to change, with increasing concentrations of sulfide and methane and active processes of sulfate reduction and methane oxidation. The composition of the microbial community changed noticeably, with lower abundance of true marine and freshwater microorganisms and development of bacteria and archaea predominant in microbial communities of anoxic water in meromictic basins. Among the microbial diversity, indicator species with increased abundance were revealed. These are archaea of the genera

*Methanoregula* and *Methanosaeta* (phylum *Halobacterota*). The sulfur cycle microorganisms, which were the indicators of stagnant marine water, included anoxygenic phototrophic bacteria of the class *Chlorobia*, (*Chlorobium phaeovibrioides*, *Pelodictyon phaeoclathratiforme*), *Chloroflexi* of the genus *Chloronema*, nonsulfur purple bacteria related to the genus *Rhodoferrax*, colorless sulfur bacteria of the family *Beggiatoaceae*, and sulfur oxidizers of the genus *Thiobacillus*. Archaea of the genus *Nitrosopumilus* (phylum *Crenarchaeota*) and bacteria of the genus *Woeseia* may be considered opposites to the indicator microorganisms, since they were found only in the open sea water. In our opinion, stable water exchange through the dam will result in the stable composition of the Kanda Bay microbial community, with only seasonal variations and year-to-year fluctuations. The negative scenario supports prediction of conversion of the Kanda Bay into a stratified basin with anoxic near-bottom water and the microbial community similar to that found in meromictic lakes.

**Keywords:** Microbial communities, microbial processes, Kanda Bay, meromictic basins, water exchange, hydrological regime, stratification, sulfide contamination