БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД, 2023, № 3, с. 315–324

ВОДНАЯ МИКРОБИОЛОГИЯ

УДК 556:579.26

ВЛИЯНИЕ ГЕТЕРОГЕННОСТИ ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ НА ФОРМИРОВАНИЕ БАКТЕРИОБЕНТОСА В МЕЗОТРОФНОМ ОЗЕРЕ ЮЖНОГО ПРИУРАЛЬЯ

© 2023 г. Н. Г. Шерышева[a, b, *], И. В. Резникова[b]

[a] *Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия*

[b] *Тольяттинский государственный университет, Тольятти, Россия*

**e-mail: sapfir-sherry@yandex.ru*

Поступила в редакцию 12.06.2021 г.
После доработки 07.11.2022 г.
Принята к публикации 14.11.2022 г.

Впервые определены количественные (численность, биомасса) и структурные (морфологические, размерные) показатели бактериобентоса в разных морфотипах донных отложений оз. Кандры-Куль (Республика Башкортостан). Общая численность бактерий достигала 1.8×10^9–11.8×10^9 кл./мл грунта, биомасса – 106–1344 мкг/мл. Выявлены две разновидности сезонных изменений численности и биомассы глубоководных и прибрежных бактериобентосных сообществ. Рассматривается влияние гетерогенности донных отложений на количественные показатели и морфологическую структуру озерного бактериобентоса. Увеличение пелитовых и алевритовых фракций в механическом составе илов способствует повышению общей численности бактерий и перестройке морфологической структуры бактериобентоса в сторону увеличения численности кокковых форм. Доля кокков увеличивается с повышением процентного содержания сапрофитов в общей численности бактерий.

Ключевые слова: бактериобентос, численность, биомасса, размерно-морфологическая структура, сезонная динамика, морфотипы донных отложений

DOI: 10.31857/S0320965223030221, **EDN:** PPRYBJ

ВВЕДЕНИЕ

Функциональная значимость бактериобентоса как компонента водной экосистемы заключается в деструкции органического вещества и осуществлении биогеохимического круговорота веществ между водной толщей и донными отложениями. Определение численности бактерий позволяет оценить состояние бактериобентосного сообщества в целом и раскрывает его потенциальные возможности в процессах распада органического вещества (Дзюбан, 2010; Бардан, 2013; Андреева и др., 2017; Морозова и др., 2022). В настоящее время остаются недостаточно изученными количественная структура и пространственно-временное распределение бактериобентоса в разнотипных грунтах водных объектов, в том числе крупных озер.

Озеро Кандры-Куль имеет категорию гидрохимического памятника природы и заслуживает особого внимания как второй по величине водоем в республике Башкортостан и во всем Южном Приуралье (Мулдашев и др., 2016). Особенность озера – необычайное разнообразие морфотипов донных отложений и сезонная трансформация илов, происходящая в результате сезонной седиментации детритного материала. Гетерогенность донных отложений обусловлена древним происхождением, большой площадью и глубиной водоема, развитием плотных зарослей погруженных макрофитов, различными видами деятельности вблизи водоема (близость автотрассы, населенных пунктов и сельскохозяйственных полей, организация курортной зоны). Берега озера сложены песками, делювиальными суглинками, мергелями и песчаниками Пермского возраста. Впервые бактериобентос рассматривали в составе комплексного исследования абиотических и биотических (фито-, зоо-, бактериопланктон, инфузории) компонентов экосистемы оз. Кандры-Куль в 2010, 2012 гг. (Жариков и др., 2018).

Цель работы – определить влияние гетерогенности донных отложений оз. Кандры-Куль на количественное развитие и формирование размер-

Сокращения: ОВ – органическое вещество, ОЧБ – общая численность бактерий, ЧСБ – численность сапрофитных бактерий.

Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб бактериобентоса в оз. Кандры-Куль в 2012 г. Пелагические станции: ст. 2, 4, 7, 15 (глубина 8–9 м), ст. 3 (глубина 14.5–16 м). Станции открытой литорали с глубиной 2–3 м: ст. 1, 5, 6, 8–14, 16, 17. Дополнительные шесть станций (5А, 13А, 16А, 17А, 10А, 12А) расположены в зарослях макрофитов соответствующих станций и в районе стока ст. 5. Распределение донных отложений по ложу озера: I – серые и черные маслянистые илы; II – серые илы; III – алевритовые и песчанистые илы; IV – песчанистые илы, заиленные пески, макрофитные илы, локальные участки черных илов; V – пески; VI – неисследованная зона.

но-морфологической структуры бактериобентоса в течение весенне-осеннего сезона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Озеро Кандры-Куль расположено в западной части республики Башкортостан в одной из котловин Белебеевской возвышенности. Озеро карстового происхождения, овальной формы, размерами ~8 × 3.6 км, со средней глубиной 7.2 м и максимальной – 16.5 м (Жариков и др., 2018).

Исследования проводили в мае, июле и сентябре 2012 г. в составе комплексной экспедиции Института экологии Волжского бассейна РАН. Пробы бактериобентоса отбирали лотом, имеющим объем захвата 100 см^3, с поверхностных горизонтов донных отложений (0–5 см) на 23 станциях (рис. 1).

Для учета общей численности и биомассы бактериобентоса пробы грунта фиксировали 25%-ным раствором глутаральдегида до конечной концентрации в пробе 2.5%. Фиксированную пробу ила суспензировали на шейкере в 0.01 М растворе пирофосфата натрия (Косолапов и др., 2005; Rylkova et al., 2019). Аликвоту суспензии из разведения 1000 фильтровали через окрашенные суданом черным ядерные фильтры с диаметром 0.2 мкм (производство Объединенного института ядерных исследований, г. Дубна). В качестве реакционноспособного флюоресцирующего красителя применяли флуоресцеинизотиоционат (FITC), который реагирует с аминогруппами белков на поверхности бактериальных клеток и имеет низкий уровень связывания с неклеточными структурами, что является необходимым условием для определения численности микроорганизмов в суспензиях донных осадков (Семенов, 2004). Раствор красителя FITC готовили в карбонатном буфере с последующим добавлением фосфатного буфера и 0.85%-ного раствора NaCl (Гальченко, 2001; Семенов, 2004). Подсчет клеток проводили с помощью микроскопа Leica DM5500B при увеличении ×1000 в 20 полях зрения. Учитывали морфологические группы бактерий (по соотношению длины к ширине – L/d): кокки (<1.2), коккобациллы (1.2–1.8), палочки (>1.8–10), нити (>10) (Нетрусов и др., 2005) и размерные классы: 0.2–1 мкм, >1–2 мкм, >2–5 мкм, >5–10 мкм, >10 мкм. Объемы бактериальных клеток определяли на основании измерений их длины и ширины по формулам объема геометрических фигур. Показатель экологического состояния водоема ЧСБ/ОЧБ определяли по шкале экологических модификаций как процентное отношение численности сапрофитных бактерий (ЧСБ) к общей численности бактерий (ОЧБ) (Дзюбан и др., 2005). Статистическую обработку результатов проводили с помощью компьютерной программы “Excel” 2007.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Донные отложения. На основе гранулометрического анализа (Шерышева, Ракитина, 2015) в оз. Кандры-Куль выявлено четыре морфотипа (разновидностей основных типов) донных отложений (табл. 1): 1 – пески, 2 – песчанистые и макрофитные илы, 3 – макрофитные илы и илы с дрейссеной, 4 – тонкодисперсные серые и черные илы. Морфотип 1 включает серые и охристые мелкозернистые и глинистые пески разной плотности с дрейссеной и ракушей, распространенные на северном и северо-западном побережьях озера. Морфотип 2 представлен гетерогенными песчанистыми и макрофитными илами, которые содержат фрагменты разложившейся водной растительности, грубый детрит, осколки ракуши и формируются на западном, северо-западном и восточном мелководьях в зарослях макрофитов. В состав морфотипа 3 включены мелкоалевритовые серые илы с дрейссеной и фрагментами растительности, которые распространены в основном в открытой литорали и пелагиали. Морфотип 3 дополняют локальные участки с массовым развитием дрейссены, сероводородный ил, газированные илы с запахом ацетилена или с гнилостным запахом на западном и восточном побережьях. Морфотип 4 представлен однородными тонкодисперсными профундальными, сублиторальными черными и серыми илами, а также трансформиру-

Таблица 1. Средние значения численности ($N \times 10^9$ кл./мл влажного грунта) и биомассы (B, мкг/мл) бактерий в морфотипах донных отложений оз. Кандры-Куль в мае–сентябре 2012 г.

Станция	H, м	Биотоп	Тип донных отложений	N	B
		Морфотип 1. Пески		**2.6 ± 0.4***	**241 ± 42***
5	2.4	Открытая литораль, дно покрыто пузырчаткой	Темно-серый мелкозернистый песок	2.8 ± 0.2	226 ± 25
5А	2.4	Открытая литораль, участок сельскохозяйственного стока	Серый мелкозернистый песок с дрейссеной	2.7 ± 0.7	226 ± 77
8	2.1	Открытая литораль с зарослями хары на дне	Серый глинистый мелкий песок с запахом ацетилена	3.2 ± 0.6	287 ± 89
17	2.1	Открытая литораль, вегетируют роголистник и водяная сосенка	Темно-серый мелкозернистый песок с ракушей	1.82	142
16А	0.5	Прибрежье, заросли тростника	Плотный охристый мелкозернистый песок	2.4 ± 0.9	239 ± 119
17А	1.0	Прибрежье, заросли тростника	Серый мелкозернистый песок с дрейссеной	2.82	286
		Морфотип 2. Песчанистые и макрофитные илы		**4.7 ± 1.0***	**570 ± 122***
10	2.2	Открытая литораль, на дне – заросли урути, пузырчатки, нитчатки, дрейссена	Макрофитный алевритовый ил	4.7 ± 2.1	598 ± 282
10 А	1.5	Литораль, заросли тростника, водяной сосенки, рдеста, роголистника	Темно-серый песчанистый ил с фрагментами макрофитов	4.8 ± 3.9	529 ± 414
11	2.4	Открытая литораль, на дне – заросли водяной сосенки, ракуша	Серый мелкопесчанистый ил с полужидким наилком зеленого цвета	5.1 ± 0.3	623 ± 95
13	2.1	Открытая литораль, на дне заросли хары	Серый мелкопесчанистый ил с фрагментами хары	2.6	342
		Морфотип 3. Мелкоалевритовые илы, илы с дрейссеной		**5.5 ± 0.6***	**589 ± 99***
4	8	Пелагиаль	Серый алевритовый ил	5.7 ± 1.6	553 ± 173
6	3	Открытая литораль, на дне остатки макрофитов, дрейссена	Темно-серый мелкоалевритовый ил с дрейссеной	5.7 ± 1.9	522 ± 243
7	9.2	Пелагиаль, на дне массовое развитие дрейссены	Серый ил с дрейссеной	5.1 ± 1.1	507 ± 91
9	1.9	Открытая литораль, заросли хары, рогоза, нитчатки; в июле обильно развивается пузырчатка	Серый пелитово-алеври-товый газирующий ил с запахом ацетилена	5.9 ± 1.6	763 ± 323
13А	0.8	Мелководье, заросли тростника, дно покрыто дрейссеной	Серый ил с дрейссеной, (“дрейссеновый” ил)	4.1 ± 0.6	475 ± 33
14	2.2	Открытая литораль, н дне – заросли хары, дрейссена	Серый ил с гнилостным запахом	4.9 ± 3.1	658 ± 374
		Морфотип 4. Тонкодисперсные серые и черные илы		**7.6 ± 1.2***	**732 ± 143***
1	2.3	Открытая литораль, подводные заросли рдеста	Черный блестящий мелкоалевритовый ил	7.2 ± 4.5	568 ± 345
2	8.8	Открытая литораль	Черный ил с дрейссеной	6.5 ± 2.5	658 ± 278
3	15	Пелагиаль, центральная часть озера	Серые и черные маслянистые илы	7.4 ± 2.6	733 ± 291
12	2.6	Открытая литораль, на дне вегетирует водяная сосенка	Черный сероводородный ил	7.2 ± 5.3	615 ± 563
12А	1.8	Литораль, заросли водяной сосенки	Черный ил	11.8	1200
15	7.7	Пелагиаль	Серый ил с фрагментами дрейссены	7.4 ± 1.5	707 ± 150
16	2.8	Открытая литораль, погруженная водная растительность	Черный пелитовый ил (в сентябре), песчанистый ил (в мае)	8.3 ± 2.7	1279 ± 405

Примечание. H – глубина, м; “±” – доверительный интервал. Буквой “А” обозначены дополнительные станции (рис. 1);
* – средние значения количественных показателей для разных морфотипов илов.

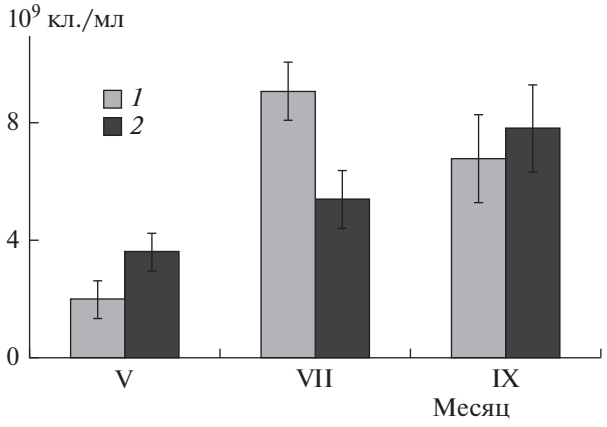

Рис. 2. Сезонные изменения ОЧБ в глубоководной зоне (*1*) и на мелководье (*2*) оз. Кандры-Куль в 2012 г. Вертикальные линии на столбцах показывают доверительный интервал.

ющимися литоральными илами (илами, которые в течение вегетативного сезона обогащаются иловыми фракциями и существенно меняют свою структуру).

Количественные показатели бактериобентоса. За исследованный период с мая по сентябрь ОЧБ в донных отложениях озера изменялась от 1.2×10^9 до 11.8×10^9 кл./мл влажного грунта, биомасса – от 106 до 1279 мкг/мл грунта. Наибольшие значения ОЧБ и биомассы бактерий зарегистрированы в черных илах с погруженной водной растительностью: ст. 1 – 11.1×10^9 кл./мл и 856 мкг/мл, ст. 12А – 11.8×10^9 кл./мл и 1200 мкг/мл, ст. 16 – $9.7 \times \times 10^9$ кл./мл и 1279 мкг/мл соответственно. Минимальные значения ОЧБ и биомассы бактерий отмечены в песчанистых отложениях в зарослях тростника: ст. 16А – 1.2×10^9 кл./мл и 106 мкг/мл, ст. 17А – 2.62×10^9 кл./мл и 286 мкг/мл соответственно.

В донных отложениях морфотипа 1 средняя ОЧБ была $2.6 \times 10^9 \pm 0.4 \times 10^9$ кл./мл, средняя биомасса – 241 ± 42 мкг/мл, морфотипа 2 –$4.0 \times \times 10^9 \pm 1.0 \times 10^9$ кл./мл и 570 ± 122 мкг/мл, морфотипа 3 – $5.5 \times 10^9 \pm 0.6 \times 10^9$ кл./мл и 589 ± ± 99 мкг/мл, морфотипа 4 – $7.6 \times 10^9 \pm 1.2 \times \times 10^9$ кл./мл и 732 ± 143 мкг/мл соответственно (табл. 1). Средняя общая численность бактериобентоса по озеру за период исследования достигала $5.3 \times 10^9 \pm 0.6 \times 10^9$ кл./мл, средняя биомасса – 549 ± 72 мкг/мл.

Выявлено резкое увеличение численности и биомассы бактерий летом в районе спасательной станции на пляже (ст. 1, 2) и на северном побережье в близости от автомагистрали и сельскохозяйственных стоков (ст. 5) – на участках интенсивной антропогенной нагрузки и рекреации.

Сезонное развитие бактериобентоса. Среднестатистические показатели сезонного развития бактериобентоса в донных отложениях разного типа, приуроченных к различным биотопам озера, представлены в табл. 2. В мае минимальную ОЧБ (2.0×10^9–3.3×10^9 кл./мл) отмечали в песках северного побережья озера, где регистрировали минимальные значения содержания ОВ – 2–4% (Шерышева, Ракитина, 2015). Плотность бактериобентоса увеличивалась от периферии к центральной части водоема, т.е. от литоральных илов (3.1×10^9 кл./мл влажного грунта) к тонкодисперсным профундальным илам (6.1×10^9 кл./мл). В июле вектор увеличения численности бактерий перемещался в направлении от северо-восточных участков и от профундали к юго-западному побережью, достигая максимальных значений в литоральных илах и в заросшем макрофитами мелководье (3.7×10^9–11.1×10^9 кл./мл), где регистрировали наибольшие значения ОВ в илах – 17–21% (Шерышева, Ракитина, 2015). В сентябре максимальную численность бактериобентоса (5.5×10^9–8.5×10^9 кл./мл) наблюдали локально на западном мелководье в зарослях высшей водной растительности. В целом по озеру в сезонном (с мая по сентябрь) развитии бактериобентоса отмечена тенденция увеличения численности и биомассы бактерий (табл. 2).

В глубоководных гомогенных серых и черных илах максимум численности бактерий зарегистрирован в июле с последующим его снижением в сентябре (рис. 2). На мелководьях в гетерогенных илах: макрофитных, трансформирующихся, черных сероводородных илах и в илах с дрейссеной максимум численности бактерий отмечен в сентябре. При микроскопическом анализе илов, отобранных в зарослях водной растительности в сентябре, обнаружено большое количество растительного и зоопланктонного детрита, обогащающего илы ОВ. Характер сезонных изменений биомассы бактерий в целом повторял характер сезонного развития численности бактериобентосных сообществ.

Сезонный коэффициент варьирования численности бактерий (Савичев и др., 2008), определенный за период с мая по сентябрь, в профундальных тонкодисперсных илах был наименьшим – 0.7–1.9. Максимальные его значения характерны для открытой литорали с глубинами до 2–3 м и для зарослей макрофитов – 1.1–3.6. В песках этот показатель находился в пределах 1.1–1.2.

Морфологическая структура бактериобентоса представлена различными по форме группами: кокками, коккобациллами, палочками, нитевидными клетками различной длины, реже – стебельковыми формами и спириллами. С мая по сентябрь средняя доля палочковидных бактерий в ОЧБ достигала 73.9 ± 3.4%, коккобацилл – 22.1 ± 2.9%,

Таблица 2. Средние показатели сезонного количественного развития бактериобентоса в разных морфотипах донных отложений оз. Кандры-Куль в мае–сентябре 2012 г.

Участок	Морфотип донных отложений	Май	Июль	Сентябрь
	Морфотип 1			
Северное побережье	Серые пески, глинистые пески, пески с дрейссеной, охристые пески	3.1 ± 0.4 247 ± 60	2.6 ± 0.8 224 ± 97	2.8 ± 0.2 241 ± 51
	Морфотип 2			
Восточное побережье, мелководье	Песчанистые илы, макрофитные, гетерогенные илы	4.2 ± 0.6 465 ± 94	5.2 ± 1.7 767 ± 285	6.4 ± 0.9 753 ± 148
Западное побережье, мелководье	Серые илы с дрейссеной, черные песчанистые илы	3.1 ± 0.5 407 ± 117	5.3 ± 0.2 786 ± 185	9.69 1279
	Морфотип 3			
Южный берег, открытая литораль	Серые, черные пелитовые и алевритовые илы	3.7 ± 1.6 285 ± 46	9.12 ± 2.7 786 ± 185	7.2 ± 0.2 645 ± 87
	Морфотип 4			
Профундаль, сублитораль	Серые и черные тонкодисперсные маслянистые илы	5.0 ± 0.6 460 ± 59	8.0 ± 1.2 750 ± 130	7.2 ± 0.2 645 ± 87
	По всему озеру	4.0 ± 0.4 381 ± 54	5.8 ± 1.3 612 ± 131	5.7 ± 0.9 623 ± 130

Примечание. Над чертой – ОЧБ, 10^9 кл./мл; под чертой – биомасса бактерий, мкг/мл влажного грунта; "±" – доверительный интервал.

кокков – 3.1 ± 0.5%, нитевидных бактерий (в зависимости от биотопа и месяца отбора проб) – 1.0 ± 0.7%.

В сезонном развитии морфологической структуры происходило увеличение доли палочек с 65.9 ± 6.8% в мае до 80.7 ± 7.0% в сентябре за счет уменьшения количества кокков и коккобацилл. Вклад кокков снижался от 4.3 ± 1.1% до 2.4 ± 1.4%, коккобацилл – от 26.5 ± 6.4% до 15.1 ± 4.4%. Доля нитевидных клеток была в мае 1.3 ± 1.21%, в июле – 0.4 ± 0.25%, в сентябре –1.8 ± 2.4%.

В разновидностях грунтов обнаружены особенности в морфологическом составе бактериобентоса. Так, в песках в течение всего сезона преобладали палочки – 82.4 ± 7.6%, при этом в мелкозернистых песках (ст. 5) в сентябре зарегистрировано ~100%-ное доминирование палочковидных форм бактерий. В профундальных тонкодисперсных илах при доминировании палочковидных форм (70.4 ± 10.7%) отмечен минимальный вклад (0.3 ± 0.2%) нитевидных клеток в ОЧБ или даже их отсутствие (ст. 3 в мае).

В разнотипных илах восточного, южного и западного мелководий зарегистрирован наибольший вклад коккобацилл – 33.0 ± 3.2%, максимальное развитие которых наблюдали в мае. В зарослях прибрежно-водной растительности активно развивались кокковые формы, достигая 6.2 ± 0.4% ОЧБ. В илах с активными деструкционными процессами (ст. 2, 9, 16) регистрировали максимальный вклад кокков – 6–11% ОЧБ. В газирующих илах с резким запахом ацетилена (ст. 8, 9) и в черных илах с сапропелем (ст. 2) отмечена наибольшая доля нитевидных клеток – 7–9%. В трансформирующихся илах (ст. 16) доля нитевидного бактериобентоса увеличилась от 0.2 в мае до 22% в сентябре. Морфологическая структура бактериобентоса на исследованных станциях показана на рис. 3. Получены положительные корреляции (при $p < 0.05$) численности кокков и коккобацилл с алевритопелитовой фракцией ($r = 0.74$ и $r = 0.65$ соответ-

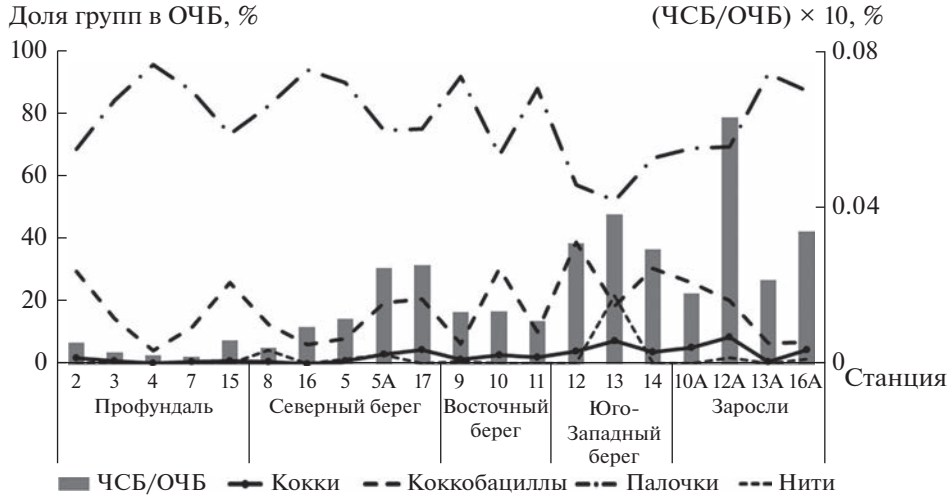

Рис. 3. Показатель ЧСБ/ОЧБ и морфологическая структура бактериобентоса в июле 2012 г. в донных отложениях оз. Кандры-Куль.

ственно), а также палочек ($r = 0.53$) и нитевидных клеток ($r = 0.54$) с мелкозернистой песчанистой фракцией механического состава грунтов.

Показатель ЧСБ/ОЧБ на различных биотопах изменялся от 0.002 до 0.063. Максимальные значения ЧСБ/ОЧБ (0.029–0.063) обнаружены на мелководьях с погруженной водной растительностью (ст. 12–14) и в зарослях прибрежно-водных макрофитов (ст. 12А, 16А). Наименьшие значения ЧСБ/ОЧБ (0.002–0.005) характерны для профундальных илов (ст. 2, 3, 4, 7, 15). Увеличение доли кокковых форм бактерий сопровождалось повышением значений ЧСБ/ОЧБ (рис. 3). Получены достоверные корреляционные связи между долей кокков ОЧБ и показателем ЧСБ/ОЧБ ($r = 0.89$, $p < 0.05$).

В размерной структуре бактериобентоса доминировали клетки двух размерных классов 0.2–1 и >1–2 мкм. Их доля в ОЧБ в среднем по озеру достигала 56.6 ± 6.7 и 41.1 ± 6.1% соответственно. При этом максимальная доля (до 90%) была у клеток с линейными размерами 0.2–1 мкм в илах, обогащенных ОВ (ст. 2, 9, 16). В зарослях не обнаружены нитевидные клетки длиной >5 мкм. С увеличением длины крупных клеток размерных классов 2–5, >5–10 и >10 мкм снижался их вклад в ОЧБ: 2.1 ± 1.2, 0.2 ± 0.1, 0.09 ± 0.08% соответственно.

Средний объем клеток бактериобентоса по озеру за весь период исследования составил 0.18 ± ± 0.008 мкм^3. Наиболее многочисленными были бактериальные клетки объемами 0.11–0.5 мкм^3. Доля мелких клеток размерных классов 0.01–0.05 и >0.05–0.1 мкм^3 была 25.1± 7.9 и 29.5 ± 4.8% ОЧБ соответственно. На средние и крупные палочки (0.1–0.5 мкм^3) приходилось в среднем 42.3 ± 7.7% ОЧБ. Объемы нитевидных клеток варьировали от 0.2 до 3 мкм^3. В мае объемы клеток были 0.01–5.31 мкм^3 (в среднем 1.19 ± 0.01 мкм^3), в июле – 0.01–6.31 мкм^3 (0.18 ± 0.02 мкм^3), в сентябре 0.01–5.73 мкм^3 (0.16 ± 0.01 мкм^3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Многообразие донных отложений в разнотипных внутренних водоемах и существенные различия физико-химических условий обусловливают значительные колебания в них численности бактериобентоса (Дзюбан, 2010; Zhang at al., 2019; Гаретова и др., 2020). В оз. Кандры-Куль необычайное разнообразие морфотипов донных отложений обусловливает значительную неравномерность пространственно-сезонного развития количественных, морфологических и размерных показателей бактериобентосного сообществ в пределах одной озерной экосистемы. При этом подтверждается известная закономерность – повышение плотности бактерий с увеличением доли тонкодисперсных частиц в механическом составе грунта. Так, численность и биомасса бактерий закономерно возрастали в ряду морфотипов: пески – песчанистые и макрофитные илы – мелкоалевритовые илы и илы с дрейссеной – тонкодисперсные серые и черные илы. На основе анализа сезонных коэффициентов варьирования численности бактерий следует вывод, что бактериобентосные сообщества профундальных тонкодисперсных илов более стабильны по сравнению с гетерогенными илами и песками мелководья. Стабильность глубоководных бактериоценозов обусловлена рядом факторов: однородной структурой илов, более равномерным, по сравнению с прибрежьем, поступлением ОВ в глубоководные илы, темпера-

турным и гидрологическим режимами (Sala, Güde, 2006; Савичев и др., 2008; Дзюбан, 2010).

Проведенный нами ранее корреляционный анализ выявил значимые факторы, участвующие в пространственно-временном распределении бактериобентоса по донному ложу оз. Кандры-Куль (Жариков и др., 2018). К ним относятся содержание ОВ, определенного по потерям при прокаливании, содержание минерального и общего фосфора, доля пелитовых фракций размером <0.005 мм. Редокс – потенциал (rH_2) обратно коррелирует с содержанием органического вещества в глубоководных тонкодисперсных серых илах ($r = -0.88$) и в газирующих илах ($r = -0.92$), что свидетельствует об активном развитии анаэробной микрофлоры, за счет которой, по-видимому, образуются летние пики численности в сезонном развитии бактериобентоса. Значимым средообразующим фактором следует считать развитие плотных зарослей воздушно-водных и погруженных макрофитов, которые покрывают большую часть литоральной зоны озера до глубины 3–5 м. При отмирании основная часть растительности аккумулируется донными осадками и разлагается, поставляя в них ОВ и биогенные элементы, что способствует локальному образованию сероводородного ила (ст. 12).

В характере сезонных изменений численности и биомассы бактериобентоса обнаружены две биотопические разновидности. Первая имеет летней пик развития бактерий с последующим снижением к осени и формируется в глубоководных профундальных и литоральных илах на глубинах >3 м, для которых характерна гомогенная структура с преобладанием пелитовых фракций. Вторая разновидность сезонного развития бактерий отличается отсутствием летнего пика и максимальными значениями численности и биомассы осенью, отмечена для гетерогенных илов зарослей и мелководий с глубинами ≤3 м. Аналогичный характер сезонной динамики бактерий обнаружен в грунтах сублиторали и профундали оз. Плещеево (Дзюбан, 2010). Сезонная динамика бактерий регулируется в основном поступлением лабильного ОВ, сезонными колебаниями редокс-потенциала и температуры (Дулов, 2002; Дзюбан, 2010). На основании исследований, проведенных указанными авторами, и полученных нами корреляций, следует, что в профундальных илах летние пики обусловлены в значительной степени поступлением в глубоководные участки ОВ и фосфора, низкими значениями редокс-потенциала, тонкодисперсностью илов, развитием анаэробной микрофлоры. На мелководьях и в зарослях макрофитов осенние максимумы количественного развития бактерий вызваны, в основном, интенсивным поступлением в грунты лабильного ОВ в результате массового осеннего распада водной растительности и разложения микроорганизмами мортмассы растений. Микроорганизмы мелководий активно используют продукцию альгоперифитона и обладают более высокой метаболической активностью (Sala, Güde, 2006; Рыбакова, 2010; Румянцева, 2013). Другим фактором служит изменение механической структуры грунтов на мелководьях – накопление тонкодисперсных алевритопелитовых фракций к осени в результате сезонной седиментации детрита различного генезиса.

Форма бактериальных клеток рассматривается как физиологическая адаптация организма к выживанию и получению питательных ресурсов (Young, 2006). Пространственное распределение клеточных форм бактериобентоса характеризовалось ярко выраженной неравномерностью, обусловленной механической структурой грунтов и обеспеченностью ОВ. Соотношение между формами бактериальных клеток менялось на различных биотопах озера в разные месяцы, но в целом для озера характерно преобладание палочковидных клеток. Доминирование палочковых форм во всех морфотипах донных отложений озера объясняется их высокой степенью “морфологической пластичности”, а также свойством данной формы увеличивать отношение поверхности клетки к объему, что делает палочковидную форму наиболее конкурентно способной (Young, 2006). Выявлены некоторые особенности морфологической композиции бактериобентоса в разнотипных грунтах озера. Так, палочковидные формы наиболее многочисленно представлены в песчанистых отложениях и в тонкодетритных профундальных илах. Нитевидные бактерии предпочитают песчанистое дно и макрофитные илы. Кокковые бактериальные формы в большей степени приурочены к прибрежной береговой полосе озера, испытывающей высокую антропогенную нагрузку, и особенно к зарослевым биотопам, где илы обогащены растительным детритом. Значимый фактор в территориальном распределении кокков и коккобацилл – содержание алевритовой и пелитовой фракций в илах. Максимальные численности кокков зарегистрированы в илах с наибольшими концентрациями ОВ. Обнаруженную топическую особенность кокков можно объяснить свойством клетки образовывать сферическую форму при высоких концентрациях питательных веществ (Young, 2006). Показатель ЧСБ/ОЧБ, используемый нами как индикатор загрязнения биотопа легкоокисляемым ОВ, свидетельствует о приуроченности коков к мелководью. На основании полученных показателей ЧСБ/ОЧБ и общей численности бактерий, в соответствии со шкалой экологических модификаций (Дзюбан и др., 2005) и с соотнесением типов грунтов к трофическому состоянию водоема (Сигарева и др., 2021), озеро Кандры-Куль имеет мезотрофный статус.

В размерной структуре донного бактериального сообщества наиболее многочисленны мелкие и

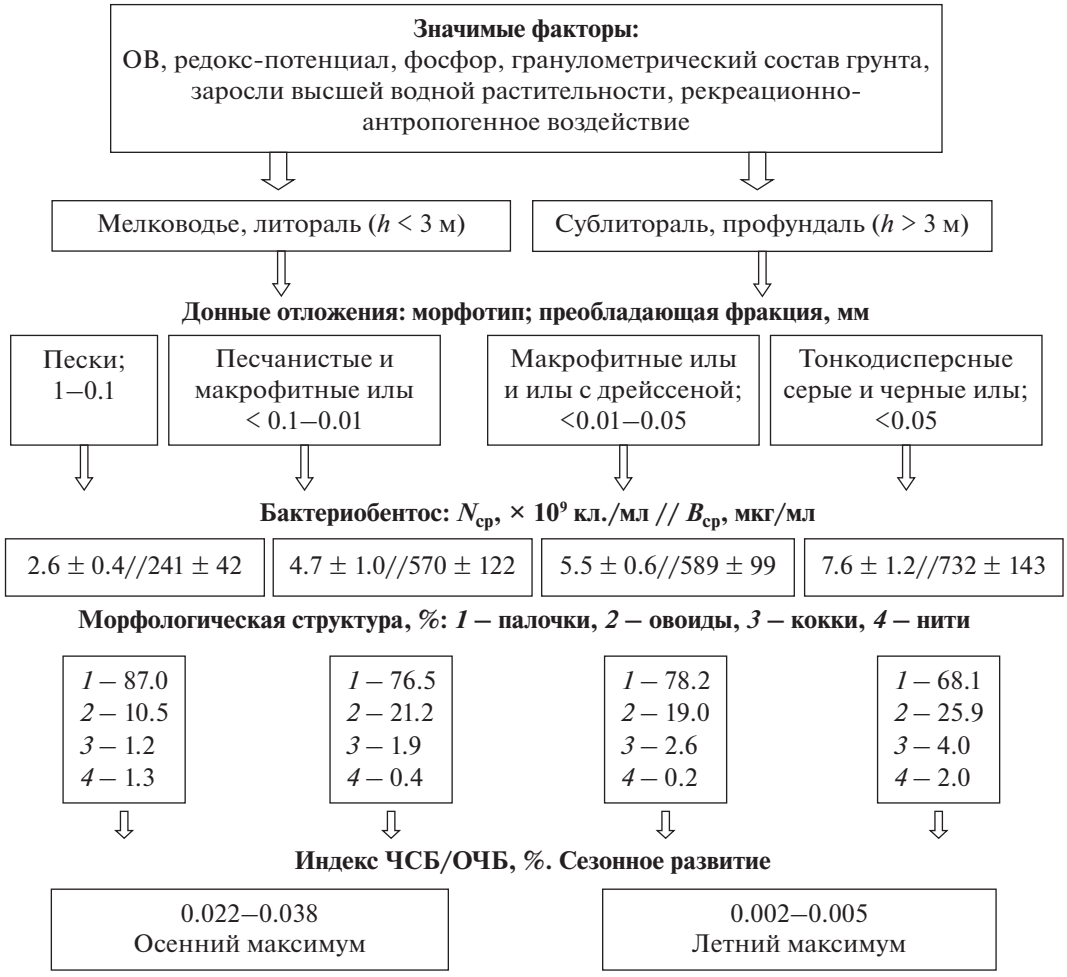

Рис. 4. Механизм формирования количественно-морфологической структуры и сезонного развития бактериобентоса в гетерогенных донных отложениях оз. Кандры-Куль: h – глубина; $N_{ср}$, $B_{ср}$ – средние значения численности и биомассы бактерий по морфотипам донных отложений озера.

средние клетки <2 мкм. Вклад в ОЧБ численность бактерий размерных классов >2 мкм снижается.

В целом, механизм развития бактериобентоса в экосистеме оз. Кандры-Куль можно представить схемой, данной на рис. 4.

Выводы. В результате проведенного исследования выявлен ряд причинно-следственных аспектов формирования бактериобентоса в донных отложениях разного типа оз. Кандры-Куль. Количественная структура и сезонное развитие бактериобентоса регулируются дисперсностью донных отложений, редокс-потенциалом, содержанием ОВ, фосфора. Особенность сезонного развития – образование летнего и осеннего максимумов численности и биомассы глубоководного и мелководного бактериальных сообществ. Существенными факторами формирования размерно-морфологической структуры бактериобентоса выступают гетерогенность донных отложений, биотопическая приуроченность и антропогенное воздействие. Для прибрежных гетерогенных илов характерна пространственно-временная изменчивость соотношения морфологических групп бактерий, для профундальных тонкодисперсных илов – более стабильная морфологическая структура бактериобентоса. При повышении процентного содержания сапрофитов в общей численности бактериобентоса увеличивается доля кокков. С позиции причинно-следственной организации количественное развитие и размерно-морфологическую структуру бактериального сообщества можно рассматривать как адаптационную жизненную стратегию в условиях гетерогенности донных отложений экосистемы оз. Кандры-Куль.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны администрации и сотрудникам Природного парка “Кандры-Куль” за помощь в орга-

низации и проведении полевых работ, сотрудникам Института экологии Волжского бассейна РАН филиала Самарского научного центра РАН Т.А. Ракитиной и Л.П. Поветкиной за участие в обработке проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках Госзадания по теме № 122032500063-0 и при частичной финансовой поддержке Природного парка “Кандры-Куль” (договор № 01/12 от 01.12.2011 г. и № 08/12 от 20.12.2011 г.).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Андреева М.Г., Буторова Л.Е., Любин П.А. 2017. Бактериопланктон и бактериобентос озера Большое Голубое (Татарстан) // Устойчивое развитие регионов: опыт, проблемы, перспективы. Казань: Академия наук республики Татарстан. С. 3.

Бардан С.И. 2013. Размерная структура и морфологический состав зимнего бактериопланктона Печорского моря и условия формирования // Микробиология. Т. 82. № 6. С. 741.

Гальченко В.Ф. 2001. Метанотрофные бактерии. Москва: ГЕОС.

Гаретова Л.А., Фишер Н.К., Климин М.А. 2020. Источники органического вещества в донных отложениях эстуариев малых рек бассейна Татарского пролива // Биология внутр. вод. № 3. С. 211. https://doi.org/10.31857/S032096522003005

Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. 2005. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и озера Плещеево как факторы формирования качества водной среды // Гидробиол. журн. Т. 41. № 4. С. 82.

Дзюбан А.Н. 2010. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус.

Дулов Л.Е. 2002. Сезонные изменения бактериальных процессов разложения органических веществ в литоральных осадках евтрофного озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 24 с.

Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Уманская М.В. и др. 2018. Современное состояние экосистемы озера Кандры-Куль. Тольятти: Анна.

Косолапов Д.Б., Крылова И.Н., Копылов А.И. 2005. Распределение и активность бактериобентоса в водохранилищах Верхней Волги // Вод. ресурсы. Т. 32. № 4. С. 489.

Морозова О.В., Токинова Р.П., Любарский Д.С. 2022. Микробные сообщества воды и донных отложений озера Большое Голубое (Республика Татарстан) // Рос. журн. прикладной экологии. № 3 (31). С. 12. https://doi.org/10.24852/2411-7374.2022.3.13.20

Мулдашев А.А., Позднякова Э.П., Едренкина Л.А. 2016. Реестр особо охраняемых природных территорий республиканского значения. Уфа: Белая река.

Нетрусов А.И., Егорова М.А., Захарчук Л.М. 2005. Практикум по микробиологии. М.: Издат. центр “Академия”.

Румянцева Е.В., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Кулаков Д.В. 2013. Динамика планктонных микроорганизмов и вирусов в литорали Рыбинского водохранилища: влияние поселений птиц // Биология внутр. вод. № 4. С. 21. https://doi.org/10.7868/S0320965213040141

Рыбакова И.В. 2010. Численность, биомасса и активность бактерий в воде зарослей и обрастаний высших водных растений // Биология внутр. вод. № 4. С. 15. https://doi.org/10.31857/S0321-059646135-42

Савичев А.С., Русанов И.И., Захарова Е.Е. и др. 2008. Микробные процессы циклов углерода и серы в Белом *море* // Микробиология. Т. 77. № 6. С. 823.

Семенов А.М. 2004. Люминесцентно-микроскопические методы исследования в микробной экологии // Экология микроорганизмов. М.: Издат. центр “Академия”. С. 240.

Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А., Ложкина Р.А. 2021. Современное трофическое состояние бентали Иваньковского и Угличского водохранилищ по содержанию осадочных пигментов // Биология внутр. вод. №. 2. С. 151. https://doi.org/S0320965221020145

Шерышева Н.Г., Ракитина Т.А. 2015. Состояние донных отложений озера Кандры-Куль (Республика Башкортостан) в 2010 и 2012 гг. // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 17. № 4(5). С. 962.

Sala M.M., Güde H. 2006. Seasonal dynamics of pelagic and benthic (littoral and profundal) bacterial abundances and activities in a deep prealpine lake (L. Constance) // Arch. Hydrobiol. V. 167. № 1–4. P. 351. https://doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0167-0351

Rylkova O.A., Gulin S.B., Pimenov N.V. 2019. Determination of the total microbial abundance in black sea bottom sediments using flow cytometr // Microbiology. V. 88. № 6. P. 700.

Young K.D. 2006. The Selective Value of Bacterial Shape // Microbiol. Mol. Biol. Rev. V. 70. № 3. P. 660. https://doi.org/10.1128/MMBR.00001-06

Zhang M., Wu Z., Sun Q., Ding Y. et al. 2019. The spatial and seasonal variations of bacterial community structure and influencing factors in river sediments // J. Environ. Management. V. 248. P. 109293. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2019.109293

Influence of Heterogeneity of Bottom Sediments on the Formation of Bacteriobenthos in the Lake of Southern Urals

N. G. Sherysheva[1, 2, *] and I. V. Reznikova[2]

[1]*Samara Federal Research Scientific Center Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of Volga River Basin Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia*

[2]*Togliatti State University, Togliatti, Russia*

**e-mail: sapfir-sherry@yandex.ru*

For the first time general quantitative (number, biomass) and structural (morphological, dimensional) indicators of bacteriobenthos in different morphotypes of bottom sediments of the lake Kandry-Kul (Republic of Bashkortostan) were determined. The total number of bacteria was 1.8–11.8 × 10^9 cl./ml, and the biomass was 106–1344 mcg/mL. Two types of seasonal dynamics of abundance and biomass of deep-wate and coastal bacteriobenthic communities were identified. The influence of heterogeneity of bottom sediments on quantitative indicators and morphological structure of lake bacteriobenthos is considered. The increase in pelitic and aleritic fractions in the mechanical composition of silts contributes to an increase in the total number of bacteria and the restructuring of the morphological structure of bacteriobenthos towards an increase in the number of coccous forms. The proportion of cocci increases with an increase in the percentage of saprophytes in the total number of bacteria.

Keywords: bacteriobenthos, number, biomass, size-morphological structure, seasonal dynamics, morphotypes of bottom sediments