Сибирский экологический журнал, 2 (2022) 176-186

УДК 574.583(285.2):579+591.4 DOI 10.15372/SEJ20220205

Изменения размерно-морфологической структуры бактериопланктона в градиенте трофии пресных водоемов архипелага Шпицберген

Е. В. КУЗНЕЦОВА^{1, 2}, Д. Б. КОСОЛАПОВ¹, А. В. КРЫЛОВ¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109

²Лаборатория "AquaBioSafe", Тюменский государственный университет 625003, Тюмень E-mail: elivic.rum@qmail.com

Статья поступила 23.07.2021

После доработки 29.09.2021

Принята к печати 01.10.2021

АННОТАЦИЯ

В пресных водоемах архипелага Шпицберген (Норвегия), различающихся по морфометрии и уровню трофии, определяли численность, биомассу и размерно-морфологическую структуру гетеротрофного бактериопланктона. Количественные показатели бактериопланктона изменялись в широких пределах и возрастали в градиенте трофии водоемов. Среднеразмерные кокки и коккобациллы составляли в среднем до трети общей численности и половины биомассы бактериопланктона. Численность и биомасса мелких кокков колебались в широком диапазоне, тогда как мелкие палочки были, наоборот, относительно стабильны по этим показателям. С возрастанием трофического статуса в сообществе увеличивалась доля мелких кокков, тогда как доля палочек и вибрионов уменьшалась. Доля среднеразмерных кокков и коккобацилл изменялась меньше, хотя наблюдалась тенденция ее увеличения в градиенте трофии.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, пространственное распределение, размерно-морфологическая структура, пресные водоемы, Шпицберген.

Водные экосистемы Арктики чрезвычайно уязвимы к современным изменениям климата. Такие процессы, как потепление, закисление, опреснение, происходят в этих экосистемах гораздо быстрее по сравнению с водоемами более низких широт и вызывают их радикальные преобразования [Terhaar et al., 2020].

Большую часть расположенного в Северном Ледовитом океане полярного архипелага Шпицберген (Норвегия) занимают особо охраняемые территории, включающие прес-

© Кузнецова Е. В., Косолапов Д. Б., Крылов А. В., 2022

ные водоемы, имеющие в основном ледниковое происхождение и находящиеся в заболоченной тундре или на моренных отложениях. В последние годы из-за потепления климата ледники, прежде покрывавшие почти весь архипелаг, отступают от его южных и западных берегов, и на освобожденной территории образуются новые пресные водоемы [Hanssen-Bauer et al., 2019].

Берега водоемов Шпицбергена являются местом гнездования колониальных птиц, та-

ких как белощекая казарка Branta leucopsis (Bechstein, 1803), количество которых в последнее время значительно возрастает. Жизнедеятельность птиц оказывает существенное влияние на арктические ультраолиготрофные и олиготрофные водные экосистемы, обогащая их органическими веществами, биогенными элементами и микроорганизмами [Jensen et al., 2019]. Кроме того, птицы могут действовать как биовекторы, осуществляющие перенос загрязняющих веществ, в частности пластика [Luoto et al., 2019].

Доминирующей формой жизни в водных экосистемах Арктики являются микроорганизмы. Несмотря на экстремальные условия обитания, среди которых низкая температура, дефицит субстратов и биогенных элементов, резкие сезонные колебания солнечной радиации, длительная зимняя полярная ночь, высокий уровень УФ-излучения летом, изменения ледяного покрова, полярные водоемы заселены активными и разнообразными микроорганизмами. Последние находятся в основании трофических сетей арктических водоемов, осуществляют разложение и преобразование органических веществ и катализируют биогеохимические циклы элементов [Boetius et al., 2015; Pedros-Alio et al., 2015]. На Шпицбергене проводились исследования микробных сообществ фьордов [Ameryk et al., 2017], ледников [Anesio et al., 2010] и пресных водоемов [Górniak et al., 2016; Kosek et al., 2019], в результате которых, в частности, обнаружено, что бактериопланктон водоемов этого архипелага характеризуется высоким разнообразием и активностью в периоды потепления и поступления субстратов и биогенных элементов.

Между количеством и активностью гетеротрофного бактериопланктона и первичной продукцией фитопланктона (концентрацией хлорофилла *a*) существует тесная связь [Currie, 1990], что позволяет использовать численность и биомассу бактериопланктона для оценки трофического состояния водоемов [Копылов, Косолапов, 2007]. Однако связь между этими параметрами удается выявить не во всех водоемах, вероятно, из-за того, что на развитие бактериопланктона одновременно влияет множество факторов.

Водные бактерии существуют в условиях постоянной конкуренции за ресурсы и воздействия со стороны консументов и вирусов-бактериофагов, поэтому их количественное развитие, активность и структура зависят от взаимодействия этих механизмов контроля "снизу" и "сверху". При этом виды – победители в конкурентной борьбе за ресурсы, избирательно выедаются простейшими или лизируются вирусами [Winter et al., 2010; Batani et al., 2016].

Размер и форма бактериальных клеток это важные показатели, характеризующие взаимоотношения по типу "хищник - жертва" между простейшими и бактериями, поскольку выедание бактерий носит избирательный характер. Анализ данных полевых исследований и моделирование показывают, что трофический пресс простейших на бактерии возрастает с увеличением продуктивности водных экосисистем [Thelaus et al., 2008]. Бактерии обладают защитными механизмами, препятствующими их выеданию, которые в условиях трофического пресса приводят к доминированию в сообществе резистентных морфотипов, таких как мелкоразмерные клетки, крупные агрегаты и нити, что позволяет стабилизировать биомассу бактериопланктона на определенном уровне [Sommaruga, Psenner, 1995].

Цель работы – изучить количественное распределение и размерно-морфологическую структуру гетеротрофного бактериопланктона в градиенте трофии пресных водоемов архипелага Шпицберген.

материал и методы

Отбор проб воды проводили 18-22 августа 2015 г. на 12 внутренних водоемах архипелага Шпицберген (Норвегия). Схема расположения, подробная характеристика этих водоемов и методы определения гидрологических и гидрохимических параметров описаны ранее [Jensen et al., 2019]. Кратко можно сказать, что эти неглубокие водоемы (глубина 1-2 м) существенно различались по размерам, электропроводности и температуре воды, содержанию фосфора и азота и мало различались по значению рН и концентрации растворенного кислорода (табл. 1).

Пробы воды из каждого водоема отбирали в стерильные пластиковые флаконы объемом 60 мл, фиксировали 37%-м формалином, предварительно профильтрованным

Таблица 1 Гидрологическая и гидрохимическая характеристика водоемов Шпицбергена в августе 2015 г.

Nº	Коорд	инаты	Пло-	Высота над	Кисл	юрод	Электропро-	Темпе-		Общий	Общий
п/п	с. ш.	в. д.	щадь, км ²	уровнем моря, м	мг/л	%	– водность, мкСм/см	рату- ра, °С	pН	фосфор, мкг/л	азот, мкг/л
1	78°55.511′	11°56.311′	0,0113	23	10,1	85,5	514	6,9	8,16	35,4	1101,3
2	78°55.547′	11°55.399′	0,0003	27	10,6	89,1	456	7,0	8,41	32,1	464,2
3	78°56.139′	11°47.953′	0,0020	60	10,3	90,9	97	7,6	8,95	12,4	314,8
4	78°55.410′	11°52.653′	0,0156	49	-	-	292	7,7	8,81	4,6	509,6
5	78°54.233′	12°04.749′	0,0002	38	10,4	82,0	470	7,9	8,54	11,6	261,3
6	78°56.060′	11°48.986′	0,0015	54	10,9	92,4	195	6,5	8,44	19,9	628,9
7	78°54.864′	12°03.547′	0,0270	18	-	-	1630	7,3	8,42	8,7	462,2
8	78°54.987′	11°51.820′	0,0296	56	10,0	88,4	224	7,2	8,74	4,5	262,0
9	78°54.294′	12°04.271′	0,0008	42	10,2	90,5	254	9,3	9,28	5,1	271,4
10	78°54.251′	12°03.813′	0,0026	29	10,3	88,6	182	8,9	8,91	6,5	208,0
11	78°54.018′	12°04.021′	0,0048	73	9,9	88,0	219	8,5	8,52	3,0	72,6
12	78°53.930′	12°03.738′	0,0014	69	8,8	69,7	246	5,6	8,56	2,9	7,1

через 0,2-микрометровый мембранный фильтр, до конечной концентрации 2 %. Пробы хранили в темноте при 4 °С и обрабатывали в лаборатории в течение месяца. Численность и размеры клеток бактериопланктона и его размерно-морфологических групп определяли с помощью эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуоресцентного красителя 4,6-диамидино-2-фенилиндола (ДАФИ) (Sigma Chemical Co., USA) [Porter, Feig, 1980; Raymond et al., 1994]. Для этого 5 мл природной воды окрашивали в течение 10 мин флуорохромом, конечная концентрация которого в пробе составляла 10 мкг/мл, и фильтровали через черные ядерные фильтры с диаметром пор 0,17 мкм (ОИЯИ, Россия). Препараты просматривали при увеличении ×1000 при освещении ультрафиолетовыми лучами под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (OLYMPUS OPTICAL CO., Япония), соединенным с цифровой камерой ColorView III. Изображение преобразовывали в цифровую форму с помощью программного обеспечения CellF. На каждом фильтре подсчитывали не менее 400 бактериальных клеток в 10-20 случайно выбранных полях зрения и измеряли не менее 100 клеток. Объемы бактериальных клеток вычисляли по формуле объема цилиндра с закругленными концами:

 $V = (\pi/4) \times W^2 \times (L - (W/3))$, где V – объем клетки, мкм³, W и L – ее диаметр и длина, мкм [Krambeck et al., 1981]. Сырую биомассу бактериопланктона получали путем умножения его численности на средний объем клеток. Содержание углерода в бактериях (C, фг C/кл) рассчитывали с использованием следующего аллометрического уравнения: C = $= 120 \times V^{0,72}$ [Norland, 1993].

Определяли численность и биомассу следующих размерно-морфологических групп бактериопланктона: мелкие кокки и коккобациллы (диаметром < 0,35 мкм), мелкие палочки и вибрионы (длиной < 2 мкм), среднеразмерные кокки и коккобациллы (диаметром 0,35-0,50 мкм), крупные кокки (диаметром > 0,5 мкм), крупные палочки и вибрионы (длиной ≥ 2 мкм), нити и бактерии, ассоциированные с детритными частицами.

Вариабельность параметров оценивали с помощью коэффициента вариации (C_V , %). Сопряженность параметров между собой оценивали по непараметрическому ранговому коэффициенту корреляции Спирмена. Статистическую оценку вклада различных физико-химических параметров в формирование размерно-морфологической структуры сообществ проводили с помощью канонического анализа соответствий.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Количество и биомасса планктонных гетеротрофных бактерий пресных водоемов Шпицбергена, различающихся по морфометрии и уровню трофии, изменялись в широких пределах: $(0,3-7,6) \times 10^6$ кл/мл и 5,5–54,5 мг С/м³ соответственно (коэффициенты вариации (C_V) этих параметров оказались равными 113,5 и 79,1 %) (рис. 1, табл. 2). Значения этих параметров были выше в крупных водоемах, к которым можно отнести четыре озера площадью 0,011–0,027 км² (№ 1, 4, 7 и 8) (см. табл. 1). Обнаружена прямая корреляционная связь биомассы бактериопланктона с глубиной водоемов (r = 0,62; p = 0,0228).

Объемы бактерий изменялись в пределах $0,020-0,145 \text{ мкм}^3$ ($C_V = 54,3 \%$) и составляли в среднем $0,063 \text{ мкм}^3$. Средние объемы мелких одиночных и агрегированных бактерий были примерно одинаковыми: $0,046 \text{ мкм}^3$, но диапазоны их вариаций значительно различались: $C_V = 37,8 \text{ и } 106,1 \%$ соответственно. Можно отметить, что чем большие размеры имели бактерии какой-либо размерно-морфологической группы, тем эти размеры сильнее варьировались.

Биомасса бактериопланктона была теснее связана с его численностью (табл. 3), чем с его размерами. Численность и биомасса изменялись согласованно и достигали наибольших значений в эвтрофном водоеме (№ 1, см. рис. 1). В ультраолиготрофных и олиготрофных водоемах (№ 9–12) биомасса бактериопланктона была невысокой, и ее возрастание происходило в основном за счет увеличения размеров клеток, а не их численности.

С увеличением концентрации азота и фосфора в водоемах прослеживалась тенденция увеличения численности и биомассы бактериопланктона и уменьшения размеров его клеток (см. рис. 1).

Количественные показатели размерно-морфологических групп бактериопланктона колебались в значительных диапазонах. Меньше всего варьировались численность и биомасса мелких палочек ($C_V = 83,8$ и 87,2% соответственно), а также доля среднеразмерных кокков и коккобацилл, которая составляла 12^- 46% общей численности бактериопланктона ($C_V = 31,8\%$) (см. табл. 2). Численность мелких палочек изменялась в пределах (171-1561) × × 10^3 кл/мл, среднеразмерных кокков и коккобацилл – в пределах (31-1674) × 10^3 кл/мл; биомасса этих групп – в пределах 3,01-26,70и 0,37-164,08 мг С/м³ соответственно.

Общая численность бактерий коррелировала с содержанием в воде общего фосфора и общего азота (см. табл. 3). При этом численность мелких и среднеразмерных кокков была связана с концентрацией фосфора положительно, а численность бактерий, прикрепленных к детритным частицам, – отрицательно. С общим азотом была положительно связана только численность мелких и среднеразмерных кокков.

Общая биомасса бактериопланктона и биомасса мелких палочек коррелировали с электропроводностью воды. Численность крупных палочек и вибрионов отрицательно коррелировала с содержанием растворенного кислорода. Выявлена положительная взаимосвязь численности и биомассы мелких кокков, а также численности среднеразмерных кокков с содержанием растворенного кислорода. Наблюдалась зависимость численности и биомассы нитевидных бактерий от температуры воды. Они положительно коррелировали также с рН воды. Отрицательная связь была установлена между количеством среднеразмерных кокков и рНводы.

Общая численность и биомасса бактериопланктона, мелких кокков, среднеразмерных кокков и мелких палочек были связаны обратной зависимостью с высотой водоемов над уровнем моря. Выявлены тесные взаимосвязи между группами мелких и среднеразмерных одиночных бактерий, причем все они были положительными (см. табл. 3).

Крупные кокки, палочки и вибрионы, нити и агрегированные бактерии характеризовались неравномерным распределением: при крайне малых их средних долях от общей численности и биомассы гетеротрофного бактериопланктона коэффиценты вариации численности и биомассы этих групп были высокими (см. табл. 2). Их доли в сообществе были особенно малы в водоемах с наибольшим уровнем количественного развития бактериопланктона, поскольку, в отличие от мелких и среднеразмерных кокков и коккобацилл и мелких палочек, численность и биомасса минорных групп не изменялись в градиенте трофии на порядок (рис. 2).



Рис. 1. Общая численность (a), средний объем клеток (б) и биомасса (в) бактериопланктона в градиенте концентрации общего фосфора (P_{tot}) и общего азота (N_{tot}) в озерах 1–12

Таблица 2

Средние значения численности (N) и биомассы (B) размерно-морфологических групп бактерий
их коэффициенты вариации (С $_V$) и доли в общей численности (N_Σ) и биомассе (B_Σ
гетеротрофного бактериопланктон

Группа	N, 10 ³ кл/мл	$C_V, \%$	N/N_{Σ} , %	<i>В</i> , мг С/м ³	$C_V, \%$	$B/B_{\Sigma}, \%$
Весь бактериопланктон, в том числе:	1823	113,5	100	22,1	79,1	100
мелкие кокки	606	137,2	33,3	1,7	129,2	7,8
мелкие палочки	545	83,8	29,8	6,0	87,2	27,2
среднеразмерные кокки и коккобациллы	574	100,9	31,5	11,2	269,5	50,4
крупные кокки	58	122,1	3,2	0,8	128,6	3,5
крупные палочки	21	100,7	1,2	1,0	101,6	4,6
нити	6	150,4	0,3	1,1	187,0	5,3
прикрепленные к детриту	13	92,6	0,7	0,3	128,1	1,2

Факторная модель (рис. 3) описывает 86,38 % изменчивости морфологической структуры бактериопланктона озер Шпицбергена. На первую каноническую ось ординации приходится 49,8 % вариабельности синэкологических данных, на вторую - 25,8 %. Эти озера группируются в градиенте концентрации биогенных элементов (на ординационной диаграмме они практически выстраиваются в ряд по этим факторам). Сами же концентрации азота и фосфора сильно скоррелированы между собой. Соответствующие им векторы практически сонаправлены относительно друг друга. Результаты статистического тестирования показывают, что морфологическая вариабельность бактериопланктона определяется содержанием биогенных элементов. Последние являются приоритетными факторами водной среды. В меньшей степени размерно-морфологическая структура бактериопланктона зависит от высоты расположения озер над уровнем моря и содержания растворенного кислорода (на границе критического уровня статистической значимости).

обсуждение

Основываясь на концентрации общего фосфора и общего азота, трофический статус исследованных пресных водоемов Шпицбергена в конце лета можно оценить в диапазоне от ультраолиготрофного до эвтрофного, причем большинство водоемов относились к олиготрофным и ультраолиготрофным [Wetzel, 2001; Galvez-Cloutier, Sanchez, 2007]. Морфологическая вариабельность бактериопланктона в значительной степени зависела от содержания биогенных элементов, а также от высоты озер над уровнем моря и концентрации растворенного кислорода.

Общая численность гетеротрофного бактериопланктона была выше, его размеры меньше, а биомасса варьировалась в более широких пределах, чем в других озерно-речных экосистемах архипелага Шпицберген [Górniak et al., 2016; Kosek et al., 2019]. По-видимому, это связано с более высоким трофическим статусом исследованных нами водоемов, в том числе обусловленным влиянием колониальных птиц. Если общего фосфора в исследованных нами водоемах было меньше (2,9-35,4 мкг/л), чем в озерно-речной системе (20-60 мкг/л). то общего азота – значительно больше: 7,1-1101 и 60-175 мкг/л соответственно (см. табл. 1) [Górniak et al., 2016]. Жизнедеятельность птиц в совокупности с морфометрией исследованных нами водоемов в существенной степени определяла биогенную нагрузку и, соответственно, их трофический статус. Также необходимо учитывать, что в процессе жизнедеятельности птиц в водоемы кроме соединений биогенных элементов поступают органические вещества и микроорганизмы.

В водоемах Шпицбергена разного трофического статуса выявлены разные соотношения размерно-морфологических групп бактериопланктона (см. рис. 3). В этих водоемах, как и в водоемах других географических зон [Кузнецова и др., 2020б, 2021], преобладали мелкие и среднеразмерные кокки и коккобациллы.

																						T a (ипс	ца	က
		Коэф	фици	енты	корре	иляци	глир 1	еннос	тии	иома	сы ба	ктери	юпла	нотле	a, ero J	размер	M-OH	roфdo	огиче	ских 1	ппyq.	и фа	(odor)	сред	9
Параметр	1 2	S	4	2	9	7	8	6	10	11	12	3	4	2	.6 1	7 18	3 16)2() 21	22	23	24	25	26	
$1 S, \mathrm{KM}^2$	1																								
2 pH -	-0,06 1																								
3 ЕС, мкСим/см	0,03 - 0,57	1																							
4 T, °C –	-0,06 0,59	-0,15	1																						
5 О ₂ , мг/л –	-0,50 -0,18	- 0,07 -	-0,01	1																					
6 O ₂ , % –	-0,04 0,25	-0,54	0,18	0,62	1																				
7 Н, м –	-0,02 0,42 ·	-0,68 -	-0,03 -	-0,48 -	-0,04	1																			
8 Р _{tot} , мкг/л –	-0,24 - 0,48	0,24 -	-0,25	0,72	0,38 -	-0,62	1																		
$9 \text{ N}_{\text{tot}}, \text{ mkr}/n$	0,19 - 0,41	0,34 -	-0,34	0,59	0,54 -	-0,50),73	1																	
$10 N, 10^6 { m km/mm}$	0,28 - 0,52	0,63 -	-0,17	0,62	0,05 -	-0,77),63 (,74	1																
11 V, MKM^3 -	-0,30 $0,51$	-0,13	0,46 -	- 0,25 -	-0,31	0,15 -	0,64 -	0,66 –	0, 44	1															
12 B, mr C/m ³	0,24 - 0,46	0,73 -	-0,10	0,53 -	-0,08 -	-0,87),54 (,63 ()- 96'),25	1														
13 $N_{ m SC}, 10^3 { m KJI}/{ m MJI}$	0,30 - 0,55	0,56 -	-0,31	0,68	0,28 -	-0,68),71 (,88 (,95 –(,63 0	.87	1													
14 B_{SC} , wr C/m^3	0,27 - 0,54	0,57 -	-0,37	0,67	0,25 -	-0,69),70 (,87 (,94 –(,60 0	.88	66	1												
$15 \ N_{ m MC}, \ 10^3 \ m km/mm$	0,21 -0,59	0,56 -	-0,25	0,65	0,15 -	-0,76	0,71 (,76 ()- 26'),52 0	.0 06,	94 0	93	1											
16 $B_{\rm MC}$, mr C/m ³	0,22 - 0,53	0,55 -	-0,17	0,59	0,13 -	-0,78),65 (,71 ()- 96'(),43 0	,91 0,	89 0	88 0.	66	1										
$17 \ N_{ m LC}, \ 10^3 \ { m km}/{ m mn}$ –	-0,20-0,33	0,38	0,11	0,58	0,12 -	-0,41),18 (),12 (,41 0	,19 0	,48 0	,32 0,	29 0,	39 0	37 1										
18 $B_{\rm LC}$, MT C/M ³ –	-0.17 - 0.31	0,39	0,08	0,60	0,13 -	-0,43),16 (,14 (,43 0	,17 0	,51 0,	34 0	32 0,	41 0	40 0,	99 1									
19 $N_{ m SB}, 10^3 { m KJI}/{ m MJI}$	0,22 - 0,33	0,80	-0,03	0,43	-0,12 -	-0,75),37 (,57 0	,85 –(),21 0	,92 0,	79 0,	80 0	77 0,	76 0,8	53 0,5	7 1								
20 $B_{\rm SB}$, MT C/M ³	0,22 - 0,36	0,84 -	-0,17	0,10 -	-0,54 -	-0,68),17 (,34 0	,74 –(0,01 0	,86 0,	64 0,	67 0,	63 0	62 0,4	48 0,5	52 0,9	1 1							
$21~N_{ m LB},~10^3~{ m km/mm}$	0,05 $0,15$	0,50	0,42 -	-0,27 -	-0,64 -	-0,37 -	0,30 -	0,20 (,32 0	, 60 0	,48 0	0 60	11 0,	17 0	26 0,3	34 0,3	3 0,5	0 0,6	4 1						
22 $B_{\rm LB}$, Mr C/M ³	0,02 $0,12$	0,55	0,44 -	-0,21 -	-0,58 -	-0,41 -	0,26 -	0,15 (,35 0	,57 0	,51 0	13 0,	14 0,	20 0	28 0,:	38 0,3	1 0,5	4 0,6	5 0,9	9 1					
23 $N_{\rm FF},~10^3~{ m km/mm}$ –	-0,32 0,58	-0,12	0,72 -	-0,19 -	-0,26	0,06 -	0,45 -	0,53 -	0,26 0	,87 –(),14 –(,49 –(,49 –0	,34 –(),22 0,(0,0 0,0	16 -0,	13 -0,	06 0,6	8 0,6	6 1				
$24 \ B_{\rm FF}$, MT C/M ³ –	-0,26 0,61	-0,12	0,68 -	-0,20 -	-0,28	0,07 -	0,48 -	0,49 -	0,26 0	,89 –(),13 –(,47 –(,46 –(,35 –(,24 0,0	0,0 10	4 -0,	12 - 0,	03 0,7	0 0,6	7 0,9	9 1			
$25~N_{ m PA},~10^3~{ m km/mm}$	0,36 0,35	-0,07	0,33 -	-0,61 -	-0.53	0,22 -	0,80 -	0,55 -	0,19 0	,72 –()- 20,0),36 –(,35 –(),32–(,25 0,	13 0,1	2 -0,	05 0,1	9 0,6	7 0,6	2 0,55	9 0,6	4 1		
$26 B_{PA}$, Mr C/m ³	0,34 0,35	-0.07	0,26 -	- 0,67	-0.59	0,30 -	0,85 -	0,57 -	0,25 0	,72 –(),13 –()-40-(,39 –(),38 –(,31 0,0	38 0,0	17 -0,	08 0,1	8 0,6	4 0,5	8 0,50	6 0,6	1 0,9	9 1	
П р и м е ч а н обозначены: SC – мо бациллы (диаметром ассоципрованные с р Р.ю. – концентрация	н и е. По. елкие кокки г 0,35-0,5 м цетритными общего фо	лужир и и кол ткм); I и част сфора	ным і ккобаі СС – 1 ицами t, N _{tot}	прифу циллы крупн г. <i>S</i> – г. ког	том вь I (диал Бые кон плоши	цделен летром «ки (д адь; 1 адия	ы r , μ r < 0,3 иамет] C - 3 5 $C - 3$ общего	ocrobe 5 MKM Jom > Jiekrp	ерные); SB 0,5 мл опров a; N -	при <i>р</i> – мел км); L одност	 < 0,01 КИЕ ПЗ В - к Ъ; О2 Ю2 ЕННОС 	5. Здес алочки рупнь – кон ть; V	сь и на 1 и ви 1е пал центך – сре	а рис. брион очки зация дний	2 и 3 р ы (дли и вибр раств	азмер ной < ионы среннс клетов	но-мо 2 мкм (длинс го кр го кр	рфолс (); МС ий ≥ 2 (слоро биом	личес) (– ср мкм); да; <i>Н</i> асса п	кие гру еднера FF – Вы	уппы (азмерн нити сота н сота н	бактеј ные кс и РА іад Уј	риопл ркки р – ба: ровнег	анктол I кокк ктерил и мор	на и, о-



Рис. 2. Вклад (%) размерно-морфологических групп в формирование общей численности (*a*) и биомассы (б) бактериопланктона в озерах 1–12

Кроме того, существенную долю в сообществе составляли мелкие палочки. Крупные кокки, палочки и вибрионы, нити и агрегированные бактерии были минорными компонентами сообщества. Можно заметить, что с возрастанием уровня трофии вод в бактериопланктоне увеличивалась доля мелких кокков, тогда как доля палочек и вибрионов уменьшалась. Доля среднеразмерных кокков и коккобацилл изменялась меньше, хотя наблюдалась тенденция ее увеличения в градиенте трофии.

Развитие тех или иных размерно-морфологических групп бактерий в водоемах зависит от взаимодействия факторов, контролирующих их развитие "сверху" и "снизу". Среди этих факторов особое значение имеет их селективное выедание фаготрофными простейшими, главным образом гетеротрофными нанофлагеллятами, и специфичный лизис вирусами-бактериофагами [Chow et al., 2014]. Бактериальные популяции в природе характеризуются определенными размерами и формой клеток и, соответственно, определенным отношением площади поверхности к объему клеток, что в значительной степени определяет их метаболическую активность. Наиболее быстрым обменом обладают бактерии с высоким отношением площади поверхности к объему клеток.

Простейшие избирательно выедают крупных и активных бактерий, оставляя в сооб-



Рис. 3. Диаграмма экологической ординации размерно-морфологической структуры гетеротрофного бактериопланктона озер Шпицбергена (1–12) в градиенте факторов среды

ществе мелкоразмерных представителей, тем самым стимулируя их размножение и, как следствие, увеличение их доли в сообществе. Как нами было предположено ранее, размерно-морфологическая структура бактериопланктона, формируемая простейшими и вирусами, сопровождается сменой в пространстве таксонов-субдоминантов, по-видимому, выполняющих в экосистемах водоемов сходные функции [Кузнецова и др., 2020а]. Постоянно доминантными можно считать среднеразмерных кокков и коккобацилл. Численность этой группы периодически уступает численности мелких кокков, а биомасса - биомассе мелких и крупных палочек и вибрионов, но именно среднеразмерные бактерии наиболее устойчивы к действию факторов контроля "сверху" и "снизу". Их численность постоянна и составляет 18,2-29,3 % общей численности гетеротрофного бактериопланктона в водоемах Шпицбергена разного трофического статуса.

Температура – фундаментальный параметр, оказывающий влияние на активность и рост водных бактерий. В постоянно холодных арктических водах рост бактерий в значительной мере зависит от температуры, как и в водоемах, расположенных в более южных широтах [Kirchman et al., 2005]. В августе в водоемах Шпицбергена выявлено влияние температуры воды на количественное развитие только нитевидных форм, являющихся минорной группой бактериопланктона.

Ранее при изучении водных экосистем Шпицбергена установлено. что в конце лета доминирующими филумами бактерий являются Proteobacteria и Actinobacteria [Górniak et al., 2016; Kosek et al., 2019]. На основании наших микроскопических исследований водоемов этого архипелага постоянно доминантными можно считать среднеразмерных кокков и коккобацилл, с учетом данных вышеуказанных авторов, предположительно, из филы Actinobacteria. Численность этой группы периодически уступает численности мелких кокков, вероятно, из класса *α-Proteobacteria*, а биомасса - биомассе мелких и крупных палочек и вибрионов - представителей других классов Proteobacteria.

Высокая численность актинобактерий частично объясняется их поступлением с водосбора, поскольку актинобактерии являются типичными обитателями арктических почв [Schütte et al., 2010]. Важно отметить, что актинобактерии активно участвуют в круговоротах биогенных элементов: среди них есть виды, образующие симбиотические азотфиксирующие ассоциации с растениями, и таксоны, обладающие способностью растворять и минерализовать соединения фосфора. Так же как было показано ранее, *Actinobacteria* находятся среди филумов, доминирующих в местах гнездовий арктических птиц [Grond et al., 2017].

Количество мелких и среднеразмерных кокков в водоемах Шпицбергена коррелировало с концентрацией азота и фосфора, тогда как количество мелких и крупных палочек - нет. По-видимому, кокки в большей степени контролируются "снизу" конкуренцией за ресурсы, а палочки, вначале крупные, а затем мелкие, избирательно выедаются гетеротрофными нанофлагеллятами [Pernthaler, 2005]. Мелкие палочки составляли значительную долю гетеротрофного бактериопланктона, и их количество возрастало в более минерализованных водоемах. Крупные палочки являются наиболее активной группой бактериопланктона, вносящей основной вклад в его продукцию и дыхание [Gasol et al., 1995]. Другая метаболически активная группа - мелкие кокки, по-видимому, начинает размножаться после уменьшения численности крупных палочек.

Нитевидные и ассоциированные с детритом бактерии были минорными компонентами сообществ пресных водоемов Шпицбергена, возможно, вследствие их выедания многоклеточным зоопланктоном. Между количеством доминирующих в зоопланктоне Cladocera и численностью и биомассой агрегированных бактерий, а также численностью нитей установлены отрицательные корреляционные связи: r = -0.78, -0.76 и -0.61 соответственно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Количественное развитие и размерно-морфологическая структура гетеротрофного бактериопланктона пресных водоемов Шпицбергена определяются взаимодействием факторов контроля "сверху" и "снизу" и температуры. Развитие простейших и метазойного планктона и степень их воздействия на бактерий зависят от трофического статуса водоема. Среднеразмерные кокки и коккобациллы, проигрывающие конкурентную борьбу за субстраты другим группам бактерий, но в меньшей степени выедаемые консументами, составляли до трети численности сообщества. Вероятно, они активно функционируют только в периоды сокращения количества других групп: мелких кокков, мелких и крупных палочек, связанных с уменьшением запасов ресурсов и возрастанием активности простейших и вирусов.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 121051100102-2). Экспедиционные исследования проводили при финансовой поддержке проекта BRANTA-DULCIS (№ 246726), определение микробиологических параметров – при финансовой поддержке Правительства Тюменской области по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

Авторы выражают благодарность к. б. н., с. н. с. ИБВВ РАН Е. Г. Сахаровой за отбор и консервацию проб в ходе экспедиционных исследований водоемов Шпицбергена.

ЛИТЕРАТУРА

- Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: сб. материалов междунар. конф. СПб.: Изд-во "Лема", 2007. С. 176–181.
- Кузнецова Е. В., Косолапов Д. Б., Белькова Н. Л. Разнообразие планктонных бактерий Дургунского и Тайширского водохранилищ (Западная Монголия) // Микробиология. 2020а. Т. 89, № 5. С. 604-611. [Киznetsova E. V., Kosolapov D. B., Belkova N. L. Diversity of planktonic bacteria in Durgun and Taishir re-

servoirs (Western Mongolia) // Microbiology. 2020a. Vol. 89, N 5. P. 595-602].

- Кузнецова Е. В., Косолапов Д. Б., Косолапова Н. Г. Таксономическая и размерно-морфологическая структура двух водохранилищ Монголии // Изв. РАН. Сер. биол. 2020б. Т. 47, № 1. С. 22-29. [Kuznetsova E. V., Kosolapov D. B., Kosolapova N. G. Taxonomic and size-morphological groups of bacterioplankton in two Mongolian reservoirs // Biol. Bull. 2020б. Vol. 47, N 1. P. 27-34].
- Кузнецова Е. В., Суханова Е. В., Косолапов Д. Б. Таксономическое разнообразие и размерно-морфологическая структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Микробиология. 2021. Т. 90, № 3. С. 315-328. [Kuznetsova E. V., Sukhanova E. V., Kosolapov D. B. Taxonomic diversity and size-morphological structure of bacterioplankton of the Rybinsk reservoir // Microbiology. 2021. Vol. 90, N 3. P. 324-335].
- Ameryk A., Jankowska K. M., Kalinowska A., Weslawski J. M. Comparison of bacterial production in the water column between two Arctic fjords, Hornsund and Kongsfjorden (West Spitsbergen) // Oceanologia. 2017. Vol. 59, N 4. P. 496-507.
- Anesio A., Sattler B., Foreman C., Telling J., Hodson A., Tranter M., Psenner R. Carbon fluxes through bacterial communities on glacier surfaces // Ann. Glaciol. 2010. Vol. 51, N 56. P. 32–40.
- Batani G., Perez G., Martinez de la Escalera G., Piccini C., Fazi S. Competition and protist predation are important regulators of riverine bacterial community composition and size distribution // J. Freshwater Ecol. 2016. Vol. 31, N 4. P. 609-623.
- Boetius A., Anesio A. M., Deming J. W., Mikucki J. A., Rapp J. Z. Microbial ecology of the cryosphere: sea ice and glacial habitats // Nat. Rev. Microbiol. 2015. Vol. 13. P. 677-690.
- Chow C.-E. T., Kim D. Y., Sachdeva R., Caron D. A., Fuhrman J. A. Top-down controls on bacterial community structure: microbial network analysis of bacteria, T4-like viruses and protists // ISME J. 2014. Vol. 8. P. 816-829.
- Currie D. J. Large-scale variability and interactions among phytoplankton, bacterioplankton, and phosphorus // Limnol. Oceanogr. 1990. Vol. 35. P. 1437–455.
- Galvez-Cloutier R., Sanchez M. Trophic Status Evaluation for 154 Lakes in Quebec, Canada. Monitoring and Recommendations // Water Qual. Res. J. Canada. 2007. Vol. 42, N 4. P. 252-268.
- Gasol J. M., del Giorgio P. A., Massana R., Duarte C. M. Active versus inactive bacteria: size-dependence in a coastal marine plankton community // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. Vol. 128. P. 91–97.
- Górniak D., Marszałek H., Jankowska K., Dunalska J.Bacterial community succession in an Arctic lake-stream system (Brattegg Valley, SW Spitsbergen) // Boreal Env. Res. 2016. Vol. 21. P. 115-133.
- Grond K., Lanctot R. B., Jumpponen A., Sandercock B. K. Recruitment and establishment of the gut microbiome in arctic shorebirds // FEMS Microbiol. Ecol. 2017. Vol. 93, N 12. P.
- Hanssen-Bauer I., Førland E. J., Hisdal H., Mayer S., Sandø A. B., Sorteberg A. Climate in Svalbard 2100 – a knowledge base for climate adaptation. Norway, Norwegian Centre of Climate Services (NCCS) for Norwegian Environment Agency (Miljurdirektoratet). 2019. 208 p.

- Jensen T. C., Walseng B., Hessen D. O., Dimante-Deimantovica I., Novichkova A. A., Chertoprud E. S., Chertoprud M. V., Sakharova E. G., Krylov A. V., Frisch D., Christoffersen K. S. Changes in trophic state and aquatic communities in high Arctic ponds in response to increasing goose populations // Freshwater Biol. 2019. Vol. 64, N 7. P. 1241-1254.
- Kirchman D. L., Malmstrom R. R., Cottrell M. T. Control of bacterial growth by temperature and organic matter in the Western Arctic // Deep-Sea Res. II. 2005. Vol. 52. P. 3386-3395.
- Kosek K., Luczkiewicz A., Koziol K., Jankowska K., Ruman M., Polkowska Z. Environmental characteristics of a tundra river system in Svalbard. Part 1: Bacterial abundance, community structure and nutrient levels // Sci. Total Environ. 2019. Vol. 653. P. 1571–1584.
- Krambeck C., Krambeck H.-J., Overbeck J. Microcomputer assisted biomass determination of plankton bacteria on scanning electron micrographs // Appl. Environ. Microbiol. 1981. Vol. 42, N 1. P. 142-149.
- Luoto T. P., Rantala M. V., Kivilä E. H., Nevalainen L., Ojala A. E. K. Biogeochemical cycling and ecological thresholds in a High Arctic lake (Svalbard) // Aquatic Sci. 2019. Vol. 81. Article 34.
- Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria / Eds. P. F. Kemp, B. F. Sherr, E. B. Sherr, J. J. Cole // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Boca Raton. Ann Arbor: Lewis Publishers, 1993. P. 303-308.
- Pedros-Alio C., Potvin M., Lovejoy C. Diversity of planktonic microorganisms in the Arctic Ocean // Prog. Oceanogr. 2015. Vol. 139. P. 233-243.

- Pernthaler J. Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // Nat. Rev. Microbiol. 2005. Vol. 3. P. 537–546.
- Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, N 5. P. 943-948.
- Raymond L., Kepner J. R., Pratt J. R. Use of fluorochromes for direct enumeration of total bac-teria in environmental samples: past and present // Microbiol. Rev. 1994. Vol. 58, N 4. P. 603-615.
- Sommaruga R., Psenner R. Permanent presence of grazing-resistant bacteria in a hypertrophic lake // Appl. Environ. Microbiol. 1995. Vol. 61. P. 3457-3459.
- Schütte U. M. E., Abdo Z., Foster J., Ravel J., Bunge J., Solheim B., Forney L. J. Bacterial diversity in a glacier foreland of the high Arctic // Mol. Ecol. 2010. Vol. 19. P. 54-66.
- Terhaar J., Kwiatkowski L., Bopp L. Emergent constraint on Arctic Ocean acidification in the twenty-first century // Nature. 2020. N 582. P. 379-383.
- Thelaus J., Heacky P., Forsman M., Andersson A Predation pressure on bacteria increases along aquatic productivity gradients // Aquat. Microb. Ecol. 2008. Vol. 52. P. 45–55.
- Wetzel R. G. Limnology; Lake and River Ecosystem. 3rd ed. N. Y.: Academic Press, 2001. 1006 p.
- Winter C., Bouvier T., Weinbauer M. G., Thingstad T. F. Trade-offs between competition and defense specialists among unicellular planktonic organisms: the "Killing the Winner" hypothesis revisited // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2010. Vol. 74. P. 42-57.

Changes in size-morphological structure of bacterioplankton in freshwater environments of Svalbard

E. V. KUZNETSOVA^{1, 2}, D. B. KOSOLAPOV¹, A. V. KRYLOV¹

¹Papanin Institute of Inland Water Biology of the Russian Academy of Sciences 152742, Yaroslavl oblast, Borok, 109

> ²"AquaBioSafe" Laboratory, Tyumen State University 625003, Tyumen E-mail: elivic.rum@gmail.com

The abundance, biomass, and size-morphological structure of heterotrophic bacterioplankton were determined in freshwater environments of the Svalbard archipelago (Norway), differing in morphometry and trophic level. The quantitative parameters of bacterioplankton varied within wide limits and increased along the trophic gradient of the waters. Medium-sized cocci and coccobacilli reached up to one third of the total abundance and a half of the total biomass of bacterioplankton. The abundance and biomass of small cocci varied over a wide range, while small rods were, on the contrary, relatively stable in these parameters. With an increase in trophic status, the proportion of small cocci in the community increased, while the proportion of rods and vibrios decreased. The proportion of medium-sized cocci and coccobacilli changed less, although there was a tendency for its increase in the trophic gradient.

Key words: heterotrophic bacterioplankton, spatial distribution, size-morphological structure, freshwater environments, Svalbard.