

Количественное распределение бактериопланктона в среднем и нижнем течении р. Оби в районах влияния городов

М. Ю. СКОПИНА¹, Е. В. КУЗНЕЦОВА^{1, 2}, Д. Б. КОСОЛАПОВ^{1, 3}

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 109
E-mail: skopina@ibiw.ru

²Лаборатория “AquaBioSafe”, Тюменский государственный университет
625003, Тюмень, ул. Ленина, 25

³Череповецкий государственный университет
162000, Вологодская обл., Череповец, просп. Луначарского, 5

Статья поступила 14.02.2023

После доработки 02.03.2023

Принята к печати 07.03.2023

АННОТАЦИЯ

Бактерии выполняют важные и разнообразные функции в экосистемах крупных рек. В среднем и нижнем течении р. Оби в районах городов и населенных пунктов определяли уровень количественного развития и изучали характер пространственного распределения гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп. Вода реки характеризовалась высоким содержанием взвешенных частиц (в среднем $(2,22 \pm 0,21) \times 10^6$ мл⁻¹), к которым была прикреплена значительная часть бактерий: в среднем 41,5 % их общей численности и 35,7 % биомассы. Установлено, что концентрация взвешенных частиц и электропроводность воды находятся среди главных факторов, влияющих на количественное развитие и структуру бактериопланктона. Существенное возрастание его количества, в основном за счет мелких одиночных клеток, зарегистрировано ниже впадения в р. Обь ее крупнейшего притока – Иртыша, и расположенного на его берегах г. Ханты-Мансийска. На этом участке Оби средние значения численности и биомассы бактериопланктона составляли $(6,87 \pm 4,99) \times 10^6$ кл/мл и 142 ± 13 мг С/м³ соответственно, что в 1,6–1,7 раза выше, чем в зонах влияния других городов. Пространственное распределение гетеротрофного бактериопланктона в р. Оби определяется главным образом динамикой водных масс, а также влиянием притоков и городов.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, размерно-морфологические группы, численность, биомасса, взвешенные частицы, средняя и нижняя Обь.

ВВЕДЕНИЕ

Бактерии являются многочисленным, активным и разнообразным компонентом биоты рек. Они выполняют важнейшие функции в минерализации органических веществ, био-

геохимических циклах элементов, служат пищевыми объектами для протистов и многоклеточного планктона, участвуют в образовании и потреблении парниковых газов, формировании условий окружающей среды, качества

воды и донных отложений [Meyer, 1994; Findlay, 2010].

Численность и биомасса бактериопланктона – это фундаментальные показатели, отражающие структурно-функциональную организацию водных экосистем. Таксоны бактерий отличаются в том числе и морфологией клеток, реализующих разные экологические стратегии. Конечно, внутри филумов существует полиморфизм, но обычно близкие таксоны обладают сходными морфологическими признаками. Это подкрепляется теорией консерватизма филогенетических ниш [Jia, Whalen, 2020]. Бактерии, обладая высокой скоростью роста, чутко реагируют на изменения условий окружающей среды, при этом преобразуется их количество, таксономическая и размерно-морфологическая структура сообщества.

На распределение бактериопланктона в реках влияет сложный комплекс одновременно действующих абиотических и биотических факторов, среди которых скорость течения, температура воды, концентрация и состав органических веществ и соединений биогенных элементов, содержание растворенного кислорода, активность консументов и вирусов-бактериофагов и др. [Crump, Hobbie, 2005; Rubin, Leff, 2007; Findlay, 2010; Kolmakova et al., 2014; Payne et al., 2020]. При изучении крупных субарктических рек выявлен ежегодно повторяющийся характер сезонных изменений бактериопланктона. Смена бактериальных сообществ следует за изменениями условий окружающей среды и происходит зимой, летом и в периоды паводков [Crump et al., 2009; Ven-Ari, 2010].

Выявление закономерностей пространственного распределения бактериопланктона важно для понимания микробной изменчивости, структурно-функциональной организации и индикации состояния водных экосистем и является актуальной задачей водной микробиологии. Однако в крупных реках, испытывающих антропогенное воздействие, эти процессы до сих пор остаются слабо изученными. При поступлении загрязняющих веществ трансформируются условия существования бактериопланктона, что приводит к изменению его активности и структуры [Zhang et al., 2019; Zhou et al., 2020; Huang et al., 2021; Liu et al., 2021; Isabwe al., 2022].

Обь – одна из величайших рек нашей планеты, седьмая в мире по протяженности и крупнейшая в Евразии по площади водосбора, обеспечивающая около 15 % общего стока пресной воды в Северный Ледовитый океан. С 1960-х годов бассейн средней и нижней Оби становится крупнейшим в нашей стране регионом добычи, транспортировки и переработки нефти и газа, в результате чего его водные и наземные экосистемы испытывают мощное антропогенное воздействие [Московченко, 1998]. На берегах р. Оби выросли города и поселки, которые также оказывают существенное влияние на экологическое состояние реки.

Бактериопланктон р. Оби являлся объектом немногочисленных исследований, которые проводились в основном в ее нижнем течении и эстуарии – Обской губе [Meon, Amon, 2004; Crump et al., 2009; Сажин и др., 2010; Копылов, Косолапов, 2011].

Цель работы – изучить количественное распределение гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп в среднем и нижнем течении р. Оби в районах влияния городов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб воды проводили 18–25 июля 2021 г. на четырех разрезах в среднем (разрезы А и Б) и нижнем (разрезы В и Г) течении р. Оби (рис. 1). Разрез А был сделан ниже г. Нижневартовска, Б – ниже г. Сургута, В – ниже впадения Иртыша, в 20 км вверх от устья которого расположен г. Ханты-Мансийск, и Г – ниже пос. Приобье. Расстояние между крайними разрезами А и Г составляло около 700 км. На каждом разрезе находились четыре станции: по одной в рипали левого (А1, Б1, В1 и Г1 соответственно) и правого (А4, Б4, В4 и Г4 соответственно) берегов и две в медиали (А2 и А3, Б2 и Б3, В2 и В3, Г2 и Г3 соответственно). На каждой станции с помощью плексигласового батометра Рутнера отбирали три пробы воды: из поверхностного и придонного горизонтов, а также интегральную, получаемую смешиванием проб воды, отобранных через каждый метр водной толщи от поверхности до дна.

Сразу после отбора воду помещали в стерильные пластиковые флаконы объемом 60 мл и фиксировали формальдегидом до конечной

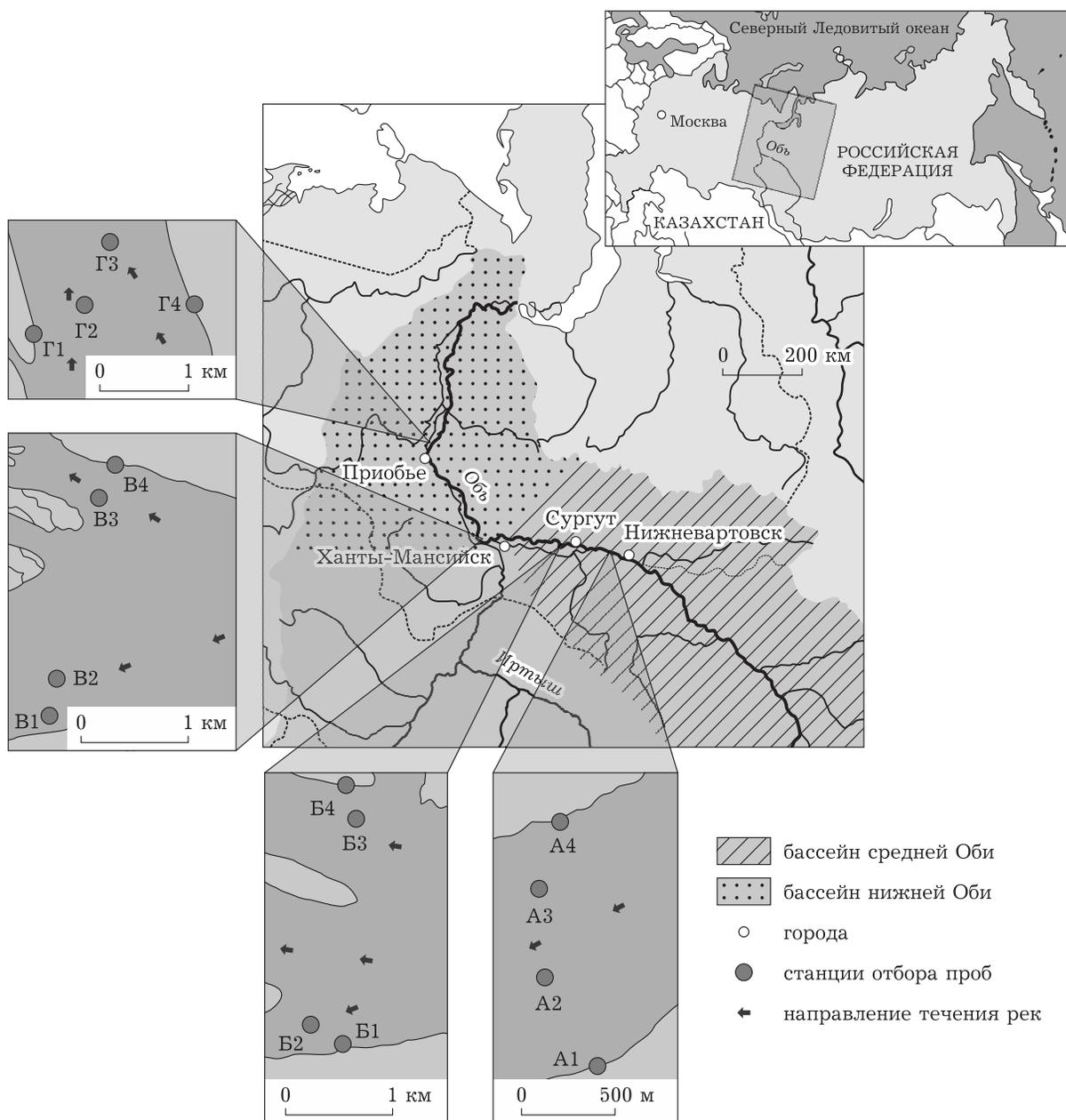


Рис. 1. Карта-схема расположения разрезов и станций отбора проб воды на средней и нижней Оби

концентрации 2 %. Пробы хранили в темноте при температуре 4 °С и обрабатывали в течение месяца.

Численность и размеры бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома ДАФИ [Porter, Feig, 1980] и окрашенных судановым черным ядерных фильтров с диаметром пор 0,17 мкм (ОИЯИ, Россия). Препараты просматривали при увеличении $\times 1000$ и освещении ультрафиолетовыми лучами под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (OLYMP-

PUS OPTICAL CO., Япония), соединенного с цифровой камерой ColorView III. Изображение преобразовывалось 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. На этих же фильтрах определяли численность и размеры следующих размерно-морфологических групп бактерий: мелких одиночных клеток (< 2 мкм), крупных палочек и вибрионов (длиной ≥ 2 мкм),

клеток, прикрепленных к взвешенным частицам, нитевидных, делящихся [Hagstrom et al., 1979], а также количество и размеры взвешенных частиц [Mostajir et al., 1995]. Объемы бактерий вычисляли с использованием измеренных длины и диаметра по формуле объема цилиндра с закругленными концами. Сырую биомассу бактерий рассчитывали путем умножения их численности на средний объем клеток и пересчитывали на углерод с использованием аллометрического уравнения, связывающего объем клетки с содержанием в ней углерода [Norland, 1993].

Температуру, pH, мутность и электропроводность воды, а также концентрацию растворенного кислорода и хлорофилла *a* измеряли с помощью погружного многопараметрического зонда YSI EXO2 (YSI Inc, США). Концентрацию аммония, нитрата, нитрита, фосфата и БПК₅ в интегральных пробах воды определяли стандартными методами количественного химического анализа вод в соответствии с требованиями ГОСТ.

Вариабельность параметров оценивали с помощью коэффициента вариации (C_v , %). Проверку нормальности распределения оценивали по критерию Колмогорова–Смирнова. В случае нормального распределения достоверность различий определяли с помощью *t*-критерия Стьюдента и однофакторного дисперсионного анализа ANOVA с последующим множественным сравнительным тестом Тьюки на уровне $p < 0,05$. При нарушении условий нормальности использовали непараметрический *U*-тест Манна–Уитни. Оценку связи экологических параметров с развитием размерно-морфологических групп бактерий проводили с помощью канонического анализа соответ-

ствий. Связь между количественными показателями бактериопланктона и его размерно-морфологических групп и характеристиками окружающей среды оценивали по непараметрическому ранговому коэффициенту корреляции Спирмена. Статистические анализы выполнялись с использованием *R*-статистики (пакеты *vegan*, *ggplot2*, *tidyverse*, версия 4.1.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria) и в программе SPSS Statistics (IBM Corp. Released 2015. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 23.0. Armonk, NY: IBM Corp.).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Глубина воды на станциях отбора проб в р. Оби составляла от 1,5 до 14 м. Температура поверхностного слоя воды изменялась в пределах 18,8–20,1 °С, придонного – в пределах 18,8–19,8 °С. Мутность воды составляла 5,16–40,9 FNU, электропроводность – 48,5–222,4 мкСм/см, pH – 7,36–8,75, концентрация растворенного кислорода – 7,59–9,67 мг/л. На большинстве участков реки значения этих физико-химических параметров мало различались между поверхностным и придонным горизонтами водной толщи. Содержание хлорофилла *a* изменялось в пределах 3,22–24,86 мкг/л.

По сравнению с правобережной в левобережной рипали р. Оби регистрировались более высокие значения температуры, электропроводности, мутности и pH воды (табл. 1). Выявлены различия в содержании растворенного кислорода между участками средней Оби (разрезы ниже Нижневартовска (А) и Сургута (Б)) и нижней Оби (разрезы ниже Ханты-Мансийска (В) и Приобья (Г)). Значения этого показателя были выше на участке

Т а б л и ц а 1
Средние значения параметров водной толщи и их попарное сравнение в рипали левого (Л) и правого берегов (П) и медали (М) р. Оби

Параметр	Л	М	П	p		
				Л-М	Л-П	М-П
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	20,8 ± 0,9	15,7 ± 1,4	15,2 ± 2,3	0,045	0,042	–
Кислород, мг/л	8,8 ± 0,2	8,6 ± 0,1	8,9 ± 0,2	–	–	–
Электропроводность, мкСм/см	144,3 ± 13,5	109,1 ± 3,5	109,0 ± 2,1	0,002	0,002	–
Температура, °С	19,6 ± 0,1	19,2 ± 0,0	19,1 ± 0,1	0,000	0,000	–
pH	8,1 ± 0,1	7,8 ± 0,0	7,9 ± 0,1	0,000	–	–
Мутность, FNU	14,6 ± 2,13	17,3 ± 1,72	10,9 ± 0,75	–	–	0,039

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее: *p* – достоверность различий; “–” – отсутствие достоверных различий ($p > 0,05$).

нижней Оби, где они проявляли положительные взаимосвязи с рН воды ($r = 0,75$; $p < 0,01$) (табл. 2).

Концентрация аммонийного азота в воде отличалась на разных участках Оби. Низкие значения этого показателя регистрировались на нижней Оби (разрезы В и Г), где они составляли от $< 0,05$ до $0,073$ мг/л. На средней Оби концентрация аммонийного азота была существенно выше и составляла ниже Нижневартовска (разрез А) $0,26-3,00$, а ниже Сургута (разрез Б) $- 0,77-0,82$ мг/л, превышая на некоторых участках значения ПДК. Наибольшие концентрации нитрата ($1,02-3,35$ мг/л) регистрировались также ниже г. Сургута и в медиали реки ниже впадения р. Иртыш и г. Ханты-Мансийска (разрезы Б и В). На остальных участках концентрация нитрата не превышала 1 мг/л. Содержание фосфатов в воде постепенно уменьшалось вниз по течению реки, составляя на участке ниже г. Нижневартовска (разрез А) $0,26 \pm 0,01$ мг/л; ниже г. Сургута (разрез Б) $- 0,23 \pm 0,01$ мг/л; ниже г. Ханты-Мансийска (разрез В) $- 0,21 \pm 0,01$ мг/л, а ниже пос. Приобье (разрез Г) $- 0,17 \pm 0,02$ мг/л. Концентрации нитрита и нефтепродуктов в воде всех исследованных участков Оби в период проведения наблюдений не превышали $0,03$ и $0,02$ мг/л соответственно. Значения БПК₅ находились в пределах $1,06-2,53$ мг О₂/л.

Общая численность гетеротрофного бактериопланктона на исследованных участках Оби составляла в среднем $(4,79 \pm 1,40) \times 10^6$ кл/мл, средний объем клеток $- 0,100 \pm 0,010$ мкм³, биомасса $- 105,6 \pm 27,7$ мг С/м³. Биомасса бактериопланктона коррелировала с его численностью ($r = 0,60$, $p < 0,01$) и средним объемом клеток ($r = 0,57$, $p < 0,01$). На средней

Оби биомасса бактериопланктона была выше в рипали, чем в медиали, на нижней Оби она, наоборот, $-$ выше в медиали, особенно в поверхностном и придонном слоях воды (рис. 2). Максимальные значения численности и биомассы бактериопланктона зарегистрированы на участке Оби ниже впадения Иртыша (разрез В) $- 9,00 \times 10^6$ кл/мл и $221,5$ мг С/м³ соответственно.

Бактерии, прикрепленные к взвешенным частицам размером от 1 до 37 мкм, преобладали в сообществе на некоторых участках реки. Они составляли в среднем $41,1 \pm 21,6$ % общей численности и $35,7 \pm 17,8$ % биомассы бактериопланктона (рис. 3). Большая часть частиц взвеси не была заселена бактериями (рис. 4). Доля таких незаселенных частиц была наибольшей (в среднем 73 ± 2 % общего количества частиц) на нижней Оби (разрез Г ниже пос. Приобье), где она значительно отличалась ($p = 0,03$) от таковой на других участках, расположенных выше по течению реки (в среднем 67 ± 3 %). Среднее для пробы количество бактерий, прикрепленных к одной частице, изменялось от 3 до 26 и возрастало вниз по течению реки, составляя в среднем $12,3 \pm 1,3$ бактерии на самом нижнем разрезе Г и $9,0 \pm 0,4$ бактерии на других разрезах.

Главным компонентом сообщества были мелкие одиночные бактерии, которые составляли в среднем $57,5$ и $51,5$ % общей численности и биомассы бактериопланктона соответственно. Доля крупных палочек (длиной ≥ 2 мкм) составляла в среднем $7,3$ % биомассы бактерий, причем меньше всего их было в поверхностном слое. Нитчатые бактерии занимали в среднем $5,5$ % общей биомассы и достигали максимального развития в придонных горизонтах. Попарные сравнения количе-

Т а б л и ц а 2

Средние значения параметров водной толщи и их попарное сравнение в р. Обь на разрезах ниже г. Нижневартовск (А), г. Сургут (Б), г. Ханты-Мансийск (В) и пос. Приобье (Г)

Параметр	Разрез				p						
	А	Б	В	Г	А-Б	А-В	А-Г	Б-В	Б-Г	В-Г	
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	$7,9 \pm 2,2$	$19,3 \pm 0,5$	$19,4 \pm 0,7$	$19,2 \pm 1,6$	0,000	0,001	0,002	—	—	—	
Кислород, мг/л	$8,2 \pm 0,2$	$8,4 \pm 0,1$	$8,9 \pm 0,1$	$9,4 \pm 0,1$	—	0,02	0,000	—	0,000	—	
Электропроводность, мкСм/см	$118,7 \pm 1,6$	$107,8 \pm 2,8$	$137,8 \pm 1,6$	$111,4 \pm 6,6$	0,002	—	—	—	0,04	—	
Температура, °С	$19,3 \pm 0,1$	$19,3 \pm 0,1$	$19,4 \pm 0,1$	$19,1 \pm 0,1$	—	—	—	—	—	—	
рН	$7,8 \pm 0,1$	$7,8 \pm 0,0$	$7,9 \pm 0,1$	$8,1 \pm 0,1$	—	—	—	—	0,009	—	
Мутность, FNU	$13,9 \pm 2,4$	$15,1 \pm 1,5$	$16,1 \pm 2,9$	$14,54 \pm 2,1$	—	—	—	—	—	—	

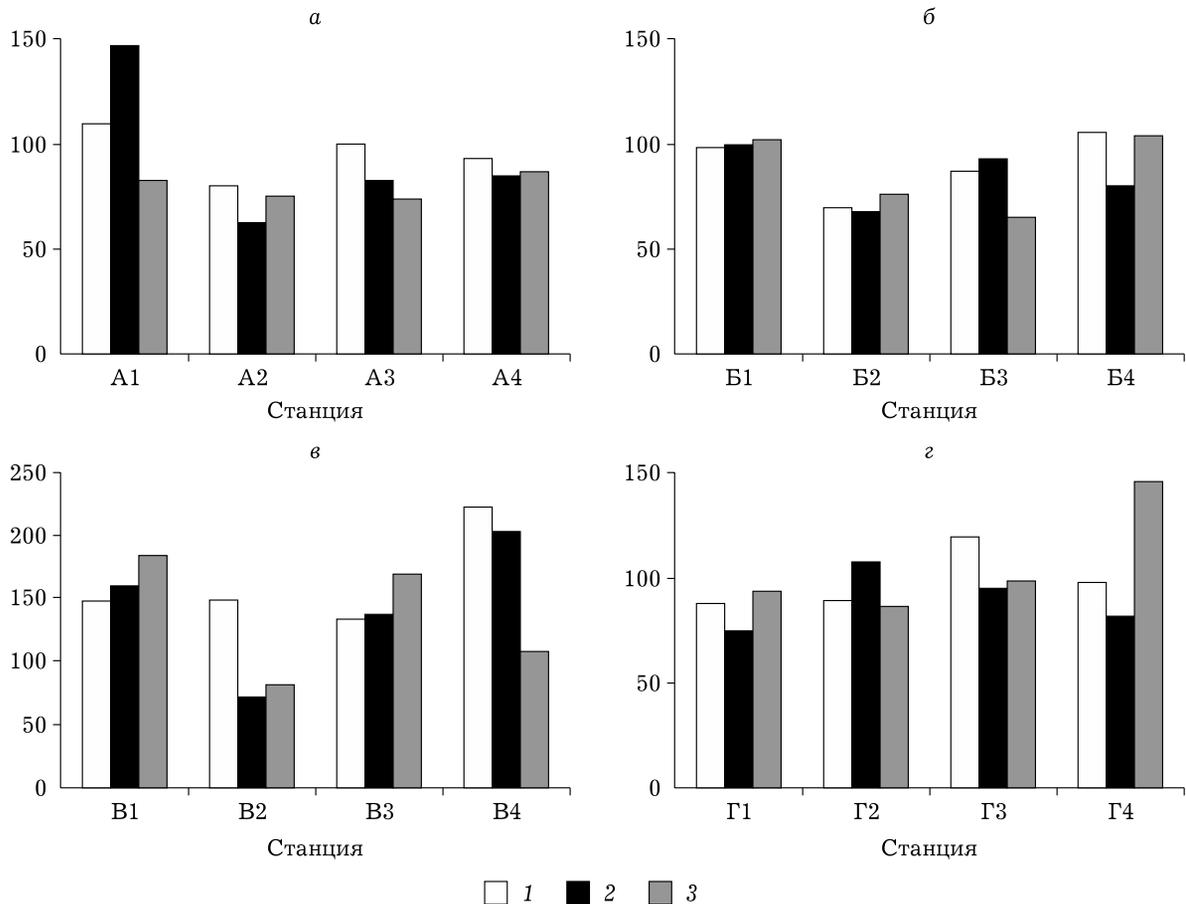


Рис. 2. Биомасса бактериопланктона (B , мг С/м³) в поверхностном (1) и придонном (2) слоях воды и интегральных пробах (3) на разрезах ниже г. Нижневартовск (а), г. Сургута (б), впадения р. Иртыш и г. Ханты-Мансийска (в) и пос. Приобье (г). Обозначения станций такие же, как на рис. 1

ственных показателей бактериальных групп показали статистически значимое преобладание нитевидных форм в рипали левого берега в сравнении с медиалью реки ($p = 0,028$).

Обнаружены попарные различия в общей численности и биомассе бактериопланктона, численности и биомассе мелких одиночных бактерий, а также биомассе крупных палочек между разрезом В, расположенном ниже впадения р. Иртыша, и другими разрезами (табл. 3). Различия в численности крупных палочек установлены между участками ниже Ханты-Мансийска и Нижневартовска и ниже Ханты-Мансийска и Сургута. При этом численность и биомасса всех размерно-морфологических групп бактериопланктона ниже впадения р. Иртыш и г. Ханты-Мансийска были выше, чем в зонах влияния других городов.

Концентрация взвешенных частиц на этом участке (в среднем $(1083 \pm 61) \times 10^3$ мл⁻¹) было также значительно выше по сравне-

нию с таковым на других участках (в среднем $(824 \pm 37) \times 10^3$ мл⁻¹). Максимальная концентрация частиц (1502×10^3 мл⁻¹) была зарегистрирована в рипали правого берега. При этом варибельность этого параметра в интегральных пробах на этом разрезе ($C_V = 13,3\%$) находилась на нижней границе диапазона изменений этого параметра ($C_V = 13,3\text{--}26,5\%$) (см. рис. 4). В период проведения исследований частицы взвеси были равномерно распределены в толще воды: в поверхностном горизонте их было в среднем $(888 \pm 212) \times 10^3$ мл⁻¹, а в придонном – $(876 \pm 187) \times 10^3$ мл⁻¹ ($C_V = 23,9$ и $21,4\%$ соответственно).

Численность делящихся бактерий в среднем оказалась равной $(36,5 \pm 2,1) \times 10^3$ кл/мл и составляла $0,8 \pm 0,05\%$ общего количества бактериопланктона. Больше всего делящихся бактерий обнаружено на самом верхнем из исследованных участков Оби (разрез А ниже г. Нижневартовска) – в среднем $42,4 \times 10^3$ кл/мл.

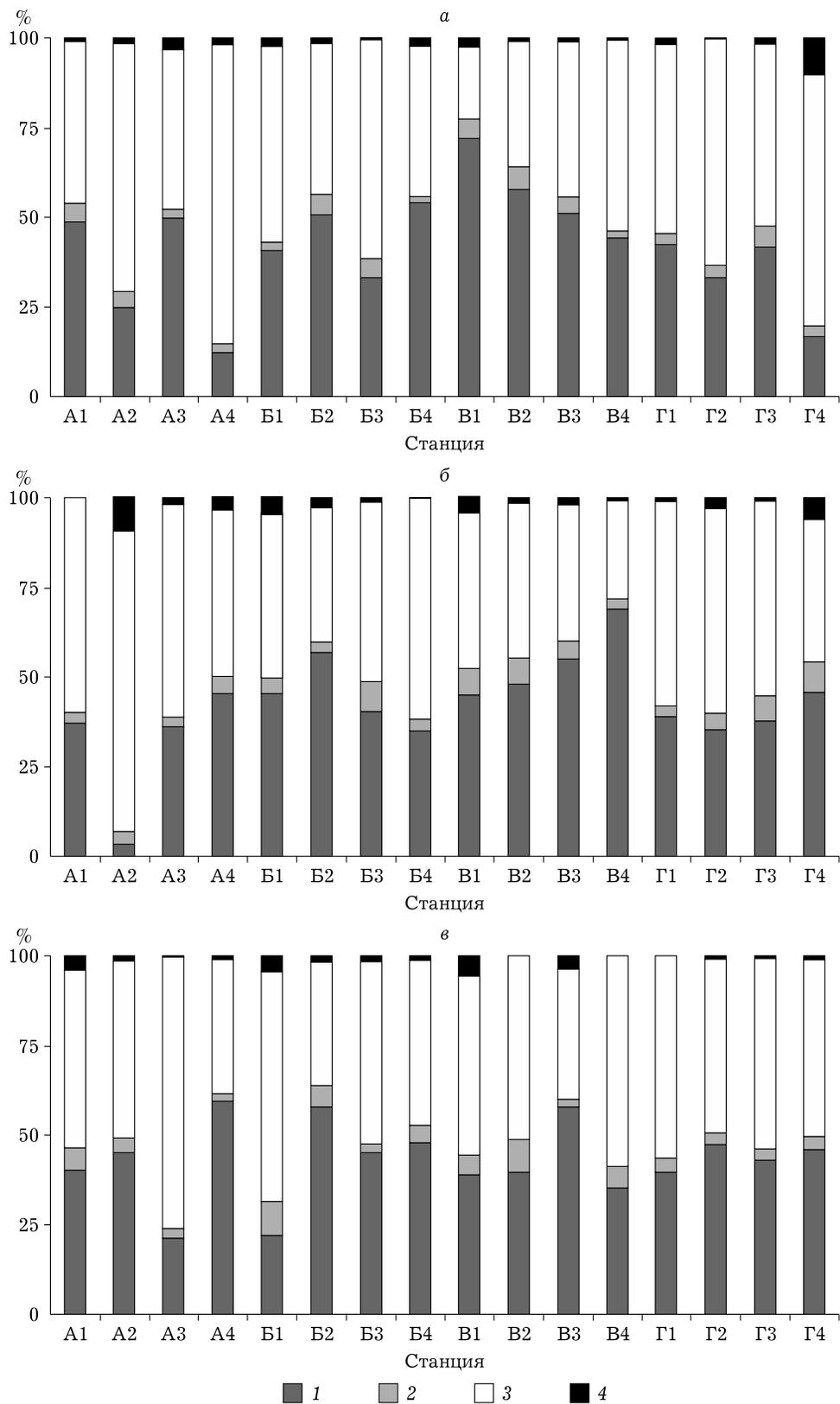


Рис. 3. Вклад (%) различных размерно-морфологических групп бактерий: одиночных мелких (1), крупных палочек (2), бактерий, ассоциированных с детритом (3), и нитей (4) в формирование общей биомассы бактериопланктона (B , мг С/м^3) в поверхностном (а) и придонном (б) слоях воды и интегральных пробах (в)

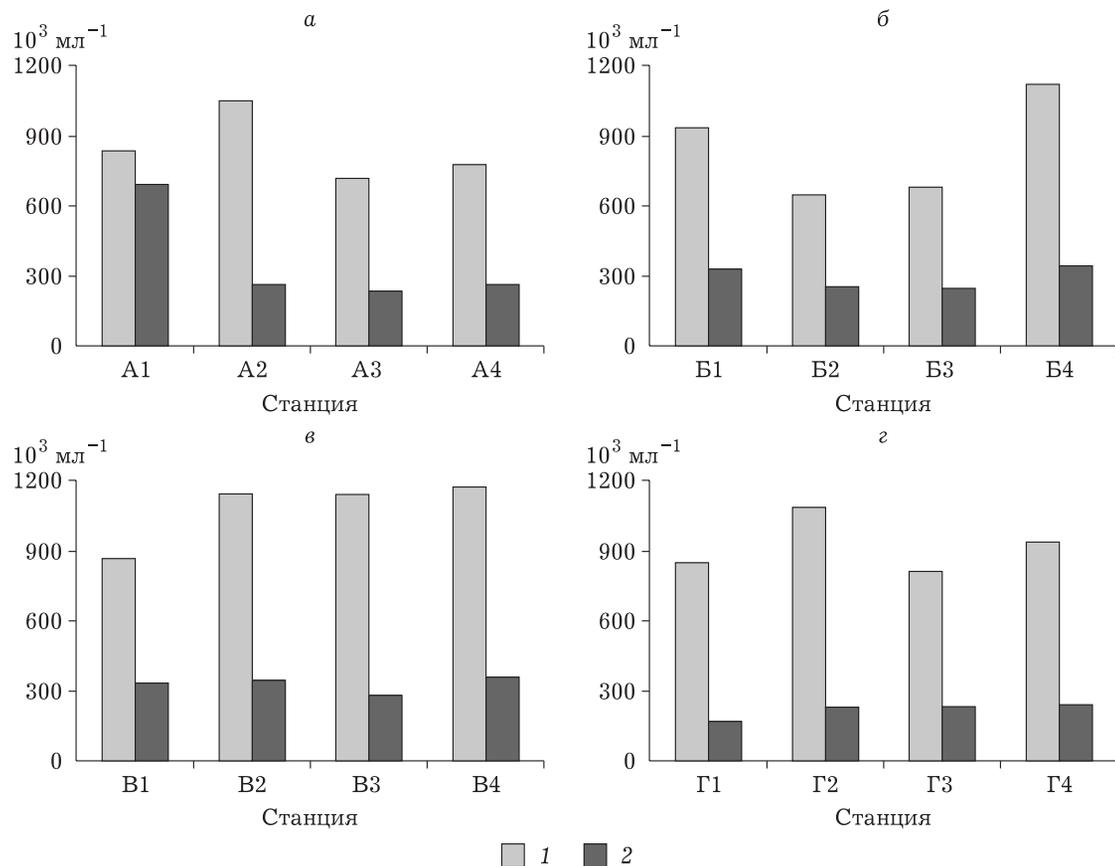


Рис. 4. Концентрации всех взвешенных частиц (1) и частиц, заселенных бактериями (2), в интегральных пробах воды на разрезах А (а), Б (б), В (в) и Г (г).

Больше всего их регистрировалось в придонном слое воды у левого берега и в толще воды у правого берега, где численность достигала $69,1 \times 10^3$ кл./мл и составляла 1,6

и 1,4 % общего количества бактериопланктона соответственно (рис. 5). Ниже по течению реки доля в сообществе делящихся бактерий уменьшалась, и ее увеличение регистрирова-

Т а б л и ц а 3
Средние значения численности (в числителе, 10^3 кл./мл) и биомассы (в знаменателе, мг/м³) бактериопланктона и его размерно-морфологических групп в р. Оби на разрезах А, Б, В и Г и результаты попарного сравнения этих показателей

Группа бактерий	Разрез				p					
	А	Б	В	Г	А-Б	А-В	А-Г	Б-В	Б-Г	В-Г
Мелкие одиночные бактерии	1598 ± 265	1975 ± 135	4060 ± 441	1701 ± 116	—	0,000	—	0,000	—	0,000
	140 ± 25	158 ± 14	315 ± 43	167 ± 19	—	0,000	—	0,001	—	0,002
Крупные палочки	61 ± 6	67 ± 8	94 ± 7	74 ± 6	—	0,001	—	0,04	—	—
	23 ± 3	27 ± 3	49 ± 6	27 ± 4	—	0,000	—	0,009	—	0,01
Нити	$7,0 \pm 0,8$	$8,1 \pm 1,6$	$9,3 \pm 1,3$	$7,1 \pm 1,5$	—	—	—	—	—	—
	51 ± 17	19 ± 4	40 ± 14	26 ± 12	—	—	—	—	—	—
Прикрепленные к частицам взвеси	2587 ± 93	2458 ± 185	2939 ± 218	2438 ± 84	—	—	—	—	—	—
	220 ± 25	177 ± 17	258 ± 35	231 ± 18	—	—	—	—	—	—
Весь бактериопланктон	4012 ± 192	4280 ± 189	6874 ± 499	3992 ± 116	—	0,000	—	0,000	—	0,000
	402 ± 32	378 ± 24	659 ± 68	451 ± 32	—	0,000	—	0,000	—	0,006

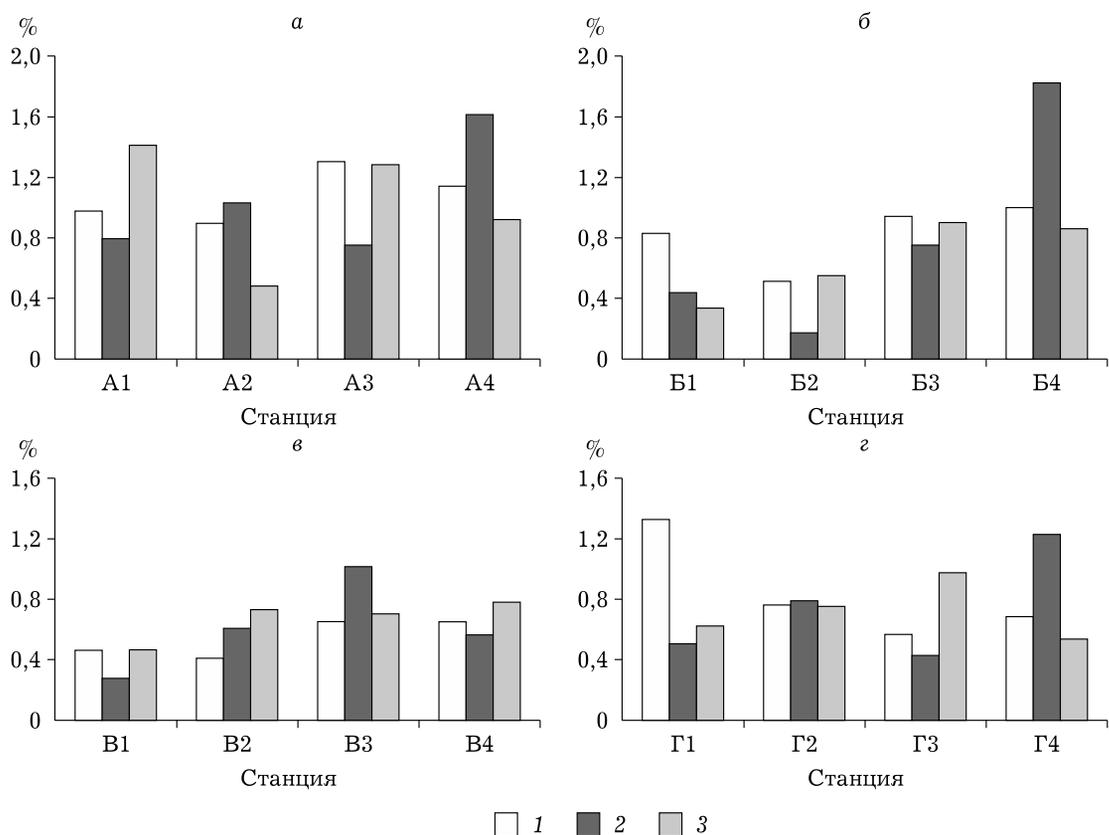


Рис. 5. Доля делящихся бактерий (%) в поверхностном (1) и придонном (2) слоях воды и интегральной пробе (3) на разрезах ниже г. Нижневартовска (а), г. Сургута (б), впадения р. Иртыш и г. Ханты-Мансийска (в) и пос. Приобье (г)

лось лишь на некоторых участках, в основном прибрежных. Несмотря на то что на разрезе В ниже впадения Иртыша наблюдалась высокая численность делящихся бактерий (в среднем $(40,3 \pm 4,0) \times 10^3$ кл/мл), их доля в сообществе была минимальной ($0,61 \pm 0,07$ %).

Количество взвешенных частиц и биомасса прикрепленных к ним бактерий отрицательно коррелировали с концентрациями аммония ($r = -0,621$, $p < 0,01$ и $r = -0,616$, $p < 0,01$ соответственно) и нитрита ($r = -0,636$, $p < 0,01$ и $r = -0,72$, $p < 0,01$ соответственно). Также выявлена отрицательная связь между биомассой мелких одиночных бактерий и концентрацией нитрита ($r = -0,636$; $p < 0,01$) и положительная – между численностью нитчатых бактерий и БПК₅ ($r = 0,626$; $p < 0,01$).

Наиболее тесные зависимости численности и биомассы бактерий с абиотическими параметрами выявлены в рипали реки. Установлена высокая степень влияния температуры на общую численность бактериопланктона ($r =$

$= 0,75$; $p < 0,01$) и численность мелких одиночных бактерий ($r = 0,83$; $p < 0,01$) в левобережной рипали. Влияние pH воды на общую биомассу бактерий ($r = 0,71$; $p < 0,01$) и численность нитевидных форм ($r = 0,75$; $p < 0,01$) выявлено в рипали правого берега. На эти микробиологические параметры заметное воздействие оказывала также концентрация растворенного кислорода ($r = 0,66$; $p < 0,05$ и $r = 0,67$; $p < 0,05$ соответственно).

С использованием канонического анализа соответствий (ССА) (рис. 6) установлено, что учтенные в анализе факторы окружающей среды описывают около 39 % варибельности размерно-морфологической структуры гетеротрофного бактериопланктона, тогда как на неучтенные или случайные влияния приходится 61 % изменчивости сообщества. Размерно-морфологическая структура бактериопланктона в медиали на участке реки ниже впадения Иртыша (разрез В) преимущественно связана с электропроводностью и температурой воды, а ниже Приобья (Г) – с ее мутно-

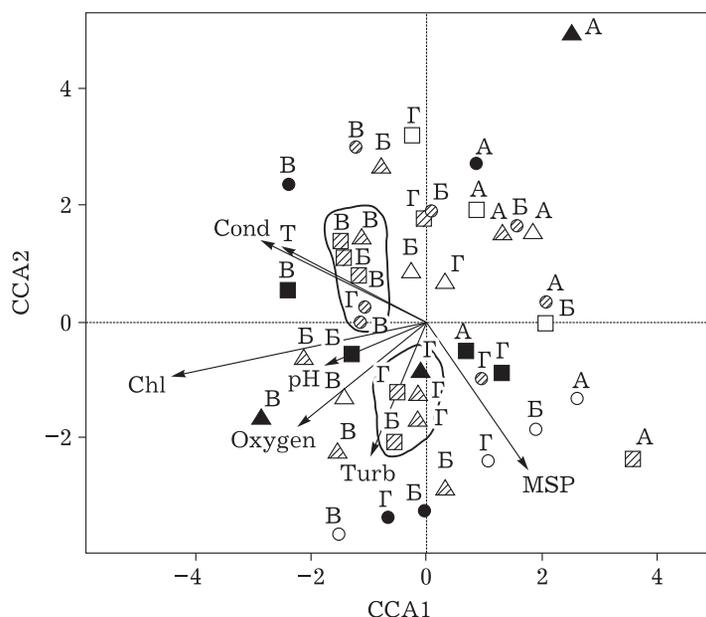


Рис. 6. Экологическая ординация размерно-морфологической структуры гетеротрофного бактериопланктона в пространстве факторов среды на разных участках р. Оби.

Круг – поверхностный слой воды; квадрат – придонный слой; треугольник – интегральная проба; белый цвет – рипаль правого берега; черный цвет – рипаль левого берега; штриховка – медиаль. Буквами А, В, В и Г обозначены разрезы, на которых располагались станции отбора проб. Векторы указывают на параметры среды и их относительное влияние на бактериопланктон: Cond – электропроводность; Chl – хлорофилл *a*; Oxygen – концентрация кислорода; Turb – мутность воды; MSP – масса взвешенных частиц. Длины стрелок соответствуют величине дисперсии, объясненной соответствующим параметром окружающей водной среды. Углы между векторами указывают на корреляции между отдельными параметрами

стью. На структуру бактериопланктона в зоне влияния Нижневартовска (А) оказывали воздействие неучтенные нами факторы. Главными факторами, влияющими на распределение и размерно-морфологическую структуру бактериопланктона на всех участках Оби, являются электропроводность воды и концентрация взвешенных частиц.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно классификации трофического статуса водотоков умеренного климатического пояса [Dodds et al., 1998] на основании измеренных концентраций хлорофилла в воде в период проведения наших исследований участки р. Оби могут быть охарактеризованы как олиготрофные в медиали и рипали правого берега ниже Нижневартовска (3,22–3,60 мг/м³) и как мезотрофные на остальных участках (15,6–25,0 мг/м³). Содержание азота и фосфора было невысоким и на всех участках реки соответствовало уровню олиготрофных вод. Ранее трофический статус нижней Оби по биомассе фитопланктона оценивали как олиготрофный, а в Обской и Гыданской губах выделялись участки разного уровня трофии – от олиготрофных до эвтрофных [Митрофанова, 2016].

Численность и биомасса планктонных бактерий, определенные нами в р. Оби, находятся в диапазоне значений, характерных

для мезотрофных вод [Копылов, Косолапов, 2007]. По уровню количественного развития и размерно-морфологической структуре бактериопланктона, а также по концентрации взвешенных частиц наиболее отличается от других участок Оби, расположенный ниже впадения р. Иртыш и г. Ханты-Мансийска (см. табл. 3). Ранее было показано, что бассейны средней и нижней Оби различаются по своим физико-химическим характеристикам, в частности по количеству и составу растворенных органических веществ [Perminova et al., 2019]. Это, безусловно, отражается на развитии гетеротрофных бактерий на этих участках. После увеличения численности и биомассы бактериопланктона и его размерно-морфологических групп ниже впадения Иртыша у пос. Приобье, расположенного примерно в 300 км ниже, происходит снижение показателей количественного развития бактериопланктона, что свидетельствует об активно происходящих процессах микробного разложения органических веществ, приводящих к уменьшению их концентрации и изменению их состава (ухудшением качества). У пос. Приобье уменьшалась также доля взвешенных частиц, заселенных бактериями, что, вероятно, также связано с микробным и фотохимическим разложением органических веществ, входящих в состав частиц. Ранее отмечалось сокращение молекулярного разнообразия растворенных и взвешенных органических веществ в Ниж-

ней Оби по мере продвижения к Северному Ледовитому океану [Perminova et al., 2019]. При этом численность агрегированных бактерий и общее количество взвешенных частиц на участке ниже пос. Приобья не уменьшились, а среднее количество бактерий, прикрепленных к поверхности одной частицы, даже увеличилось. От Нижневартовска до Приобья в бактериопланктоне уменьшалась доля делящихся клеток, что также может быть связано с ухудшением качества органических веществ.

Ранее при изучении бактериопланктона нижней Оби в районе г. Салехарда, на расстоянии примерно 200 км от Обской губы была выявлена тенденция возрастания его количества при движении вниз по течению реки [Копылов, Косолапов, 2011]. Значения общей численности и биомассы бактериопланктона на исследованных нами участках среднего и нижнего течения Оби оказались в среднем соответственно в 2,2 и 4 раза ниже таковых, зарегистрированных около Салехарда.

При исследовании другой великой сибирской реки – Енисея, показано, что биомасса бактериопланктона ниже впадения р. Нижней Тунгуски, в 500–700 км от устья, в 1,4–1,6 раза превышала таковую на расположенных выше участках Енисея. При этом различий в численности бактерий между этими участками обнаружено не было [Sorokin, 1990]. В другом более позднем исследовании бактериопланктона р. Енисей выяснилось, что его численность находилась в пределах $(1,8–15,0) \times 10^6$ кл/мл и демонстрировала тенденцию к увеличению в нижнем течении [Gladyshev et al., 2015]. Этот показатель ниже впадения р. Нижней Тунгуски был в 1,5–3 раза выше, чем на расположенных выше участках Енисея. Низовья реки, где отмечено возрастание численности и биомассы бактериопланктона, находятся в зоне вечной мерзлоты. Южнее этой зоны увеличения количественных показателей бактериопланктона вниз по течению Енисея не наблюдалось [Sorokin, 1990; Gladyshev et al., 2015].

Обследованный нами участок Оби находится в таежной зоне. По сравнению с расположенным в этой же зоне участком Енисея, количество бактериопланктона в этих двух сибирских реках оказалось сопоставимым: средняя численность бактерий в Оби в конце июля 2021 г. была в 1,2 раза ниже, чем в Ени-

се в июне 2012 г. [Gladyshev et al., 2015], но в 3 раза выше, чем в июле – августе 1990 г. [Sorokin, 1990]. На участке Оби от Нижневартовска до Приобья, по нашим данным, значительного увеличения количества бактериопланктона не отмечалось.

При изучении таксономического разнообразия бактериопланктона Енисея выделено четыре участка [Gladyshev et al., 2015]. Таежный участок этой реки характеризуется преобладанием автохтонных (образуемых главным образом цианобактериями и зелеными водорослями) и аллохтонных органических веществ высокого качества. В зоне тундры биодоступность (качество) речного органического вещества снижается, поскольку в его составе увеличивается доля устойчивых к разложению соединений. При этом количество бактериопланктона возрастает, что, возможно, объясняется конкурентными преимуществами у тех групп гетеротрофных бактерий, которые приспособлены к существованию в условиях дефицита органических субстратов. На участке Енисея, расположенном в тундре и характеризующемся низкой температурой воды и высоким содержанием устойчивых органических веществ терригенного происхождения, доминирующими таксонами бактериопланктона были АСК-М1 и *Acinetobacter*.

В период проведения наших исследований содержание нефтепродуктов в воде Оби было низким, тогда как концентрации соединений азота достигали высоких значений. Ранее отмечалось, что повышенное содержание соединений азота является характерной особенностью водотоков бассейна средней и нижней Оби, свидетельствует об их неблагоприятном экологическом состоянии и является следствием поступления промышленно-коммунальных сточных вод городов и освоения нефтяных месторождений [Бабушкин и др., 2007].

Для рек характерны быстрые и непрерывные однонаправленные потоки воды, которые переносят химические соединения, взвешенные частицы и планктонные организмы. Пространственное распределение гетеротрофного бактериопланктона в р. Оби зависит в первую очередь от динамики водных масс. Высокая скорость и направление течения определяют перенос растворенных и взвешенных органических и неорганических веществ, в том числе антропогенного происхождения, а также

планктонных микро- и макроорганизмов. Кроме того, существенное влияние на распределение бактерий оказывают притоки Оби и расположенные на ее берегах города и населенные пункты [Sorokin, 1990; Velimirov et al., 2011; Isabwe et al., 2022].

Связи распределения размерно-морфологических групп бактериопланктона с факторами среды различались в медиали и рипали левого и правого берегов Оби. У левого берега регистрировались более высокие значения температуры, электропроводности, pH и содержания хлорофилла *a*, численности и биомассы нитчатых бактерий по сравнению с медиалью и правобережной рипалью, на которых отмечались меньшие значения мутности воды (см. табл. 2). Преобладание нитевидных форм в рипали левого берега, вероятно, указывает на интенсивное поступление на этих участках реки аллохтонных органических веществ и соединений биогенных элементов, в том числе антропогенного происхождения, что согласуется с полученными ранее данными о более высоком уровне загрязнения левобережных водотоков Оби по сравнению с правобережными [Шорникова, 2019]. Анализ вертикального распределения бактериопланктона и его размерно-морфологических групп, а также количества и массы взвешенных частиц в поверхностном и придонном горизонтах, а также интегральных пробах не выявил достоверных различий ($p > 0,05$), что объясняется, в первую очередь, высокой турбулентностью водных масс реки.

Интересно отметить, что ни корреляционный анализ, ни канонический анализ соответствий не выявили связей количества гетеротрофного бактериопланктона и его размерно-морфологических групп с концентрацией хлорофилла. Последний параметр прямо отражает уровень развития фитопланктона. Это свидетельствует о том, что в период проведения наших наблюдений бактерио- и фитопланктон слабо взаимодействовали друг с другом, хотя проведенные ранее исследования других крупных рек, в том числе мутных, показали тесные взаимосвязи между этими сообществами и установили, что содержание хлорофилла находится в ряду главных факторов, влияющих на развитие бактериопланктона [Velimirov et al., 2011; He et al., 2021]. По-видимому, бактерии

использовали органические субстраты, образуемые не только фитопланктоном, но и из других источников.

На распределение и динамику бактериопланктона в реках оказывает влияние множество одновременно и часто разнонаправленно действующих гидрологических, гидрохимических и гидробиологических факторов. Определяемые нами показатели описывали только 39 % изменчивости размерно-морфологической структуры гетеротрофного бактериопланктона Оби. Среди неучтенных в нашем исследовании могут быть биотические факторы, контролирующие развитие бактерий “сверху”, такие как выедание консументами и лизис вирусами-бактериофагами, а также конкуренция. Как показано ранее, эти процессы играют важную роль в контроле речного бактериопланктона [Crump, Noble, 2005; Payne et al., 2020]. Значительная доля в сообществе бактерий Оби, прикрепленных к частицам взвеси, свидетельствует о возможности их непосредственного потребления многоклеточным планктоном. При исследовании крупных арктических рек, включая Обь, были выделены три основные группы абиотических факторов, определяющих структуру микробных сообществ, – это содержание и состав растворенного органического вещества, концентрация нитратов и концентрации главных ионов (Mg^{2+} , K^+ , Na^+ , Ca^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-}) [Crump et al., 2009].

Вероятно, важным фактором, влияющим на распределение и структуру бактериопланктона, является также конкуренция за субстраты внутри сообщества, которая приводит к возрастанию активности отдельных групп водных бактерий. В нашем исследовании вниз по течению Оби увеличивается биомасса бактериопланктона, но не его численность. В сообществе снижается доля крупных палочек. Структура бактериопланктона во многом зависит от развития мелких одиночных бактерий, имеющих различные морфологию и экологические стратегии и вносящих значительный вклад в формирование общей численности и биомассы бактерий. При усилении дефицита субстратов конкурентное преимущество получают K-стратеги, к которым относятся среднеразмерные кокки и коккобациллы, а также мелкие палочки и вибрионы. Однако их количество увеличивается на-

столько, насколько снижается численность других групп бактерий, так как их развитие также контролируются “сверху” протистами и вирусами. При этом общая численность бактериопланктона остается неизменной, а его биомасса увеличивается.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В среднем и нижнем течении р. Оби пространственное распределение гетеротрофного бактериопланктона носило неоднородный характер и в значительной степени зависело от гидродинамических факторов, прежде всего, от скорости и направления течения. Существенное влияние оказывали также притоки реки и расположенные на ее берегах города и населенные пункты. Значительное возрастание численности и биомассы бактериопланктона и его размерно-морфологических групп на участке Оби ниже впадения Иртыша обусловлено дополнительным поступлением больших количеств бактерий, растворенных и взвешенных органических веществ и соединений биогенных элементов, в том числе антропогенного происхождения, и отражает интенсификацию процессов микробного разложения и трансформации этих веществ. Установлена зависимость размерно-морфологической структуры бактериопланктона от электропроводности воды и концентрации взвешенных частиц. На большинстве участков Оби в сообществе преобладали мелкие одиночные бактерии, которые составляли в среднем более половины общей численности и биомассы. Эта группа в основном определяла особенности распределения всего бактериопланктона. В Оби обнаружена высокая концентрация взвешенных частиц, к которым была прикреплена значительная часть бактериального сообщества.

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № 121051100102-2). Экспедиционные исследования и определение гидрологических и гидрохимических параметров проводили при финансовой поддержке Правительства Тюменской области по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2), определение количественных и структурных параметров бактериопланктона – при поддержке программы Тюменского государственного университета (Программа стратегического академического лидерства “Приоритет 2030”).

Авторы выражают благодарность сотрудникам ИБВВ РАН Д. Г. Загуменному за отбор проб в ходе экспедиционных исследований, А. И. Цветкову за помощь в интерпретации гидрологических показателей и С. Э. Болотову за консультации при проведении статистической обработки данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Бабушкин А. Г., Московченко Д. В., Пискунов С. В. Гидрохимический мониторинг поверхностных вод Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Новосибирск: Наука, 2007. 151с.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: сб. мат. междунар. конф. СПб.: Изд-во “Лема”, 2007. С. 176–181.
- Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Структура планктонного микробного сообщества нижней Оби (район г. Салехарда) // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 1. С. 3–11 [Kopylov A. I., Kosolapov D. B. Structure of the Plankton Microbial Community of the Lower Ob (Near Salekhard) // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, N 1. P. 3–11].
- Митрофанова Е. Ю. Фитопланктон нижней Оби, Обской и Гыданской губ летом 2015 года // Изв. АО РГО. 2016. № 3 (42). С. 61–71.
- Московченко Д. В. Нефтегазодобыча и окружающая среда. Эколого-геохимический анализ Тюменской области. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 1998. 109 с.
- Сажин А. Ф., Романова Н. Д., Мошаров С. А. Бактериальная и первичная продукция в водах Карского моря // Океанология. 2010. Т. 50, № 5. С. 801–808. [Sazhin A. F., Romanova N. D., Mosharov S. A. Bacterial and Primary Production in the Pelagic Zone of the Kara Sea // Oceanology. 2010. Vol. 50, N 5 P. 759–765].
- Шорникова Е. А. Методологический подход к оценке экологического состояния водных объектов с использованием комплексного индекса качества воды на примере Среднего Приобья // Самарский науч. вест. 2019. Т. 8, № 2. С. 75–80.
- Ben-Ari E. Bacterial communities in Arctic rivers display predictable seasonal patterns // BioScience. 2010. Vol. 60, N 3. P. 252–252.
- Crump B. C., Hobbie J. E. Synchrony and seasonality in bacterioplankton communities of two temperate rivers // Limnol. Oceanogr. 2005. Vol. 50. P. 1718–1729.
- Crump B. C., Peterson B. J., Raymond P. A., Amon R. M. W., Rinehart A., McClelland J. W., Holmes R. M. Circumpolar synchrony in big river bacterioplankton // PNAS. 2009. Vol. 106, N 50. P. 21208–21212.
- Dodds W. K., Jones J. R., Welch E. B. Suggested classification of stream trophic state: distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus // Water Res. 1998. Vol. 32. P. 1455–1462.
- Findlay S. Stream microbial ecology // J. N. Am. Benthol. Soc. 2010. Vol. 29, N 1. P. 170–181.
- Gladyshev M., Kolmakova O. V., Tolomeev A., Anishchenko O., Makhutova O., Kolmakova A. A., Kravchuk E., Glushchenko L., Kolmakov V. I., Sushchik N. Differences in organic matter and bacterioplankton between sec-

- tions of the largest Arctic river: Mosaic or continuum? // *Limnol. Oceanogr.* 2015. Vol. 60, N 4. P. 1314–1331.
- Hagstrom A., Larsson U., Horstedt P., Normark S. Frequency of dividing cells, a new approach to the determination of bacterial growth rates in aquatic environments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1979. Vol. 37. P. 805–812.
- He H., Pan B., Yu K., Zheng X., Wu Y., Xiao L., Zhao G., Zhu P. Determinants of bacterioplankton structures in the typically turbid Weihe River and its clear tributaries from the northern foot of the Qinling Mountains // *Ecol. Indic.* 2021. Vol. 121, Art. 107168.
- Huang H., Liu J., Zhang F., Zhu K., Yang C., Xiang Q., Lei B. Characteristics of planktonic and sediment bacterial communities in a heavily polluted urban river // *Peer J.* 2021. Vol. 9, P. 1–22.
- Isabwe A., Yang J. R., Wang Y., Wilkinson D. M., Graham E. B., Chen H., Yang J. Riverine bacterioplankton and phytoplankton assembly along an environmental gradient induced by urbanization // *Limnol. Oceanogr.* 2022. Vol. 67, N 9. P. 1943–1958.
- Jia Y., Whalen J. K. A new perspective on functional redundancy and phylogenetic niche conservatism in soil microbial communities // *Pedosphere.* 2020. Vol. 30, N 1. P. 18–24.
- Kolmakova O. V., Gladyshev M. I., Rozanov A. S., Peltek S. E., Trusova M. Y. Spatial biodiversity of bacteria along the largest Arctic river determined by next-generation sequencing // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2014. Vol. 89, N 2. P. 442–450.
- Liu S., Wang P., Wang C., Chen J., Wang X., Hu B., Yuan Q. Ecological insights into the disturbances in bacterioplankton communities due to emerging organic pollutants from different anthropogenic activities along an urban river // *Sci. Tot. Env.* 2021. Vol. 796. Art. 148973.
- Meon B., Amon R. M. W. Heterotrophic bacterial activity and fluxes of dissolved free amino acids and glucose in the Arctic rivers Ob, Yenisei and the adjacent Kara Sea // *Aquat. Microb. Ecol.* 2004. Vol. 37. P. 12–135.
- Meyer J. L. The microbial loop in flowing waters // *Microb. Ecol.* 1994. Vol. 28, N 2. P. 195–199.
- Mostajir B., Dolan J. R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class of labile marine pico- and nano-sized detritus: DAPI Yellow Particles (DYP) // *Aquat. Microb. Ecol.* 1995. Vol. 9. P. 259–266.
- Norland S. The relation between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology.* Lewis Publishers: Boca Raton. Ann Arbor, 1993. P. 303–308.
- Payne J. T., Jackson C. R., Millar J. J., Ochs C. A. Timescales of variation in diversity and production of bacterioplankton assemblages in the Lower Mississippi River // *PLoS ONE.* 2020. Vol. 15, N 4. e0230945.
- Perminova I. V., Shirshin E. A., Zhrebekker A., Pipko I. I., Pugach S. P., Dudarev O. V., Nikolaev E. N., Grigoryev A. S., Shakhova N., Semiletov I. P. Signatures of molecular unification and progressive oxidation unfold in dissolved organic matter of the Ob-Irtysh River system along its path to the Arctic Ocean // *Sci. Report.* 2019. Vol. 9, P. 1–16.
- Porter K. G., Feig Y. S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25, N 5. P. 943–948.
- Rubin M. A., Leff L. G. Nutrients and other abiotic factors affecting bacterial communities in an Ohio River (USA) // *Microbial Ecol.* 2007. Vol. 54, P. 374–383.
- Sorokin Y. I. Heterotrophic microplankton in plankton successions and self-purification process along the Yenisei River // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1990. Vol. 34. P. 267–273.
- Velimirov B., Milosevic N., Kavka G. G., Farnleitner A. H., Kirschner A. K. T. Development of the bacterial compartment along the Danube River: a continuum despite local influences // *Microbiol. Ecol.* 2011. Vol. 61, P. 955–967.
- Zhang W., Lei M., Li Y., Wang P., Wang C., Gao Y., Wu H., Xu C., Niu L., Wang L., Zhang H. Determination of vertical and horizontal assemblage drivers of bacterial community in a heavily polluted urban river // *Water Res.* 2019. Vol. 161. P. 98–107.
- Zhou L., Chen W., Sun J., Liu L., Huang X. Spatial variation in bacterioplankton communities in the Pearl River, South China: Impacts of land use and physicochemical factors // *Microorganisms.* 2020. Vol. 8. P. 1–16.

Abundance and distribution of bacterioplankton in the middle and lower reaches of the Ob River in areas impacted by cities

M. Yu. SKOPINA¹, E. V. KUZNETSOVA^{1, 2}, D. B. KOSOLAPOV^{1, 3}

¹*Papanin Institute of Inland Water Biology of the Russian Academy of Sciences
152742, Yaroslavl oblast, Borok, 109
E-mail: skopina@ibiw.ru*

²*AquaBioSafe Laboratory, Tyumen State University
625003, Tyumen, Lenina str., 25*

³*Cherepovetsk State University
162600, Vologodskaya obl., Cherepovetsk, prosp. Lunacharskogo, 5*

Bacteria perform important and diverse functions in the ecosystems of large rivers. The abundance, biomass and spatial distribution of heterotrophic bacterioplankton and its size-morphological groups were studied in the middle and lower reaches of the Ob River in the areas impacted by cities. The river water was characterized by a high content of suspended particles (on average $(2.22 \pm 0.21) \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$), to which a significant part of bacteria was attached: on average, 41.5 % of their total number and 35.7 % of their biomass. The concentration of suspended particles and water conductivity were found to be among the main factors affecting the abundance and structure of bacterioplankton. A significant increase in bacterial abundance, mainly due to small free-living bacteria, was recorded below the mouth of the largest tributary, the Irtysh River, and the city of Khanty-Mansiysk. On this section of the Ob River, the average values of bacterioplankton abundance and biomass were $(6.87 \pm 4.99) \times 10^6 \text{ cells/mL}$ and $142 \pm 13 \text{ mg C/m}^3$, respectively, which were 1.6–1.7 times higher than in the other sections. The spatial distribution of heterotrophic bacterioplankton in the Ob River is mainly determined by the dynamics of water masses and the influence of tributaries and cities.

Key words: heterotrophic bacterioplankton, size-morphological groups, abundance, biomass, suspended particles, Middle and Lower Ob River.