

УДК 574.5

ОБИЛИЕ И ГЕНОМНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В ПОЙМЕННЫХ ОЗЕРАХ В ЛЕТНИЙ ПЕРИОД (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ, РОССИЯ)

© 2025 М.В. Уманская, М.Ю. Горбунов, Е.С. Краснова

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия

Статья поступила в редакцию 14.09.2025

Исследован бактериопланктон восьми озер поймы р. Волга, пять из которых обследованы впервые. В семи озерах наблюдалось интенсивное цианобактериальное цветение с преобладанием *Planktothrix agardhii*. Численность гетеротрофного бактериопланктона составляла $5,7-22,9 \times 10^9$ кл./л, а биомасса – 168-741 мкг С/л. В основном бактериопланктон был представлен мелкими одиночными свободноплавающими коккоидными и овоидными клетками длиной от 0,5 до 1 мкм и объемом менее 0,2 мкм³. Доля численности агрегированного бактериопланктона не превышала 7,5%, причем в большинстве озер в его составе доминировали бактерии, прикрепленные к клеткам фитопланктона. Пространственные различия в морфологической и размерной структуре бактериопланктона были невелики, несмотря на различные гидрологические, морфологические и биотические особенности отдельных озер. Проведен анализ филогенетической структуры бактериопланктона и определены особенности таксономической структуры разных водоемов на уровне филумов. Цианобактерии составляли почти половину прочтений в объединенной библиотеке. Среди гетеротрофных прокариот наблюдалось доминирование различных ОТЕ отряда Chthoniobacterales (Verrucomicrobiota), которое редко отмечается в пресных континентальных водоемах. Им сопутствовали представители филумов Bacteroidota, Pseudomonadota и Planctomycetota. Среди доминирующих клонов бактерий выделяется пять кластеров; это деление отчасти определяется степенью доминирования *Planktothrix agardhii*. На структуру микробного сообщества озер явно оказали влияние как экологические особенности района исследований, так и аномальные погодные условия в период отбора проб, однако степень влияния этих факторов невозможно оценить на основе однократного наблюдения.

Ключевые слова: бактериопланктон, филогенетическая структура, размерно-морфологическая структура, цианобактериальное цветение, эвтрофные озера

DOI: 10.37313/1990-5378-2025-27-4(2)-384-395

EDN: RXMCNV

Исследование выполнено в рамках темы Государственного задания
Института экологии Волжского бассейна – филиала СамНЦ РАН № 1024032600218-3-1.6.20
и при частичной финансовой поддержке гранта Российского научного фонда № 23-14-20005.

ВВЕДЕНИЕ

Бактерии являются важной и неотъемлемой частью водных экосистем, и выполняют в них широкий спектр функций, оказывающих значительное влияние на их состояние [1, 2]. Несмотря на значительное расширение в последние десятилетия исследований в области биоразнообразия и филогенетической структуры бактериопланктона континентальных водоемов [3], подобные исследования в Волжском бассейне и, в особенности, на территории Самарской области, крайне малочисленны, и поэтому наше понимание экосистемных функций планктонных бактерий в водоемах области пока весьма поверхностно.

Самарская область географически расположена на границе лесостепной и степной зон. На ее территории насчитывается более 2000 озер и искусственных водоемов, включая Куйбышевское и Саратовское водохранилища [4], вся совокупность которых имеет огромную экономическую, экологическую и рекреационную значимость для жизнеобеспечения области и ее населения. Из-за особенностей географического расположения Самарской области ее водоемы оказываются наиболее уязвимыми в условиях происходящих климатических изменений и антропогенного эвтрофирования.

Уманская Марина Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории гидробиологии.
E-mail: mvumansk67@gmail.com

Горбунов Михаил Юрьевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории гидробиологии.
E-mail: myugor1960@gmail.com

Краснова Екатерина Сергеевна, младший научный сотрудник лаборатории гидробиологии. E-mail: krasnova-eck@mail.ru

После образования каскада Волжских водохранилищ большая часть поймы Волги была затоплена, однако сохранилось несколько участков Волжской поймы с многочисленными водоемами. К сожалению, значительная часть этих водоемов никогда не были исследованы, и данные о развитии и составе бактериопланктона в них отсутствуют. Пойменные водоемы, несмотря на различие их генезиса, имеют многочисленные общие черты, связанные с их расположением в периодически или нерегулярно затопляемых участках с высокой наземной продуктивностью водосборов [5]. В результате, они подвержены интенсивному заиливанию и естественной эвтрофикации. В настоящее время, к этому добавляется и антропогенная эвтрофикация и токсификация, обусловленная ростом прилегающих поселений, а также происходящее глобальное изменение климата, вызывающее многосторонние долго- и кратковременные изменения как в экосистемах самих водоемов, так и в пределах их водосборных территорий.

Целью нашей работы являлось исследование структуры бактериопланктона в водоемах Волжской поймы в пределах Самарской области на примере двух ее участков, правобережного, Рождественско-Шелехметского и левобережного, Безенчукско-Чапаевского, в том числе оценка его пространственного распределения, количественных показателей, размерно-морфологической и филогенетической структуры с использованием микроскопического определения и 16S рРНК метабаркодирования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В период 2-4 июля 2024 г. были исследованы водоемы лево- и правобережных участков поймы р. Волга, расположенных в верхней части Саратовского водохранилища напротив и ниже г. Самара (рис. 1). Водоемы Чапаевского и Безенчукского участков левобережной поймы р. Волга исследованы впервые. Исследованные озера в основном имеют вытянутую форму (рис. 1, табл. 1) и старичное происхождение. Запруженный участок р. Чапаевка вблизи плотины (№ 4 на рис. 1) имеет близкий к озерному гидрологический режим, поэтому рассматривается нами в одном ряду с прочими озерами. Глубина на станциях отбора проб в исследованных озерах не превышала 6 м.

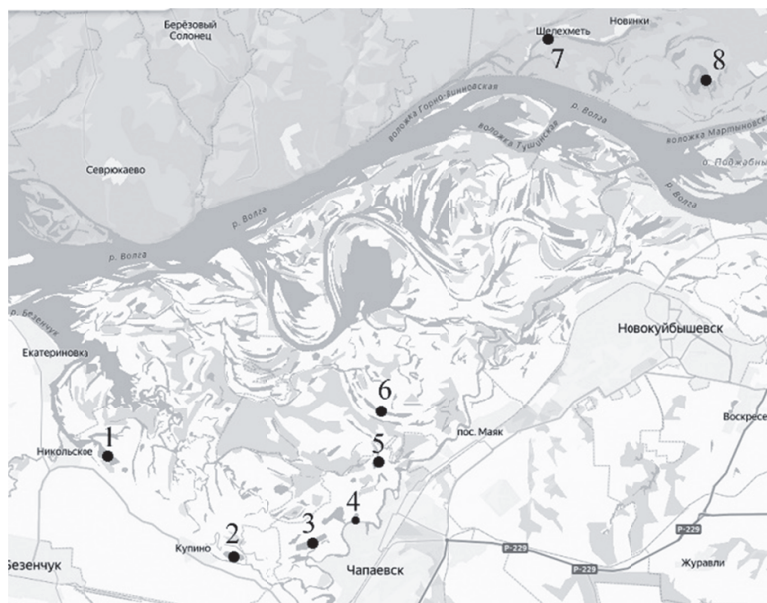


Рис. 1. Район исследования и расположение водоемов:

1 – Б. Ильмень, 2 – Лебяжье, 3 – Ильмень, 4 – запруженный участок р. Чапаевка, 5 – Березовое, 6 – Лебяжье-2, 7 – Шелехметское, 8 – Б. Островное

Пробы воды отбирали батометром Руттнера из верхнего метрового слоя. Одновременно с отбором проб воды определяли прозрачность по диску Секки, температуру, pH, удельную электропроводность и содержание растворенного кислорода с помощью многопараметрического зонда HI98194 (Hanna Instruments, Inc, USA).

Для определения концентрации хлорофиллов пробы воды объемом 0.2-1 л пропускали через стекловолоконные фильтры ФПСВ (Владисарт, Россия) с номинальным порогом удержания 1,2 мкм. Собранный на фильтрах сестон экстрагировали 90% ацетоном в темноте при 4 °С в течение 1 суток. Концентрацию хлорофиллов в ацетоновых экстрактах определяли по трехволновым формулам [6], феопигментов – по [7].

Общую численность и биомассу нефототрофного бактериопланктона определяли на мембранных фильтрах (диаметр пор 0,2 мкм) после окрашивания флуорохромом DAPI [8]. Все клетки нефототрофного бактериопланктона были разделены на несколько размерных классов в зависимости от их объема, как было описано ранее [9]. Размерные классы были сформированы путем удвоения объема клеток.

Для метабаркодинга сестон собирали фильтрованием через стерильные мембранные фильтры (диаметр пор 0,2 мкм), пробы фиксировали 80% этиловым спиртом. Выделение ДНК, амплификацию и секвенирование проводили в компании «Синтол» (Москва) на секвенаторе MiSeq (Illumina, США) с использованием праймеров для прокариот по [10]. Биоинформатическая обработка полученных данных проводилась с использованием программы Usearch 11.0.67 [11] по стандартной схеме. Таксономическая принадлежность полученных операционных таксономических единиц (ОТЕ) была определена с помощью онлайн-классификатора SINA и базы данных SILVA SSU версии 138.2 [12]. Кроме того, была использована база данных последовательностей 16S рПНК, извлеченных из Genomic Taxonomy Database (GTDB) версии 214.1 [13] после небольшой предварительной фильтрации и преобразования заголовков в формат UPARSE [14]. Для уточнения таксономической принадлежности доминирующих ОТЕ использовали также поиск в базе данных Genbank (NCBI, США) с помощью Blast.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Абиотические условия. Исследованные озера, за исключением оз. Березовое, характеризуются крайне низкой прозрачностью воды, которая в среднем составляет 38 ± 15 см. Озера сильно различаются по уровню минерализации, оцениваемой по величине электропроводности (табл. 1). Наибольшей минерализацией отличаются р. Чапаевка и оз. Ильмень и Лебяжье, которые находятся вблизи г. Чапаевск. В прочих озерах она сопоставима с минерализацией Саратовского водохранилища – около $400 \mu\text{S}/\text{cm}$.

В период отбора в озерах температура воды и концентрация растворенного кислорода была очень высокой, а pH щелочным (табл. 1). Концентрация хлорофилла *a* (Хл *a*) превышала $20 \text{ мкг}/\text{л}$ во всех водоемах, за исключением оз. Березовое (табл. 1). Максимальное содержание Хл *a* было зарегистрировано в р. Чапаевка (табл. 1). Доля феофитина во всех водоемах была низкой, что свидетельствует об активной вегетации фитопланктона и его низкой смертности. Полученные нами данные свидетельствуют не только о высоком уровне продуктивности (эвтрофный, вплоть до гипертрофного) [15] исследованных озера, но и о наличии «цветения» [16–17] во всех водоемах, кроме оз. Березовое.

Таблица 1. Физико-химические условия и концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое воды в исследованных озерах

Участок поймы	Левобережный						Правобережный	
	Безенчукский (I)	Чапаевский (II)					Шелехметско-Рождественский (III)	
Озеро	Б.Ильмень	Ильмень	Лебяжье	Чапаевка	Березовое	Лебяжье 2	Шелехметское	Б.Островное
Дата	3.7.24	2.7.24	3.7.24	3.7.24	3.7.24	3.7.24	4.7.24	4.7.24
Длина, м	1620	1860	1160	575	1500	3150	7580	2050
Ширина макс., м	600	380	400	500	450	260	400	1650
Температура, °C	26,71	27,39	29	31,93	28,97	32,69	29,51	32,64
pH	10,1	9,28	9,6	10,28	8,7	9,72	8,86	10,32
Электропроводность, $\mu\text{S}/\text{cm}$	538	2007	1197	1530	525	349	459	340
O ₂ , mg/L	19,43	23,36	17,71	20,08	8,82	11,95	12,93	18,44
Прозрачность, м	0,2	0,3	0,4	0,2	1	0,4	0,6	0,2
Хл <i>a</i> , мкг/л	218,9	109,7	96,3	419,1	3,1	94,1	26,0	145,2

Численность и биомасса гетеротрофного бактериопланктона были довольно высокими, хотя и варьировали в довольно широком диапазоне значений (Табл. 2). Наименьшие численность и биомасса бактерий наблюдались в оз. Б. Ильмень. В оз. Б. Островное была зафиксирована наибольшая численность бактериопланктона. В р. Чапаевка численность была несколько ниже, но биомасса – максимальная в выборке. Средний объем бактериальных клеток в озерах изменялся от 0,075 мкм³ (в оз. Ильмень) до 0,184 мкм³ (в р. Чапаевка). Обнаружена достоверная корреляция ($p < 0,05$) между биомассой бактериопланктона и температурой ($r=0.81$); корреляция численности и биомассы бактериопланктона с концентрацией Хл а ($r=0.65$) была недостоверной. Считается, что с увеличением продуктивности водоема растет и численность бактериопланктона [1, 18], однако для исследованных озер эта зависимость не выполняется: минимальная численность бактерий наблюдалась в одном из наиболее продуктивных озер (Б. Ильмень), тогда как в мезоэвтрофном оз. Березовое она была значительно выше (табл. 1, 2).

Таблица 2. Общая характеристика гетеротрофного бактериопланктона

Участок поймы	Левобережный						Правобережный	
	I	II					III	
Водоем	Б.Ильмень	Ильмень	Лебяжье	Чапаевка	Березовое	Лебяжье 2	Шелехметское	Б.Островное
Численность (N), $\times 10^9$ кл./л	5,7	13,6	20,4	21,2	9,5	15,3	11,2	22,8
Биомасса (B), мкг С/л	168	248,5	435,6	740,9	227,5	479	274,7	525,7
Средний объем клетки, мкм ³	0,145	0,075	0,093	0,184	0,109	0,155	0,113	0,104
Агрегированный бактериопланктон, %N	7,3	2,5	3,6	7,2	0,1	2,3	4,9	2,6
В том числе: микроколонии, включая многоклеточные нити;								
прикрепленные к клеткам или колониям фитопланктона	0,6	0,8	0,8	4,9	0,0	0,4	2,4	0,5
	6,8	1,7	2,8	2,2	0,1	1,9	2,5	2,1

Размерно-морфологическая структура гетеротрофного бактериопланктона. В основном бактериопланктон представлен одиночными свободноплавающими клетками. Агрегированный бактериопланктон не превышал 7,5% численности (табл. 2), причем в большинстве озер в его составе доминировали бактерии, прикрепленные к клеткам фитопланктона. В р. Чапаевка основу агрегированного планктона составляли многоклеточные нити, а в оз. Шелехметское была велика доля микроколоний (табл. 2). В составе бактериопланктона всех водоемов преобладали мелкие (0,5 до 1 мкм длиной) коккоидные и овоидные (коккобациллы) клетки (рис. 2). Пространственные различия в морфологической и размерной (по длине клеток) структуре бактериопланктона практически отсутствовали (рис. 2).

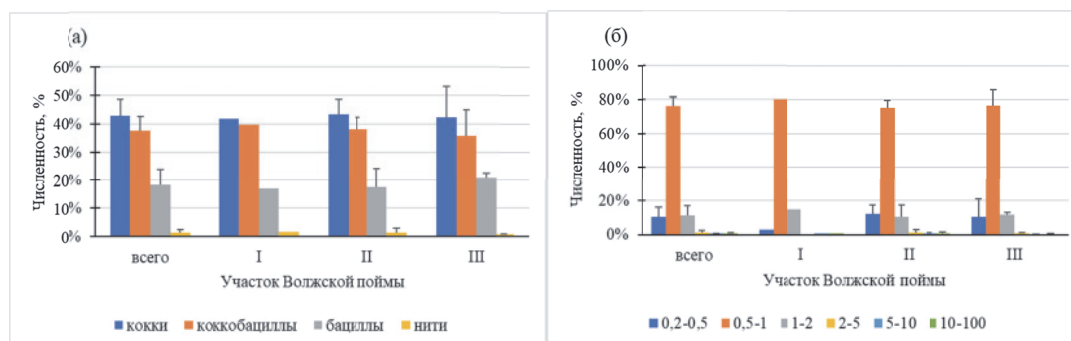


Рис. 2. Размерно-морфологическая структура гетеротрофного бактериопланктона:
(а) по форме клеток; (б) по длине (мкм) клеток.

Участок Волжской поймы: I – Безенчукский, II – Чапаевский, III – Шелехметско-Рождественский

Объемная структура бактериопланктона исследованных озер характеризуется несколько большим разнообразием, особенно для минорных размерных классов (табл. 3). Во всех водоемах по численности доминировали клетки, относящиеся ко второму размерному классу, им несколько уступали несколько более крупные клетки третьего класса (табл. 3). Однако в оз. Березовое, в котором цианобактериальное цветение отсутствовало, вклады клеток второго и третьего классов было практически одинаковыми. Среди цветущих водоемов выделяется оз. Ильмень, где почти четверть общей численности приходилось на наиболее мелкие клетки первого размерного класса (табл. 3).

Таблица 3. Объемная структура (% численности) гетеротрофного бактериопланктона исследованных водоемов Волжской поймы

Размерный класс	Объем клеток, мкм ³	Водоем							
		Б.Ильмень	Ильмень	Лебяжье	Чапаевка	Березовое	Лебяжье-2	Шелехметское	Б.Островное
1	0,025-0,05	2,4	24,9	11,2	6,6	5,9	7,4	8,0	9,6
2	0,05-0,1	57,5	59,4	64,1	54,1	46,1	50,2	56,3	58,1
3	0,1-0,2	30,1	15,2	22,4	28,6	42,0	34,8	31,9	26,7
4	0,2-0,4	8,2	0,2	1,7	4,0	5,9	5,5	2,8	4,1
5	0,4-0,8	0,1	0,1	0,3	3,9	0,1	0,4	0,1	1,0
6	0,8-1,6	0,8	0,0	0,1	1,2	0,1	0,6	0,3	0,2
7	1,6-3,2	0,3	0,1	0,1	0,8	0,0	0,5	0,3	0,3
8	3,2-6,4	0,4	0,0	0,1	0,7	0,0	0,6	0,2	0,0
–	>6,4	0,1	0,0	0,0	0,2	0,0	0,04	0,0	0,0

Филогенетическая структура бактериопланктона и показатели альфа разнообразия.

Объединенная библиотека содержит 988 ОТЕ прокариот, при этом число ОТЕ в отдельных озерах колеблется около 400 (табл. 4). Как во всей библиотеке, так и в большинстве озер, по числу прочтений преобладали представители филума Cyanobacteriota (табл. 4, рис. 3), доля хлоропластов эукариотических водорослей была весьма низкой (рис. 3). Среди гетеротрофного бактериопланктона преобладали представители филума Verrucomicrobiota, которым сопутствовали Bacteroidota, Pseudomonadota и Planctomycetota. В оз. Березовое и Б. Ильмень отмечалась несколько меньшая доля бактерий филума Verrucomicrobiota, по сравнению с другими озерами, но это было отчасти скомпенсировано повышенным развитием филума Planctomycetota (рис. 3). Оба эти филума входят в состав единой супергруппы PVC, поэтому можно констатировать, что среди гетеротрофного бактериопланктона во всех водоемах преобладает PVC-суперфилум, а его относительная численность составляет 36–70% в зависимости от водоема (рис. 3).

Подобное преобладание среди гетеротрофных бактерий PVC-суперфилума, и в первую очередь, Verrucomicrobiota, очень необычно для пресных озер. В большинстве пресных озер умеренной климатической зоны относительная численность Verrucomicrobiota весьма невелика и не превышает 10% [19, 20]. Однако, в мелководных тропических озерах Бразилии в сухой сезон относительная численность Verrucomicrobiota составляла 23–28% [21]. Также большая доля Planctomycetota и Verrucomicrobiota среди бактериопланктона была обнаружена в ряде горных озер западного Китая [22], причем авторы указывают, что доля этих филумов увеличивалась с увеличением температуры. Возможно, в наших озерах сильный прогрев воды (табл. 1) явился одной из причин увеличения доли PVC-суперфилума в составе бактериопланктона в период наблюдения.

Анализ индексов разнообразия показал, что в целом для бактериопланктона разнообразие было невысоким, из-за очень сильного доминирования цианобактерий (табл. 4); в оз. Лебяжье и Лебяжье-2 уровень разнообразия был несколько выше, чем в прочих водоемах. Сообщество цианобактерий характеризовалось очень низким разнообразием (табл. 4), что связано с сильным доминированием одного вида в большинстве озер (рис. 4). Нефототрофная часть бактериопланктона ожидаемо отличалась повышенным разнообразием, причем наибольшим оно было в озерах Ильмень, Березовое и Б. Островное (табл. 4).

Таблица 4. Показатели альфа-разнообразия бактериопланктона исследованных водоемов

Показатели	Водоем								
	Б. Ильмень	Ильмень	Лебяжье	Р. Чапаевка	Березовое	Лебяжье 2	Шелехметское	Б. Островное	В целом
Бактериопланктон в целом:									
Число прочтений (N)	38193	29988	30720	32423	20007	25778	39302	31284	247695
Число ОТЕ (n)	314	395	343	369	421	392	485	444	988
Обратный индекс Симпсона	7,45	5,26	11,45	5,68	5,36	9,82	11,15	4,34	11,98
Индекс Шеннона	2,81	3,17	3,56	3,08	3,43	3,44	3,43	3,01	3,97
Ииндекс Пиелу	0,49	0,53	0,61	0,52	0,57	0,58	0,55	0,49	0,58
Ииндекс Бергера-Паркера	0,29	0,43	0,24	0,40	0,42	0,28	0,22	0,47	0,26
Только цианобактерии*:									
Число прочтений (N)	16356	16085	7891	14278	10284	11443	12476	18440	107253
Число ОТЕ (n)	23	20	27	19	23	19	23	24	42
Индекс Шеннона	1,66	0,87	1,68	0,46	0,76	1,35	1,05	0,89	1,57
Только нефотосинтезирующие бактерии:									
Число прочтений (N)	21837	13903	22829	18145	9723	14335	26826	12844	140442
Число ОТЕ (n)	291	375	316	350	398	373	462	420	946
Индекс Шеннона	2,47	4,34	3,45	3,91	4,83	3,88	3,62	4,39	4,59

Примечание. * – гетеротрофные классы *Vampirovibrionia* и *Sericytochromatia* включены в состав нефотосинтезирующего бактериопланктона

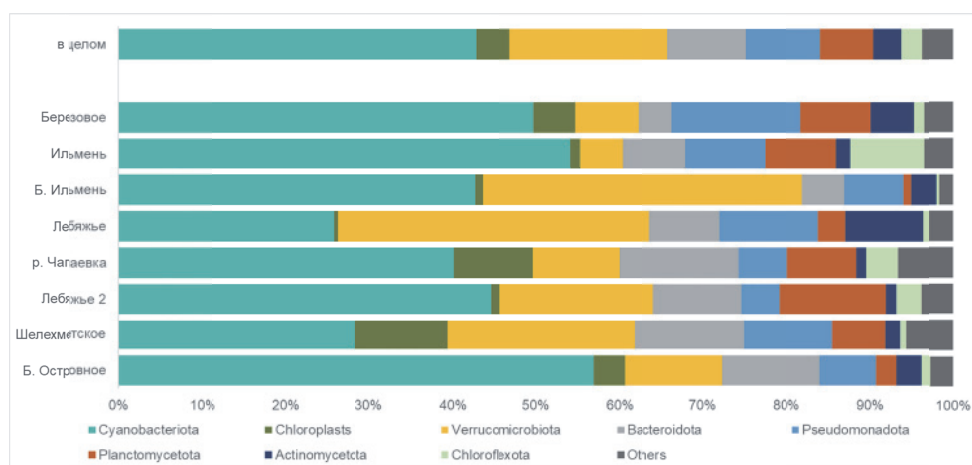


Рис. 3. Структура планктонного сообщества исследованных водоемов по данным метабаркодинга: относительная численность доминирующих филумов бактерий и хлоропластов эукариотических водорослей; *Acidobacteriota* включены в число «прочих» (Others)

Состав и структура фототрофных цианобактерий. Всего в библиотеке было обнаружено 50 ОТЕ цианобактерий, которые составляют в среднем чуть больше 40% всех прокариотических последовательностей (рис. 3). Из них только 8 ОТЕ принадлежат к бесцветным цианобактериям (кл. *Vampirovibrionia* и *Sericytochromatia*), причем их доля в общей численности была очень мала, 0,4% в суммарной библиотеке. В оз. Шелехметское представители этих классов отсутствовали, а в оз. Б. Ильмень зафиксирована максимальная численность – 1,1%. Численность фототрофных цианобактерий значительно превышала таковую хлоропластов эукариотических водорослей даже в не-

цветущем оз. Березовое (рис. 3, 4). Вместе с данными о концентрации Хл *a* (табл. 1), это позволяет заключить, что во всех озерах, кроме оз. Березовое, наблюдалось цианобактериальное цветение, наименее выраженное в оз. Шелехметское.

В нецветущем оз. Березовое среди фитопланктона преобладали пикоцианобактерии сем. *Cyanobacteria* и, в первую очередь, *Cyanobium* sp. (POTU-10), входящие в функциональную группу K [23] (рис. 4). В остальных водоемах, кроме оз. Б. Ильмень, доминировал единственный вид – *Planktothrix agardhii* (POTU-1) (рис. 4). Этот вид входит в функциональную группу S1 [23], для которой характерна устойчивость к самозатенению и сильному перемешиванию.

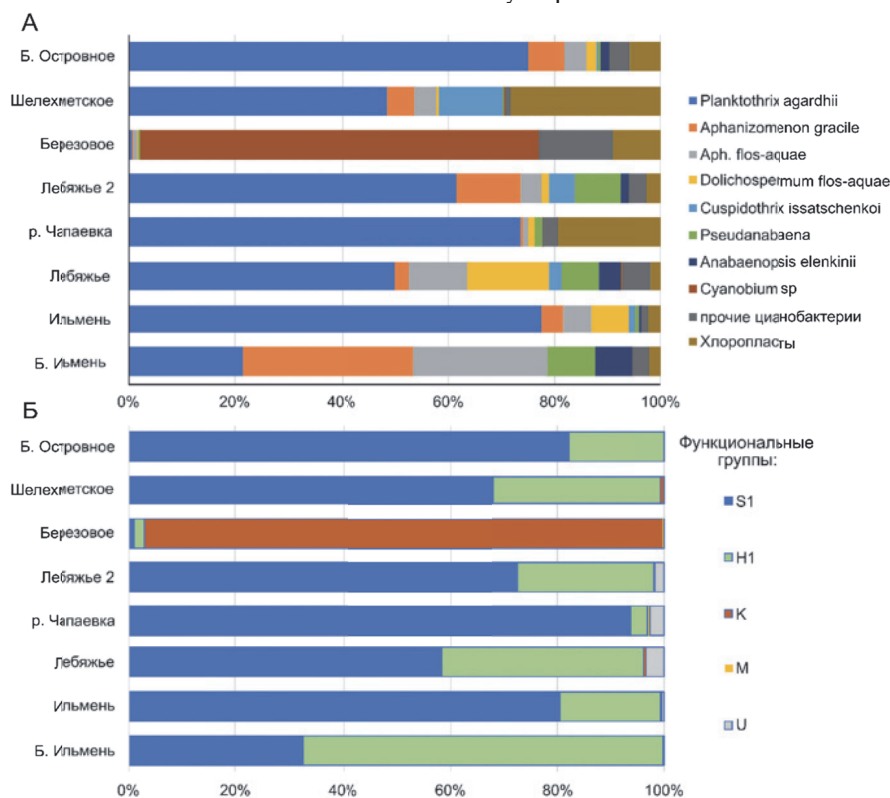


Рис. 4. Состав фототрофного сообщества:

А – относительная численность доминирующих видов цианобактерий и хлоропластов;

Б – относительная численность функциональных групп фитопланктона

Ему сопутствовали виды пор. *Nostocales*, относящиеся в функциональной группе H1: *Aphanizomenon gracile* (POTU-15), *Aph. flos-aquae* (POTU-4), *Dolichospermum flos-aquae* (POTU-20), *Cuspidothrix issatschenkoi* (POTU-448). Доля этих видов в фототрофном сообществе и их соотношение заметно отличались в разных озерах (рис. 4). В отличие от этих водоемов, в оз. Б. Ильмень доминировали три вида, *Aphanizomenon gracile*, *Aph. flos-aquae* и *P. agardhii* в близких количествах (рис. 4). Все три этих вида являются типичными возбудителями «цветения» воды в пресных водоемах [24].

Структура доминирующего комплекса бактерий. В состав доминирующего комплекса прокариот включены только те ОТЕ, численность которых хотя бы в одной пробе превышала 1%. В его состав вошли различные 52 ОТЕ, принадлежащие к филумам *Cyanobacteriota*, *Verrucomicrobiota*, *Bacteroidota*, *Planctomycetota*, *Pseudomonadota*, *Actinomycetota*, *Chloroflexota* и *Acidobacteriota* (в порядке уменьшения числа ОТЕ), а также шесть ОТЕ, принадлежащих хлоропластам эукариотических водорослей (рис. 5).

По составу доминирующих ОТЕ прокариот было выделено пять кластеров (рис. 5), причем кластер I ассоциирован с нецветущим оз. Березовое, а кластер V – с оз. Шелехметское, в котором отмечена самая низкая среди «цветущих» озер концентрация Хл *a* (табл. 1) и наименьшая численность *P. agardhii* (рис. 4). Кластеры II-IV приурочены к водоемам с цветением *P. agardhii*, причем II и III кластеры объединяют ОТЕ, преобладающие в тех водоемах, где доля *P. agardhii* среди цианобактерий больше 50%; а в IV кластер вошли ОТЕ, преобладающие во всех водоемах с цветением *P. agardhii*, в том числе и сам *P. agardhii*, независимо от его доли среди цианобактерий.

Несмотря на присутствие видов *Aphanizomenon* и *Dolichospermum* в качестве главных субдоминантов, в составе доминантов гетеротрофного планктона отсутствовали характерные виды их фицосферы, такие как бетапротеобактерия UKL13-2 и представитель *Bacteroidota* UKL13-3.

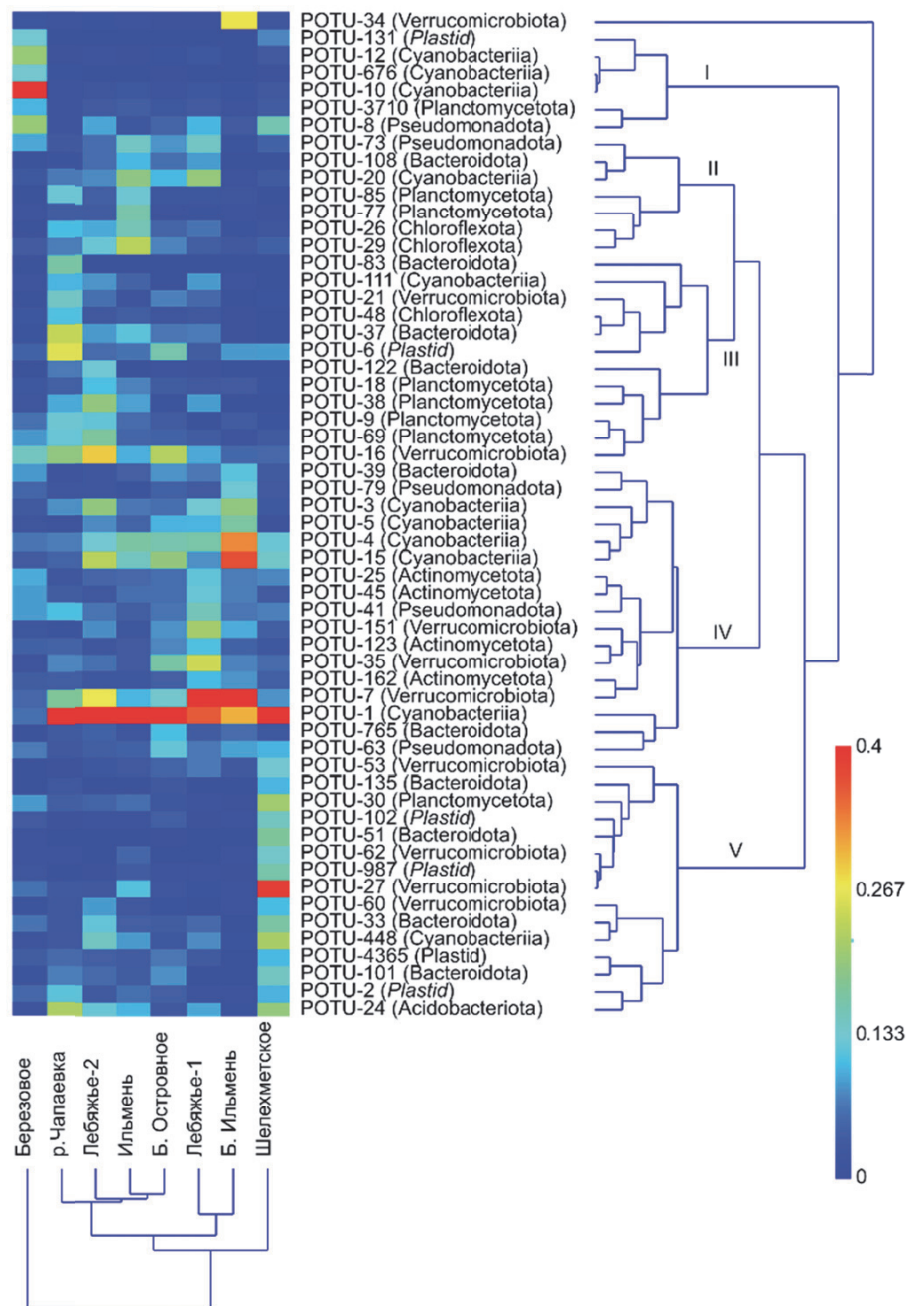


Рис. 5. Тепловые карты двумерной кластеризации sqrt-трансформированных относительных численностей доминирующих ОТЕ прокариот. Алгоритм кластеризации – UPGMA, мера различия – хордовое расстояние (что соответствует расстоянию Хеллингера между станциями и хордовому расстоянию между ОТЕ). Основные кластеры ОТЕ обозначены римскими цифрами

В кластере I, ассоциированном с нецветущим оз. Березовое, среди гетеротрофных бактерий преобладал *Fonsibacter* (POTU-8), один из типичнейших пресноводных родов альфа-протеобактерий [25].

Все доминирующие ОТЕ актиномицетов вошли в кластер IV (рис. 5). POTU-25 принадлежит к р. *Planktophil* (Nanopelagicales), POTU-123 – к р. *Aquiluna*, и еще две – к группе CL500-29 сем. *Plumatibacteraceae* (Acidimicrobiales). Все перечисленные таксоны – широко распространенные пресноводные планктонные бактерии [3]. Кроме того, в состав этого кластера вошли две ОТЕ бета-протеобактерий, POTU-41 и POTU-63, принадлежащие к широко распространенным в пресных водах родам *Polynucleobacter* и *Limnohabitans*, и альфа-протеобактерия POTU-79 (*Aestuariivirga*) [26]. Последовательности, сходные с этим недавно описанным видом, часто выделяются из планктона и донных осадков многих высокотрофных водоемов, а также из очистных сооружений.

Четыре из семи ОТЕ планктомицетов вошли в состав кластера III (рис. 5). Три из них принадлежат к сем. *Pirellulaceae*, а последовательность четвертого, POTU-38, идентична

Planctomyces bekefi (Planctomycetaceae). Еще один представитель р. *Planctomyces*, POTU-85, входит в кластер II. Все обнаруженные доминанты среди планктомицетов принадлежат к отрядам Pirellulales и Planctomycetales (Planctomycetia), которые специализированы на деградации богатого полисахаридами органического вещества, связанного с фитопланктоном, в отличие от класса Phycisphaerae, обладающему более широким спектром ферментов для расщепления аминокислот, олигопептидов и нуклеотидов [3].

Во всех кластерах, за исключением I и II, существенный вклад вносили Verrucomicrobia, и в первую очередь, пор. Chthoniobacterales. Как видно из рис. 5, в разных кластерах преобладание Verrucomicrobia было связано с разными ОТЕ, а не только с доминирующей в библиотеке в целом POTU-7. Так, в оз. Б. Ильмень, вторым по численности после POTU-7 был POTU-34, который в остальных озерах не достигал даже 0,1% суммарной численности. Большая часть ОТЕ Verrucomicrobia сходна с клонами, выделенными из озер с цианобактериальным цветением: так, например, клон, идентичный POTU-27, был выделен в период цветения из оз. Кастория (Греция) [27].

Большинство бактерий филума Verrucomicrobiota – аэробные гетеротрофы, специализированные на использовании одного или нескольких полисахаридов различного происхождения: целлюлозы, хитина, ксилана и т.д. [28, 29]. Филум включает как мелкоклеточных олиготрофов с упрощенным геномом, так и копиотрофов с набором разнообразных сахаролитических ферментов; динамика численностей последних включает краткие всплески развития и последующие спады из-за исчерпания субстратов и/или выедания простейшими [3]. Многие Verrucomicrobia, так же как Planctomycetota и Bacteroidota ассоциированы с полисахаридными частицами, и поэтому получают преимущество в периоды цветения фитопланктона, образующими большие количества полисахаридных слизей. В отличие от этих групп, актиномицеты и протеобактерии в большей степени специализированы на использовании низкомолекулярных углеводов и пептидов. Вероятно, доминирование веррукомикробий и планктомицетом в исследованных озерах может быть объяснено именно всплеском их развития после появления в воде большого количества полисахаридов из-за сильного цианобактериального цветения.

По составу доминирующего комплекса гетеротрофных бактерий наиболее далеко отстоят от прочих водоемов озера Березовое (без цветения) и Шелехметское (с наименьшим уровнем цветения) (рис. 5). Факторы, приводящие к разделению прочих водоемов на несколько групп пока не вполне ясны, и требуют дальнейшего более углубленного изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследован бактериопланктон восьми озер поймы р. Волга, пять из которых обследованы впервые. В семи из них наблюдалось интенсивное цианобактериальное цветение с преобладанием *Planktothrix agardhii*. Численность гетеротрофного бактериопланктона составляла $5,7\text{--}22,9 \times 10^9$ кл./л, а биомасса – 168–741 мкг С/л.

Представленные результаты показали, что несмотря на довольно типичную для пресных водоемов, размерную структуру бактериопланктона, его филогенетическая структура довольно необычна: в большинстве водоемов наблюдался высокий уровень цианобактериального цветения с сильным доминированием *Planktothrix agardhii*, а в составе гетеротрофного бактериопланктона доминировали не обычные в пресных водах протеобактерии и актиномицеты, а представители PVC-суперфилума. Поскольку наше исследование охватило короткий календарный период, почти невозможно определить причину этого, и для решения этого вопроса, очевидно, необходимы дальнейшие наблюдения.

С одной стороны, это может быть антропогенное загрязнение, т.к. окрестности г. Чапаевск, где расположены шесть из исследованных озер, в 1990 и 2000 гг. считались одной из самых промышленно загрязненных территорий Самарской области [30]. Хотя с того времени экологическая обстановка несколько изменилась, накопленное в донных осадках загрязнение может все еще оказывать свое влияние на состояние водной массы озер. Однако повышенная доля Verrucomicrobiota обнаруживается и в двух озерах Рождественско-Шелехметской поймы, которые исследовались в августе 2023 г., и тогда состав гетеротрофных бактерий в них был близок к типичному. Второй возможной причиной являются аномальные температуры воды, обусловленные «волной жары», с которой совпал период нашей экспедиции. Многие организмы бактериопланктона, как фототрофные, в т.ч. *Planktothrix agardhii*, так и гетеротрофные, предпочитают более умеренный температурный режим. Тем не менее, судя по таксономическому составу обнаруженных сообществ, они даже в этих условиях продолжают выполнять функцию биоочистки водоемов, в частности, используя внеклеточную полисахаридную продукцию фитопланктона.

Полученные нами результаты расширяют наши представления о структуре бактериопланктона в водоемах умеренной климатической зоны и об особенностях воздействия на нее цветения *Planktothrix agardhii*, и могут быть использованы в будущих программах контроля за цветением цианобактерий в пресноводных экосистемах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Драбкова В.Г. Зональное изменение интенсивности микробиологических процессов в озёрах. Л.: Наука, 1981. 212 с.
2. Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоёмах. Л.: Наука, 1985. 295 с.
3. Chiriac M.C., Haber M., Salcher M.M. Adaptive genetic traits in pelagic freshwater microbes // *Environ. Microbiol.* 2023. V. 25. No 3. P. 606-641.
4. Государственный доклад о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2011 год. Выпуск 22. Самара, 2012. 343 с.
5. Ferencz B., Toporowska M., Dawidek J. Role of Hydrology in Cyanobacterial Blooms in the Floodplain Lakes // *Water.* 2023. V.15. 1547.
6. Jeffrey S.T., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochemie und physiologie der pflanzen.* 1975. V.167, No.2. P. 191-194.
7. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations 1 // *Limnology and oceanography.* 1967 V.12, No.2. P.343-346.
8. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. P. 943-948.
9. Уманская М.В. Экологические особенности развития бактериопланктона малых эвтрофных озёр Самарской Луки: дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2004. 148 с.
10. Walters W., Hyde E.R., Berg-Lyons D., Ackermann G., Humphrey G., Parada A., Gilbert J.A., Jansson J.K., Caporaso J.G., Fuhrman J.A., Apprill A., Knight B. Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial community surveys // *mSystems.* 2015. V.1. No.1. e00009-15.
11. Edgar R.C. UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads // *Nature Methods.* 2013. V.10. P. 996-998.
12. Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Glöckner F.O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // *Nucleic Acids Research.* 2013.V.41(D1). P.D590-D596
13. Ali A. DADA2 formatted 16S rRNA gene sequences for both bacteria & archaea (4.4) Zenodo, 2023.
14. Edgar R.C. SINTAX: a simple non-Bayesian taxonomy classifier for 16S and ITS sequences // *Biorxiv.* 2016. 074161. <https://doi.org/10.1101/074161>
15. Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский Научный Центр РАН, 2007. 395 с.
16. Kutser T. Quantitative detection of chlorophyll in cyanobacterial blooms by satellite remote sensing // *Limnology and Oceanography.* 2004. V. 49. No 6. P. 2179-2189.
17. Chorus I., Welker M. (eds.) Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. 2nd edition. Taylor & Francis, 2021. 858 p.
18. Кузнецов С.И. Роль микроорганизмов в круговороте вещества в озерах. Л.: Наука, 1970. 440 с.
19. Keshri J., Pradeep Ram, A.S., Nana P.A., Sime-Ngando T. Taxonomical resolution and distribution of bacterioplankton along the vertical gradient reveals pronounced spatiotemporal patterns in contrasted temperate freshwater lakes // *Microbial ecology.* 2018. V. 76. No 2. P. 372-386.
20. Câmara dos Reis M., Lacativa Bagatini I., de Oliveira Vidal L., Bonnet M.P., da Motta Marques D., Sarmiento H. Spatial heterogeneity and hydrological fluctuations drive bacterioplankton community composition in an Amazon floodplain system // *PLoS One.* 2019. V. 14. No 8. e0220695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220695>
21. Avila M.P., Staehr P.A., Barbosa F.A., Chartone-Souza E., Nascimento A.M. (2017). Seasonality of freshwater bacterioplankton diversity in two tropical shallow lakes from the Brazilian Atlantic Forest // *FEMS microbiology ecology.* 2017. V. 93. No 1. fiw218.
22. Li H., Zeng J., Ren L., Wang J., Xing P., Wu Q. L. Contrasting patterns of diversity of abundant and rare bacterioplankton in freshwater lakes along an elevation gradient // *Limnology and Oceanography.* 2017. V. 62. No 4. P. 1570-1585.
23. Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // *Journal of Plankton Research.* 2002. V. 24, No.5. P. 417-428.
24. Paerl H.W., Fulton R.S., Moisande, P.H., Dyble J. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria // *The Scientific World Journal.* 2001. V. 1. No 2. P. 76-113.
25. Tsementzi D., Rodriguez-RL.M., Ruiz-Perez C.A., Meziti A., Hatt J.K., Konstantinidis K.T. Ecogenomic characterization of widespread, closely-related SAR11 clades of the freshwater genus "Candidatus Fonsibacter" and proposal of *Ca. Fonsibacter lacus* sp. nov. // *Systematic and applied microbiology.* 2019. V. 42. No 4. P. 495-505.
26. Li X., Salam N., Li J.L., Chen Y.M., Yang Z.W., Han M.X., Mou X., Xiao M., Li W.J. *Aestuariivirga litoralis* gen. nov., sp. nov., a proteobacterium isolated from a water sample, and proposal of *Aestuariivirgaceae* fam. nov. // *International journal of systematic and evolutionary microbiology.* 2019. V. 69. No 2. P. 299-306.
27. Kormas K.A., Vardaka E., Moustaka-Gouni M., Kontoyanni V., Petridou E., Gkelis S., Neofitou S. Molecular detection of potentially toxic cyanobacteria and their associated bacteria in lake water column and sediment // *World J Microbiol Biotechnol.* 2010. V. 26. P. 1473-1482.
28. Cabello-Yeves P.J., Ghai R., Mehrshad M., Picazo A., Camacho A., Rodriguez-Valera F. Reconstruction of diverse verrucomicrobial genomes from metagenome datasets of freshwater reservoirs // *Frontiers in Microbiology.* 2017. V. 8. P. 2131.

29. He S., Stevens S.L.R., Chan L-K., Bertilsson S., Glavina del Rio T., Tringe S.G., Malmstrom R.R., McMahon K.D. Ecophysiology of freshwater verrucomicrobia inferred from metagenome-assembled genomes // mSphere. 2017. V.2, No.5. e00277-17.
30. Биоиндикация экологического состояния равнинных рек. Под ред. О.В. Бухарина, Г.С. Розенберга. М., Наука, 2007. 403 с.

ABUNDANCE AND GENOMIC DIVERSITY OF BACTERIOPLANKTON IN FLOODPLAIN LAKES IN SUMMER (SAMARA REGION, RUSSIA)

© 2025 M.V. Umanskaya, M.Yu. Gorbunov, E.S. Krasnova

Samara Federal Research Scientific Centre RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia

Bacterioplankton communities of eight lakes in the Volga River floodplain were studied; five of the lakes were surveyed for the first time. Intense cyanobacterial blooms dominated by *Planktothrix agardhii* were observed in seven lakes. Heterotrophic bacterioplankton abundance ranged from 5.7 to 22.9×10^9 cells/L, and biomass ranged from 168 to 741 $\mu\text{g C/L}$. The bacterioplankton consisted primarily of small, solitary, free-floating coccoid and ovoid cells ranging in length from 0.5 to 1 μm and volume less than 0.2 μm^3 . The proportion of aggregated bacterioplankton did not exceed 7.5%, and in most lakes, it was dominated by bacteria attached to phytoplankton cells. Spatial differences in the morphological and size structure of bacterioplankton were small, despite the different hydrological, morphological, and biotic characteristics of individual lakes. An analysis of the phylogenetic structure of bacterioplankton was conducted, and taxonomic features of different water bodies were determined at the phylum level. Cyanobacteria accounted for almost half of the reads in the combined library. Among heterotrophic prokaryotes, various OTUs of the order Chthoniobacterales (Verrucomicrobiota) dominated, a phenomenon that is rarely observed in continental freshwater bodies. Verrucomicrobiota were accompanied by representatives of the phyla Bacteroidota, Pseudomonadota, and Planctomycetota. Five clusters were distinguished among the dominant bacterial clones; this division is partly determined by the degree of dominance of *Planktothrix agardhii*. The structure of the microbial community of the lakes was clearly influenced by both the environmental characteristics of the study area and abnormal weather conditions during the sampling period, but the degree of influence of these factors cannot be assessed based on a single observation.

Keywords: bacterioplankton community, phylogenetic structure, size-morphological structure, cyanobacterial bloom, eutrophic lakes

DOI: 10.37313/1990-5378-2025-27-4(2)-384-395

EDN: RXMCNV

REFERENCES

1. Drabkova V.G. Zonal'noe izmenenie intensivnosti mikrobiologicheskikh processov v ozyorah. L.: Nauka, 1981. 212 s.
2. Romanenko V.I. Mikrobiologicheskie processy produktsii i destruktii organicheskogo veshchestva vo vnutrennih vodoyomah. L.: Nauka, 1985. 295 s.
3. Chiriac M.C., Haber M., Salcher M.M. Adaptive genetic traits in pelagic freshwater microbes // Environ. Microbiol. 2023. V. 25. No 3. P. 606-641.
4. Gosudarstvennyy doklad o sostoyanii okruzhayushchej sredy i prirodnih resursov Samarskoj oblasti za 2011 god. Vypusk 22. Samara, 2012. 343 s.
5. Ferencz B., Toporowska M., Dawidek J. Role of Hydrology in Cyanobacterial Blooms in the Floodplain Lakes // Water. 2023. V.15. 1547.
6. Jeffrey S.T., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochemie und physiologie der pflanzen. 1975. V.167, No.2. P. 191-194.
7. Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations 1 // Limnology and oceanography. 1967 V.12, No.2. P.343-346.
8. Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. P. 943-948.
9. Umanskaya M.V. Ekologicheskie osobennosti razvitiya bakterioplanktona malyh evtrofnyh ozer Samarskoj Luki: dis. ... kand. biol. nauk. Tol'yatti, 2004. 148 s.
10. Walters W., Hyde E.R., Berg-Lyons D., Ackermann G., Humphrey G., Parada A., Gilbert J.A., Jansson J.K., Caporaso J.G., Fuhrman J.A., Apprill A., Knight B. Improved bacterial 16S rRNA gene (V4 and V4-5) and fungal internal transcribed spacer marker gene primers for microbial community surveys // mSystems. 2015. V.1. No.1. e00009-15.
11. Edgar R.C. UPARSE: Highly accurate OTU sequences from microbial amplicon reads // Nature Methods. 2013. V.10. P. 996-998.
12. Quast C., Pruesse E., Yilmaz P., Gerken J., Schweer T., Yarza P., Peplies J., Glöckner F.O. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // Nucleic Acids Research. 2013.V.41(D1). P.D590-D596

13. Ali A. DADA2 formatted 16S rRNA gene sequences for both bacteria & archaea (4.4) Zenodo, 2023.
14. Edgar R.C. SINTAX: a simple non-Bayesian taxonomy classifier for 16S and ITS sequences // Biorxiv. 2016. 074161. <https://doi.org/10.1101/074161>
15. Kitaev S.P. Osnovy limnologii dlya gidrobiologov i ihtologov. Petrozavodsk: Karel'skij Nauchnyj Centr RAN, 2007. 395 s.
16. Kutser T. Quantitative detection of chlorophyll in cyanobacterial blooms by satellite remote sensing // Limnology and Oceanography. 2004. V. 49. No 6. P. 2179-2189.
17. Chorus I., Welker M. (eds.) Toxic cyanobacteria in water: a guide to their public health consequences, monitoring and management. 2nd edition. Taylor & Francis, 2021. 858 p.
18. Kuznecov S.I. Rol' mikroorganizmov v krugovorote veshchestva v ozerah. L.: Nauka, 1970. 440 s.
19. Keshri J., Pradeep Ram, A.S., Nana P.A., Sime-Ngando T. Taxonomical resolution and distribution of bacterioplankton along the vertical gradient reveals pronounced spatiotemporal patterns in contrasted temperate freshwater lakes // Microbial ecology. 2018. V. 76. No 2. P. 372-386.
20. Câmara dos Reis M., Lacativa Bagatini I., de Oliveira Vidal L., Bonnet M.P., da Motta Marques D., Sarmento H. Spatial heterogeneity and hydrological fluctuations drive bacterioplankton community composition in an Amazon floodplain system // PLoS One. 2019. V. 14. No 8. e0220695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0220695>
21. Avila M.P., Staehr P.A., Barbosa F.A., Chartone-Souza E., Nascimento A.M. (2017). Seasonality of freshwater bacterioplankton diversity in two tropical shallow lakes from the Brazilian Atlantic Forest // FEMS microbiology ecology. 2017. V. 93. No 1. fiw218.
22. Li H., Zeng J., Ren L., Wang J., Xing P., Wu Q. L. Contrasting patterns of diversity of abundant and rare bacterioplankton in freshwater lakes along an elevation gradient // Limnology and Oceanography. 2017. V. 62. No 4. P. 1570-1585.
23. Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // Journal of Plankton Research. 2002. V. 24, No.5. P. 417-428.
24. Paerl H.W., Fulton R.S., Moisan de P.H., Dyble J. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria // The Scientific World Journal. 2001. V. 1. No 2. P. 76-113.
25. Tsementzi D., Rodriguez-R L.M., Ruiz-Perez C.A., Meziti A., Hatt J.K., Konstantinidis K.T. Ecogenomic characterization of widespread, closely-related SAR11 clades of the freshwater genus "Candidatus Fonsibacter" and proposal of Ca. Fonsibacter lacus sp. nov. // Systematic and applied microbiology. 2019. V. 42. No 4. P. 495-505.
26. Li X., Salam N., Li J.L., Chen Y.M., Yang Z.W., Han M.X., Mou X., Xiao M., Li W.J. Aestuiriivirga litoralis gen. nov., sp. nov., a proteobacterium isolated from a water sample, and proposal of Aestuiriivirgaceae fam. nov. // International journal of systematic and evolutionary microbiology. 2019. V. 69. No 2. P. 299-306.
27. Kormas K.A., Vardaka E., Moustaka-Gouni M., Kontoyanni V., Petridou E., Gkelis S., Neofitou S. Molecular detection of potentially toxic cyanobacteria and their associated bacteria in lake water column and sediment // World J Microbiol Biotechnol. 2010. V. 26. P. 1473-1482.
28. Cabello-Yeves P.J., Ghai R., Mehrshad M., Picazo A., Camacho A., Rodriguez-Valera F. Reconstruction of diverse verrucomicrobial genomes from metagenome datasets of freshwater reservoirs // Frontiers in Microbiology. 2017. V. 8. P. 2131.
29. He S., Stevens S.L.R., Chan L-K., Bertilsson S., Glavina del Rio T., Tringe S.G., Malmstrom R.R., McMahon K.D. Ecophysiology of freshwater verrucomicrobia inferred from metagenome-assembled genomes // mSphere. 2017. V.2, No.5. e00277-17.
30. Bioindikaciya ekologicheskogo sostoyaniya ravninnyh rek. Pod red. O.V. Buharina, G.S. Rozenberga. M., Nauka, 2007. 403 s.

Marina Umanskaya, Candidate of Biology, Senior Researcher at the Laboratory of Hydrobiology.

E-mail: mvumansk67@gmail.com

Mikhail Gorbunov, Candidate of Biology, Senior Researcher at the Laboratory of Hydrobiology. E-mail: myugor1960@gmail.com

Krasnova Ekaterina, Junior Researcher at the Laboratory of Hydrobiology. E-mail: krasnova-eck@mail.ru