

УДК 574.583(268.42)

ПРОКАРИОТНЫЙ ПЛАНКТОН И ВИРУСЫ В ВОДАХ ПРОЛИВА ФРАМА В ЗИМНИЙ ПЕРИОД

© 2023 г. М. П. Венгер¹, * (ORCID: 0000-0002-4433-8965), В. Г. Дворецкий¹ (ORCID: 0000-0002-1654-8594), А. В. Ващенко¹ (ORCID: 0000-0003-0381-6147), Т. Г. Ишкулова¹ (ORCID: 0000-0002-6777-6693), Т. М. Максимовская¹ (ORCID: 0000-0001-9136-6670), В. В. Водопьянова¹ (ORCID: 0000-0003-1639-6452)

¹Мурманский морской биологический институт (ММБИ) РАН, Мурманск, 183010 Россия

*e-mail: venger@mmbi.info

Поступила в редакцию 22.02.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Получены новые сведения о распределении прокариотного планктона и пелагических вирусов в прол. Фрама (Гренландское море) во время полярной ночи (конец ноября). В исследованном районе присутствовали 3 основных типа водных масс: поверхностные полярные, атлантические и трансформированные атлантические. Содержание минеральных биогенных элементов увеличивалось с глубиной. Концентрация хлорофилла *a* имела низкие значения (0.07–0.13 мг/м³). Численность и биомасса прокариот колебались от 286 тыс. до 675 тыс. кл/мл и от 2.7 до 11.7 мг С/м³ соответственно. В составе прокариотного планктона доминировали одиночные мелкие клетки (более 97% численности и более 68% биомассы). Средний объем клеток составлял 0.034–0.096 мкм³. Количество вирусов варьировало от 724 тыс. до 3920 тыс. частиц/мл, биомасса – от 0.040 до 0.216 мкг С/м³. На фоне локальных максимумов численности прокариотного планктона в слое 0–25 м наибольшие величины концентрации вирусов отмечены в поверхностном слое. В широтном распределении (с юга на север) выявлено повышение количества вирусов и прокариот. Установлена тесная связь их численности и биомассы с гидрологическими параметрами и содержанием фосфатов, роль тех или иных водных масс в вертикальном распределении микробов была несущественной. Относительно высокое обилие вирусов и прокариот свидетельствовало об их значительной активности в период полярной ночи.

Ключевые слова: гетеротрофный прокариотный планктон, вириопланктон, водные массы, влияние среды, обобщенные линейные модели, Арктика

DOI: 10.31857/S0134347523060104, EDN: IDCWOA

Гетеротрофный прокариотный планктон (бактерии и археи), составляющий значительную часть общей биомассы планктона, осуществляет минерализацию органического вещества в экосистемах пелагиали (метаболиты фито- и зоопланктона, взвесь, отмершие организмы и прочее) (Fenchel, 1988). Играя ключевую роль в трансформации растворимой части органического вещества, прокариоты участвуют в передаче энергии на вышестоящие трофические уровни (Azam et al., 1983). Вирусы – это наиболее динамический и многочисленный компонент пелагических сообществ, количество которого в поверхностных слоях может достигать десятков миллиардов частиц на 1 л морской воды (Fuhrman, 1999). Вирусы контролируют численность популяций других микроорганизмов – от бактерий до фитопланктона, тем самым оказывая существенное влияние на продуктивность водных экосистем (Wommack, Colwell, 2000; Suttle, 2007).

В последние десятилетия в Арктике отмечены значительные климатические сдвиги – сокращение ледового покрова, повышение средней температуры воды, изменение структуры и продуктивности биотических сообществ, а также ареалов многих массовых видов рыб, бентоса и планктона (Dvoretsky, Dvoretsky 2013; ICES, 2022; Dvoretsky et al., 2023). Северный Ледовитый океан (СЛО) и прилегающие краевые моря сильно подвержены влиянию теплых вод, поступающих из Северной Атлантики (Ecosystem ..., 2009; ICES, 2022). Главными путями проникновения атлантических вод в СЛО являются две транзитные зоны – Баренцево море и прол. Фрама (Гренландское море) (Arctic ..., 1995; Hop et al., 2006; Ecosystem ..., 2009).

Планктонные сообщества указанных акваторий служат объектом исследований на протяжении более 100 лет (Жизнь ..., 1985; Планктон ..., 1997; Hop et al., 2006; Ecosystem ..., 2009). К насто-

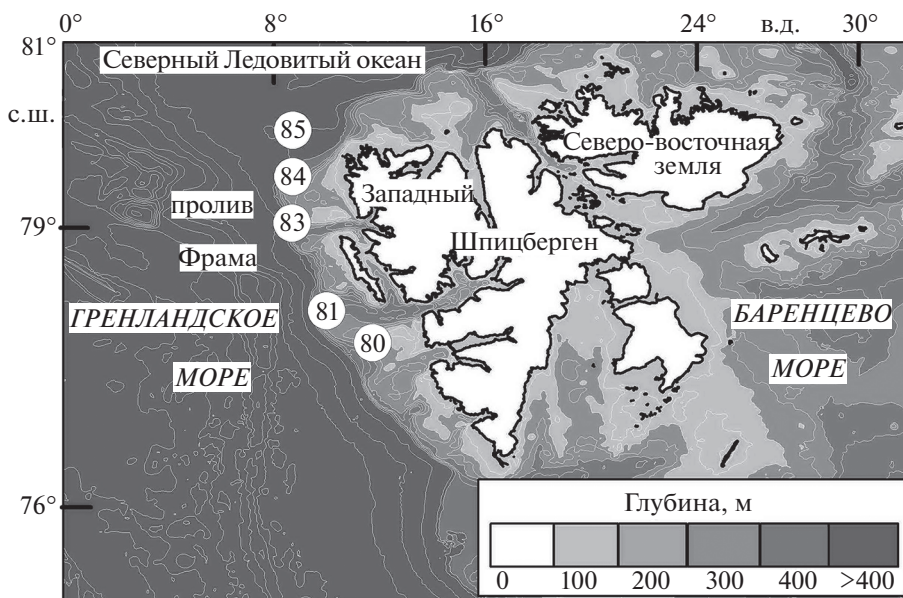


Рис. 1. Расположение станций отбора проб в прол. Фрама (зима 2019 г.).

ящему времени накоплен значительный массив данных, касающихся структуры и функционирования основных планктонных групп. Однако многие аспекты остаются малоизученными. В частности, очень мало данных по распределению микробного планктона в зимний период (Berge et al., 2015). Это связано с неблагоприятными условиями проведения экспедиций и сложностью отбора проб (полярная ночь, штормы и наличие льда). Зимний период, который в высокоширотных районах длится с ноября по март, характеризуется пониженными температурами, малым количеством солнечной радиации, поступающей на поверхность водной толщи, и резким снижением биологической активности (Жизнь ..., 1985; Berge et al., 2015). Ряд исследований показал, что морские микробные сообщества тесно связаны с распределением водных масс (Kirchman, 2008), тогда как другие работы такой зависимости не выявили (Dvoretsky et al., 2022). Показано также, что в зависимости от сезона абиотические и биотические факторы по-разному влияют на обилие микроорганизмов и вирусов, населяющих морские воды (Kirchman, 2008). Пролив Фрама — это акватория со сложной структурой течений и водных масс, определяемой влиянием теплых атлантических вод (восточная часть) и холодных потоков (западная часть) (Arctic ..., 1995; Nor et al., 2006). Цели работы — исследовать количественное распределение гетеротрофных прокариот и пелагических вирусов в прол. Фрама в зимний период; выяснить, влияют ли водные массы на численность и биомассу указанных групп микробов; а также выявить внешние факторы, оказы-

вающие наибольшее влияние на пространственные вариации микробных показателей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы были отобраны с борта НИС «Дальние Зеленцы» 20–21 ноября 2019 г. на пяти станциях (рис. 1, табл. 1). Температуру воды и электропроводность регистрировали зондом SEACAT SBE 19 plusV2. Воду для анализа отбирали при помощи комплекса Rosette с 5-литровыми батометрами Нискина на 5–9 горизонтах (0, 10, 25, 50 и 100 м, а также 200, 300, 400 м и придонный) в зависимости от глубины в районе станции.

Водные массы разделяли по гидрологическим критериям (Arctic ..., 1995; Nor et al., 2006): ППВ — поверхностные полярные (температура/соленость < 0°C / < 34.7 psu или > 0°C / < 34.4 psu), АВ — атлантические (> 2°C / < 34.9 psu) и АВТ — атлантические трансформированные, к которым отнесены АВ свежие (> 1°C / 34.4–34.9 psu), АВ холодные (0–2°C / > 34.9 psu) и АВ измененные (0–1°C / 34.4–34.9 psu).

Определение концентрации растворенного кислорода, насыщенности вод кислородом и содержания фосфатов, силикатов, нитритов и нитратов проводили стандартными методами (Strickland, Parsons, 1972). Концентрацию хлорофилла *a* (мг/м³) рассчитывали по стандартной процедуре (ГОСТ..., 2001). Пробы воды фиксировали 40% безбактериальным раствором формальдегида (конечная концентрация в пробе 2%). Численность прокариот определяли методом прямого счета на ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм

Таблица 1. Список станций и объем выполненных работ в прол. Фрама

Станция	Координаты		Дата	Глубина, м	Число проб	
	с.ш.	в.д.			микроорганизмы	гидрохимические показатели и хлорофилл <i>a</i>
80	77°46′	11°43′	20.11.2019	122	9	14
81	78°07′	09°59′	20.11.2019	210	10	16
83	79°03′	08°41′	20.11.2019	570	11	18
84	79°33′	08°42′	21.11.2019	318	11	19
85	80°03′	08°42′	21.11.2019	495	13	23

после окрашивания флуорохромом DAPI (Porter, Feig, 1980). Готовые препараты просматривали при увеличении $\times 1000$ под микроскопом Olympus BX 53 с системой анализа изображения CellSens-Standard (Япония). В пробе просчитывали более 400 клеток. Биомассу прокариот в углероде рассчитывали по уравнению $C = 120 \times V^{0.72}$, где C – содержание углерода, фг/кл, V – средний объем клетки, мкм³ (Norland, 1993). По размерно-морфологическому составу выделяли одиночные клетки (диаметр и длина менее 2 мкм), среди которых отдельно учитывали ультрамикроорганизмы (объем клетки менее 0.04 мкм³, диаметр 0.2–0.4 мкм, длина до 1 мкм); крупные палочковидные клетки длиной более 2 мкм; нитевидные клетки, у которых соотношение длины к ширине больше 10; а также агрегированные клетки на частицах детрита. Вирусные частицы учитывали на фильтрах Anodisc (диаметр пор 0.02 мкм) после окрашивания SYBR Green I (Noble, Fuhrman, 1997) при увеличении $\times 1000$ под микроскопом Olympus BX 53. Биомассу рассчитывали, полагая, что масса одной вирусной частицы составляет 0.055 фгС (Steward et al., 2007).

Статистическую обработку данных проводили при помощи программы PAST 3.22. Средние величины рассчитывали со стандартной ошибкой. Для выявления различий между водными массами, а также горизонтами отбора проб использовали однофакторный дисперсионный анализ или тест Краскела–Уоллиса. Множественные сравнения проводили при помощи апостериорных тестов Данна или Тьюки–Крамера (Analysing ..., 2007). Сравнение характеристик водных масс по всей совокупности микробиологических или гидрологических показателей проводили при помощи многомерного дисперсионного анализа (PERMANOVA) (Legendre, Legendre, 1998). Для оценки возможных связей между микробиологическими показателями и внешними факторами использовали обобщенные линейные модели (Statistica

10.0). Поскольку в большинстве случаев данные не были распределены нормально, до анализа их трансформировали, используя десятичный логарифм (Analysing ..., 2007). Характер связи оценивали по коэффициенту линейной модели, значимость связей – по статистике Вальда (Legendre, Legendre, 1998). Аналогичным образом исследовали связи между микробиологическими показателями. Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследуемом районе присутствовали 3 основных типа водных масс – ППВ, АВ и АВТ (свежие, холодные и измененные АВ) (рис. 2а, табл. 2). Отличающиеся пониженными значениями температуры и солёности ППВ зарегистрированы в верхнем 25-метровом слое на ст. 80 и 85 (рис. 2); характеризующиеся более высокими значениями температуры и солёности АВ отмечены на ст. 83–85 глубже 100 м, на ст. 81 они занимали всю водную толщу (табл. 2). АВТ отличались от АВ более низкой температурой и представлены на ст. 83 и 84 в верхнем 100-метровом слое, а на ст. 80 – в придонном. Между поверхностным и придонным слоями отмечены статистически значимые отличия по температуре и солёности ($p < 0.05$) (табл. 2). Содержание кислорода и насыщение вод кислородом снижались от поверхностного слоя к придонному, при этом ППВ характеризовались повышенной концентрацией кислорода (табл. 2).

Содержание биогенных элементов, за исключением нитритов, было значимо выше в придонных слоях воды ($p < 0.05$), максимальные концентрации всех биогенных элементов выявлены в АВ (табл. 2). Концентрация хлорофилла *a* в верхнем 100-метровом слое была низкой и слабо изменялась по всей исследуемой акватории (табл. 2), а глубже 100 м оказалась ниже величины чувствительности метода. Мультивариантный анализ по-

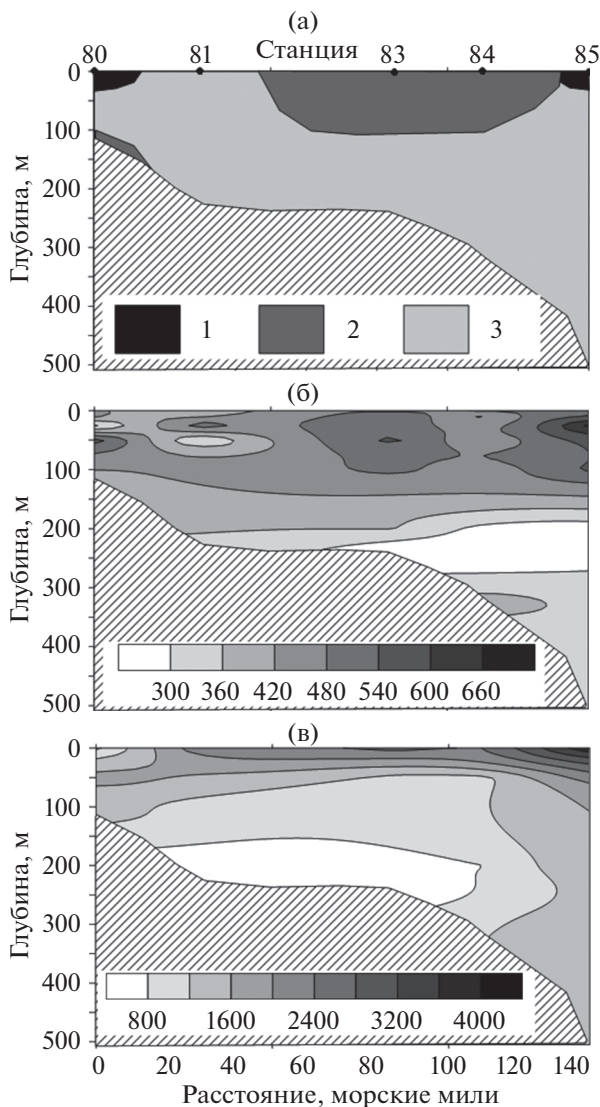


Рис. 2. Вертикальное распределение а – водных масс (1 – поверхностные полярные, 2 – атлантические трансформированные, 3 – атлантические), б – численности прокариот (тыс. кл/мл), в – численности вирусов (тыс. частиц/мл).

казал существенные отличия по гидрологическим и гидрохимическим показателям как между водными массами ($F = 15.45, p < 0.001$), так и между горизонтами отбора проб ($F = 3.51, p < 0.05$).

Численность и биомасса прокариот изменялись в узких диапазонах 252–675 тыс. кл/мл и 2.7–11.7 мгС/м³ соответственно. Максимальные величины отмечены в поверхностном 25-метровом слое, по этой причине именно ППВ характеризовались наибольшей концентрацией прокариот (рис. 2б, табл. 2), средний объем клеток которых незначительно возрастал с глубиной. Значимых отличий по этому показателю между водными массами и горизонтами отбора проб не выявлено (табл. 2). Численность и биомасса вирусов достигали наибольших значений в поверхностном слое и ППВ (рис. 2в, табл. 2). Аналогичная картина от-

мечена и для соотношения численности вирусных частиц и прокариот (табл. 2). Для обеих групп микробов отмечена тенденция повышения их среднего количества с юга на север в верхнем 50-метровом слое независимо от локализации водных масс (рис. 1, 2б, 2в). Глубже 50–100 м значимые вариации не выявлены (рис. 2б, 2в).

Гетеротрофные прокариоты представлены в основном одиночными мелкими клетками и ультрамикрорганизмами, доля которых в общей численности достигала 97.8–99.8%, в общей биомассе – 67.4–99.4%. Доля ультрамикрорганизмов среди одиночных мелких клеток составляла 33.3–76.4%. Отмечен низкий вклад в общую численность и биомассу крупных палочковидных клеток и клеток, агрегированных на детрите (0–9.2% и 0–0.6% соответственно). По микробиоло-

Таблица 2. Гидрологические, гидрохимические и микробиологические показатели в разных водных массах прол. Фрама

Показатель	a	b	c
	ППВ	АВ	АВТ
Температура, °С	$\frac{-0.5-1.2}{0.1 \pm 0.3^{bc}}$	$\frac{4.0-4.4}{4.3 \pm 0.2^{ac}}$	$\frac{0.3-4.4}{3.3 \pm 0.3^{ab}}$
Соленость, psu	$\frac{33.92-34.43}{34.10 \pm 0.09^{bc}}$	$\frac{34.90-35.02}{34.95 \pm 0.01^{ac}}$	$\frac{34.35-34.92}{34.68 \pm 0.05^{ab}}$
Хлорофилл <i>a</i> , мг/м ³	$\frac{0.08-0.12}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.09-0.13}{0.10 \pm 0.01}$	$\frac{0.08-0.13}{0.10 \pm 0.01}$
Растворенный кислород, мл/л	$\frac{7.5-7.9}{7.8 \pm 0.1^{bc}}$	$\frac{6.8-7.0}{6.9 \pm 0.0^a}$	$\frac{6.8-7.5}{7.2 \pm 0.1^a}$
Насыщение кислородом, %	$\frac{93.6-97.6}{96.6 \pm 0.6}$	$\frac{94.3-97.7}{96.0 \pm 0.4^c}$	$\frac{87.4-99.8}{96.7 \pm 0.9^b}$
Концентрация фосфатов, мкМ	$\frac{0.62-0.88}{0.77 \pm 0.04^b}$	$\frac{0.77-1.21}{1.03 \pm 0.04^{ac}}$	$\frac{0.74-1.00}{0.85 \pm 0.03^b}$
Концентрация нитритов, мкМ	$\frac{0.04-0.08}{0.06 \pm 0.01}$	$\frac{0.01-0.13}{0.08 \pm 0.01}$	$\frac{0.01-0.14}{0.06 \pm 0.01}$
Концентрация нитратов, мкМ	$\frac{6.5-8.2}{7.1 \pm 0.3^{bc}}$	$\frac{9.5-13.9}{11.3 \pm 0.4^{ac}}$	$\frac{7.6-11.9}{9.4 \pm 0.4^{ab}}$
Концентрация силикатов, мкМ	$\frac{1.8-2.8}{2.5 \pm 0.1^b}$	$\frac{2.7-5.9}{4.0 \pm 0.3^{ac}}$	$\frac{2.5-4.2}{3.2 \pm 0.2^b}$
Численность прокариот, тыс. кл/мл	$\frac{286-675}{481 \pm 54^b}$	$\frac{252-550}{366 \pm 24^{ac}}$	$\frac{312-571}{466 \pm 20^b}$
Биомасса прокариот, мгС/м ³	$\frac{4.4-11.7}{7.2 \pm 1.1^b}$	$\frac{3.2-6.4}{4.9 \pm 0.2^a}$	$\frac{2.7-8.8}{5.8 \pm 0.5}$
Средний объем клетки прокариот, мкм ³	$\frac{0.038-0.070}{0.055 \pm 0.004}$	$\frac{0.034-0.096}{0.055 \pm 0.005}$	$\frac{0.034-0.080}{0.059 \pm 0.004}$
Численность вирусов, тыс. частиц/мл	$\frac{724-3920}{2322 \pm 1598^b}$	$\frac{450-2284}{1289 \pm 186^a}$	$\frac{1100-2530}{1653 \pm 224}$
Биомасса вирусов, мкгС/м ³	$\frac{0.040-0.216}{0.128 \pm 0.088^b}$	$\frac{0.025-0.126}{0.071 \pm 0.010^a}$	$\frac{0.061-0.139}{0.091 \pm 0.012}$
Соотношение численности вирусов и прокариот	$\frac{1.7-7.4}{4.6 \pm 2.9}$	$\frac{1.5-6.2}{4.1 \pm 0.7}$	$\frac{2.0-5.4}{3.7 \pm 0.5}$

Примечание. Над чертой – диапазон, под чертой – среднее со стандартной ошибкой. Условные обозначения: ППВ – поверхностные полярные воды, АВ – атлантические воды, АВТ – атлантические воды (трансформированные). Строчными латинскими буквами обозначены значимые отличия множественных апостериорных сравнений (тест Тьюки–Крамера или тест Данна, $p < 0.05$).

гическим показателям выявлены статистически значимые отличия между АВ и АВТ (PERMANOVA, $F = 4.95$, $p < 0.05$), а также между поверхностным и придонным слоями (PERMANOVA, $F = 12.42$, $p < 0.005$).

Отмечена обратная зависимость общей численности и биомассы прокариот от величины солености и концентрации кислорода; биомасса прокариот значимо повышалась с ростом содержания фосфатов (табл. 3). Средний объем клеток

Таблица 3. Характеристики значимых линейных моделей, показывающих связь микробиологических показателей и внешних факторов в прол. Фрама

Параметр	Предиктор	Коэффициент	Статистика Вальда	<i>p</i>
Численность прокариот	Соленость	−0.260	6.318	0.012
	Растворенный кислород	−0.331	6.249	0.012
	Хлорофилл <i>a</i>	−1.218	7.438	0.006
Биомасса прокариот	Соленость	−0.828	7.553	0.006
	Растворенный кислород	−0.995	7.163	0.007
	Концентрация фосфатов	0.438	4.679	0.031
	Хлорофилл <i>a</i>	−5.447	15.734	0.000
Средний объем клетки прокариот	Температура	0.236	4.336	0.037
	Глубина	0.002	3.940	0.047
Численность вирусов	Глубина	−0.001	20.440	0.000
Биомасса вирусов	Температура	−0.916	6.460	0.011
	Концентрация фосфатов	2.749	7.266	0.007
	Глубина	−0.015	9.464	0.002
	Хлорофилл <i>a</i>	−15.648	5.634	0.018
Соотношение численности вирусов и прокариот	Глубина	−0.005	14.035	0.000

имел значимую прямую связь с температурой воды и глубиной. Глубина — это единственный фактор, значимо обратно связанный с распределением численности вирусов в водной толще и с соотношением количества вирусов и прокариот. Биомасса вирусов была прямо связана с содержанием фосфатов и обратно — с температурой и глубиной (табл. 3). Численность прокариот прямо связана с количеством и биомассой вирусов (GLZ, коэффициент 0.34–0.46, статистика Вальда 12–867, $p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сведений о зимнем состоянии наиболее массовых компонентов микропланктона в морях Западной Арктики не так много (например, Жизнь ..., 1985; Широколобова и др., 2016). Информация о зимнем распределении бактериопланктона в прол. Фрама также незначительна (Wilson et al., 2017). Летом в исследуемом районе общая численность бактериопланктона варьирует в широком диапазоне, достигая максимума (10^5 – 10^6 кл/мл) в поверхностных слоях и существенно снижаясь с глубиной до 10^4 кл/мл (Fadeev et al., 2018; Müller et al., 2018; Cardozo-Mino et al., 2021). В литературе отсутствует информация о количестве пелагических вирусов в этом районе.

Наша работа дает первое представление о количественных характеристиках гетеротрофных прокариот и вирусов высокоарктических аквато-

рий во время полярной ночи. Сопоставление средней температуры воды с многолетними данными (Arctic ..., 1995; Hop et al., 2006) показало более высокие значения в 2019 г., что свидетельствовало о потеплении прол. Фрама в последние годы (Randelhoff et al., 2018). Обнаруженная тенденция характерна и для других районов, в частности, в Баренцевом море усиление притока АВ и связанное с ним увеличение теплосодержания вод отмечают с начала 2000-х гг. (ICES, 2022). Распределение пелагических вирусов и прокариот, отмеченное нами в работе, очевидно, отражает состояние микробных сообществ в теплый климатический период. В холодные годы количественные характеристики, вероятно, будут иными.

В районе исследования были выделены 3 основных типа водных масс, которые отличались не только по гидрологическим параметрам, но и по содержанию биогенных элементов. Вертикальное распределение нитратов, фосфатов, силикатов и кислорода в арктических морях имеет выраженную сезонную динамику (Жизнь ..., 1985; Гидрометеорология ..., 1992). Наименьшие концентрации характерны для наиболее продуктивного весеннего периода, когда за счет вегетации фитопланктона, содержание азота, фосфора и кремния в эвфотическом слое может снижаться до следовых значений. В осенне-зимний период происходит регенерация биогенных элементов, и к концу зимы их содержание достигает макси-

мальных годовых величин (Планктон ..., 1997; Ecosystem ..., 2009). Распределение соединений азота, фосфора и кремния в прол. Фрама характеризовалось увеличением их количества с глубиной. Скорее всего, это определялось низкой скоростью водообмена в глубинных слоях, а также слабым вертикальным перемешиванием, которое препятствовало подъему биогенных элементов в поверхностный горизонт. Количество растворенного кислорода, напротив, достигало наибольших значений на поверхности, указывая на связь газообмена с атмосферой. Роль биологических процессов, по-видимому, была несущественной, ввиду низкой концентрации хлорофилла *a* и, следовательно, фитопланктона. Примечательно, что АВ отличались наибольшей концентрацией нитратов, фосфатов и силикатов, тогда как в более холодных ППВ их количество было ниже. Подобный результат объясняется тем, что воды, поступающие из Атлантического океана, обогащены всеми биогенными элементами и считаются наиболее продуктивными среди основных типов водных масс, представленных в арктических регионах (Ecosystem ..., 2009; Randelhoff et al., 2018; ICES, 2022). В наших исследованиях концентрации всех биогенных элементов в прол. Фрама в начале зимы (ноябрь) были ниже, чем в середине зимнего периода (январь) (Randelhoff et al., 2018).

Низкое количество хлорофилла *a* характерно для зимы. Имеющиеся данные свидетельствуют, что во время полярной ночи концентрация фитопигментов редко превышает 0.15–0.25 мг/м³, обычно составляя <0.04 мг/м³ (Ecosystem ..., 2009; Berge et al., 2015; Randelhoff et al., 2018). Это связано с низким обилием фитопланктона, хотя часть микроводорослей способна существовать и во время полярной ночи, однако их продукция невелика по сравнению с остальными сезонами (Berge et al., 2015).

Обилие микроорганизмов в арктических морях демонстрирует выраженные сезонные колебания. Отличительной особенностью весенне-летнего периода является резкое увеличение численности микроорганизмов и вирусов до значений, превышающих несколько млн клеток или частиц в 1 мл (Дворецкий и др., 2012; Венгер и др., 2012, 2016; Howard-Jones et al., 2002; Sturluson et al., 2008). Осенью количество гетеротрофных прокариот в арктических морях существенно выше, чем зимой, в первую очередь это касается шельфовых акваторий, подверженных интенсивному пресноводному стоку (Steward et al., 2007; Корулов et al., 2022; von Jackowski et al., 2022). Хотя в Карском море и северной части Баренцева моря осенние показатели могут быть низкими (несколько сотен тыс. кл/мл по численности и несколько мгС/м³ по биомассе) (Копылов и др., 2015, 2017; Венгер и др., 2022; Dvoretzky et al., 2022), сопоставимыми

с величинами, отмеченными нами зимой в прол. Фрама. В других арктических районах зимние значения параметров прокариот также невелики, в среднем <500–1000 тыс. кл/мл и <10–15 мгС/м³ (Жизнь ..., 1985; Широколобова и др., 2016; Sherr et al., 2003; Payet, Suttle, 2008).

Для вириопланктона также отмечено понижение численности и биомассы в зимний период. Известно, что в Баренцевом море, как и в зал. Франклина (Канадская Арктика) средняя численность вирусов была в 2–4 раза выше (Широколобова и др., 2016; Payet, Suttle, 2008), чем в прол. Фрама. Подобные различия могут быть связаны с гидрологическими особенностями регионов (температурный режим, влияние прибрежного стока, относительная мелководность Баренцева моря и зал. Франклина), продукционными характеристиками районов (концентрация биогенных элементов, взвешенного органического вещества и фитопланктона) и составом микробных сообществ (обилие потенциальных хозяев, выедание бактерий и ассоциированных с ними вирусных частиц) (Fuhrman, 1999; Wommack, Colwell, 2000).

Соотношение количества вирусов и прокариот в прол. Фрама зимой было невысоким по сравнению с другими сезонами, когда численность вирусов в водах Баренцева моря (северная и северо-восточная части) превышала численность прокариот в 2–30 раз (Венгер и др., 2016, 2022; Dvoretzky et al., 2022). Указанный параметр применялся для оценки влияния вирусов на своих хозяев. Считается, что чем он выше, тем интенсивнее негативное воздействие (Wommack, Colwell, 2000; Suttle, 2007). Таким образом, можно предположить, что зимой в прол. Фрама влияние вирусов на гетеротрофных прокариот существенно ниже, чем в другие периоды. Скорее всего, это косвенно связано с большей численностью пелагических вирусов весной и осенью.

Применение обобщенных линейных моделей позволило выявить основные внешние факторы, которые определяли пространственные вариации численности микробов в прол. Фрама. Прослеживалась тенденция увеличения количества прокариот по мере снижения солености и роста концентрации кислорода, что легко интерпретировать, учитывая гидрологическую структуру района исследований, а именно преобладание холодных, менее соленых и продуктивных ППВ в поверхностном слое. Отмечено также повышение биомассы прокариот с ростом концентрации фосфатов в воде. Фосфор является важнейшим питательным веществом, регулирующим рост бактериопланктона (Coveney, Wetzel, 1992; Morris, Lewis, 1992; Vrede, 1996). Поэтому зоны с повышенным содержанием минеральной формы фосфора можно считать благоприятными для развития микробных популяций. Отмеченное нами увеличение

размеров клеток прокариот с глубиной и повышением температуры воды можно объяснить наличием разных микробных сообществ, населяющих поверхностные и глубинные слои воды. Указанная закономерность отмечена и для других арктических акваторий (Жизнь ..., 1985; Венгер и др., 2016, 2022; Dvoretzky et al., 2022). Количество вирусов обратно связано с температурой и глубиной, что указывает на их преобладание в поверхностном слое. Скорее всего, это определяется большим количеством потенциальных хозяев (морских бактерий) в поверхностном слое, что косвенно подтверждается обратной зависимостью количества вирусов и прокариот от глубины, а также прямой корреляцией численности прокариот и вириопланктона. Другие компоненты микропланктона также могли оказывать влияние на распределение вирусов и прокариот в данный период. В частности, гетеротрофные жгутиковые и мелкие копеподы могли негативно влиять на количество микроорганизмов, выедавая их и конкурируя с ними за взвешенное и растворенное органическое вещество (Fenchel, 1988; Sherr et al., 2003).

Обобщая результаты проведенных исследований, можно заключить, что в зимний период глубина, соленость и температура воды оказывали существенное влияние на обилие гетеротрофных прокариот и вирусов. Однако в целом значимость характеристик водных масс в вертикальном распределении микробов была невелика. Роль биогенных элементов, чье распределение в большей степени ассоциировано с распределением водных масс, была менее значительной, чем в более продуктивные сезоны (весна и лето). Численность прокариот, отмеченная нами, была выше, чем в некоторых других арктических регионах (северная часть Баренцева и Карского морей), что свидетельствовало о более высоком продукционном потенциале прол. Фрама. По всей видимости, это обусловлено сильным влиянием теплых атлантических вод на планктон указанного района. Расширяя представления о микропланктоне арктических районов в период полярной ночи, наши данные свидетельствуют, что, несмотря на неблагоприятные условия (низкие температуры, недостаток света и малые концентрации биогенных элементов), обилие и биомасса прокариот и вирусов оставались значительными. Таким образом, можно заключить, что зимой в высокоширотных районах важную роль в поддержании функционирования сообществ морского планктона играют именно гетеротрофные микроорганизмы, в том числе прокариоты и вирусы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Мурманского морского биологического института (проект № 121091600105-4, 16.09.2021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Венгер М.П., Широколобова Т.И., Макаревич П.Р., Водопьянова В.В. Вирусы в пелагиали Баренцева моря // Докл. РАН. 2012. Т. 446. № 3. С. 345–349.
- Венгер М.П., Копылов А.И., Заботкина Е.А., Макаревич П.Р. Влияние вирусов на бактериопланктон открытой и прибрежной части Баренцева моря // Биол. моря. 2016. Т. 42. № 1. С. 19–26.
- Венгер М.П., Дворецкий В.Г., Максимовская Т.М. и др. Осенний бактериопланктон северо-восточной части Баренцева моря // Биол. моря. 2022. Т. 48. № 6. С. 380–387.
- Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР. Т. I. Баренцево море. Вып. 2. Гидрохимические условия и океанологические основы формирования биологической продукции. Л.: Гидрометеоиздат. 1992. 182 с.
- ГОСТ 17.1.4.02–90. ВОДА. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла *a* // Государственный контроль качества воды. М.: ИПК Изд-во стандартов. 2001. С. 551–563.
- Дворецкий В.Г., Венгер М.П., Макаревич П.Р., Моисеев Д.В. Летний бактерио- и зоопланктон прибрежных вод архипелага Шпицберген // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 1. С. 82–85.
- Жизнь и условия ее существования в пелагиали Баренцева моря. Апатиты: Изд-во Кольск. фил. АН СССР. 1985. С. 18–30.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А., Романова Н.Д. Вириопланктон Карского моря: влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 620–631.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А. и др. Вирио- и бактериопланктон в эстуарной зоне реки Обь и прилегающих районах шельфа Карского моря // Океанология. 2017. Т. 57. № 1. С. 118–127.
- Планктон морей Западной Арктики. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 1997. 352 с.
- Широколобова Т.И., Жичкин А.П., Венгер М.П. и др. Бактерии и вирусы свободной ото льда акватории Баренцева моря в период наступления полярной ночи // Докл. РАН. 2016. Т. 469. № 3. С. 383–387.
- Analysing ecological data. New York: Springer. 2007. 672 p.
- Arctic oceanography: Marginal ice zones and continental shelves. V. 49. Washington: American Geophysical Union. 1995. 288 p.

- Azam F., Fenchel T., Field J.D. et al.* The ecological role of water-column microbes in the sea // *Mar. Ecol.: Prog. Ser.* 1983. V. 10. P. 257–263.
- Berge J., Renaud P.E., Darnis G. et al.* In the dark: a review of ecosystem processes during the Arctic polar night // *Prog. Oceanogr.* 2015. V. 139. P. 258–271.
- Cardozo-Mino M.G., Fadeev E., Salman-Carvalho V., Boetius A.* Spatial distribution of Arctic bacterioplankton abundance is linked to distinct water masses and summertime phytoplankton bloom dynamics (Fram Strait, 79°N) // *Front. Microbiol.* 2021. V. 12. Art. 658803.
- Coveney M.F., Wetzel R.G.* Effects of nutrients on specific growth rate of bacterioplankton in oligotrophic lake water cultures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1992. V. 58. P. 150–156.
- Dvoretzky V.G., Dvoretzky A.G.* Epiplankton in the Barents Sea: summer variations of mesozooplankton biomass, community structure and diversity // *Cont. Shelf Res.* 2013. V. 52. P. 1–11.
- Dvoretzky V.G., Venger M.P., Vashchenko A.V. et al.* Pelagic bacteria and viruses in a high Arctic region: environmental control in the autumn period // *Biology.* 2022. V. 11. Art. 845.
- Dvoretzky V.G., Vodopianova V.V., Bulavina A.S.* Effects of climate change on chlorophyll *a* in the Barents Sea: a long-term assessment // *Biology.* 2023. V. 12. Art. 119.
- Ecosystem Barents Sea. Trondheim, Norway: Tapir Acad. Press. 2009. 587 p.
- Fadeev E., Salter I., Schourup-Kristensen V. et al.* Microbial communities in the east and west Fram Strait during sea ice melting season // *Front. Mar. Sci.* 2018. V. 5. Art. 429.
- Fenchel T.* Marine plankton food chains // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1988. V. 19. № 1. P. 19–38.
- Fuhrman J.A.* Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects // *Nature.* 1999. V. 399. № 6736. P. 541–548.
- Hop H., Falk-Petersen S., Svendsen H. et al.* Physical and biological characteristics of the pelagic system across Fram Strait to Kongsfjorden // *Prog. Oceanogr.* 2006. V. 71. P. 182–231.
- Howard-Jones M.H., Ballard V.D., Allen A.E. et al.* Distribution of bacterial biomass and activity in the marginal ice zone of the central Barents Sea during summer // *J. Mar. Syst.* 2002. V. 38. P. 77–91.
- ICES. Working Group on the Integrated Assessments of the Barents Sea (WGIBAR) // *ICES Sci. Rep.* 2022. V. 4. Issue 50. 235 p.
- Kopylov A.I., Zobotkina E.A., Sazhin A.F. et al.* Structure of virioplankton and viral lysis of prokaryotes on the shelf of Siberian Arctic seas: impact of large river runoff // *Polar Biol.* 2022. V. 45. P. 1581–1596.
- Kirchman D.L.* Microbial ecology of the oceans. Hoboken, N. J.: John Wiley & Sons. 2008. 593 p.
- Legendre P., Legendre L.* Numerical ecology. Amsterdam: Elsevier Science. 1998. 853 p.
- Morris D.P., Lewis W.M.* Nutrient limitation of bacterioplankton growth in Lake Dillon, Colorado // *Limnol. Oceanogr.* 1992. V. 37. P. 1179–1192.
- Müller O., Wilson B., Paulsen M.L. et al.* Spatiotemporal dynamics of ammonia-oxidizing Thaumarchaeota in distinct arctic water masses // *Front. Microbiol.* 2018. V. 9. Art. 24.
- Noble R.T., Fuhrman J.A.* Virus decay and its causes in coastal waters // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 77–83.
- Norland S.* The relationships between biomass and volume of bacteria // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Boca Raton: Lewis Publ. 1993. P. 303–308.
- Payet J.P., Suttle C.A.* Physical and biological correlates of virus dynamics in the southern Beaufort Sea and Amundsen Gulf // *J. Mar. Sys.* 2008. V. 74. P. 933–945.
- 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.
- Randelhoff A., Reigstad M., Chierici M. et al.* Seasonality of the physical and biogeochemical hydrography in the inflow to the Arctic Ocean through Fram Strait // *Front. Mar. Sci.* 2018. V. 5. Art. 224.
- Sherr E.B., Sherr B.F., Wheeler P.A., Thompson K.* Temporal and spatial variation in stocks of autotrophic and heterotrophic microbes in the upper water column of the central Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. Part I.* 2003. V. 50. P. 557–571.
- Steward G.F., Fandino L.B., Hollibaugh J.T. et al.* Microbial biomass and viral infections of heterotrophic prokaryotes in the sub-surface layer of the central Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. Part I.* 2007. V. 54. P. 1744–1757.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R.* A practical handbook of seawater analysis // *J. Fish. Res. Board Can.* 1972. V. 167. P. 1–311.
- Sturluson M., Nielsen T.G., Wassmann P.* Bacterial abundance, biomass and production during spring blooms in the northern Barents Sea // *Deep-Sea Res. Part II.* 2008. V. 55. P. 2186–2198.
- Suttle C.A.* Marine viruses – major players in the global ecosystem // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. V. 5. № 10. P. 801–812.
- von Jackowski A., Becker K.W., Wietz M. et al.* Variations of microbial communities and substrate regimes in the eastern Fram Strait between summer and fall // *Environ. Microbiol.* 2022. V. 24. P. 4124–4136.
- Vrede K.* Regulation of bacterioplankton production and biomass in an oligotrophic clear-water lake – the importance of the phytoplankton community // *J. Plankton Res.* 1996. V. 18. P. 1009–1032.
- Wilson B., Müller O., Nordmann E.L. et al.* Changes in marine prokaryote composition with season and depth over an Arctic polar year // *Front. Mar. Sci.* 2017. V. 4. Art. 95.
- Wommack K.E., Colwell R.R.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2000. V. 64. P. 69–114.

Prokaryotic Plankton and Viruses in the Waters of the Fram Strait in the Winter Period

M. P. Venger^a, V. G. Dvoretzky^a, A. V. Vashchenko^a, T. G. Ishkulova^a,
T. M. Maksimovskaya^a, and V. V. Vodopyanova^a

^a*Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, 183010 Russia*

New data have been obtained on the distribution of prokaryotic plankton and pelagic viruses in the Fram Strait (the Greenland Sea) during the polar night (late November). Three main types of water masses were present in the study area: surface polar, Atlantic, and transformed Atlantic. The content of mineral biogenic elements increased with depth. The concentration of chlorophyll *a* had low values (0.07–0.13 mg/m³). The abundance and biomass of prokaryotes varied from 286 000 to 675 000 cells/mL and from 2.7 to 11.7 mg C/m³, respectively. The composition of prokaryotic plankton was dominated by single small cells (more than 97% of the abundance and more than 68% of the biomass). The average cell volume was 0.034–0.096 μm³. The number of viruses varied from 724 000 to 3 920 000 particles/mL, and the biomass varied from 0.040 to 0.216 μg C/m³. Against the background of local maxima in the abundance of prokaryotic plankton in the 0–25 m layer, the highest concentrations of viruses were noted in the surface layer. In the latitudinal distribution (from south to north), an increase in the number of viruses and prokaryotes was revealed. A close relationship between their abundance and biomass with hydrological parameters and phosphate content was established; the role of certain water masses in the vertical distribution of microbes was insignificant. The relatively high abundance of viruses and prokaryotes indicated their significant activity during the polar night.

Keywords: heterotrophic prokaryotic plankton, virioplankton, water masses, environmental impact, generalized linear models, Arctic