

УДК 574.583+579.26+578.4
DOI: 10.7868/S25000640180309

СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ БАКТЕРИЙ И ВИРУСОВ ОБСКОЙ ГУБЫ И ПРИЛЕГАЮЩЕГО ШЕЛЬФА КАРСКОГО МОРЯ

© 2018 г. М.А. Болтенкова¹, Т.И. Широколова¹, П.Р. Макаревич¹, Н.Д. Романова²

Аннотация. В летний сезон 2014 и 2016 гг. на обширном участке акватории Обской губы и Карскоморского шельфа изучены основные характеристики наиболее массовых представителей планктонного сообщества: численность, биомасса и продукция бактерий, а также обилие свободных вирусных частиц. Количественные показатели бактерио- и вириопланктона определены общепринятым в мировой практике методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохромов DAPI и SYBR Green I. Функциональные параметры бактериального сообщества измеряли прямым методом, в качестве ингибиторов бактериального роста использовали антибиотики. Проведенные исследования показали, что численность и биомасса бактериопланктона изменялись соответственно от $0,07 \times 10^6$ до $4,90 \times 10^6$ кл/мл и от 0,6 до 95,3 мгС/м³, продукция – от нулевых значений до 35,4 мгС/м³ в сутки. В распределении микробных сообществ водной толщи установлена широтная зональность, обусловленная изменением гидрологических факторов среды. Максимум численности и биомассы бактерий выявлен в пресных водах, минимум – в морских. Промежуточное положение занимали показатели распределенных вод, где бактериальная продукция имела самые высокие значения для района исследований. Численность вириопланктона варьировалась в широком диапазоне ($0,1-27,0$) $\times 10^6$ частиц/мл. Распределение вирусов повсеместно соответствовало характеру распределения их основных хозяев – бактерий, между их обилием обнаружена значимая корреляционная связь. Расчетные величины отношения вирус/бактерия (N_v/N_b) и количество вирусных контактов (R) позволили предположить, что вклад вирус-индуцированного лизиса в смертность бактериопланктона был ниже в морских (олиготрофных) и выше в пресных (мезо-эвтрофных) и распресненных (мезотрофных) водах.

Ключевые слова: бактериопланктон, бактериальная продукция, вириопланктон, Обская губа, Карское море.

COMMUNITIES OF PLANKTON BACTERIA AND VIRUSES OF THE OB BAY AND ADJACENT SHELF OF THE KARA SEA

M.A. Boltenkova¹, T.I. Shiroklobova¹, P.R. Makarevich¹, N.D. Romanova²

Abstract. During the summer season of 2014 and 2016 various parameters of the most mass representatives of the plankton community were studied in the Ob bay and the Kara Sea shelf: abundance, biomass and production of bacteria, and abundance of virus-like particles. The bacterio- and viroplankton are counted by epifluorescence microscopy using DAPI and SYBR Green I staining methods. The functional parameters of the bacterial community were measured by a direct method with antibiotics – inhibitors of bacterial growth. The conducted studies showed that the quantity and biomass of bacterioplankton varied from 0.07×10^6 to 4.90×10^6 cells/ml and from 0.6 to 95.3 mgC/m³, production – from zero values to 35.4 mgC/m³ per day. For distribution of microbial communities the latitudinal zoning was established due to changes in hydrological factors of the environment. The maximal values of bacterial abundance and biomass are found in freshwater, minimal values are found in marine waters. The intermediate position of parameters were found in freshened

¹ Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра Российской академии наук (Murmansk Marine Biological Institute, Kola Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russian Federation), Российская Федерация, 183010, г. Мурманск, ул. Владимирская, 17, e-mail: pamarka@mail.ru

² Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук (Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation), Российская Федерация, 117997, г. Москва, Нахимовский пр., 36

waters, where bacterial production had the highest values for the research area. The quantity of virioplankton varied in a wide range $(0.1-27.0) \times 10^6$ particles/ml. The distribution of viruses ubiquitously corresponded to the distribution of their main hosts – bacteria; a significant correlation was found between their abundance. The calculated virus/bacterial ratio (N_v/N_b) and the number of virus contact rate with bacteria (R) allowed to suggest that the contribution of virus-induced lysis to bacterioplankton mortality was lower in marine (oligotrophic) and higher in fresh (meso-eutrophic) and freshened (mesotrophic) waters.

Keywords: bacterioplankton, bacterial production, virioplankton, Ob bay, Kara Sea.

ВВЕДЕНИЕ

Обская губа – крупнейший эстуарий Карского моря, характеризуется малыми глубинами (до 30 м) и сложным гидрологическим режимом, сочетающим в себе речные и морские черты [1; 2]. Акватория губы большую часть года покрыта льдом, продолжительность периода открытой воды не превышает четырех месяцев. На востоке к центральной части Обской губы примыкает мелководная Тазовская губа, с которой они составляют единую водную систему [3].

Обскую губу принято подразделять на три части: южную – речную (зона пресных вод), северную – морскую (область смешения пресных и морских вод – фронтальная зона) и среднюю – промежуточную, испытывающую периодическое воздействие со стороны фронтальной зоны [1]. Область контакта пресных и морских вод подвижна, а ее граница в зависимости от сезона года может смещаться на значительные расстояния [2; 4].

Карское море большей частью лежит на материковой отмели, где глубины не превышают 100 м. Наиболее мелководны (до 50 м) его южные и восточные районы. Почти 40 % площади моря находится под влиянием пресного стока, максимально выраженного в летний период. В результате взаимодействия речных и морских вод формируется устойчивый пикноклин, наличие которого регистрируют далеко на севере от Обской губы. Слой прогретых распресненных вод над пикноклином может достигать летом 10–20 м, глубже него вода в течение всего года сохраняет отрицательные значения температуры и морскую соленость [5].

Резко градиентные свойства среды эстуария и прилегающей части Карского моря определяют специфику условий существования их гидробионтов. Особую значимость в системе гетеротрофного метаболизма двух экосистем наряду с речным биогенным материалом имеют планктонные микроводоросли, продуцирующие органическое вещество – источник питания последующих звеньев

трофической цепи. Сезонная активность микрoальгоценозов может изменять трофические показатели вод от олиготрофных [6; 7] до эвтрофных значений в южной и центральной частях Карского моря [8] и эвтрофно-политрофных значений в пресных водах Обской и Тазовской губ [6; 9].

Возрастающие масштабы промышленного освоения углеводородного сырья в Обской губе и Карском море способствуют росту уровня загрязнения водной среды и могут спровоцировать деградацию ее уникальных биотопов. Наибольшее воздействие со стороны нефтегазового комплекса на сегодняшний день испытывает акватория Обской губы, принимающая значительные количества загрязняющих веществ водосборного бассейна. В этой связи очевидна острая необходимость внедрения системы гидробиологических наблюдений для оценки состояния пелагических сообществ и прогноза развития возможных негативных последствий в ходе активной производственной деятельности.

Важным компонентом мониторинга являются структурные и функциональные характеристики бактериопланктона, выполняющего ключевую роль в разложении и трансформации органического вещества как естественного, так и антропогенного происхождения. Одним из факторов, регулирующих качественный и количественный состав бактериального сообщества, являются вирусы. В результате вирусного лизиса клеток микроорганизмов в окружающую среду поступает значительное количество легкодоступного органического вещества, которое не переходит на более высокие трофические уровни, а вновь активно включается в метаболизм гетеротрофных бактерий [10].

Исследования бактериопланктона Обской губы и Карскоморского шельфа немногочисленны и большей частью выполнены в осенние месяцы [11–14]. Фрагментарны аналогичные сведения для обширных пресноводных участков эстуарной зоны [9; 15]. Недостаточно данных и об экологии планктонных вирусов рассматриваемых нами акваторий [9; 15–7].

Представляемые в работе результаты призваны частично восполнить этот пробел. Цель работы включает изучение структурно-функциональных характеристик бактериопланктона, численности вириопланктона, а также анализ факторов среды, определяющих особенности распределения исследуемых компонентов планктона в пелагиали Обской губы и прилегающего шельфа Карского моря в летний период.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследований собран в ходе двух экспедиций – в августе 2014 г. на ПТС-83 (23 станции в Обской и Тазовской губах) и в июле 2016 г. на научно-исследовательском судне «Академик Мстислав Келдыш» (10 станций в Обской губе и прилегающем Карскоморском шельфе). Исследуемый район, включающий обширную область Обской губы и прилегающего шельфа Карского моря, имел протяженность более 670 км (рис. 1, [18]). По направлению с юга на север глубины на станции

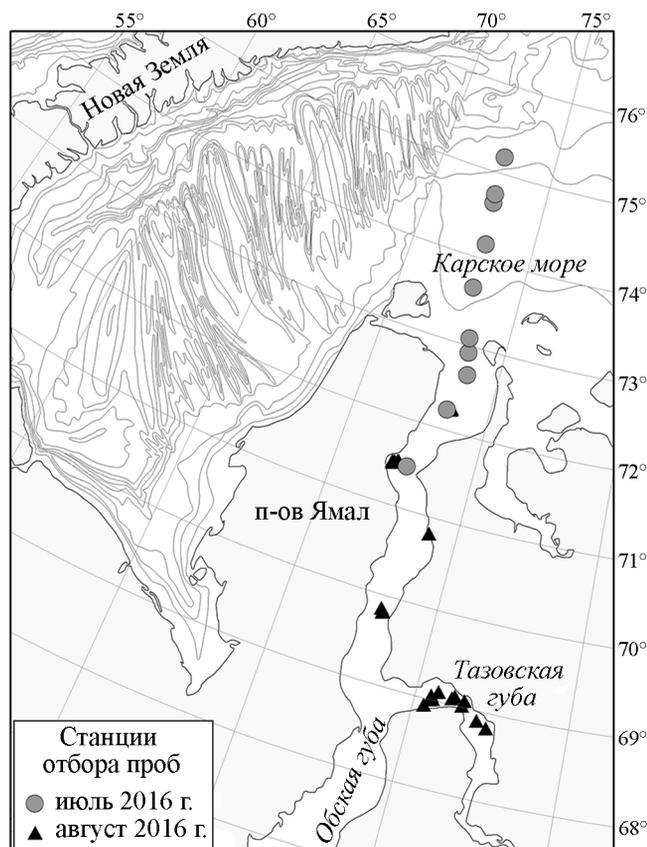


Рис. 1. Карта-схема станций отбора проб в Обской губе и на прилегающем шельфе Карского моря (батиметрия по [18]).
Fig. 1. Map-scheme of the sampling in the Ob bay and on the adjacent shelf of the Kara Sea (bathymetry by [18]).

ях возрастали от 9 до 30 м. В 2014 г. наблюдения проводили в зоне пресных вод эстуария, в 2016 г. – в зоне пресных вод и в зонах смешения пресных и морских вод эстуария и открытого шельфа.

Гидрологические показатели измеряли с помощью СТД-зондирования. Пробы на микробиологический анализ отбирали пластиковыми батометрами Нискина: в зоне пресных вод – в поверхностном и придонном слоях, в зоне смешанных вод – в поверхностном, придонном и слое над пикноклином. Всего для определения обилия бактерио- и вириопланктона обработано 76 проб воды, для измерения уровня бактериальной продукции проведено 30 экспериментов.

Количественный учет микроорганизмов проводили методом эпифлуоресцентной микроскопии, препараты просматривали под люминесцентным микроскопом Olympus BX51 при увеличении $\times 1000$ с использованием программы анализа изображений «CellSensStandart». Общую численность бактерий определяли методом прямого счета на ядерных фильтрах с диаметром пор 0,2 мкм после предварительного окрашивания флуорохромом DAPI [19] Вирусные частицы учитывали на фильтрах Anodisc (Whatman) с диаметром пор 0,02 мкм, используя в качестве красителя SYBR Green I [20].

Для вычисления бактериальной биомассы измеряли линейные размеры клеток и рассчитывали их объемы согласно соответствующим формам вращения геометрических фигур [21]. Концентрацию органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали согласно уравнению:

$$C = 120 \times V^{0,72},$$

где C – содержание углерода, фг/кл, V – средний объем клетки, мкм³ [22].

Скорость контактов R между вирусами и бактериями рассчитывали по формуле:

$$R = (Sh \times 2\pi \times w \times D_v) \times V \times P,$$

где Sh – число Шервуда (использовали величину 1,01, принимаемую для неподвижных бактерий); w – диаметр бактериальной клетки; V и P – соответственно численность вирусов и бактерий; D_v – диффузия (распространение вирусов), которую рассчитывали по формуле:

$$D_v = k \times T / 3\pi \times \mu \times d_v,$$

где k – константа Больцманна ($1,38 \times 10^{-23}$ Дж/К); T – температура *in situ* в градусах Кельвина, μ – динамическая вязкость морской воды; d_v – диаметр вирусного капсида [23].

Продукцию бактериопланктона измеряли в июле 2016 г. прямым методом с использованием анти-

Таблица 1. Температура (T , °C) и соленость (S , ‰) воды, численность (N_b , 10^6 кл./мл), биомасса (B_b , мгС/м³) и продукция (P_b , мгС/м³/сут) бактериопланктона, концентрация вириопланктона (N_v , 10^6 частиц/мл), отношение численности вирусов к численности бактерий (N_v/N_b) и скорость контактов между ними (R , контактов/(кл. × сут.) над и под пикноклином в разнотипных биотопах Обской губы и прилегающего шельфа Карского моря в летний сезон 2014 и 2016 гг.

Table 1. Temperature (T , °C) and salinity (S , ‰) of water, abundance (N_b , 10^6 cells/ml), biomass (B_b , mgC/m³) and production (P_b , mgC/m³/day) of bacterioplankton, virioplankton concentration (N_v , 10^6 particles/ml), the viruses-bacteria ratio (N_v/N_b) and the virus contact rate (R , contacts/(cell × day) in different biotopes of the Ob bay and the adjacent waters of the Kara Sea shelf in summer 2014 and 2016

| Район исследования / Research area | Год Year | Слой Layer | T | S | N_b | B_b | P_b | N_v | N_v/N_b | R |
|---|----------|--|-----------|-----------|-----------|-----------|--------|-----------|-----------|-----------|
| Зона пресных вод* / Freshwater zone* | 2014 | 0 м – дно 0 m – bottom | 7,7–10,9 | 0 | 1,5–4,9 | 30,3–95,3 | – | 4,6–27,0 | 2–10 | 17–134 |
| | 2016 | 0 м – дно 0 m – bottom | 9,6–9,8 | 0,2 | 1,4–2,7 | 16,5–35,5 | 0–32,0 | 5,9–12,2 | 2–5 | 9–27 |
| Зона смешения пресных и морских вод эстуария / Freshwater-seawater mixing zones in estuary | 2016 | Над пикноклином / Above the pycnocline | 10,1–11,4 | 0,5–0,9 | 0,8–2,8 | 9,7–44,2 | 0–34,7 | 8,6–15,8 | 6–23 | 16–48 |
| | | Под пикноклином / Below the pycnocline | –1,4–1,2 | 22,4–31,1 | 0,2–1,0 | 2,0–7,1 | 0–11,3 | 0,28–0,30 | 0,3–0,9 | 0,05–0,10 |
| Зона смешения пресных и морских вод открытой части шельфа / Freshwater-seawater mixing zones in shelf | 2016 | Над пикноклином / Above the pycnocline | 11,9–13,9 | 3,7–23,8 | 0,3–2,8 | 5,0–30,4 | 0–35,4 | 3,6–11,0 | 5–10 | 1–28 |
| | | Под пикноклином / Below the pycnocline | –1,6–3,8 | 26,6–33,0 | 0,07–0,61 | 0,6–10,1 | 0–24,1 | 0,1–1,4 | 0,5–12,1 | 0,02–0,10 |

Примечание. * – пикноклин отсутствует.

Note. * – without pycnocline.

биотиков – ингибиторов бактериального роста [24] в модификации для естественных местообитаний [25]. Детальное описание постановки экспериментов приведено в работе [13].

Статистический анализ данных проводили с помощью стандартного пакета программ Microsoft Excel. Для анализа различий независимых выборок применяли непараметрический метод Манна – Уитни. При установлении корреляционных зависимостей использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Достоверными считались различия при уровне значимости $p \geq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пресных водах температура поверхностного и придонного слоя слабо различалась. Зона смешения морских и пресных вод характеризовалась четко выраженной устойчивой стратификацией

водной толщи. При этом выделялся поверхностный квазиоднородный слой относительно прогретых и распресненных вод, отделяемый пикноклином от нижележащего водного слоя с повышенной соленостью и резко снижающейся, вплоть до отрицательных значений, температурой. Повышенный теплоспас у вод над пикноклином сохранялся вплоть до северных станций, где соленость достигала максимальных для распресненного слоя значений (табл. 1) [26].

В августе 2014 г. в пресных водах Обской и Тазовской губ численность и биомасса бактериопланктона достигали $(2,5 \pm 1,3) \times 10^6$ кл./мл и $53,9 \pm 2,6$ мгС/м³ соответственно. Значения показателей относительно равномерно распределялись по вертикали водного столба и достоверно не различались между собой. Горизонтальное распределение количественных характеристик было менее однородным. Максимальные величины исследуе-

мых параметров были зарегистрированы в кутовой части Тазовской губы, их значения постепенно снижались в северо-западном направлении.

Количество свободных вирусных частиц $((13,9 \pm 1,0) \times 10^6$ частиц/мл) превышало численность бактерий (N_v/N_b) в среднем в 6 раз. Распределение вириопланктона следовало закономерностям распределения бактериопланктона, при этом между их количеством обнаружена положительная корреляционная связь ($r_s = 0,55$).

На возможность потенциальных встреч вирусов с клеткой хозяина оказывают существенное влияние такие факторы, как численность микроорганизмов, их размерные характеристики, температура и вязкость воды [23]. Рассчитанное на их основе число вирусных контактов (R) в наших исследованиях достигало 71 ± 7 в сутки.

В июле 2016 г. количественные показатели бактериопланктона пресных вод Обской губы составляли $(2,1 \pm 0,4) \times 10^6$ кл/мл и $25,8 \pm 5,5$ мгС/м³ при средней величине бактериальной продукции $15,1 \pm 9,2$ мгС/м³ за сутки. Исследуемые параметры неравномерно распределялись по вертикали водной толщи и принимали максимальные значения в придонном горизонте.

Концентрация вириопланктона $((8,3 \pm 2,0) \times 10^6$ частиц/мл) в 4 раза превышала обилие бактерий, количество возможных контактов между ними в среднем составляло 17 ± 5 в сутки. Распределение вирусов характеризовалось как неравномерное и следовало за распределением бактериопланктона.

В зоне смешения морских и пресных вод эстуария численность бактерий составляла $(0,9 \pm 0,3) \times 10^6$ кл/мл, биомасса – $10,5 \pm 4,6$ мгС/м³ при их суточной продукции $16,5 \pm 4,9$ мгС/м³. Количественные и функциональные характеристики достигали максимальных величин в прогретом распресненном слое и минимальных – в более холодном и соленом. По направлению с юга на север исследуемые параметры возрастали в поверхностном слое и снижались в нижележащих слоях.

При обилии вирусов $(8,7 \pm 4,9) \times 10^6$ частиц/мл показатели N_v/N_b и R соответствовали значениям 8 ± 5 и 16 ± 11 контактов в сутки соответственно. Горизонтальное распределение вириопланктона характеризовалось как равномерное, тогда как вертикальное соответствовало распределению бактериопланктона.

В зоне смешения морских и пресных вод Карскоморского шельфа численность, биомас-

са и продукция планктонных бактерий имели вид: $(0,6 \pm 0,2) \times 10^6$ кл/мл, $7,7 \pm 2,3$ мгС/м³ и $10,4 \pm 4,1$ мгС/м³ в сутки. Структурно-функциональные показатели неравномерно распределялись в водной толще, их наибольшие значения отмечены в поверхностном распресненном слое, наименьшие – в придонном слое морских вод. По направлению с юга на север параметры бактериопланктона снижались.

Численность вирусов в 5 раз превышала обилие бактерий и составляла $(2,8 \pm 1,2) \times 10^6$ частиц/мл при R , равном 5 ± 2 контактов в сутки. Распределение вириопланктона следовало закономерностям распределения бактериопланктона, при этом между их количеством обнаружена положительная корреляционная связь ($r_s = 0,74$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследуемая область Обской губы и прилегающего шельфа Карского моря характеризовалась четко выраженной трехступенчатой зональностью, обусловленной сменой гидрологических условий среды [26]. Согласно литературным данным, широтные изменения физико-химических свойств водной толщи исследуемого района определяют особенности пространственного распределения растворенного и взвешенного органического вещества [27], первичной продукции [7; 28; 29], а также сообществ зоопланктона [30; 31]. Микробиологический анализ показал, что каждая из выделенных нами зон представляла собой отдельный биотоп с определенными количественными и функциональными характеристиками бактерио- и вириопланктона.

Численность планктонных бактерий в летний период 2014 и 2016 гг. находилась в диапазоне $(0,07-4,90) \times 10^6$ кл/мл, биомасса $0,6-95,3$ мгС/м³, а суточная продукция изменялась от нулевых значений до $35,4$ мгС/м³.

Наибольшего обилия сообщества бактерий достигали в зоне пресных вод эстуария, где их численность и биомасса превышали показатели летнего и осеннего сезонов 2001, 2007 и 2009 гг. [12; 15; 32; 33]. При этом бактериальная продукция находилась в диапазоне ранее приводимых значений (табл. 2). Вместе с тем структурно-функциональные характеристики бактериопланктона в наших определениях имели более низкие величины, чем таковые в реке Обь в июне 2000 г. [34].

Таблица 2. Численность (N_b), биомасса (B_b) и продукция (P_b) бактериопланктона Обской губы и прилегающей части шельфа Карского моря

Table 2. The abundance (N_b), biomass (B_b) and production (P_b) of bacterioplankton in the Ob bay and the adjacent area of the Kara Sea shelf

| Район Research area | Сезон Season | N_b , 10^6 кл./мл N_b , 10^6 cell/ml | B_b , мгС/м ³ (мг/м ³) B_b , mgC/m ³ (mg/m ³) | P_b , мгС/(м ³ × сут) P_b , mgC/(m ³ × day) | Источник литературы Source literature |
|--|---|---|--|--|--|
| Пресные воды реки Обь и эстуария / Freshwater of the Ob River and estuary | Июнь 2000 June 2000 | 6,1–12,2 | (838–2571) | 28–115 | Копылов, Косолапов, 2011 / Kopylov, Kosolapov, 2011 |
| | Август – сентябрь 2001* / August – September 2001* | 1,2–1,7 | – | 6,3–25,4 | Meon, Amon, 2004 |
| | Сентябрь 2007 / September 2007 | 2,0–3,2 | (215–571) | 16,1–40,5 | Саввичев и др., 2010 / Savvichev et al., 2010 |
| | Сентябрь 2009* / September 2009* | 0,3–0,8 | 16,6 ± 2,0 | 9,5 ± 7,5 | Романова, 2012 / Romanova, 2012 |
| Зона смешения пресных и морских вод эстуария Оби / Freshwater-seawater mixing zones in the Ob estuary | Сентябрь 2007 / September 2007 | 0,7–2,5 | 10,7–33,0 | 4,5–21,8 | Саввичев и др., 2010 / Savvichev et al., 2010 |
| | Сентябрь 2010 / September 2010 | 0,2–0,9 | 10,4 ± 1,9 | 6,5 ± 0,2 | Романова, 2012 / Romanova, 2012 |
| | Сентябрь 2013 / September 2013 | 1,4 ± 0,2 | 20,1 ± 8,3 | – | Романова, 2012 / Romanova, 2012 |
| Зона смешения пресных и морских вод открытой части шельфа / Freshwater-seawater mixing zones in shelf | Август – сентябрь 2001* / August – September 2001* | 0,15–1,25 | 1,9–25,9 | 0–28,9 | Копылов и др., 2017 / Kopylov et al., 2017 |
| | Август – сентябрь 2001* / August – September 2001* | 1,8–2,5 | – | 3,9–5,8 | Meon, Amon, 2004 |
| | Сентябрь 2007 / September 2007 | 0,2–1,1 | (3,2–21,4) | 0,2–3,9 | Саввичев и др., 2010 / Savvichev et al., 2010 |
| | Сентябрь 2010 / September 2010 | 0,2–0,9 | 11,6 ± 2,2 | 5,9 ± 1,3 | Романова, 2012 / Romanova, 2012 |
| | Сентябрь 2010 / September 2010 | 1,0 ± 0,08 | 16,6 ± 5,1 | – | Романова, 2012 / Romanova, 2012 |
| Сентябрь 2011 / September 2011 | 0,14–0,16 | 2,4–5,7 | 0 | Копылов и др., 2015 / Kopylov et al., 2015 | |
| Сентябрь 2013 / September 2013 | 0,03–0,82 | 0,4–10,7 | 0,4–20,3 | Копылов и др., 2017 / Kopylov et al., 2017 | |

Примечание. * – поверхностный горизонт.

Note. * – surface layer.

В зоне смешения морских и речных вод эстуария средняя численность и биомасса бактерий были ниже, чем в его пресноводной части, в 2,7 и 5,1 раза соответственно. Продукция оставалась на том же уровне.

Рассматриваемые параметры явились сопоставимыми с зарегистрированными в сентябре 2007 [12] и августе 2010 г. [33] величинами и превышали таковые осеннего периода 2010 и 2013 гг. [17; 33].

Зона смешения морских и речных вод открытой части шельфа характеризовалась минимальной средней численностью, биомассой и продукцией бактериопланктона при наибольших диапазонах их изменений. Значения показателей по сравнению с эстуарной зоной здесь были ниже в 1,5, 1,4 и 1,6 раза соответственно. Соизмеримые величины продукции и обилия бактерий наблюдались в шельфовых водах в августе – сентябре 2001 г. и в сентябре 2010 г. [32; 33].

Пространственное распределение вириопланктона также носило выраженный неоднородный характер. В пресных водах эстуария его численность была на порядок выше, чем на участках с устойчивой стратификацией, и находилась в пределах величин, зарегистрированных в сентябре 2009 г. $((8,3-26,7) \times 10^6$ частиц/мл) [15]. В зоне смешения морских и пресных вод количество свободных вирусов изменялось в более широких диапазонах, чем в осенний сезон 2011 $((0,1-5,5) \times 10^6$ частиц/мл) и 2013 г. $((0,2-2,9) \times 10^6$ частиц/мл) [16; 17].

Количество вирусов, по нашим данным, повсеместно превышало численность бактерий от 0,3 до 23 раз. Скорость контактов между ними была максимальной в пресноводной зоне и минимальной в зоне смешанных вод самых северных станций. Отношение N_v/N_b оказалось близким величине 1–22, полученной в исследованиях Копылова с соавторами [15–17]. Количество возможных встреч между вирусами и бактериями изменялось в широких пределах – от 0,02 до 134 контактов в сутки. В пресных и морских водах бассейна Карского моря в летне-осенний сезон 2009 г. частота контактов была существенно выше и составляла 5–396 в сутки [15].

Для активизации фаговой инфекции обилие бактериопланктона должно превышать величину 10^4 кл/мл [35]. В наших исследованиях его значения в пресных водах составляли 10^6 кл/мл, где уровень развития бактериальных сообществ по классификации, представленной в работе [36], соответствовал величинам, характерным для мезо-эвтрофных акваторий. Распресненные и морские воды эстуария и шельфа по показателям бактериопланктона оценивались как мезотрофные и олиготрофные соответственно [37].

Известно, что на степень влияния вирусов на бактериальные сообщества могут косвенно указывать такие показатели, как количество ви-

русных контактов (R) и величина соотношения N_v/N_b [22; 38]. Полученные нами расчетные значения R и N_v/N_b – наибольшие в мезо-эвтрофных водах, наименьшие в олиготрофных – дают основание предположить, что в последнем случае вклад вирус-индуцированного лизиса в общую смертность бактериопланктона был существенно ниже.

Таким образом, сравнительный анализ свидетельствует о значительной пространственной изменчивости микробных сообществ исследуемого района. Их максимальные количественные величины отмечены в относительно прогретых пресных водах Тазовской губы, минимальные – в слое холодных морских вод шельфа Карского моря. С юга на север средняя численность, биомасса и продукция бактериопланктона снизились соответственно в 4, 7 и 2 раза. Наиболее массовым компонентом планктона в экологически разнотипных зонах Обского эстуария и прилегающего шельфа Карского моря в летний период являлись вирусы. Их численность практически повсеместно превышала численность бактерий, при этом показатели достоверно коррелировали между собой в пресноводной зоне и зоне стратифицированных вод шельфа. В северном направлении среднее количество свободных вирусных частиц уменьшилось в 5 раз, отношение N_v/N_b – в 2 раза, число возможных контактов между вирусами и бактериальными клетками – в 14 раз. При этом средние величины соотношения численности вирусов и бактерий, а также число возможных контактов между ними могут свидетельствовать о незначительном вкладе вирусиндуцированного лизиса в смертность бактериопланктона в период наших наблюдений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю признательность к.г.н. Д.В. Моисееву (Мурманский морской биологический институт Кольского научного центра РАН, Мурманск) за помощь в подготовке картографического материала. Результаты полевых исследований получены в рамках государственного задания ММБИ КНЦ РАН № 0228-2016-0001 (тема 9-17-01(51)). Обработка материала выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ (проект № 18-05-00326 А) и РНФ (проект № 17-14-01268).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лапин С.А. 2012. *Пространственно-временная изменчивость гидролого-гидрохимических характеристик Обской губы как основа оценки ее биопродуктивности. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук.* М., изд-во ВНИРО: 25 с.
2. Ильин Г.В. 2018. Гидрологический режим Обской губы как новой области морского природопользования в Российской Арктике. *Наука Юга России.* 14(2): 20–32. doi: 10.23885/2500-0640-2018-14-2-20-32
3. *Лоция Карского моря. Часть II. Обь-Енисейский район.* 2001. СПб., изд-во ГУ навигации и океанографии МО РФ: 292 с.
4. Лапин С.А. 2014. Специфика формирования зон повышенной продуктивности в Обском эстуарии. *Труды ВНИРО.* 152: 146–154.
5. Зенкевич Л.А. 1963. *Биология морей СССР.* М., изд-во АН СССР: 739 с.
6. Гаевский Н.А., Семенова Л.А., Матковский А.К. 2010. Трофический статус вод экосистемы Обско-Тазовской устьевой области по показателям фитопланктона. *Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения.* 10: 170–179.
7. Мошаров С.А. 2010. Распределение первичной продукции и хлорофилла «а» в Карском море в сентябре 2007 г. *Океанология.* 50(6): 933–941.
8. Романкевич Е.А., Ветров А.А. 2001. *Цикл углерода в арктических морях России.* М., Наука: 302 с.
9. Павлова М.А., Макаревич П.Р., Широколюбова Т.И. 2016. Сообщества планктонных бактерий и вирусов в водах Обской и Тазовской губ. *Доклады Академии наук.* 471(4): 503–507. doi: 10.7868/S0869565216340284
10. Wommack K.E., Colwell R.R. 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64(1): 69–114. doi: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000
11. Мицкевич И.Н., Намсараев Б.Б. 1994. Численность и распределение бактериопланктона в Карском море в сентябре 1993 г. *Океанология.* 34(5): 704–708.
12. Саввичев А.С., Захарова Е.Е., Веслополова Е.Ф., Русанов И.И., Леин А.Ю., Иванов М.В. 2010. Микробные процессы циклов углерода и серы в Карском море. *Океанология.* 50(6): 942–957.
13. Сажин А.Ф., Романова Н.Д., Мошаров С.А. 2010. Бактериальная и первичная продукция в водах Карского моря. *Океанология.* 50(5): 801–808.
14. Романова Н.Д., Сажин А.Ф. 2015. Бактериопланктон шельфовой части Карского моря. *Океанология.* 55(6): 949–954. doi: 10.7868/S0030157415060179
15. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А., Боярский П.В., Шумилкин В.Н., Кузнецов Н.А. 2012. Планктонные вирусы, гетеротрофные бактерии и нанофлагелляты в пресных и морских водах бассейна Карского моря (Арктика). *Биология внутренних вод.* 3: 15–24.
16. Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А., Романова Н.Д. 2015. Вириопланктон Карского моря: влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий. *Океанология.* 55(4): 620–631. doi: 10.7868/S0030157415040103
17. Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А., Романенко А.В., Романова Н.Д. 2017. Вирио- и бактериопланктон в эстуарной зоне реки Обь и прилегающих районах шельфа Карского моря. *Океанология.* 57(1): 118–127. doi: 10.7868/S0030157417010051
18. Matishov G.G. 1997. *Bathymetric Map of the Barents and west Kara seas.* Murmansk, Murmansk Marine Biological Institute of Kola Scientific Centre of the Russian Academy of Science Publishers. Scale 1 : 2500000 at latitude 72°N.
19. Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25(5): 943–948. doi: 10.4319/lo.1980.25.5.0943
20. Noble R.T., Fuhrman J.A. 1998. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.* 14(2): 113–118. doi: 10.3354/ame014113
21. Байтаз В.А., Байтаз О.Н. 1995. *Методы обработки проб в водной микробиологии.* Апатиты, изд-во КНЦ РАН: 44 с.
22. Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria. In: *Handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Boca Raton, Lewis Publ.: 303–308.
23. Murray A.G., Jackson G.A. 1992. Viral dynamics: a model of the effects of size, shape, motion and abundance of single-celled planktonic organisms and other particles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89(2/3): 103–116. doi: 10.3354/meps089103
24. Sherr B.F., Sherr E.B., Andrew T.L., Fallon R.D., Newell S.Y. 1986. Trophic interactions between heterotrophic Protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32(2/3): 169–179. doi: 10.3354/meps032169
25. Weisse T. 1989. The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 241–250. doi: 10.3354/meps055241
26. Щука С.А. 2016. Отчет гидрофизического отряда. В кн.: *Краткий научный отчет экспедиции 66-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Карское море (13 июля – 21 августа 2016 г.). Т. 2, часть 1. Отчеты начальников отрядов.* М., изд-во Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН: 1–53.
27. Агатаева А.И., Лапина Н.М., Торгунова Н.И. 2013. Пространственно-временная изменчивость органического вещества и скоростей его трансформации в Обской губе. *Океанология.* 53(2): 175–191. doi: 10.7868/S0030157413010012
28. Ведерников В.И., Демидов А.Б., Судьбин А.И. 1994. Первичная продукция и хлорофилл в Карском море в сентябре 1993 г. *Океанология.* 34(5): 693–703.
29. Суханова И.Н., Флинт М.В., Мошаров С.А., Сергеева В.М. 2010. Структура сообществ фитопланктона и первичная продукция в Обском эстуарии и на прилежащем Карском шельфе. *Океанология.* 50(5): 785–800.
30. Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Лебедева Л.П., Гагарин В.И. 1994. Мезопланктон восточной части Карского моря и эстуариев Оби и Енисея. *Океанология.* 34(5): 716–723.
31. Арашкевич Е.Г., Флинт М.В., Никишина А.Б., Пастернак А.Ф., Тимонин А.Г., Васильева Ю.В., Мошаров С.А., Соловьев К.А. 2010. Роль зоопланктона в трансформации органического вещества в Обском эстуарии, шельфовых и глубоководных районах Карского моря. *Океанология.* 50(5): 823–836.
32. Meon B., Amon R.M.W. 2004. 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.* 37(2): 121–135. doi: 10.3354/ame037121
33. Романова Н.Д. 2012. *Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона Карского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук.* М., изд-во Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН: 26 с.
34. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2011. Структура планктонного микробного сообщества нижней Оби (район г. Салехарда). *Сибирский экологический журнал.* 1: 3–11.
35. Заварзин Г.А. 2004. *Лекции по природоведческой микробиологии.* М., Наука: 348 с.
36. Копылов А.И., Косолапов Д.Б. 2007. Микробиологические индикаторы эвтрофирования пресных вод. В кн.: *Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем.* СПб., Лема: 176–181.
37. Заика В.Е. 2003. О трофическом статусе пелагических экосистем в разных регионах Черного моря. *Морской экологический журнал.* 2(1): 5–11.
38. Sävström Ch., Lisle J., Anesio A.M., Priscu J.C., Laybourn-Parry J. 2008. Bacteriophage in polar inland waters. *Extremophiles.* 12(2): 167–175. doi: 10.1007/s00792-007-0134-6
- REFERENCES
1. Lapin S.A. 2012. *Prostranstvenno-vremennaya izmenchivost' gidrologo-gidrokhimicheskikh kharakteristik Obskoy guby kak osnova otsenki ee bioproduktivnosti. [Existential variability of hidrological-hydrochemical characteristics of Ob bay as a basis of an estimation of its bioefficiency. PhD Abstract].* Moscow, Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography: 25 p. (In Russian).
2. Ilyin G.V. 2018. [Hydrological conditions of the Ob Bay as new area of maritime wildlife management in the Russian Arctic]. *Nauka Yuga Rossii.* 14(2): 20–32. (In Russian). doi: 10.23885/2500-0640-2018-14-2-20-32
3. *Lotsiya Karskogo morya. Ob'-Eniseyskiy rayon. [Sailing directions of Kara Sea. Ob-Yenisei region].* 2001. St. Petersburg, Department of Navigation and Oceanography of the Ministry of Defence of the Russian Federation: 292 p. (In Russian).
4. Lapin S.A. 2014. [Specific features of formation of the high-productivity zones in the Ob Inlet]. *Trudy VNIRO.* 152: 146–154. (In Russian).
5. Zenkevich L.A. 1963. *Biologiya morey SSSR. [Biology of the seas of the U.S.S.R.].* Moscow, Academy of Sciences of the USSR: 739 p. (In Russian).
6. Gayevsky N.A., Semyonova L.A., Matkovsky A.K. 2010. [Trophic status of waters in the ecosystem of the Ob and Taz estuarine area according to indexes of phytoplankton]. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya.* 10: 170–179. (In Russian).
7. Mosharov S.A. 2010. Distribution of the primary production and chlorophyll *a* in the Kara Sea in September of 2007. *Okeanology.* 50(6): 884–892. doi: 10.1134/S0001437010060081
8. Romankevich E.A., Vetrov A.A. 2001. *Tsikl ugleroda v arkticheskikh moryakh Rossii. [Carbon cycle in the Russian Arctic seas].* Moscow, Nauka: 302 p. (In Russian).
9. Pavlova M.A., Makarevich P.R., Shirokolobova T.I. 2016. Communities of bacteria and viruses in waters of the Gulf of Ob and Taz Estuary. *Doklady Biological Sciences.* 471(1): 284–287. doi: 10.1134/S0012496616060089
10. Wommack K.E., Colwell R.R. 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64(1): 69–114. doi: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000
11. Mitskevich I.N., Namsaraev B.B. 1995. The distribution of bacterioplankton in the Kara Sea in September 1993. *Oceanology.* 34(5): 641–645.
12. Savvichev A.S., Zakharova E.E., Veslopolova E.F., Rusanov I.I., Lein A.Yu., Ivanov M.V. 2010. Microbial processes of the carbon and sulfur cycles in the Kara Sea. *Oceanology.* 50(6): 893–908. doi: 10.1134/S0001437010060093
13. Sazhin A.F., Romanova N.D., Mosharov S.A. 2010. Bacterial and primary production in the pelagic zone of the Kara Sea. *Oceanology.* 50(5): 759–765. doi: 10.1134/S0001437010050127
14. Romanova N.D., Sazhin A.F. 2015. Bacterioplankton of the Kara Sea shelf. *Oceanology.* 55(6): 858–862. doi: 10.1134/S000143701506017X
15. Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zabolotkina E.A., Boyarskii P.V., Shumilkin V.N., Kuznetsov N.A. 2012. Planktonic viruses, heterotrophic bacteria, and nanoflagellates in fresh and coastal marine waters of the Kara Sea Basin (the Arctic). *Inland Water Biology.* 5(3): 241–249. doi: 10.1134/S1995082912030054
16. Kopylov A.I., Sazhin A.F., Zabolotkina E.A., Romanova N.D. 2015. Virioplankton in the Kara Sea: the impact of viruses on mortality of heterotrophic bacteria. *Oceanology.* 55(4): 561–572. doi: 10.1134/S0001437015040104
17. Kopylov A.I., Sazhin A.F., Zabolotkina E.A., Romanenko A.V., Romanova N.D. 2017. Virio- and bacterioplankton in the estuary zone of the Ob River and adjacent regions of the Kara Sea shelf. *Oceanology.* 57(1): 105–113. doi: 10.1134/S0001437017010052
18. Matishov G.G. 1997. *Bathymetric Map of the Barents and west Kara seas.* Murmansk, Murmansk Marine Biological Institute of Kola Scientific Centre of the Russian Academy of Science Publishers. Scale 1 : 2500000 at latitude 72°N.
19. Porter K.G., Feig Y.S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.* 25(5): 943–948. doi: 10.4319/lo.1980.25.5.0943
20. Noble R.T., Fuhrman J.A. 1998. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.* 14(2): 113–118. doi: 10.3354/ame014113
21. Baytaz V.A., Baytaz O.N. 1995. *Metody obrabotki prob v vodnoy mikrobiologii. [Methods of processing samples in aqueous microbiology].* Apatity, Kola Scientific Centre of the Russian Academy of Science Publishers: 44 p. (In Russian).
22. Norland S. 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria. In: *Handbook of methods in aquatic microbial ecology.* Boca Raton, Lewis Publ.: 303–308.
23. Murray A.G., Jackson G.A. 1992. Viral dynamics: a model of the effects of size, shape, motion and abundance of single-celled planktonic organisms and other particles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89: 103–116. doi: 10.3354/meps089103
24. Sherr B.F., Sherr E.B., Andrew T.L., Fallon R.D., Newell S.Y. 1986. Trophic interactions between heterotrophic Protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 32(2/3): 169–179. doi: 10.3354/meps032169

25. Weisse T. 1989. The microbial loop in the Red Sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 241–250. doi: 10.3354/meps055241
26. Shchuka S.A. 2016. [Hydrophysical team report]. In: *Kratkiy nauchnyy otchet ekspeditsii 66-go reysa NIS "Akademik Mstislav Keldysh". T. 2, chast' 1. Otchety nachal'nikov otryadov. [A brief scientific report of the expedition of the 66th cruise of the R/V "Akademik Mstislav Keldysh". Vol. 2, part 1. Reports of the commanders of the detachments]*. Moscow, Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences Publ.: 1–53. (In Russian).
27. Agatova A.I., Lapina N.M., Torgunova N.I. 2013. Spatiotemporal variability of the organic matter and the rates of its transformation in the Ob Inlet. *Oceanology.* 53(2): 152–168. doi: 10.1134/S0001437013010013
28. Vedernikov V.I., Demidov A.B., Sud'bin A.I. 1995. Primary production and chlorophyll in the Kara Sea in September 1993. *Oceanology.* 34(5): 630–640.
29. Sukhanova I.N., Flint M.V., Mosharov S.A., Sergeeva V.M. 2010. Structure of the phytoplankton communities and primary production in the Ob River estuary and over the adjacent Kara Sea shelf. *Oceanology.* 50(5): 743–758. doi: 10.1134/S0001437010050115
30. Vinogradov M.E., Shushkina E.A., Lebedeva L.P., Gagarin V.I. 1994. Mesoplankton in the east Kara Sea and the Ob and Yenisey River estuaries. *Oceanology.* 34(5): 653–660.
31. Arashkevich E.G., Flint M.V., Nikishina A.B., Pasternak A.F., Timonin A.G., Vasilieva J.V., Mosharov S.A., Soloviev K.A. 2010. The role of zooplankton in the transformation of the organic matter in the Ob Estuary, on the shelf, and in the deep regions of the Kara Sea. *Oceanology.* 50(5): 780–792. doi: 10.1134/S0001437010050140
32. Meon B., Amon R.M.W. 2004. 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.* 37(2): 121–135. doi: 10.3354/ame037121
33. Romanova N.D. 2012. *Strukturno-funktsional'nye kharakteristiki bakterioplanktona Karskogo morya. [Structural and functional characteristics of bacterioplankton of the Kara Sea. PhD Abstract]*. Moscow, Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences Publ.: 26 p. (In Russian).
34. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2011. The structure of the planktic microbial community in the lower reaches of the Ob River near Salekhard. *Contemporary Problems of Ecology.* 4(1): 1–7. doi: 10.1134/S1995425511010012
35. Zavarzin G.A. 2004. *Leksii po prirodovedcheskoy mikrobiologii. [Lectures on environmental microbiology]*. Moscow, Nauka: 348 p. (In Russian).
36. Kopylov A.I., Kosolapov D.B. 2007. [Microbiological indicators of fresh water eutrophication]. In: *Bioindikatsia v monitoringe presnovodnykh ekosistem. [Bioindication in monitoring of freshwater ecosystems]*. St. Petersburg, Lema: 176–181. (In Russian).
37. Zaika V.E. 2003. [About trophic status of pelagic ecosystems in different regions of the Black Sea]. *Morskoy ekologicheskiy zhurnal.* 2(1): 5–11. (In Russian).
38. Säwström Ch., Lisle J., Anesio A.M., Priscu J.C., Laybourn-Parry J. 2008. Bacteriophage in polar inland waters. *Extremophiles.* 12(2): 167–175. doi: 10.1007/s00792-007-0134-6

Поступила 02.08.2018