— МОРСКАЯ БИОЛОГИЯ —

УДК 579:578 (268.5)

РОЛЬ МИКРООРГАНИЗМОВ И ВИРУСОВ В ВЕРТИКАЛЬНОМ ПОТОКЕ ВЕЩЕСТВА В ВОСТОЧНО-СИБИРСКОМ МОРЕ И МОРЕ ЛАПТЕВЫХ

© 2025 г. А. И. Копылов^{1, 2, *}, Е. А. Заботкина¹, А. В. Романенко¹, А. Ф. Сажин², М. В. Флинт²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия ²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

> **e-mail: kopylov@ibiw.ru* Поступила 01.10.2024 г. После доработки 01.10.2024 г. Принята к публикации 03.10.2024 г.

Исследования вклада бактерий (ВАС), гетеротрофных нанофлагеллят (HNF) и вирусов (VIR) в вертикальные потоки вещества на шельфе Восточно-Сибирского моря (ВСМ) и моря Лаптевых (МЛ) были выполнены с помощью седиментационных ловушек, размещенных на буйковых станциях на глубинах 18–55 м в течении 4–19 сут. Величина суммарного потока органического углерода (С_{ОРГ}), заключенного в клетках ВАС, HNF и частицах VIR, в ВСМ изменялась от 0.5 до 2.4 мг С м⁻² сут⁻¹ и составляла 1.1–4.9% общего потока С_{ОРГ}, в МЛ – от 0.7 до 5.2 мг С м⁻² сут⁻¹ и составляла 1.1–6.2% общего потока С_{ОРГ}. Максимальные величины потоков измерены вблизи дельты р. Лены и устьев рек Хатанги и Индигирки. Вклад ВАС, HNF и VIR в суммарную биомассу микробного сообщества, прикрепленного к тонущим частицам, составил, в среднем для ВСМ и МЛ, соответственно, $59 \pm 11\%$, $28 \pm 8\%$, $13 \pm 9\%$.

Ключевые слова: Восточно-Сибирское море, море Лаптевых, вертикальные потоки осадочного вещества, бактерии, гетеротрофные нанофлагелляты, вирусы

DOI: 10.31857/S0030157425010078, EDN: DPOOKC

ВВЕДЕНИЕ

Морские органические частицы (ОЧ), оседающие из поверхностной зоны фотосинтеза на дно, являются основным механизмом транспортировки питательных веществ в глубины океана и ключевым компонентом биологического углеродного насоса — важного компонента глобального цикла углерода [28]. Деградация погружающихся ОЧ морскими микроорганизмами является одним из основных факторов биологического насоса [10]. Оседающие на дно ОЧ — это одиночные и агрегированные клетки фитопланктона, мертвые организмы зоопланктона, фекальные пеллеты, детритные частицы, морской «снег» [12].

Живые микроорганизмы и вирусы являются неотьемлемой частью ОЧ [25, 35]. Тонущие ОЧ, из-за высокой концентрации питательных веществ, представляют собой очаги микробной активности, в которых обитают разнообразные микробные сообщества, играющие активную роль в преобразовании органического вещества в океанах [18]. Эти микробные сообщества связывают поверхность и глубины океанов [26] и участвуют в биогеохимическом цикле посредством селективной реминерализации лабильного органического углерода [20].

В последние годы, в сибирских арктических морях количественно оценены вертикальные потоки осадочного вещества и вертикальные потоки органического углерода (ОУ), а также определены доли разных компонентов (фитопланктон, некрозоопланктон, фекальные пеллеты, домики аппендикулярий) в вертикальном потоке ОУ [1–3, 8, 9]. В Восточно-Сибирском море и море Лаптевых установлено существенное влияние пресноводного материкового стока на структурные особенности вертикального потока вещества в области речного плюма [2, 16].

Однако до настоящего времени количественная оценка участия микробных сообществ в вертикальных потоках органического вещества в сибирских арктических морях не анализировалась. В настоящем исследовании приведены первые данные о численности и биомассе гетеротрофных микроорганизмов и вирусов, ассоциированных с взвешенными частицами в составе седиментационных ловушек, и о вкладе микробных сообществ в вертикальный поток ОУ на шельфе Восточно-Сибирского моря и на шельфе моря Лаптевых. Целью работы были: 1. Оценка вертикальных потоков бактерий, гетеротрофных нанофлагеллят, вирусов и анализ влияния речного стока. 2. Сравнительный анализ роли микроорганизмов и вирусов в вертикальном потоке углерода с другими компонентами взвешенного вещества на шельфе в зоне распространения речных вод.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в комплексной экспедиции Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН в 69-м рейсе НИС "Академик Мстислав Келдыш" в морях сибирской Арктики в августе сентябре 2017 г. Вертикальные потоки вещества на шельфе Восточно-Сибирского моря (ВСМ) измеряли на двух буйковых станциях, на шельфе моря Лаптевых (МЛ) на четырех буйковых станциях, оснащенных седиментационными ловушками (рис. 1).

На каждой станции исследовали два или три горизонта — в середине столба воды и на глубине 6—10 м от дна. Для сбора осадочного вещества использовались малые цилиндрические ловушки МСЛ-110 (площадь сбора 0.01 м²) с одним пробосборником [6]. На каждом горизонте было установлено по четыре МСЛ-110. Осадочный материал собран в пробоотборники — полиэтиленовые сосуды объемом 330 мл. Перед постановкой станций пробосборники ловушек заполнялись раствором $HgCl_2$ 1% в фильтрованной морской воде с соленостью, доведенной до 40‰. Подготовка ловушек и обработка проб проводились по стандартной методике [5]. Время экспозиции ловушек составило от 4—5 суток в ВСМ и 11—19 суток в МЛ.

Для определения концентрации взвеси в ловушках пробу фильтровали под вакуумом 400 мбар на мембранные ядерные фильтры (Ø 47 мм, Ø пор 0.45 мкм). Концентрацию взвеси определяли взвешиванием фильтров с точностью до ± 0.01 мг [2]. Для определения содержания С_{орг} во взвеси (ВОУ) пробы фильтровали под вакуумом 200 мбар через прокаленные ($t = 500^{\circ}$ С) стекловолокнистые фильтры GF/F [2]. Концентрацию С_{орг} определяли методом высокотемпературного сожжения с регистрацией выделявшегося CO₂ автоматическим кулонометрическим методом на анализаторе углерода AH 7529 [7].

Пробы из ловушек сразу после экспозиции фиксировали 25% глутаровым диальдегидом до



Рис. 1. Карта-схема расположения станций.

конечной концентрации в пробе 2%. Для определения общей численности микроорганизмов и вирусов, ассоциированных с частицами взвеси, в пробы предварительно добавляли пирофосфат натрия (0.001 М) и подвергали воздействию ультразвука [23, 36]. Численность и размеры гетеротрофных прокариот определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуоресцентного красителя DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (ОИЯИ, Россия) [29]. Поскольку данный метод учета микроорганизмов не позволяют различать домены архей и бактерий, окрашенные DAPI бактериальные и архейные клетки в дальнейшем именовали бактериями (ВАС). На каждом фильтре считали не менее 500 и измеряли не менее 150 клеток бактерий. Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток. Содержание углерода в бактериальных клетках (С, фг С кл⁻¹) рассчитывали с использованием аллометрического уравнения: $C = 120V^{0.72}$ [27]. Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят (HNF) определяли с использованием флуорохрома примулин и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм [15]. На каждом фильтре считали не менее 300 и измеряли не менее 100 клеток нанофлагеллят. Допускали, что содержание углерода в сырой биомассе HNF составляет 22% [14]. Препараты просматривали при увеличении ×1000 под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Olympus, Japan).

Численность вирусов (VIR), количество зрелых фагов в инфицированных клетках (BS, вирусов/ клетку) и частоту видимых инфицированных вирусами клеток бактерий (FVIC, % от численности бактерий) определяли с помощью метода электронной трансмиссионной микроскопии [23, 32]. Сеточки просматривали в электронном микроскопе JEM 1011 (Jeol, Япония) при увеличении ×50000-150000. Для каждой пробы готовили две сеточки. На каждом препарате учитывали не менее 800 вирусных частиц и не менее 800 клеток прокариот. Содержание углерода в 1 вирусной частице принимали равным 0.2 фг С [21]. Для расчета доли всех инфицированных клеток прокариот (FIC, % от численности бактерий) использовали уравнение: FIC = 7.1FVIC - 22.5FVIC2 [13]. Клетку прокариот считали инфицированной, если внутри нее находилось 4 и более зрелых фагов. Вирус индуцированную смертность бактерий (VMB, % суточной продукции), рассчитывали по формуле: $VMB = (FIC + 0.6FIC^2) / (1 - 1.2FIC)$ [13]. Лабораторные исследования показали, что в пробах природной воды после добавления к ним $HgCl_2$ (концентрация 1%) численность вирусов после хранения проб воды в течение 20 суток при температуре экспозиции 2–3°C снизилась по сравнению с начальной на 10–15%. Следовательно, результаты определения численности вирусов на частицах взвеси в нашей работе занижены.

Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием статистического пакета программ STATISTICA 10. Для корреляционного анализа использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Буйковые станции с селиментационными ловушками были расположены в районах, в разной степени подверженных влиянию речного стока. В Восточно-Сибирском море ст. 5602 находилась в зоне плюма р. Индигирки, ст. 5606 – вне области его распространения. В восточной части моря Лаптевых станции 5592 и 5596 были расположены в районе влияния стока р. Лены. В западной части моря Лаптевых станция 5591 находилась в зоне влияние стока р. Хатанги, тогда как ст. 5590 не испытывала влияние пресноводного плюма. На станциях 5602, 5591, 5596, находящихся под влиянием стоков рек Индигирки, Хатанги и Лены, соленость воды, в среднем для столба воды, была ниже, чем таковая на станциях 5606, 5590, 5592, расположенных вне зоны влияния материкового стока. В тоже время, температура воды на этих станциях была существенно выше (табл. 1). Более подробные данные о вертикальном распределении температуры и солености воды на исследованных станциях в период экспозиции ловушек были опубликованы ранее [2, 16].

В период исследования численности микроорганизмов и вирусов в ВСМ, в среднем, были выше, чем в западной части МЛ, соответственно, в 1.8, 2.4 и 1.6 раза (табл. 2). Величины продукции бактерий и вирусов в ВСМ превышали таковые в МЛ, соответственно, в 4.6 и 4.8 раз (табл. 2).

В ВСМ и МЛ средние величины численности ВАС натонущих частицах (соответственно, 32 ± 13 и $86\pm47\times10^9$ кл м⁻² сут⁻¹) были на два порядка ниже интегральных величин численности бактерий в слое воды над ловушками (соответственно, 16.5 ± 2.6 и $13.8\pm6.8\times10^{12}$ кл м⁻² сут⁻¹) и составляли, соответственно, $0.3\pm0.1\%$ (пределы: 0.2-0.3%) и $5.6\pm3.2\%$ (пределы: 1.0-9.4%) интегральной суточной бактериальной продукции в слое воды над ловушками (соответственно, 11.6 ± 2.9 и $1.7\pm0.5\times10^{12}$ кл м⁻² сут⁻¹). В ВСМ и МЛ средние величины численности HNF на тонущих

КОПЫЛОВ и др.

Станции	Координаты		· Глубина, м	Температура, °С	Соленость,	Горизонты	Время экспозиции,	
	с.ш.	В.Д.			Psu	ловушек, м	сут	
Восточно-Сибирское море								
5602	73°13.9′	156°26.1′	26	$1.6 \pm 1.7*$	29.0±4.0*	10, 18	5	
5606	75°38.0′	161°59.9′	47	-0.8 ± 1.5	$31.0 \pm .0.8$	20, 35	4	
Море Лаптевых								
5591	75°24.7′	115°26.6′	44	0.8 ± 1.2	29.2 ± 4.8	15, 30	17	
5590	77°10.2′	114°40.0′	65	0.2 ± 0.8	32.3 ± 0.6	20, 45, 55	19	
5596	74°15.0′	130°29.7′	25	2.2 ± 1.4	26.0 ± 4.2	10, 20	11	
5592	75°48.5′	130°29.7′	47	1.2 ± 1.2	29.0 ± 3.2	16, 25	11	

Таблица 1. Координаты и характеристика станций, горизонты и время экспозиции ловушек на буйковых станциях

* Средние ± SD для столба воды и за время экспозиции.

Таблица 2. Средние ± SD для столба воды величины численности (N) и продукции (P) бактерий (BAC), гетеротрофных нанофлагеллят (HNF), вирусов (VIR) на буйковых станциях

Станция	BAC	HI	NF	VIR				
	N*,	P**,	N*, 1	N*,	P**,			
	10° кл мл ⁻¹	10 ³ кл мл ⁻¹ сут ⁻¹ кл мл ⁻¹		10° вир мл ⁻¹	10° вир мл ⁻¹ сут ⁻¹			
Восточно-Сибирское море								
5602	748 ± 227	446±219	456 ± 61	10.3 ± 4.0	316±229			
5606	602 ± 166	459 ± 100	316 ± 83	6.8 ± 1.8	208 ± 84			
Море Лаптевых								
5591	353 ± 209	55±41	183 ± 65	5.2 ± 1.8	55±42			
5590	385 ± 195	139 ± 58	143 ± 38	5.4 ± 0.6	55 ± 38			

Примечание: * - средние за время экспозиции величины, ** - величины получены в конце экспозиции.

частицах в BCM ($21 \pm 8 \times 10^6$ кл м⁻² сут⁻¹) и в МЛ (46±28 × 10⁶ кл м⁻² сут⁻¹) составляли, соответственно, $0.4 \pm 0.3\%$ и $1.5 \pm 1.4\%$ интегральной численности HNF в слое воды над ловушками (соответственно, 4.8±3.1 $и 4.8 \pm 2.1 \times 10^9$ кл м⁻² сут⁻¹). В ВСМ и МЛ средние величины численности VIR на тонуших частицах (соответственно, 280 ± 102 и $400 \pm 173 \times 10^9$ вирусов M^{-2} су T^{-1}) были также на два порядка ниже интегральных величин численности вирусов в слое воды над ловушками (соответственно, 186 ± 49 и $188 \pm 79 \times 10^{12}$ вирусов м⁻² сут⁻¹) и составляли, соответственно, 5.8±2.0% (пределы: 3.5-9.0%) и 14.3±6.2% (пределы: 7.1-21.9%) интегральной суточной продукции вирусов в слое воды над ловушками (соответственно, 5.6±1.5 и $2.8 \pm 0.7 \times 10^{12}$ вирусов м⁻² сут⁻¹).

Среди внеклеточных вирусов, ассоциированных с тонущими частицами, присутствовали вирусы, прикрепленные к поверхности частиц; свободные вирусы, обитающие в порах крупных частиц; вирусы, прикрепленные к клеткам бактерий (рис. 2). В МЛ плотность ВАС и плотность HNF в общей массе осадочного вещества (соответственно, $0.17 \pm 0.07 \times 10^9$ кл г⁻¹ и $0.14 \pm 0.07 \times 10^6$ кл г⁻¹) были выше таковых в ВСМ (соответственно, $0.11 \pm 0.05 \times 10^9$ кл г⁻¹ и $0.10 \pm 0.08 \times 10^6$ кл г⁻¹). Плотность VIR в осадочном веществе в МЛ $(1.0 \pm 0.7 \times 10^9$ вир г⁻¹) была ниже, чем в ВСМ $(1.7 \pm 1.6 \times 10^9$ вир г⁻¹) (табл. 3).

Поток микроорганизмов и вирусов в ВСМ увеличивался с глубиной (табл. 2). Поток ВАС и HNF, в среднем для столба воды, в исследованных участках шельфа были близки, а поток VIR вне зоны влияния р. Индигирки был в 2.7 раза выше, чем в зоне плюма реки (табл. 3).

В МЛ величины вертикальных потоков ВАС и HNF, в среднем, были выше на станциях, расположенных вблизи устья р. Хатанги и дельты р. Лены, чем на более удаленных станциях, соответственно, в 2.0–2.4 раз и 1.6–1.9 раз (табл. 3). Значимые положительные корреляции обнаружены между ОМ и BAC (r = 0.92; n = 13, p < 0.05) и между ОМ и HNF (r = 0.70; n = 13, p < 0.05). Более слабая положительная



Рис. 2. Электронные микрофотографии делящихся бактерий (a, b), свободных вирусов (b, c), вирусов, прикрепленных к клеткам бактерий (d), вирусов, прикрепленных к поверхности детритных частиц (e, ∞), вирусов внутри инфицированных клеток бактерий (3, u), в микробных сообществах, ассоциированных с тонущими частицами.

Таблица 3. Вертикальные потоки осадочного вещества (OM) и вертикальные потоки бактерий (BAC), гетеротрофных нанофлагеллят (HNF), вирусов (VIR) и их плотность в веществе седиментационных ловушек, выраженная как численность микроорганизмов или вирусов в грамме осадочного вещества

Станция	Глубина, м	ОМ*, г м ⁻² сут ⁻¹	ВАС, 10 ⁹ кл м ⁻² сут ⁻¹	ВАС/ОМ, 10 ⁹ кл г ⁻¹	НNF, 10 ⁶ кл м ⁻² сут ⁻¹	НNF/OM, 10 ⁶ кл г ⁻¹	VIR, 10 ⁹ вир м ⁻² сут ⁻¹	VIR/OM, 10 ⁹ вир г ⁻¹	
			Boci	гочно-Сибир	оское море				
5(02	10	246	23	0.093	10.0	0.041	160	0.65	
3002	18	286	39	0.136	33.3	0.117	200	0.70	
5606	20	80	15	0.186	18.7	0.234	360	4.5	
3000	35	538	49	0.04	19.5	0.036	400	0.7	
Море Лаптевых									
550(10	1042.7	180	0.172	136.4	0.131	280	0.27	
3390	20	1650.0	137	0.08	121.2	0.074	400	0.24	
5502	15	618.4	79	0.127	106.1	0.172	620	1.00	
3392	25	198.2	49	0.248	26.5	0.133	420	2.12	
5591	15	349.4	78	0.224	83.3	0.238	280	0.80	
	30	1607.6	169	0.105	28.9	0.018	480	0.30	
	20	305.3	96	0.316	78.9	0.258	700	2.29	
5590	45	132.6	23	0.171	21.9	0.165	220	1.66	
	55	667.4	66	0.099	17.6	0.026	320	0.48	

* Данные Дриц и др., 2019 [2]; Drits et al., 2021 [16].

корреляция наблюдалась между ОМ и VIR (*r* = 0.43; *n* = 13, *p* < 0.05)

В популяциях бактерий, ассоциированных с тонущими частицами, обнаружено значительное количество делящихся бактерий (рис. 2). Доля деляшихся бактерий в их обшей численности (BACd/BAC) в материалах ловушек уменьшалась с глубиной. Средняя величина численности делящихся бактерий (BACd) в МЛ была выше, чем в BCM, но BACd/BAC в МЛ была ниже таковой в ВСМ (табл. 4). В популяциях бактерий, ассоциированных с тонущими частицами, большое количество бактерий было инфицировано вирусами (рис. 2). Количество зрелых фагов в бактериальной клетке (BS) колебалось от 4 вир клет- κv^{-1} до 45 вир клет κv^{-1} . Средние величины BS в ВСМ, в восточной части МЛ и западной части МЛ составили, соответственно, 11 ± 2 вир клет ky^{-1} , 10 ± 2 вир клет ky^{-1} , 10 ± 2 вир клет ky^{-1} .

Доля видимых инфицированных бактерий в общей численности бактерий (VIC/BAC) и доля всех инфицированных бактерий в общей численности бактерий (IC/BAC) были, в среднем, немного ниже в участках шельфа, в большей степени подверженных влиянию стоков рек, тогда как потоки численности внутриклеточных вирусов (VIRB) в этих участках были выше (табл. 4). Средние величины VIC и IC в МЛ были выше таковых в ВСМ. В тоже время величины VIC/BAC и IC/BAC в МЛ и в ВСМ были близкими (табл. 4).

Величины среднего объема и содержания органического углерода в клетке бактерий, прикрепленных к тонушим частицам в водах участков шельфа, принимающих стоки разных рек, различались: район р. Индигирки -0.050 ± 0.011 мкм³ и 14 \pm 2 фг С клетку⁻¹, район р. Хатанги – 0.068 \pm 0.014 мкм³ и 17 \pm 2 фг С клетку⁻¹, район р. Лены -0.044 ± 0.016 мкм³ и 12 ± 3 фг С клетку⁻¹. Средний объем клеток ГНФ в этих районах составил, соответственно, 61 ± 4 мкм³, 51 ± 12 мкм³, 51 ± 9 мкм³. В исследованных районах Сибирского шельфа величина потока углерода бактерий (ВАСС) изменялась в пределах 0.3-3.3 (в среднем 1.3±0.9) мг С м⁻² сут⁻¹) или 0.6–4.2% (в среднем 1.6±1.0%) вертикального потока углерода (ОС), величина потока углерода гетеротрофных нанофлагеллят (HNFC) изменялась в пределах 0.2-1.9 (в среднем 0.7 ± 0.5) мг С м⁻² сvт⁻¹) или 0.3-2.5% (в среднем $0.8\pm0.6\%$) ОС, величина потока углерода вирусов (VIRC) изменялась в пределах 0.1–0.5 (в среднем 0.3±0.1) мг С м⁻² сут⁻¹)

Станция	Глубина, м	ВАСd, 10 ⁹ кл мС ⁻² сут ⁻¹	BACd/BAC, %	VIC, 10 ⁹ кл м ⁻² сут ⁻¹	VIC/BAC, %	IC, 10 ⁹ кл м ⁻² сут ⁻¹	IC/BAC, %	VIRB, 10 ⁹ вир м ⁻² сут ⁻¹			
	Восточно-Сибирское море										
5602	10	1.2	5.0	0.3	1.2	1.9	8.2	20			
	18	1.8	4.5	0.7	1.9	4.9	12.7	40			
5(0)	20	0.8	5.7	0.4	2.5	2.4	16.3	33			
5000	35	0.8	4.0	0.3	1.5	2.2	10.1	23			
Средни	ie±SD	1.2 ± 0.4	4.8 ± 0.6	0.4 ± 0.2	1.8 ± 0.5	2.8 ± 1.2	11.8 ± 3.0	29 ± 8			
Море Лаптевых											
5596	10	6.6	3.7	2.2	1.2	14.7	8.2	132			
	20	3.6	2.6	2.1	1.5	13.9	10.1	165			
5502	15	3.1	3.9	1.9	2.5	12.8	16.3	153			
5592	25	1.4	2.9	1.1	2.2	7.1	14.5	75			
5591	15	3.3	4.2	1.6	2.1	10.9	13.9	86			
	30	5.1	3.0	2.7	1.6	19.4	11.5	195			
	20	4.3	4.5	1.8	1.9	12.2	12.7	208			
5590	45	1.0	4.6	0.3	1.5	2.4	10.1	17			
	55	3.3	4.0	1.9	2.8	12.0	18.1	109			
Средние ± SD		3.5 ± 1.6	3.7 ± 0.7	$1.7\!\pm\!0.6$	1.9 ± 0.5	11.7 ± 4.5	12.8 ± 3.0	127 ± 58			

Таблица 4. Вертикальные потоки численности делящихся клеток бактерий (BACd), численности видимых инфицированных клеток бактерий (VIC), численности всех инфицированных клеток бактерий (IC), численности вирусов внутри клеток бактерий (VIRB)

или 0.2–1.1% (в среднем 0.3 \pm 0.2%) ОС. Максимальные величины потоков углерода микроорганизмов обнаружены на станциях, расположенных вблизи устьев рек (табл. 5). Вклад ВАС в ОС в среднем для исследованных участков шельфа в ВСМ, в западной части МЛ, в восточной части МЛ составил, соответственно, 1.9 \pm 1.1%, 1.1 \pm 0.3%; вклад HNF – соответственно, 1.0 \pm 0.4%, 1.3 \pm 1.1%, 0.5 \pm 0.1%; вклад VIR – соответственно, 0.6 \pm 0.4%, 0.3 \pm 0.1%, 0.2 \pm 0.09%.

ОБСУЖДЕНИЕ

Во время транспортировки на дно большинство органических частиц колонизируются микроорганизмами и одновременно разлагаются присоединенными к ним бактериями [11]. Результаты наших исследований показали, что гетеротрофные бактерии являются многочисленным и активным компонентом микробных сообществ, ассоциированных с оседающими на дно органическими частицами, составляя, в среднем, в ВСМ 56.9±17.6% и в МЛ 59.0±5.7% биомассы микробного сообщества. Плотность бактерий в осадочном веществе седиментационных ловушек на шельфе ВСМ и МЛ (0.04 -0.32×10^9 кл г⁻¹) оказалась соизмеримой с таковой, полученной в Балтийском море на глубинах 10-18 м $(0.2-0.6 \times 10^9 \text{ кл г}^{-1})$ [19], и существенно ниже плотности бактерий в веществе ловушек в прибрежных водах Атлантического океана в районе Нью-Йорка (8–85 × 10^9 кл г⁻¹) [17].

Вклад бактерий в вертикальный поток углерода на шельфе сибирских арктических морей колебался от 0.6 до 4.2% суточного потока ОС. Немногочисленные количественные оценки бактериальной массы на тонущих частицах (рассчитанные по численности и объемам клеток бактерий) показали, что вклад бактерий в вертикальный поток органического углерода в глубоководных районах океана составлял от 1% до 4% [17, 34].

Ю. Шен с соавторами [31] полагают, что исследования, основанные только на подсчете бактериальных клеток, не полностью учитывают количество бактериального вещества, накапливаемого на тонущих частицах, и оценки, основанные только на численности интактных клеток, вероятно, показывают нижнюю границу фактического экспорта бактериального материала на дно. Используя специфические для бактерий маркеры (D-аминокислоты) в многолетней ловушке в Тихом океане (1200 м), авторы [31] определили, что органический углерод бактериального происхождения составлял от 4 до 19% от общего количества тонущего органического углерода, что примерно на порядок выше оценок, полученных при подсчете бактериальных клеток. Поскольку в нашей работе ловушки были установлены на значительно меньших глубинах и срок экспози-

Таблица 5. Вертикальный поток (мг С м⁻² сут⁻¹) бактерий (ВАСС), гетеротрофных нанофлагеллят (HNFC), вирусов (VIRC) и вклад этих компонентов в поток органического углерода (ОС, мг С м⁻² сут⁻¹)

Станция	Глубина, м	OC	BACC	BACC/OC, %	HNFC	HNFC/OC, %	VIRC	VIRC/OC, %		
Восточно-Сибирское море										
5602	10	49.0	0.30	0.6	0.15	0.3	0.08	0.2		
	18	49.2	2.05	4.2	0.20	0.4	0.14	0.3		
5606	20	15.8	0.25	1.6	0.16	1.0	0.18	1.1		
3000	35	33.4	0.33	1.0	0.24	0.7	0.20	0.6		
Море Лаптевых										
5596	10	105.3	2.44	2.3	1.89	1.8	0.15	0.2		
	20	52.8	1.82	3.4	1.26	2.4	0.22	0.4		
5502	15	205.9	1.19	0.6	0.92	0.4	0.33	0.2		
5592	25	77.9	0.83	1.1	0.50	0.6	0.20	0.3		
5591	15	83.2	0.93	1.1	0.35	0.4	0.15	0.2		
	30	211.9	3.27	1.5	1.45	0.7	0.50	0.2		
	20	138.0	1.75	1.3	0.53	0.4	0.37	0.3		
5590	45	62.8	0.43	0.7	0.18	0.3	0.11	0.1		
	55	144.8	1.19	0.8	0.47	0.3	0.18	0.1		

* Данные Дриц и др., 2019 [2]; Drits et al., 2021 [16].

ции был небольшой, можно ожидать, что в нашем исследовании разница между количеством органического углерода только живых бактерий (УЖБ) и суммарным количеством УЖБ и «неживого» органического углерода бактериального происхождения, накопленного на тонущих частицах за время экспозиции (прижизненные выделения бактерий, органический углерод лизированных бактерий и неусвоенный простейшими в процессе питания), будет не столь значительной. В МЛ поступление на дно прикрепленных бактерий в количестве $97 \pm 50 \times 10^9$ кл м⁻² сут⁻¹ увеличит численность бактериобентоса в верхнем 2-см слое донных осадков $6 \pm 2 \times 10^{12}$ кл м⁻² [23] лишь на 0.02%.

Гетеротрофные нанофлагелляты могут быстро заселять тонущие частицы, где они активно потребляют бактерий и таким образом влияют на динамику прикрепленных микробных сообществ и, следовательно, на судьбу тонущих частиц [22]. В исследованных районах шельфа сибирских морей вклад гетеротрофных нанофлагеллят в биомассу прикрепленных микробных сообществ составил, в среднем, в ВСМ 23.7±8.9% и в МЛ $30.4 \pm 7.1\%$. В восточной части северного района Тихого океана гетеротрофные нанофлагелляты также были существенным компонентом микробного сообщества тонущих частиц и достигали 25% от общей биомассы микробного сообщества [33]. В МЛ поступающие на дно прикрепленные HNF в количестве $69 \pm 44 \times 10^6$ кл м⁻² сут⁻¹) могло увеличить численность HNF в верхнем 2 см слое донных осадков ($6 \pm 4 \times 10^9$ кл м⁻² сут⁻¹) на 0.1% [4].

Наши исследования обнаружили в составе тонущих частиц большое количество вирусных частиц, которые могли опускаться на дно не только как внеклеточные вирусы, но и как вирусы, находящиеся внутри инфицированных бактериальных клеток. Вклад всех вирусов в биомассу прикрепленных микробных сообществ составил, в среднем, в ВСМ 19.4±9.6% и в МЛ 10.6±3.6%. Отношение численности вирусов к численности бактерий в прикрепленных микробных сообществах (12.0±7.4) было заметно выше, чем в окружающей воде 3.4 ± 1.2 [23]. Доля бактерий, содержащих видимых зрелых фагов, в общей численности прикрепленных бактерий в исследованных водах варьировала в пределах 1.2-2.8%. Средние величины частоты видимых инфицированных бактерий в популяциях прикрепленных бактерий в ВСМ и МЛ (соответственно, $1.8 \pm 0.4\%$ и $1.9 \pm 0.5\%$) оказались заметно выше таковых в популяциях бактерий в окружающей водной среде (соответственно, 1.1±0. и 0.8±0.3%) [23, 24]. По нашим расчетам вирус-индуцированная смертность прикрепленных бактерий в ВСМ и МЛ изменялась в пределах 10–26% суточной продукции бактерий. В северо-восточной части Тихого океана, где от 0.7 до 3.7% общей численности бактерий в оседающих частицах содержали зрелых фагов и от 2 до 37% бактерий, ассоциированных с этими частицами, могли погибнуть в результате вирусного лизиса [30].

В период наших работ район исследований в ВСМ находился под масштабным влиянием речного стока р. Индигирки [2], а районы исследований в МЛ под влиянием речного стока рек Хатанги и Лены [16]. Влияние материкового стока проявилось, прежде всего, в увеличении потока органического углерода гетеротрофных микроорганизмов в этих районах. Согласно нашим данным, в ВСМ поток органического углерода гетеротрофных микроорганизмов на глубине 18 м в зоне речного плюма р. Индигирки $(2.31 \text{ мг C } \text{м}^{-2} \text{ сут}^{-1})$ был в 3.3 раз выше, чем за пределами его распространения на глубине 35 м $(0.69 \text{ мг C } \text{м}^{-2} \text{ сут}^{-1})$. В восточной части МЛ поток органического углерода микроорганизмов на глубине 20 м в зоне речного плюма р. Лены $(3.17 \text{ мг C } \text{м}^{-2} \text{ сут}^{-1})$ был в 2.2 раз выше, чем за его пределами на глубине 25 м (1.41 мг С м⁻² сут⁻¹). В западной части МЛ поток органического углерода микроорганизмов на глубине 30 м в зоне речного плюма р. Хатанги (4.92 мг С м⁻² сут⁻¹) был в 7.4 раз выше, чем за его пределами на глубине 45 м (0.66 мг С м⁻² сут⁻¹).

В ВСМ суммарная доля гетеротрофных микроорганизмов и вирусов в потоке ОУ составила, в среднем, 2.7±1.4% (пределы 1.0-4.7%) и была выше доли фитопланктона (около 1% потока ОУ), но значительно ниже вклада фекальных пеллет (ФП) и некрозоопланктона (НЗ). В области распространения речного плюма р. Индигирки доминировали ФП (12-17% потока ОУ), на морском шельфе вне зоны влияния материкового стока доминировал некрозоопланктон (30-50% потока ОУ) [2]. В МЛ суммарная доля гетеротрофных микроорганизмов и вирусов в потоке ОУ. в среднем, 2.4±1.6% (пределы 1.1-6.0%) также была выше суммарной доли водорослей и раковинных инфузорий (в среднем, 2.0 ±2.9%), но ниже вклада $\Phi\Pi$ (в среднем, 5.3±3.2) в поток ОУ [16].

Полученные результаты позволили впервые оценить численность бактерий, гетеротрофных нанофлагеллят и вирусов в осадочном веществе и оценить их вклад в биоседиментацию органического углерода на шельфе ВСМ и МЛ. В период исследования, величины суммарных вертикальных потоков углерода микроорганизмов и вирусов были невысокими. Максимальные величины потоков обнаружены вблизи дельты р. Лены и устьев рек Хатанги и Индигирки. Сообщества бактерий и вирусов, колонизирующие тонущие органические частицы, судя по высоким величинам частоты леляшихся клеток и частоты инфицированных клеток бактерий, активно функционировали, тем самым играя существенную роль в процессах реминерализации. Кроме того, тонущие частицы выступают векторами распространения жизнеспособных микробных сообществ от поверхности до морских глубин и дна, тем самым влияя на структуру и функционирование глубоководных микробных сообществ.

Источники финансирования. Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (Государственное задание № 124032500012-6) и Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Государственное задание № FMWE-2024-0021). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

Благодарности. Авторы настоящей работы выражают благодарность сборщикам материала, отобравшим пробы в ходе 69 рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш», А.В. Дрицу, И.Н. Сухановой, Е.Г. Арашкевич, А.Ф. Пастернак, М.Д. Кравчишиной, В.А. Сергеевой. Авторы благодарны сотрудникам Центра электронной микроскопии ИБВВ РАН С.И. Метелеву, Г.В. Быкову, З.Л. Пановой за помощь в приготовлении препаратов для электронной микроскопии.

Соблюдение этических стандартов. В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов. Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Дриц А.В., Кравчишина М.Д., Пастернак А.Ф. и др. Роль зоопланктона в вертикальном потоке вещества в Карском море и море Лаптевых в осенний сезон // Океанология. 2017. Т. 57. № 6. С. 934–948. https://doi.org/10.7868/S0030157417060089
- Дриц А.В., Пастернак А.Ф., Кравчишина М.Д. и др. Роль планктона в вертикальном потоке вещества на шельфе Восточно-Сибирского моря // Океанология. 2019. Т. 59. № 5. С. 746–754. https://doi.org/10.31857/S0030-1574595746-754

ОКЕАНОЛОГИЯ том 65 № 1 2025

- 3. Дриц А.В., Кравчишина М.Д., Суханова И.Н. и др. Сезонная изменчивость потока осадочного вещества на шельфе северной части Карского моря // Океанология. 2021. Т. 61. № 6. С. 984–993. https://doi.org/10.1134/S0001437021060217
- 4. Косолапова Н.Г., Косолапов Д.Б., Копылов А.И., Романенко А.В. Гетеротрофные нанофлагелляты в пелагиали и донных отложениях восточной части моря Лаптевых // Океанология. 2019. Т. 59. № 6. С. 974–986.

https://doi.org/10.31857/S0030-1574596974-986

- Лисицын А.П., Новигатский А.Н., Клювиткин А.А. и др. Потоки рассеянного вещества в Белом море, седиментационные обсерватории, новые направления изучения осадочного вещества // Система Белого моря. Т. 3. М.: Научный мир, 2013. С. 201–291.
- 6. Лукашин В.Н., Клювиткин А.А., Лисицын А.П., Новигатский А.Н. Малая седиментационная ловушка МСЛ-110 // Океанология. 2011. Т. 51. № 4. С. 746-750.
- Люцарев С.В., Сметанкин А.В. Определение углерода в водной взвеси // Методы исследования органического вещества в океане. М.: Наука, 1980. С. 46–50.
- Пастернак А.Ф., Дриц А.В., Кравчишина М.Д., Флинт М.В. Вклад зоопланктона в вертикальный поток вещества в морях Сибирской Арктики // Докл. РАН. 2017. Т. 477. № 3. С. 380–383. https://doi.org/10.7868/S086956521733026X
- 9. Суханова И.Н., Флинт М.В. Сезонная динамика вертикальных потоков фитопланктона, тинтиннид и стрекательных клеток кишечнополостных в Карском море // Океанология. 2022. Т. 62. № 6. С. 887–897.

https://doi.org/10.31857/S0030157422060120

 Alcolombri U., Peaudecent F.J., Fernandez V.I. et al. Sinking enhances the degradation of organic particles by marine bacteria // Nature Geoscience. 2021. V. 14. P. 775–780.

https://doi.org/10.1038/s41561-021-00817-x

- Azam F., Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems // Nat. Rev. Microbiol. 2007. V. 5. P. 782–791. https://doi.org/10.1038/nrmicro1747
- Baumas C., Bizic M. A focus on different types of organic matter particles and their significance in the open ocean carbon cycle // Progress in Oceanography. 2024. Vol. 224. P. e103233. https://doi.org/10.1016/j.pocean.2024.103233
- Binder B. Reconsidering the relationship between viral-ly induced bacterial mortality and frequency of infected cells // Aquat. Microb. Ecol. 1999. V. 18. P. 207–215. https://doi.org/10.3354/ame018207
- Børsheim K.Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for bacterivorous Monas sp. enriched from seawater // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. V. 36. P. 171–175. https://doi.org/10.3354/meps036171

99

 Caron D.A. Technique for enumeration of heterotro-phic and phototrophic nanoplankton, using epifluores-cence microscopy and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. 1983. V. 46. № 2. P. 491–498.

https://doi.org/10.1128/aem.46.2.491-498.1983

- Drits A.V., Pasternak A.F., Arashkevich E.G. et al. Influence of riverine discharge and timing of ice retreat on particle sedimentation patterns on the Laptev Sea shelf // J. Geo. Res. Ocean. 2021. V. 126. Art. e2021JC017462. https://doi.org/10.1029/2021JC017462
- Ducklow H.W., Hill S.M., Gardner W.G. Bacterial growth and the decomposition of particulate organic carbon collected in sediment traps // Continent. Shelf Res. 1985. V. 4. N4. P. 445–464. https://doi.org//10.1016/0278-4343(85)90004-4
- Fontanez K.M., Eppley J.M., Samo T.J. et al. Microbial community structure and function on sinking particles in the North Pacific Subtropical Gyre // Front Microbial. 2015. V. 6. Art. e469. https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.00469
- Iturriaga R. Bacterial activity related to sedimenting particulate matter // Mar. Biol. 1979. V. 55. P. 157–169. https://doi.org/10.1007/BF00396814
- Jiao N., Hernal G.J., Hansell D.A. et al. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Longterm carbon storage in the global ocean // Nat. Rev. Microbiol. 2010. V. 8. P. 593–599.

https://doi.org/10.1038/nrmicro2386

 Jover L.F., Effler T.C., Buchan A. et al. The elemental composition of virus particles: implications for marine biogeochemical cycles // Nat. Rev. Microbiol. 2014. V. 12. P. 519–528. https://doi.org/10.1038/nrmicro3289

Kiørboe, T., Grossart, H.P., Ploug, H. et al. Particle-associated flagellates: swimming patters, colonization

- sociated flagellates: swimming patters, colonization rates and grazing on attached bacteria // Aquat. Microb. Ecol. 2004. V. 35. P. 141–152. https://doi.org/10.3354/ame035141
- Kopylov A.I., Zabotkina E.A., Romanenko A.V. et al. Viruses in the water column and the sediment of the eastern part of the Laptev Sea // Est. Coast. Shelf Sci. 2020. V. 242. Art. e106836. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106836
- Kopylov A.I., Zabotkina E.A., Kosolapov D.B. et al. Viruses and viral infection of heterotrophic prokaryotes in shelf waters of the western part of the East Siberian Sea // J. Mar. Sys. 2021. V. 218. Art. e103544. https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2021.103544
- 25. Luo E., Leu A.O., Eppley J.M. et al. Diversity and origins of bacterial and archaeal viruses on sinking parti-

cles reaching the abyssal ocean // ISME J. 2022. V. 16. P. 1668–1675.

https://doi.org/10.1038/s41396-022-01224-9

 Mestre M., Ruiz-Gonzalez C., Logares R. et al. Sinking particles promote vertical connectivity in the ocean microbiome // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2018. V. 115. P. E6799–E6807.

https://doi.org/10.1073/pnas.1802470115

Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria. In Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology, ed. Kemp, P. F., Cole, J. J., Sherr, B. F., Sherr, E.B. Lewis Publ.: Boca Raton, 1993. P. 303–308.

https://doi.org/10.1201/9780203752746-36

 Passow U., Carlson C.A. The biological pump in a high CO₂ world // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2012. V. 470. P. 249–271. https://doi.org/10.3354/meps09985

 Porter K.G., Feig Y.S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. № 5. P. 943–948. https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943

- Proctor L.M., Fuhrman J.A. Roles of viral infection in organic particles flux // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1991. V. 69. P. 133–142.
- Shen Y., Guilderson T.P., Chavez F.P., McCarthy D. Important contribution of bacteria carbon and nitrogen to sinking particle export // Geophys. Res. Lett. 2023. V. 50. e11.

https://doi.org/10.1029/2022GL102485

- Suttle C.A. Enumeration and isolation of virus. In: Kemp P.F., Cole J.J., Sherr B.F., Sherr E.B. (Eds). Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. 1st Ed: Lewis Publisher: Boca Raton, 1993. 121–13 pp.
- Taylor G.Y., Kari D.M., Pace M.L. Impact of bacteria and zooflagellates on the composition of sinking particles: an *in situ* experiment // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V. 29. № 2. P. 144–155.
- Turley C., Mackie P. Biogeochemical significance of attached and free-living bacteria and the flux of particles in the NE Atlantic Ocean // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1994. V. 115. P. 191–203. https://doi.org/10.3354/meps115191
- 35. Valencia B., Stukel M.R., Allen A.E. et al. Microbial communities with sinking particles across an environmental upwelling to the oligotrophic ocean // Deep Sea Res. P.I. Oceanogr. Res. Pap. 2022. V. 179. Art. e103668. https//doi.org/10/1016/j.dsr.2021.103668
- Wrobel B., Filippini M., Piwowarczyk J. et al. Low virus to prokaryote ratios in the cold: benthic viruses and prokaryotes in a subpolar marine ecosystem (Hornsund, Svalbard) // Int. Microbiol. 2013. V. 16. P. 45–52. https:// doi.org/10.2436/20.1501.01.179

ROLE OF MICROORGANISMS AND VIRUSES IN THE VERTICAL FLUX IN THE EAST SIBERIAN SEA AND LAPTEV SEA

A. I. Kopylov^{a, b, *}, E. A. Zabotkina^a, A. V. Romanenko^a, A. F. Sazhin^b, M. V. Flint^b

^a Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia ^b Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia * e-mail: kopylov@ibiw.ru

The study of the contribution of bacteria (BAC), heterotrophic nanoflagellates (HNF) and viruses (VIR) to vertical matter fluxes on the shelves of the East Siberian Sea (ESS) and the Laptev Sea (LS) was carried out using sediment traps placed on buoy stations at depths of 18–55 m for 4–19 days. The value of the total organic carbon flux (TOC) contained in the cells of bacteria (BAC), heterotrophic nanoflagellates (HNF) and virus particles (VIR) in the ESS varied from 0.5 to 2.4 mg C m⁻² day⁻¹ and amounted to 1.1–4.9% of the total TOC flux, in the LS – from 0.7 to 5.2 mg C m⁻² day⁻¹ and amounted to 1.1–6.2% of the total TOC flux. The maximum values of flows were measured near the Lena River delta, the mouths of the Khatanga and Indigirka Rivers. The contribution of BAC, GNF and VIR to the total biomass of the microbial community attached to sinking particles was, on average, 59±11%, and 28±8%, 13±9% for VSM and ML, respectively.

Keywords: East Siberian Sea, Laptev Sea, vertical fluxes of particulate matter, bacteria, heterotropic nanoflagellates, viruses