

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ И ВИРУСЫ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ АРХИПЕЛАГА СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ (АРКТИКА) В ПЕРИОД ТАЯНИЯ ЛЕДНИКОВ

А. И. Копылов^{1*}, Е. А. Заботкина¹, А. В. Романенко¹,
Н. Д. Романова², А. Ф. Сажин²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук,
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109;

² Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН,
Россия, 117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36,

*e-mail: kopylov@ibiw.ru

Впервые получены количественные данные о бактериях, гетеротрофных нанофлагеллятах и вирусах в прибрежных водах архипелага Северная Земля. Исследования проводили в августе–сентябре 2019 г. в рейсе НИС «Профессор Молчанов». Численность бактерий (N_B), гетеротрофных нанофлагеллят (N_F) и свободных вирусов (N_{VF}) изменялась в широких пределах: соответственно $(1.0\text{--}9.1) \times 10^5$ кл. мл⁻¹, $(84\text{--}502)$ кл. мл⁻¹, $(3.5\text{--}74.9) \times 10^5$ вир. мл⁻¹. В исследованных водах обнаружены положительная корреляция между N_B и температурой воды ($R = 0.69$, $n = 30$, $p < 0.05$) и отрицательная корреляция между N_B и соленостью воды ($R = -0.67$, $n = 30$, $p < 0.05$). Между величинами N_B и N_F наблюдалась сильная положительная корреляция: $R = 0.86$, $n = 30$, $p < 0.05$. Частота видимых инфицированных бактерий ($FVIC$) и вирус-индуцированная смертность бактерий (VMB) менялись от 0.7 до 3.9 % N_B и от 5.3 до 39.2 % продукции бактерий. Величины $FVIC$ и VMB в прибрежных водах архипелага, в среднем, оказались существенно выше таковых в открытых водах Карского моря и моря Лаптевых. Показано, что поступление вместе с ледниковым стоком большого количества взвеси снижает смертность бактерий, вызванную вирусным лизисом, поскольку значительное количество вирусных частиц адсорбируется на частицах взвеси и теряет активность.

Ключевые слова: бактериопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты, вириопланктон, вирусная инфекция, вирусный лизис бактерий, прибрежные воды, архипелаг Северная Земля, Арктика

Введение

Среднегодовая температура в Арктике в последние десятилетия росла примерно в два раза быстрее, чем глобальная температура, и ожидается, что в течение XXI века она увеличится в среднем на 8.5 ± 2.1 °C (Bintanja, Andry, 2017). Продолжающееся потепление оказывает глубокое влияние на компоненты экологического баланса Северного Ледовитого океана. Процессы таяния вечномерзлых почв, ледников и ледяных щитов могут быть генераторами значительного количества растворенного органического вещества – дополнительного субстрата для развития гетеротрофных микроорганизмов в Арктике (Nguyen et al., 2022). В прибрежных экосистемах, помимо

повышения температуры и колебаний солености, часто наблюдается увеличение мутности воды из-за поступления твердых частиц с суши в составе ледникового и речного стоков (Maat et al., 2019a).

Гетеротрофные прокариоты (бактерии и археи) – основной компонент микробных пищевых сетей – часто доминируя в сообществе арктического планктона, играют ключевую роль в биогеохимических циклах и потоках энергии в морских экосистемах (Azam, 1998). Основной причиной смертности гетеротрофных прокариот является потребление их микропланктоном и лизис вирусами. Гетеротрофные прокариоты используют для роста растворенное органическое вещество (РОВ), затем значительное их количество поглощается простейшими (в основном гетеротрофными нанофлагеллятами) и многоклеточными тонкими фильтраторами, которые в свою очередь потребляются более крупными организмами. В данной трофической цепи происходит передача органического вещества на более высокие уровни планктонной пищевой сети (Kirchman et al., 2009). В результате вирусного лизиса содержимое лизированных клеток поступает в водную среду, пополняя запасы растворенного и взвешенного органического вещества, т. е. остается в пределах микробной петли и стимулирует рост неинфицированных прокариот (Weinbauer, 2004; Weinbauer et al., 2009). Эта вирус-индуцированная трансформация органического вещества живых микробных клеток в РОВ, так называемый «вирусный шунт», сокращает объемы углерода, передаваемого на более высокие трофические уровни (Weinbauer, 2004). Процессы, участвующие в биогеохимическом круговороте углерода, во многом регулируются температурой, и, как следствие, вероятно, претерпевают значительные изменения в теплеющем Северном Ледовитом океане (Kirchman et al., 2009). Поскольку ключевую роль в биогеохимических циклах водных экосистем играют микроорганизмы, то перестройку в их сообществах во всей арктической экосистеме можно рассматривать как первый сигнал перемен, вызванных эффектами потепления климата (Caruso et al., 2016; Nguyen et al., 2022). В этом контексте мониторинг численности и функционирования микроорганизмов и вирусов может представлять собой ключевую стратегию для более глубокого понимания эволюции арктической экосистемы и прогнозирования будущей трансформации биогеохимии арктической воды при различных сценариях глобальных изменений (Pomeroy et al., 1990; Sarmiento et al., 2010).

Крупный островной архипелаг Северная Земля (площадь более 37 000 км²) расположен на границе Карского моря и моря Лаптевых. Ледниковый покров архипелага Северная Земля – один из наиболее крупных очагов современного оледенения Российской Арктики (Хромова и др., 2021). На островах архипелага насчитывается свыше 20 ледников покровного типа, занимающих 47.6 % его площади. Прибрежная зона архипелага относится к наименее изученным с гидробиологической точки зрения районам. Исследования гетеротрофных микроорганизмов и вирусов в этом участке Сибирской Арктики ранее не проводились, что определило актуальность наших исследований. Цель данной работы: изучение структурно-функциональных параметров вириопланктона, прокариот и простейших, анализ особенностей пространственного

распределения этих организмов с количественной оценкой трофических связей между ними в период арктического лета.

Материалы и методы

Исследования проводились во время экспедиции «Открытый Океан – Архипелаги Арктики – 2019» на НИС «Профессор Молчанов» в период с 22 августа по 7 сентября 2019 г. Отбор проб воды для микробиологических анализов на глубоководных станциях проводили с борта судна с 3–5 горизонтов 5-литровыми батометрами Нискина комплекса «Rozett», на мелководных станциях – с моторной лодки в поверхностном слое (0.5 м) стерильными емкостями. Для измерения термогалинных характеристик вод использовали CTD-зонд SBE 19 plus V2 #7131. Для определения концентрации взвеси пробу воды объемом 5–20 мл фильтровали под вакуумом на мембранные фильтры с диаметром пор 0.45 мкм. Количество взвеси определяли по весовой разнице отмытых от морской соли и высушенных мембранных фильтров с взвесью и чистых (контрольных) фильтров. Точность взвешивания составляла 0.1 мг.

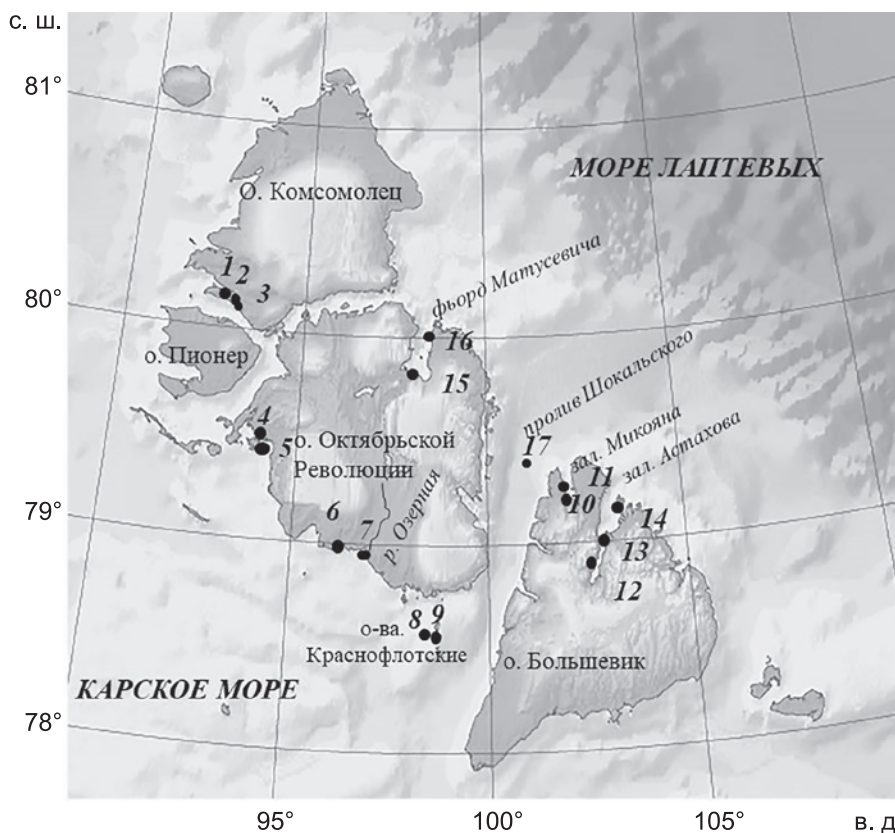


Рис. 1 – Карта-схема станций отбора проб морской воды в акватории архипелага Северная Земля

В прибрежных водах у островов архипелага Северная Земля было выполнено 17 станций (рисунок 1, таблица 1): 9 станций в Карском море (ст. 1 – участок,

принимающий талые воды ледника Академии наук, о. Комсомолец; ст. 2 – внешняя сторона фронта стоковых вод ледника Академии наук, о. Комсомолец; ст. 3 – залив Ковалевской, о. Комсомолец; ст. 4 – северный берег залива Панфиловцев, о. Октябрьской Революции; ст. 5 – залив Панфиловцев, о. Октябрьской Революции; ст. 6 – лагуна, о. Октябрьской Революции; ст. 7 – воды, близ устья р. Озерная, о. Октябрьской Революции; ст. 8, 9 – у о. Большой, Краснофлотские острова) и 8 станций в море Лаптевых (ст. 10, 11 – залив Микояна, о. Большевик; ст. 12, 13, 14 – залив Ахматова, о. Большевик; ст. 15, 16 – фьорд Матусевича, о. Комсомолец; ст. 17 – восточный вход в пролив Шокальского).

Табл. 1 – Характеристика станций, выполненных в прибрежье архипелага Северная Земля в августе–сентябре 2019 г.

№ стан- ции	Координаты		Максимальная глубина, м	Глубины отбора проб, м	Температура, °С	S, psu	Взвесь, мг л ⁻¹
	с. ш.	в. д.					
Карское море							
1	80°21′	92°46′	12.7	0.5	2.0	23.0	1020
2	нд*	нд	20.6	0.5	1.5	27.0	65
3	80°17′	92°87′	4.5	0.5	3.0	26.0	47
4	79°42′	94°07′	15.0	0.5	0.5	26.0	65
				14.0	−0.2	30.3	43
5	79°45′	94°31′	10.0	0.5	0.8	26.5	85
				8.0	−0.5	27.7	57
6	79°00′	96°36′	1.0	0.5	0.8	29.0	60
7	78°99′	96°32′	15.0	0.5	3.7	24.5	70
				8.0	1.2	26.8	55
8	78°63′	98°72′	7.0	0.5	1.2	29.0	75
9	78°59′	98°71′	47.0	0.5	1	29.1	85
				45.0	−0.9	32.8	45
Море Лаптевых							
10	79°25′	102°19′	23.0	0.5	1.8	30.0	95
				21.0	0.9	32.0	63
11	79°34′	103°38′	43.0	0.5	1.6	32.0	90
				40.0	0.9	32.0	60
12	нд	нд	3.0	0.5	1.5	22.7	100
13	79°06′	103°08′	27.0	0.5	1.0	25.6	90
				25.0	−0.5	33.1	90
14	78°87′	102°65′	23.0	0.5	0.6	25.6	51
				21.0	−1.0	33.1	45
15	80°04′	98°53′	113.0	0.5	−0.5	27.9	15
				70.0	−1.2	34.0	21
16	80°06′	98°31′	260.0	0.5	−0.2	31.6	18
				70.0	−1.2	34.0	12
				200	−1.3	34.5	40
17	79°41′	101°74′	260.0	0	1.2	28.7	7
				10.0	−0.3	30.4	8
				18.0	−0.8	31.6	12

*Примечание: нд – нет данных.

Численность и размеры гетеротрофных прокариот определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя DAPI и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.17 мкм (ОИЯИ, Россия) (Porter, Feig, 1980). Поскольку данный метод учета численности гетеротрофных прокариот не позволяет разделять домены архей и бактерий, то в настоящей статье при использовании терминов «бактерии» и «бактериопланктон» подразумеваются все гетеротрофные прокариоты.

Объем профильтрованной пробы воды составлял 2–5 мл. Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX51 (Olympus, Japan) при увеличении $\times 1000$, соединенным с цифровой камерой “ColorView III” и персональным компьютером. Изображение преобразовывали в цифровую форму с помощью программного обеспечения “CellF” и использовали для последующего подсчета и измерения бактериальных клеток различной морфологии. На каждом фильтре подсчитывалось не менее 400 бактериальных клеток в 20–30 случайно выбранных полях зрения и измерялось не менее 100 клеток.

Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток. Содержание углерода в бактериальных клетках (C, фг C/кл.) рассчитывали по аллометрическому уравнению: $C = 120V^{0.72}$ (Norland, 1993).

Определение общей численности бактерий проводили в два этапа. На первом этапе в пробах воды определяли численность свободных бактерий, количество микроколоний и детритных частиц, заселенных бактериями. На втором этапе пробы воды, с добавленным в качестве диспергента пиродифосфатом натрия ($\text{Na}_4\text{P}_2\text{O}_7$), обрабатывали ультразвуком для определения общего количества бактериопланктона (Danovaro, Middelboe, 2010; Kopylov et al., 2020). По разнице между общей численностью бактериальных клеток и численностью свободных бактерий рассчитывали численность агрегированных бактерий (бактерий, ассоциированных с частицами взвеси и находящихся в составе микроколоний).

Удельную скорость роста бактерий (μ , сут⁻¹) определяли по величине частоты делящихся клеток (*FDC*, %), используя уравнение (Newell, Chrisian, 1981): $\ln \mu = 0.299FDC - 4.961$. Продукцию бактерий (P_B) рассчитывали как произведение удельной скорости роста и биомассы бактерий.

Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят (N_{HNF}) определяли с использованием флуорохрома примулина и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.45 мкм (Caron, 1983). Объем профильтрованной пробы воды составлял 5–10 мл. Препараты просматривали при увеличении $\times 1000$ под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51. На каждом фильтре подсчитывалось и измерялось не менее 100 флагеллят в 20–40 случайно выбранных полях зрения. Содержание углерода в сырой биомассе гетеротрофных нанофлагеллят принимали равным 22 % (Børsheim, Bratbak, 1987).

Для определения численности свободных вирусов, вирусов, прикрепленных к бактериям и частицам взвеси размером менее 2 мкм, количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (*Burst size*, (*BS*), вир. кл.⁻¹) и частоты видимых инфицированных вирусами бактериальных клеток (*FVIC*, % от общего количества бактерий)

использовали метод электронной трансмиссионной микроскопии (Suttle, 1993; Kopylov et al., 2023). Для расчета доли всех инфицированных клеток прокариот (FIC , % от общего количества бактерий) использовали уравнение: $FIC = 7.1FVIC - 22.5FVIC^2$. Вирус-индуцированную смертность бактерий ($VMБ$, % от продукции бактериопланктона), определяли по формуле: $VMБ = (FIC + 0.6FIC^2)/(1 - 1.2FIC)$ (Binder, 1999). Содержание углерода в 1 вирусной частице принимали равным 0.055 фг С (Steward et al., 2007).

Статистическая обработка данных проводилась с использованием пакета программ “STATISTICA 14”. Для корреляционного анализа использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Результаты

В период исследования наиболее высокие (3.0–3.7 °C) значения температуры воды обнаружены у острова Комсомолец, острова Октябрьской революции и близ устья р. Озерная. Наиболее низкие (–1.3–(–1.2) °C) – на глубинах 70–200 м во фьорде Матусевича. Минимальная (22.7–24.5 psu) соленость зафиксирована в районе стоков ледника Академии наук и на участке, прилегающем к устью р. Озерная, максимальная (34.0–34.5 psu) – на глубинах 70–200 м во фьорде Матусевича (таблица 1). Между температурой и соленостью воды обнаружена строгая отрицательная корреляция ($R = -0.74$, $n = 30$, $p < 0.05$).

Гетеротрофные бактерии

Пространственное распределение общей численности бактериопланктона (N_B) у островов архипелага было неравномерным (таблица 2). Со стороны Карского моря более высокие величины N_B ($(4.3-9.1) \times 10^5$ кл. мл^{–1}) обнаружены в поверхностных водах (залив Панфиловцев, устье р. Озерная, район, принимающий стоки ледника Академии наук), более низкие ($(1.0-1.7) \times 10^5$ кл. мл^{–1}) – в придонных водах в заливе Панфиловцев и водной толще у острова Большой. Со стороны моря Лаптевых максимальные ($(4.5-5.4) \times 10^5$ кл. мл^{–1}) значения N_B зафиксированы в поверхностном слое заливов Микояна и Ахматова, минимальные ($(1.9-2.6) \times 10^5$ кл. мл^{–1}) – по всей водной толще на выходе из залива Ахматова, в толще воды в районе входа в пролив Шокальского и на глубине 200 м во фьорде Матусевича. Средние значения N_B в прибрежных акваториях каждого из морей составили, соответственно, $(3.5 \pm 2.0) \times 10^5$ кл. мл^{–1} и $(3.7 \pm 0.9) \times 10^5$ кл. мл^{–1}. Между N_B и общим содержанием в воде взвешенного вещества существовала сильная положительная корреляция: $R = 0.84$, $n = 30$, $p < 0.05$.

Средний объем бактериальных клеток (V_B) изменялся от 0.024 мкм³ до 0.075 мкм³, и на станциях Карского моря (0.035 ± 0.009 мкм³) оказался ниже такового на станциях моря Лаптевых (0.046 ± 0.012 мкм³). Умеренная отрицательная связь обнаружена между V_B и температурой воды ($R = -0.54$, $n = 30$, $p < 0.05$), более слабая положительная – между V_B и соленостью воды ($R = 0.47$, $n = 30$, $p < 0.05$). Минимальная и максимальная

величины биомассы бактериопланктона (B_b) в исследованных водах различались на порядок (таблица 2). Со стороны Карского моря более высокие величины B_b ((5.0–10.1) мг С м⁻³) обнаружены в поверхностных водах в районе, принимающем стоки ледника Академии наук, и участке, принимающем стоки р. Озерная, более низкие ((1.0–2.0) мг С м⁻³) – в водной толще у острова Большой. Со стороны моря Лаптевых максимальные ((5.8–6.5) мг С м⁻³) значения B_b зафиксированы в поверхностном слое залива Ахматова и фьорда Матусевича, минимальные ((2.3–2.8) мг С м⁻³) – на глубине 200 м во фьорде Матусевича и на глубине 18 м в районе восточного входа в пролив Шокальского. Среднее значение показателя в Карском море и море Лаптевых составляло, соответственно, 3.7 ± 2.2 и 4.7 ± 1.2 мг С м⁻³. Установлены корреляционные связи N_b и B_b с температурой воды, соответственно, $R = 0.69$, $n = 30$, $p < 0.05$ и $R = 0.54$, $n = 30$, $p < 0.05$; и с соленостью, соответственно, $R = -0.67$, $n = 30$, $p < 0.05$ и $R = -0.57$, $n = 30$, $p < 0.05$.

Табл. 2 – Численность (N), биомасса (B) бактерий, гетеротрофных нанопланктон и вирусов в прибрежных водах архипелага Северная Земля

№ стан- ции	Глуби- на, м	Бактерии		ГНФ		Вирусы	
		N_B , ×10 ⁵ кл. мл ⁻¹	B_B , мг С м ⁻³	N_F , кл. мл ⁻¹	B_F , мг С м ⁻³	N_{VF} , ×10 ⁵ вир. мл ⁻¹	B_V , мг С м ⁻³
Карское море							
1	0	9.1	10.1	502	4.4	3.5	0.02
2	0	5.6	5.2	438	2.9	31.0	0.17
3	0	3.9	3.2	262	1.8	25.4	0.14
4	0	3.5	3.4	252	2.0	31.8	0.18
	14	2.6	3.9	189	1.7	36.1	0.20
5	0	4.3	4.5	379	2.5	64.7	0.36
	8	1.4	1.7	90	0.6	41.0	0.23
6	0	2.6	2.6	189	1.4	19.2	0.11
7	0	5.1	5.0	222	2.3	47.3	0.30
	9	3.4	4.6	126	1.0	32.7	0.18
8	0	3.1	2.9	252	1.6	48.4	0.27
9	0	1.0	1.0	90	0.5	17.4	0.10
	45	1.7	2.0	112	0.7	22.9	0.13
Море Лаптевых							
10	0	2.8	5.3	189	2.9	13.2	0.07
	21	3.4	4.8	126	1.3	11.2	0.06
11	0	4.6	4.5	189	1.8	63.2	0.35
	40	3.5	3.7	84	0.8	61.4	0.34
12	0	5.4	6.0	380	2.7	59.8	0.33
13	0	4.8	5.8	189	2.7	74.9	0.41
	25	4.4	5.1	88	1.1	63.5	0.35
14	0	2.6	2.9	230	1.9	60.9	0.34
	21	2.5	2.8	189	1.4	63.6	0.35
15	0	4.1	6.5	356	2.6	49.9	0.28
	70	3.5	5.3	189	2.7	37.1	0.21
16	0	4.0	5.0	126	0.9	41.6	0.23
	70	4.0	5.5	152	1.1	25.6	0.14
	200	2.5	2.3	94	1.0	35.6	0.20
17	0	2.7	3.2	153	1.3	49.7	0.25
	10	2.1	3.2	112	0.9	23.8	0.12
	18	1.9	2.8	100	0.9	22.0	0.11

На большинстве станций вклад агрегированных бактерий (на детрите и в микроколониях) в формирование общей численности бактериопланктона не превышал 5 %. В заливе Панфиловцев количество детритных частиц (размер 10–40 мкм), заселенных бактериями, достигало 6×10^3 частиц мл^{-1} , доля прикрепленных к ним бактерий составляла 24 % от общей численности бактериальных клеток. Последний показатель не превышал 9 % близ устья р. Озерная, где наравне с заселенным детритом присутствовали и бактериальные микроколонии (300 колоний мл^{-1}) размером до 300 мкм. Вплоть до средней части залива Ахматова концентрация детритных частиц (размер от 10 до 300 мкм) с прикрепленными бактериями составила 12×10^3 частиц мл^{-1} , доля агрегированных на них бактерий – 53 % общей численности бактериопланктона.

Частота делящихся клеток (ЧДК) на станциях изменялась в пределах 1.0–4.7 %. Располагая данными о ЧДК, рассчитали, что удельная скорость роста (μ) колебалась от 0.226–0.254 сут^{-1} (на глубине 25–200 м в заливе Ахматова и фьорде Матусевича) до 0.590–0.607 сут^{-1} (на участках, принимающих ледниковые и речные стоки, и на мелководьях залива Ахматова). В акваториях архипелага выявлена сильная положительная корреляция между μ и температурой воды ($R = 0.73$, $n = 30$, $p < 0.05$) и сильная отрицательная – между μ и соленостью воды ($R = -0.68$, $n = 30$, $p < 0.05$).

Расчет бактериальной продукции (P_B) показал, что ее величина изменялась от 0.3×10^5 до 3.3×10^5 кл. $\text{мл}^{-1}\text{сут}^{-1}$ и от 0.3 до 3.6 $\text{мг С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$. Максимальные показатели P_B наблюдались в районах, принимающих ледниковые и речные стоки и на мелководье залива Ахматова, где на фоне положительной температуры воды, высоких концентраций бактериопланктона и удельной скорости роста бактериопланктона значения P_B достигали $(2.7\text{--}3.2) \times 10^5$ кл. $\text{мл}^{-1}\text{сут}^{-1}$ и $(2.7\text{--}4.2)$ $\text{мг С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$. Минимальные величины P_B $(0.3\text{--}0.5) \times 10^5$ кл. $\text{мл}^{-1}\text{сут}^{-1}$ и $(0.3\text{--}0.6)$ $\text{мг С м}^{-3}\text{сут}^{-1}$ зафиксированы у острова Большой и во фьорде Матусевича на глубине 200 м. Во всех районах наблюдались сильная положительная корреляция между P_B и температурой воды ($R = 0.68$, $n = 30$, $p < 0.05$) и сильная отрицательная – между P_B и соленостью воды ($R = -0.70$, $n = 30$, $p < 0.05$). Время оборота численности бактерий (T_B) колебалось от 1.5 сут до 3.8 сут. Средние величины T_B в Карском море и море Лаптевых составили, соответственно, 2.7 ± 0.7 сут и 3.1 ± 0.7 сут. Минимальные значения T_B приурочены к мелководным зонам, максимальные – к водам у острова Большой и к глубоководным станциям.

Гетеротрофные нанофлагелляты

Численность (N_F) и биомасса (B_F) гетеротрофных нанофлагеллят (ГНФ) имели минимальные значения (84–90 кл. мл^{-1} и 0.5–0.8 мг С м^{-3}) в поверхностных водах у острова Большой и в придонных водах заливов Панфиловцев, Микояна и Ахматова. Максимальные значения (356–502 кл. мл^{-1} и 2.5–4.4 мг С м^{-3}) отмечены в зоне стока ледника Академии наук, в поверхностном слое залива Панфиловцев, фьорда Матусевича и внутренней части залива Ахматова (таблица 2). Между величинами N_B и N_F , а также между B_B и B_F обнаружены положительные корреляции, соответственно,

$R = 0.86$, $n = 30$, $p < 0.05$ и $R = 0.88$, $n = 30$, $p < 0.05$. Отношение численности бактериопланктона и численности ГНФ (N_B/N_F) варьировало в пределах 1130–5061, составляя в среднем $2\,002 \pm 966$. Средний объем клетки ГНФ изменялся от 27 мкм³ до 69 мкм³, (среднее для всех проб 40 ± 10 мкм³). Отношение B_F/B_B менялось от 24 до 90 % (58 ± 21 %).

Вирусы

Численность свободных вирусов (N_{VF}) в акватории архипелага распределялась неравномерно. Ее минимальные значения (3.5×10^5 вир. мл⁻¹) на участках с ледниковым стоком были в 18–21 раз ниже максимальных значений ($(63.2–74.9) \times 10^5$ вир. мл⁻¹), обнаруженных в поверхностных водах заливов Панфиловцев, Микояна и Ахматова (таблица 2). Средние величины N_{VF} на станциях Карского моря и моря Лаптевых составили, соответственно, $(32.4 \pm 15.1) \times 10^5$ вир. мл⁻¹ и $(47.3 \pm 19.4) \times 10^5$ вир. мл⁻¹. Наименьшая (0.4) и наибольшая (29.3) величины соотношения N_{VF}/N_B различались в 73 раза. Средние показатели N_{VF}/N_B в водах Карского моря и моря Лаптевых составили, соответственно, 11.1 ± 7.2 и 13.1 ± 6.1 . Между N_{VF} и N_B наблюдалась слабая положительная корреляция ($R = 0.27$, $n = 30$, $p < 0.05$). Однако, если не принимать во внимание результаты определения численности бактерий и вирусов на участке, принимающем талые ледниковые воды, то для всех остальных станций между N_B и N_{VF} существовала сильная положительная корреляция: $R = 0.67$, $n = 29$, $p < 0.05$.

Отношение биомассы (в мг С) свободных вирусов и бактериопланктона (B_{VF}/B_B) изменялось от 0.2 до 20.9 %, составляя в среднем по акватории 6.4 ± 4.1 %.

Численность бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами (рисунок 2) колебалась в пределах $(0.2–2.0) \times 10^5$ кл. мл⁻¹ (в среднем, $(0.8 \pm 0.4) \times 10^5$ кл. мл⁻¹), что составляло 11.0–36.0 % N_B (среднее 22.0 ± 6.5 %). На поверхности одной клетки находилось от 1 до 6 вирусов, в среднем для пробы воды – от 1.1 ± 0.2 до 2.1 ± 0.9 вир. кл.⁻¹. Численность вирусов, прикрепленных к бактериальным клеткам (N_{VB}), колебалась от 0.3×10^5 вир. мл⁻¹ до 3.4×10^5 вир. мл⁻¹, при средней величине $(1.4 \pm 0.9) \times 10^5$ вир. мл⁻¹. Отношение N_{VB}/N_{VF} менялось от 80 % в районе стоков ледника до 1–12 % (среднее 5.1 ± 3.0 %) на остальной части акватории архипелага. Средние величины N_{VB} и N_{VB}/N_{VF} (за исключением участков, принимающих стоки ледника) составили, соответственно, $(1.3 \pm 0.7) \times 10^5$ вир. мл⁻¹ и 4.3 ± 3.4 %.

Численность вирусов, прикрепленных к частицам взвеси (N_{VP} , рисунок 2), варьировала от 0.4×10^5 вир. мл⁻¹ в заливе Панфиловцев до 5.7×10^5 вир. мл⁻¹ в участке, принимающем стоки ледника. При этом в водах, принимающих стоки ледника, N_{VP} превышала N_{VF} в 1.6 раза; в заливе Ковалевской, лагуне, близ устья р. Озерная, у острова Большой и в заливе Микояна отношение N_{VP}/N_{VF} достигало 16–28 %, на остальных станциях отношение N_{VP}/N_{VF} не превышало 10 %. Средние величины N_{VP} и N_{VP}/N_{VF} (кроме участка, принимающего стоки ледника) составили, соответственно, $(2.9 \pm 1.1) \times 10^5$ вир. мл⁻¹ и 9.5 ± 6.1 %. В итоге, общая численность вириопланктона (N_{VT}), включающая численность свободных вирусов (N_{VF}), вирусов, прикрепленных

к бактериальным клеткам (N_{VB}) и частицам взвеси (N_{VP}), в акватории архипелага изменялась в пределах $(12.0-81.8) \times 10^5$ вир. мл⁻¹, составляя, в среднем, $(44.4 \pm 18.8) \times 10^5$ вир. мл⁻¹. При этом на участке, принимающем стоки ледника, 48 % N_{VT} принадлежало вирусам, прикрепленным к частицам взвеси, в остальных районах основным компонентом вириопланктона были свободные вирусы – 76.2–96.6 % N_{VT} (среднее 88.8 ± 5.3 % N_{VT}).

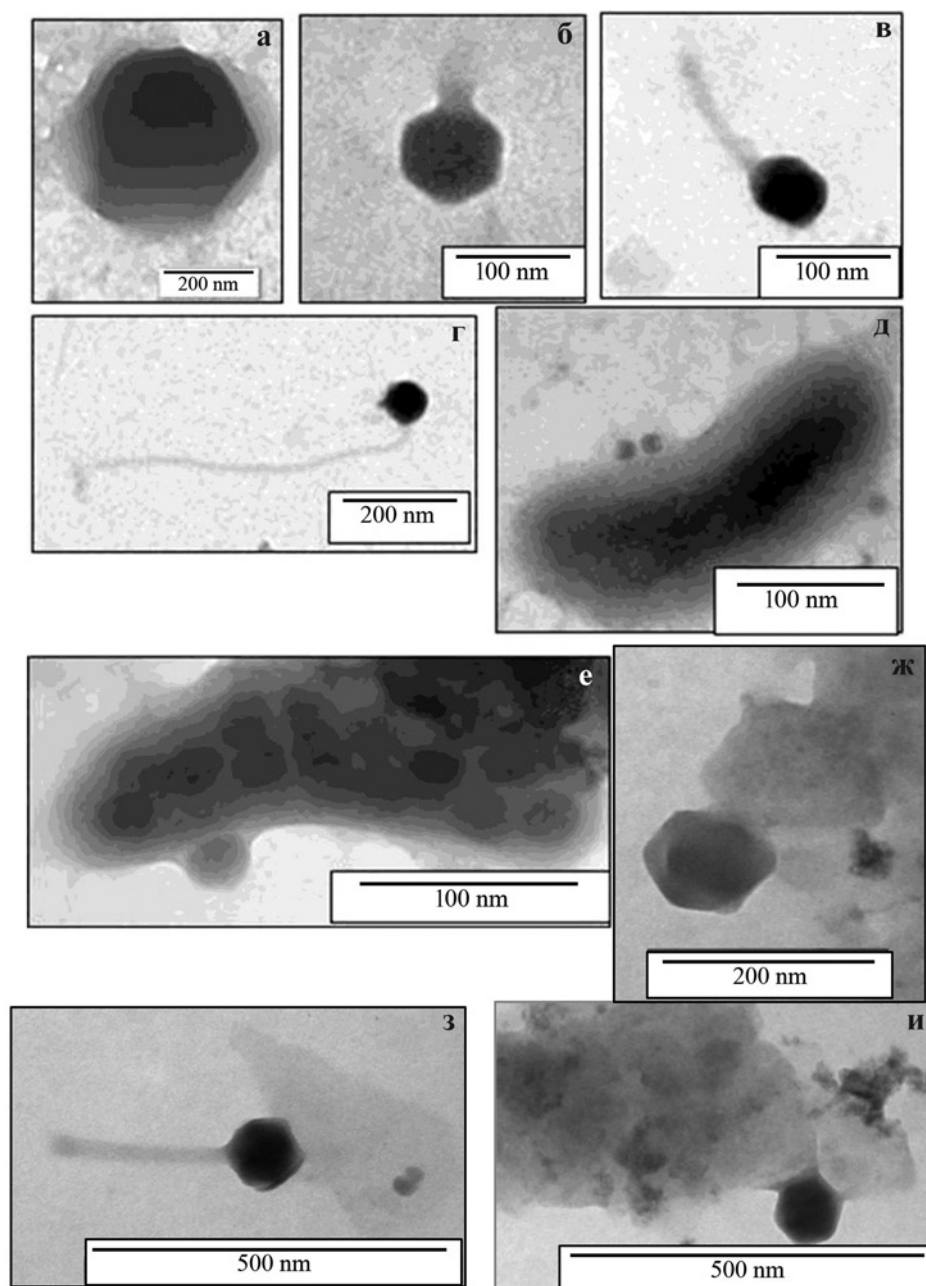


Рис. 2 – Электронные микрофотографии вирусов в прибрежных водах островов архипелага Северная Земля: а, б, в, г – свободные вирусы; д – бактерия с прикрепленными вирусами; е – бактерия с вирусами внутри клетки; ж, з, и – вирусы, прикрепленные к частицам взвеси

Табл. 3 – Частота видимых инфицированных клеток бактерий (*FVIC*), частота инфицированных клеток бактерий (*FIC*), вирус-индуцированная смертность бактерий (*VMB*), среднее (максимальное) количество зрелых фагов внутри бактериальных клеток (*BS*)

Станция	Глубина, м	<i>FVIC</i> , % N_B	<i>FIC</i> , % N_B	<i>VMB</i> , % P_B	<i>BS</i> , вир. кл. ⁻¹
1	0	0.7	4.9	5.3	8 (17)
2	0	1.8	12.0	15.1	10 (24)
3	0	2.5	16.3	22.3	9 (15)
4	0	2.0	13.3	17.4	11 (23)
	14	1.2	8.2	9.5	15 (21)
5	0	1.8	12.0	15.1	10 (34)
	8	1.2	8.2	9.5	18 (30)
6	0	1.7	11.4	14.1	12 (21)
7	0	3.9	24.3	39.2	15 (25)
	9	2.3	15.1	20.2	10 (14)
8	0	2.0	13.5	17.1	7 (9)
9	0	2.0	13.5	17.1	7 (9)
	45	1.0	6.9	7.8	11 (16)
10	0	2.1	13.9	18.1	11 (14)
	21	1.0	6.9	7.8	10 (21)
11	0	0.8	5.5	6.1	9 (11)
	40	0.9	6.2	7.0	12 (14)
12	0	1.7	11.4	14.1	5 (7)
13	0	1.4	9.5	11.3	6 (9)
	25	1.0	6.9	7.8	14 (22)
14	0	1.0	6.9	7.8	17 (24)
	21	0.8	5.5	6.1	17 (22)
15	0	1.3	8.9	10.4	8 (17)
	70	0.7	4.9	5.3	10 (15)
16	0	1.2	8.2	9.5	8 (11)
	70	2.3	15.1	20.2	5 (6)
	200	1.0	6.9	7.8	10 (16)
17	0	0.8	5.5	6.1	6 (7)
	10	1.5	10.1	12.3	9 (14)
	18	1.3	8.9	10.4	8 (13)

Частота видимых инфицированных вирусами бактерий (*FVIC*), т. е. доля в общей численности бактериопланктона клеток, содержащих внутри зрелые фаги (рисунок 2), изменялась от 0.7 % N_B (в водах, принимающих стоки ледника) до 3.9 % N_B (близ устья р. Озерная), составляя в среднем для всех проб 1.4 ± 0.7 % N_B (таблица 3). Средние величины *FVIC* в Карском море и море Лаптевых составили, соответственно, 1.8 ± 0.8 % N_B и 1.2 ± 0.5 % N_B . Обнаружена умеренная положительная связь между *FVIC* и P_B ($R = 0.52$, $n = 30$, $p < 0.05$) и умеренная отрицательная – между *FVIC* и содержанием в воде взвеси ($R = -0.42$, $n = 30$, $p < 0.05$). Корреляционный анализ данных не выявил взаимосвязи между *FVIC* и N_B и между *FVIC* и N_{VF} . Доля всех зараженных вирусами бактерий в сообществе (*FIC*) колебалась в пределах 4.9–24.3 % N_B , составляя в среднем 9.4 ± 4.4 % N_B . Вирус-индуцированная смертность

(*IMB*) бактерий варьировала от 5.3 % P_B до 39.2 % P_B (среднее 11.8 ± 7.1 % P_B), или от 2.4×10^3 кл. мл⁻¹ сут⁻¹ до 102.1×10^3 кл. мл⁻¹ сут⁻¹ (среднее $(16.9 \pm 20.1) \times 10^3$ кл. мл⁻¹ сут⁻¹). Средние величины *IMB* в Карском море и море Лаптевых составили, соответственно, 16.1 ± 8.2 % $((25.7 \pm 27.4) \times 10^3$ кл. мл⁻¹ сут⁻¹) и 9.9 ± 4.4 % $((13.2 \pm 10.4) \times 10^3$ кл. мл⁻¹ сут⁻¹).

Количество фагов в инфицированных бактериальных клетках (*BS*) колебалось от 4 до 34 вир. кл.⁻¹, составляя в среднем для всех инфицированных бактерий 10 ± 3 вир. кл.⁻¹.

Обсуждение

В 2019–2020 гг. на архипелаге Северная Земля были зарегистрированы аномально высокие летние температуры воздуха (средняя температура воздуха за период с июля по сентябрь на острове Большевик составила 3.1 °C), что должно было существенно усилить на островах архипелага поверхностную абляцию на ледниках и многолетних снежниках (Муравьев, Чернов, 2023).

Численность бактериопланктона в прибрежных водах архипелага Северная Земля оказалась ниже таковой, обнаруженной летом в прибрежных водах арктических архипелагов Шпицберген – $(0.1–2.2) \times 10^6$ кл. мл⁻¹ (Венгер и др., 2024; Wang et al., 2009; De Corte et al., 2011; Rokkan, Seuthe, 2011; Lara et al., 2013); Земля Франца Иосифа – $(0.21–2.13) \times 10^6$ кл. мл⁻¹ (Венгер, 2011; Müller-Nilkas, Herndl, 1996), Новая Земля – $(0.4–1.8) \times 10^6$ кл. мл⁻¹ (Копылов et al., 2023). Однако, судя по высоким величинам частоты делящихся клеток, бактериопланктон в период наших исследований был представлен активно функционирующими микроорганизмами. Относительно высокие значения микробиологических показателей найдены в наиболее распресненных акваториях: участки, принимающие ледниковые и речные воды и мелководная зона залива Ахматова. Обнаруженные положительные корреляции численности (биомассы) бактерий с температурой воды и отрицательные с соленостью воды были отмечены также в летний период в пелагиали фьордов о. Западный Шпицберген (Венгер и др., 2024).

Большие объемы талой воды, поступающие в Северный Ледовитый океан, снижают соленость его поверхностных вод (Heinrich, 1988) и могут быть дополнительным источником микроорганизмов (Thomas, Dieckmann, 2002), загрязнений (Pfirman et al., 1995) и органического углерода (Krembs et al., 2002).

Кроме того, таяние и отел ледников в Арктике ответственны за поступление в пелагиаль прибрежья большого количества взвеси (Hill, Nadeau, 1989; Svendsen et al., 2002), которая образуется в результате истирания подстилающих пород и обычно содержит очень мелкие частицы глины и ила (Hill, Nadeau, 1989). Самая мелкая их фракция остается во взвешенном состоянии в течение очень длительного времени, придавая воде молочно-белый цвет, также известный как «ледниковое молоко» (“glacier milk”) (Svendsen et al., 2002). Размеры наиболее мелких взвешенных частиц совпадают с размерами микробного планктона, то есть бактериями и простейшими. Присутствие в водной среде большого количества взвеси имеет негативные

последствия для функционирования прибрежных фитопланктонных сообществ: уменьшается доступность света и, соответственно, скорость фотосинтеза; снижается эффективность передачи вещества и энергии по планктонной трофической цепи (Sommaruga, 2015). По нашим данным, в водах у острова Комсомолец, непосредственно принимающих талые воды ледника Академии наук, концентрация взвеси составила около 1 г/л, что встречается в эстуариях с очень высоким речным стоком или в период штормов (Hill, Nadeau, 1989; Svendsen et al., 2002). Электронная и эпифлуоресцентная микроскопия мутных вод позволили нам установить, что содержание в них взвешенных частиц размером менее 2.0 мкм и 2–20 мкм составило, соответственно, около 8×10^6 частиц мл⁻¹ и 5×10^5 частиц мл⁻¹. В итоге, численность свободных бактерий и гетеротрофных нанофлагеллят была ниже численности взвешенных частиц аналогичного размера, соответственно, в 10 и 1000 раз. В данном биотопе бактериопланктон в основном представляли его свободноживущие формы, поскольку многочисленные взвешенные минеральные частицы были мало заселены микроорганизмами.

На участке близ устья реки Озерная, с максимальной (3.7 °C) для периода исследований температурой воды, были обнаружены крупные бактериальные микроколонии. Во внутренней части залива Ахматова, в водах с минимальной соленостью (22.7 psu), присутствовало значительное количество детритных частиц, заселенных бактериями. В итоге бактериопланктон этих вод, в основном, представляли бактерии, прикрепленные к частицам взвеси. Таким образом, поступление пресных вод в прибрежные биотопы стимулировало развитие гетеротрофных бактерий, но в отличие от органического детрита, минеральные частицы были заселены бактериями в меньшей степени.

Абсолютные величины численности гетеротрофных нанофлагеллят в прибрежье Северной Земли были ниже таковых в прибрежье Шпицбергена (430 ± 70 кл. мл⁻¹), но отношение N_B/N_{HNF} в первом случае было выше, чем во втором, соответственно, $2\,996 \pm 1\,451$ и $1\,860 \pm 857$ (Lara et al., 2013). В исследованных прибрежных водах так же, как в открытых водах Сибирских арктических морей (Косолапова и др., 2019; Сажин и др., 2023), выявлена положительная корреляция между численностью (биомассой) гетеротрофных нанофлагеллят и численностью (биомассой) бактериопланктона.

Ранее установлено, что один гетеротрофный жгутиконосец в час осветляет объем воды, равный 10^5 объема его тела (Fenchel, 1982). Руководствуясь этим фактом, мы рассчитали, что скорость осветления воды (COB) в ходе исследований составила 2.7–6.9 нл кл.⁻¹ час⁻¹, а ГНФ потребляли бактерий со скоростью (СПБ) 0.3–3.6 кл. экз.⁻¹ час⁻¹. Расчеты показали, что СПБ популяциями ГНФ в водах со стороны Карского моря и моря Лаптевых, в среднем составили, соответственно, $(9.4 \pm 10.5) \times 10^3$ и $(7.5 \pm 4.0) \times 10^3$ кл. мл⁻¹ сут⁻¹. Полученные величины оказались соизмеримы с результатами экспериментальных определений COB и СПБ в центральной Арктике (2.5–5.6 нл кл.⁻¹ час⁻¹ и 0.2–1.0 кл. экз.⁻¹ час⁻¹), но ниже, чем в заливе Франклина (море Бофорта) (до 10 нл кл.⁻¹ час⁻¹ и 1.3–14.8 кл. экз.⁻¹ час⁻¹) (Sherr et al., 1997; Vague et al., 2008). В акватории Северной Земли величины N_{VF} и N_{VF}/N_B находились в середине диапазона значений (соответственно, $(0.02–32.4) \times 10^6$ вир. мл⁻¹ и 0.1–60),

обнаруженных в прибрежье других арктических архипелагов (Венгер др., 2016, 2024; De Corte et al., 2011; Lara et al., 2013). Полученные нами средние величины $FVIC$ и VMB в прибрежных водах Карского моря (соответственно, $1.8 \pm 0.7 \% N_B$ и $16.1 \pm 6.2 \% P_B$) заметно превышали таковые его открытых вод (соответственно, $1.4 \pm 0.4 \% N_B$ и $11.4 \pm 4.4 \% P_B$). Та же закономерность сохранялась и для моря Лаптевых, где величины $FVIC$ и VMB в прибрежных водах (соответственно, $1.2 \pm 0.4 \% N_B$ и $10.0 \pm 4.4 \% P_B$) превышали таковые в открытых водах (соответственно, $0.8 \pm 0.3 \% N_B$ и $6.1 \pm 2.7 \% P_B$) (Korylov et al., 2020, 2023). На участке, принимающем ледниковые стоки, где концентрация взвеси была рекордно высокой, значительное количество вирусов было прикреплено к частицам взвеси. В этих смешанных водах обнаружены самые низкие значения численности свободных вирусов, частоты видимых инфицированных бактерий и их вирус-индуцированной смертности. Ранее показано, что водные вирусы могут адсорбироваться на взвешенных частицах, теряя активность, что теоретически должно снижать смертность их микробных хозяев (Hewson, Fuhrman, 2003; Weinbauer et al., 2009). Этот процесс имеет особое экологическое значение в Арктике, где многие прибрежные экосистемы содержат большое количество мелкодисперсных отложений, поступающих в результате таяния ледников (Maat et al., 2019a). Экспериментально показано, что популяции вирусов сильно адсорбируются на взвешенных частицах, образовавшихся в результате таяния ледников (до 90 %) (Maat et al., 2019b). Адсорбция на частицах осадочных пород ограничивает возможности вирусов заражать новые клетки хозяев, т. е. высокое содержание мелкодисперсной взвеси в прибрежных арктических водах может значительно снижать смертность бактерий, вызванную вирусной инфекцией (Maat et al., 2019a). Существует предположение, что при глобальном потеплении приток ледниковых отложений и их концентрация в толще воды будут выше, что может значительно снизить вирус-индуцированную смертность микроорганизмов и, следовательно, повлияет на динамику их популяций и круговорот углерода и других элементов в пелагиали Арктического океана (Maat et al., 2019a).

Массовое таяние льда в Северном Ледовитом океане может изменить величину потока углерода через планктонную микробную пищевую сеть (Boras et al., 2010). Наши исследования показали, что в современных условиях в прибрежных водах островов архипелага Северная Земля (за исключением участка, непосредственно принимающего стоки ледника) смертность бактерий в результате вирусного лизиса была выше, чем при питании ГНФ бактериями (рисунок 3). Следовательно, в результате вирусного лизиса трофическая цепь РОВ–бактерии–простейшие–зоопланктон прерывалась, и значительное количество органического вещества лизированных бактерий оставалось в пределах бактериального сообщества и использовалось им для роста.

В водах фьордов архипелага Шпицберген и залива Франклина (побережье Канады) вирус-индуцированная смертность бактерий также превышала их выедание простейшими (Wells, Deming, 2006; Lara et al., 2013). Результаты экспериментальных исследований по оценке влияния потепления и закисления океана на морские планктонные сообщества показали, что будущее увеличение температуры и CO_2 в

арктических водах будет причиной снижения биомассы фитопланктона, увеличения бактериальной продукции и изменения величины потоков углерода внутри микробных пищевых сетей (смертность бактерий вследствие потребления простейшими будет существенно выше, чем в результате вирусного лизиса) (Vaquer et al., 2019).

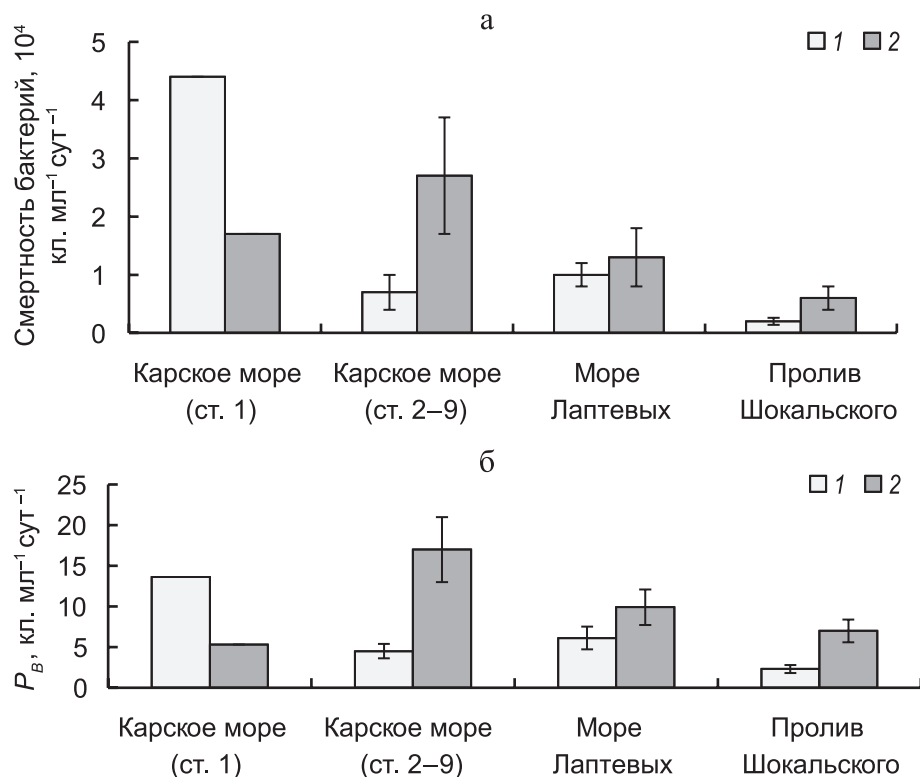


Рис. 3 – Смертность гетеротрофных бактерий, вызванная вирусным лизисом и потреблением ГНФ: **а** – скорость потребления бактерий гетеротрофными флагеллятами (1) (G_B , 10^4 кл. мл⁻¹ сут⁻¹) и скорость вирусного лизиса бактерий (2) (VMB , 10^4 кл. мл⁻¹ сут⁻¹); **б** – потери бактериальной продукции (P_B , кл. мл⁻¹ сут⁻¹) в результате потребления бактерий гетеротрофными флагеллятами (1) (G_B/P_B , %) и вызванные вирусным лизисом бактерий (2) (VMB/P_B , %)

Закключение

Наши исследования позволили впервые оценить структурно-функциональные характеристики гетеротрофных микроорганизмов и вирусов, а также выяснить особенности их распределения в прибрежных водах островов архипелага Северная Земля. Наиболее высокие величины численности ($5.1\text{--}9.1 \times 10^5$ кл. мл⁻¹) бактериопланктона обнаружены в водах с относительно высокой температурой воды ($1.5\text{--}3.7$ °C) и, чаще всего, относительно низкой соленостью (22.7–27.0 psu). Минимальные значения этого параметра ($1.0\text{--}1.9 \times 10^5$ кл. мл⁻¹) выявлены в водах с более низкой температурой ($-0.5\text{--}1.0$ °C) и более высокой соленостью (27.7–32.8 psu). В смешанных водах, где присутствовало большое количество органических взвешенных частиц, доля агрегированных бактерий от их общей численности достигала 53 %, тогда как в большинстве проб она

не превышала 5 %. Пространственное распределение вириопланктона и показателей вирус-индуцированной смертности было очень неравномерным. Минимальные значения этих параметров обнаружены в водах, принимающих «мутные» стоки ледника Академии наук, максимальные – в мелководных зонах заливов и участке, принимающем речной сток. Показано, что в прибрежных водах с высокой концентрацией взвеси значительное количество вирусов адсорбируются на взвешенных частицах, что существенно снижает как численность свободных вирусов, так вирус-индуцированную смертность бактерий. По нашим данным, в акватории архипелага (за исключением одной станции) основной причиной смертности бактерий в исследуемый период был вирусный лизис, в результате которого бактериальный углерод не переходил на более высокие трофические уровни и, оставаясь внутри микробной трофической сети, использовался для поддержания роста неинфицированных бактерий.

Благодарности. Авторы сердечно благодарны Василию Альбертовичу Спиридонову, который собрал для нас материал, а также начальнику экспедиции НИС «Профессор Молчанов» Марии Владиславовне Гаврило. Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН (тема № 124032500012-6) и государственного задания ИО РАН (тема № FMWE-2024-0021).

Список литературы

1. Венгер М. П. Бактериопланктон северо-восточной части Баренцева моря // Вестник Южного Научного центра РАН. 2011. Т. 7. № 4. С. 55–60.
2. Венгер М. П., Копылов А. И., Заботкина Е. А., Макаревич П. Р. Влияние вирусов на бактериопланктон открытой и прибрежной части Баренцева моря // Биология моря. 2016. Т. 42. № 1. С. 19–26.
3. Венгер М. П., Широколюбова Т. И., Максимовская Т. М., Болтенкова М. А., Ващенко А. В. Компоненты микробной пищевой сети в пелагиали фьордов о. Западный Шпицберген в современных климатических условиях // Труды КНЦ. Сер. Ест. и гум. науки. 2024. Т. 3. № 3. С. 23–37. <https://doi.org/10.37614/2949-1185.2024.3.3.003>.
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. 974–956. <https://doi.org/10.31857/S0030-1574596974-986>.
5. Муравьев А. Я., Чернов Р. А. Прорыв ледниково-подпрудного озера Спартаковское и изменения выводного ледника купола Семенова-Тян-Шанского в 2021 г. (Северная Земля) // Лед и Снег. 2023. Т. 63. № 1. С. 17–32. <https://doi.org/10.31857/S20076673423010118>.
6. Сажин А. Ф., Романова Н. Д., Копылов А. И., Романенко А. В., Заботкина Е. А. Гетеротрофный нано- и микропланктон Карского моря в осенний период // Океанология. 2023. Т. 63. № 2. С. 243–254. <https://doi.org/10.31857/S0030157423020119>.
7. Хромова Т. Е., Носенко Г. А., Глазовский А. Ф., Муравьев А. Я., Никитин С. А., Лаврентьев И. И. Ледники и Ледниковые покровы. Новый каталог ледников России по спутниковым данным (2016–2019) // Лед и Снег. 2021. Т. 61. № 3. С. 341–358. <https://doi.org/10.31857/S207667342030093>.
8. Azam F. Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens // Science. 1998. Vol. 28. P. 694–696. <https://doi.org/10.1126/science.280.5364.694>.

9. *Binder B.* Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // *Aquatic Microbial Ecology*. 1999. Vol. 18. P. 207–215. <https://doi.org/10.3354/ame018207>.
10. *Bintanja R., Andry O.* Towards a Rain-Dominated Arctic // *Nature Climate Change*. 2017. Vol. 7. P. 263. <https://doi.org/10.1038/nclimate3240>.
11. *Boras J. A., Sala M. M., Arrieta J. M., Sà E. L., Felipe J., Agustí S., Duarte C. M., Vaqué D.* Effect of ice melting on bacterial carbon fluxes channelled by viruses and protists in the Arctic Ocean // *Polar Biology*. 2010. Vol. 33. P. 1695–1707. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0798-8>.
12. *Børsheim K. Y., Bratbak G.* Cell volume to carbon conversion factors for bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // *Marine Ecology Progress Series*. 1987. Vol. 36. P. 171–175. <https://doi.org/10.3354/meps036171>.
13. *Caron D. A.* Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // *Applied Environmental Microbiology*. 1983. Vol. 46. No. 2. P. 491–498. PMID: 16346372.
14. *Caruso G., Azzaro M., Caroppo C., Decembrini F., Monticelli L. S., Leonardi M., Maimone G., Zacccone R., La Ferla R.* Microbial community and its potential as descriptor of environmental status // *ICES. Journal of Marine Science*. 2016. Vol. 73. P. 2174–2177. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw101>.
15. *Danovaro R., Middelboe M.* Separation of free virus particles from sediments in aquatic systems. In: *S. Wilhelm, M. Weinbauer, C. Suttle* (Eds.). *Manual of Aquatic Viral Ecology*. ASLO, 2010. P. 74–81. <https://doi.org/10.4319/mave.2010.978-0-9845591-0-7.74>.
16. *De Corte D., Sintes E., Yokokawa T., Herndl G. J.* Changes in viral and bacterial communities during the ice-melting season in the coastal Arctic (Kongsfjorden, Ny-Ålesund) // *Environmental Microbiology*. 2011. Vol. 13. P. 1827–1841. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02497.x>.
17. *Fenchel T.* Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // *Marine Ecology Progress Series*. 1982. Vol. 8. P. 225–231. <https://doi.org/10.3354/meps008225>.
18. *Heinrich H.* Origin and consequences of cycling ice rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130, 000 years // *Quaternary Research*. 1988. Vol. 29. No. 2. P. 142–152. [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(88\)90057-9](https://doi.org/10.1016/0033-5894(88)90057-9).
19. *Hewson I., Fuhrman J. A.* Viriobenthos production and virioplankton sorptive scavenging by suspended sediment particles in coastal and pelagic waters // *Microbial Ecology*. 2003. Vol. 46. P. 337–347. <https://doi.org/10.1007/s00248-002-1041-0>.
20. *Hill P. R., Nadeau O. C.* Storm-dominated sedimentation on the inner shelf of the Canadian Beaufort Sea // *The Journal of Sedimentary Research*. 1989. Vol. 59. P. 455–468. <https://doi.org/10.1306/212F8FC1-2824-11D7-8648000102C1865D>.
21. *Kirchman D. L., Moran X., Ducklow H.* Microbial growth in the polar oceans – role of temperature and potential impact of climate change // *Nature Reviews Microbiology*. 2009. Vol. 7. P. 451–459. <https://doi.org/10.1038/nmicro2115>.
22. *Krembs C., Eicken H., Junge K., Deming J. W.* High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and cryoprotection of diatoms // *Deep Sea Research. Part I. Oceanographic Research Papers*. 2002. Vol. 49. P. 2163–2181. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00122-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00122-X).
23. *Kopylov A. I., Zabotkina E. A., Romanenko A. V., Kosolapov D. B., Sazhin A. F.* Viruses in the water column and the sediment of the eastern part of the Laptev Sea // *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 2020. Vol. 242. e106836. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106836>.
24. *Kopylov A. I., Zabotkina E. A., Sazhin A. F., Romanova N., Belyaev N., Drozdova A.* Virioplankton and virus-induced mortality of prokaryotes in the Kara Sea (Arctic) in summer // *PEERJ*. 2023. Vol. 11. e154577. <https://doi.org/10.7717/peerj.15457>.

25. Lara E., Arrieta J., Garcia-Zarandona J., Boras J., Duarte C. M., Agasti S., Vassmann P. F., Vaque D. Experimental evaluation of the warming effect on viral, bacterial and protistan communities in two contrasting Arctic system // *Aquatic Microbial Ecology*. 2013. Vol. 10. P. 17–32. <https://doi.org/10.3354/ame01636>.
26. Maat D. S., Visser R. J. W., Brussaard C. P. D. Virus removal by glacier-derived suspended fine sediment in the Arctic // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2019a. Vol. 521. e151227. <https://10.1016/j.jembe.2019.151227>.
27. Maat D. S., Prins M. A., Brussaard C. P. D. Sediments from Arctic tide-water glaciers remove coastal marine viruses and delay host infection // *Viruses*. 2019b. Vol. 11. No. 2. e123. <https://doi.org/10.3390/v11020123>.
28. Müller-Niklas G., Herndl J. G. Dynamics of bacterioplankton during a phytoplankton bloom in the high Arctic waters of the Franz-Joseph Land archipelago // *Aquatic Microbial Ecology*. 1996. Vol. 11. P. 111–118. <https://doi.org/10.3354/ame011111>.
29. Newell S. Y., Chrisrian R. R. Frequency of dividing cells as estimator of bacterial productivity // *Applied Environmental Microbiology*. 1981. Vol. 42. No. 1. P. 23–31. <https://doi.org/10.1128/aem.42.1.23-31>.
30. Nguyen H. T., Lee Y. M., Hong J. K., Hong S., Chen M., Hur J. Climate Warming-driven changes in the flux of dissolved organic matter and its effects on bacterial communities in the Arctic Ocean: A review // *Frontiers in Marine Science*. 2022. Vol. 9. e968583. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.968583>.
31. Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / Kemp P. F., Cole J. J., Sherr B. F., Sherr E. B. (Eds.). Lewis Publisher, Boca Raton. 1993. P. 303–308. <https://doi.org/10.1201/9780203752746-36>.
32. Pfirman S. L., Eicken H., Bauch D., Weeks W. F. The potential transport of pollutants by Arctic sea ice // *Science of The Total Environment*. 1995. Vol. 159. P. 129–146. [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04174-Y](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04174-Y).
33. Pomeroy L. R., Macko S. A., Ostrom P. H., Dumphphy J. The microbial food web in Arctic seawater: concentration of dissolved free amino acids and bacterial abundance and activity in Arctic Ocean and in Resolute Passage // *Marine Ecology Progress Series*. 1990. Vol. 61. P. 31–40.
34. Porter K. G., Feig Y. S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnology and Oceanography*. 1980. Vol. 25. No. 5. P. 943–948. <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>.
35. Rokkan I. K., Seuthe L. Seasonal microbial processes in a high-latitude fjord (Kongsfjorden, Svalbard): 1. Heterotrophic bacteria, picoplankton and nanoflagellates // *Polar Biology*. 2011. Vol. 34. P. 731–749. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0929-2>.
36. Sarmiento H., Montoya J. M., Vazquez-Dominguez E., Vaque D., Gazol J. M. Warming effects on marine microbial food web processes: How far can we go when it comes to predictions? // *Philosophical Transactions of the Royal Society B. Biological sciences*. 2010. Vol. 365. P. 2137–2149. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0045>.
37. Sherr E. B., Sherr B. F., Fessenden L. Heterotrophic protists in the central Arctic Ocean // *Deep Sea Research*. 1997. Vol. 44. P. 1665–1682. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(97\)00050-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00050-7).
38. Sommaruga R. When glaciers and ice sheets melt: Consequences for planktonic organisms // *Journal of Plankton Research*. 2015. Vol. 37. P. 509–518. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv027>.
39. Steward G. F., Fandino L. B., Hollibaugh J. T., Whitledge T. E., Azam F. Microbial biomass and viral infections of heterotrophic prokaryotes in the sub-surface layer of the central Arctic Ocean // *Deep Sea Research. Part I. Oceanographic Research Papers*. 2007. Vol. 54. P. 1744–1757. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.04.019>.

40. *Suttle C. A.* Enumeration and isolation of virus // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. 1st Ed. / *Kemp P. F., Cole J. J., Sherr B. F., Sherr E. B. (Eds.)*. Lewis Publisher: Boca Raton, 1993. P. 121–134.
41. *Svendsen H., Beszczynska-Møller A., Hagen J. O., Lefauconnier B., Tverberg V., Gerland S., Børre Ørbæk J., Bischof K., Papucci C., Zajaczkowski M., Azzolini R., Bruland O., Wiencke C., Winther J.-G., Dallmann W.* The physical environment of Kongsfjorden–Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard // *Polar Research*. 2002. Vol. 21. P. 133–166. <https://doi.org/10.3402/polar.v21i1.6479>.
42. *Thomas D. N., Dieckmann G. S.* Antarctic sea ice – a habitat for extremophiles // *Science*. 2002. Vol. 295. P. 641–644. <https://doi.org/10.1126/science.1063391>.
43. *Vaque D., Lara E., Arrieta J. M., Holding J., Sa E. L., Hendriks I. E., Coello-Camba A., Alvarez M., Agusti S., Wassmann P. F., Duarte C. M.* Warming and CO₂ enhance Arctic heterotrophic microbial activity // *Frontiers in Microbiology*. 2019. Vol. 10. e494. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00494>.
44. *Wang G., Guo C., Luo W., Cai M., He J.* The distribution of picoplankton and nanoplankton in Kongsfjorden, Svalbard during late summer 2006 // *Polar Biology*. 2009. Vol. 32. P. 1233–1238. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0666-6>.
45. *Wells L. E., Deming J. W.* Significance of bacteriophage and viral lysis in bottom waters of Franklin Bay, Canadian Arctic, during winter // *Aquatic Microbial Ecology*. 2006. Vol. 43. P. 209–221. <https://doi.org/10.3354/ame043209>.
46. *Weinbauer M. G.* Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiological Reviews*. 2004. Vol. 28. No. 2. P. 127–181. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2003.08.001>.
47. *Weinbauer M. G., Bettarel Y., Cattaneo R., Luef B., Maier C., Motegi C., Peduzzi P., Mari X.* Viral ecology of organic and inorganic particles in aquatic systems: avenues for further research // *Aquatic Microbial Ecology*. 2009. Vol. 57. P. 321–341. <https://doi.org/10.3354/ame01363>.

Статья поступила в редакцию 18.04.2025, одобрена к печати 26.06.2025.

Для цитирования: Копылов А. И., Заботкина Е. А., Романенко А. В., Романова Н. Д., Са-
жин А. Ф. Гетеротрофные микроорганизмы и вирусы в прибрежных водах архипелага Се-
верная Земля (Арктика) в период таяния ледников // *Океанологические исследования*. 2025.
№ 53 (3). С. 101–123. [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53\(3\).6](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53(3).6).

HETEROTROPHIC MICROORGANISMS AND VIRUSES IN THE COASTAL WATERS OF THE SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO (ARCTIC) DURING THE PERIOD OF GLACIERS MELTING

A. I. Kopylov^{1*}, E. A. Zabotkina¹, A. V. Romanenko¹, N. D. Romanova², A. F. Sazhin²

¹ Papanin Institute for Biology of Inland Water, Russian Academy of Sciences,
109, Borok, Nekouzsky district, Yaroslavl region, 152742, Russia;

² Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36, Nakhimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia,

*e-mail: kopylov@ibiw.ru

For the first time, quantitative data were obtained on bacteria, heterotrophic nanoflagellates and viruses in the coastal waters of the Severnaya Zemlya archipelago. The studies were conducted in August–September 2019 during a cruise on the research vessel Professor Molchanov. The number of bacteria (N_b), heterotrophic nanoflagellates (N_f) and viruses varied widely: $(1.0–9.1) \times 10^5$ cells ml^{-1} , $(84–502)$ cells ml^{-1} , $(3.5–74.9) \times 10^5$ viruses ml^{-1} , respectively. In the studied waters, a positive correlation was found between N_b and water temperature ($R = 0.69$, $n = 30$, $p < 0.05$) and a negative correlation between N_b and water salinity ($R = -0.67$, $n = 30$). A strong positive correlation was observed between N_b and N_f values: $R = 0.86$, $n = 30$, $p < 0.05$. The frequency of visibly infected bacteria (FVIC) and virus-induced mortality of bacteria (VMB) varied from 0.7 to 3.9% of N_b and from 5.3 to 39.2% of bacterial production. The FVIC and VMB values in the coastal waters of the Severnaya Zemlya archipelago, on average, were significantly higher than those in the open waters of the Kara Sea and the Laptev Sea. It was shown that the influx of large amounts of suspended matter into coastal waters with glacial runoff reduces bacterial mortality caused by viral lysis, since a significant number of viral particles are adsorbed on suspended particles and lose their activity.

Keywords: bacterioplankton, heterotrophic nanoflagellates, virioplankton, viral infection, viral lysis of bacteria, coastal waters, Severnaya Zemlya archipelago, Arctic

Acknowledgments: The authors are sincerely grateful to Vasily Albertovich Spiridonov, who collected the material for us, and to the head of the expedition on the research vessel Professor Molchanov, Maria Vladislavovna Gavrilov. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute for Biology of Inland Waters of the Russian Academy of Sciences (topic No. 124032500012-6) and the state assignment of the Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences (topic No. FMWE-2024-0021).

References

1. Azam, F., 1998: Microbial control of oceanic carbon flux: The plot thickens. *Science*, **28**, 694–696, <https://doi.org/10.1126/science.280.5364.694>.
2. Binder, B., 1999: Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells. *Aquatic Microb. Ecol.*, **18**, 207–215, <https://doi.org/10.3354/ame018207>.
3. Bintanja, R. and O. Andry, 2017: Towards a Rain-Dominated Arctic. *Nature Climat. Change*, **7**, 263, <https://doi.org/10.1038/nclimate3240>.

4. Boras, J. A., M. M. Sala, J. M. Arrieta, E. L. Sà, J. Felipe, S. Agustí, C. M. Duarte, and D. Vaqué, 2010: Effect of ice melting on bacterial carbon fluxes channelled by viruses and protists in the Arctic Ocean. *Polar Biol.*, **33**, 1695–1707, <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0798-8>.
5. Børsheim, K. Y. and G. Bratbak, 1987: Cell volume to carbon conversion factors for bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, **36**, 171–175, <https://doi.org/10.3354/meps036171>.
6. Caron, D. A., 1983: Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.*, **46** (2), 491–498, PMID: 16346372.
7. Caruso, G., M. Azzaro, C. Caroppo, F. Decembrini, L. S. Monticelli, M. Leonardi, G. Maimone, R. Zacccone, and R. La Ferla, 2016: Microbial community and its potential as descriptor of environmental status. *ICES J. Mar. Sci.*, **73**, 2174–2177, <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw101>.
8. Danovaro, R. and M. Middelboe, 2010: Separation of free virus particles from sediments in aquatic systems. Eds. Wilhelm S., M. Weinbauer and C. Suttle. *Manual of Aquatic Viral Ecology*. ASLO, 74–81, <https://doi.org/10.4319/mave.2010.978-0-9845591-0-7.74>.
9. De Corte, D., E. Sintes, T. Yokokawa, and G. J. Herndl, 2011: Changes in viral and bacterial communities during the ice-melting season in the coastal Arctic (Kongsfjorden, Ny-Ålesund). *Environ. Microbiol.*, **13**, 1827–1841, <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2011.02497.x>.
10. Fenchel, T., 1982: Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. *Marine Ecol. Progr. Ser.*, **8**, 225–231, <https://doi.org/10.3354/meps008225>.
11. Heinrich, H., 1988: Origin and consequences of cycling ice rafting in the northeast Atlantic Ocean during the past 130, 000 years. *Quatern. Res.*, **29** (2), 142–152, [https://doi.org/10.1016/0033-5894\(88\)90057-9](https://doi.org/10.1016/0033-5894(88)90057-9).
12. Hewson, I. and J. A. Fuhrman, 2003: Viriobenthos production and virioplankton sorptive scavenging by suspended sediment particles in coastal and pelagic waters. *Microb. Ecol.*, **46**, 337–347, <https://doi.org/10.1007/s00248-002-1041-0>.
13. Hill, P. R. and O. C. Nadeau, 1989: Storm-dominated sedimentation on the inner shelf of the Canadian Beaufort Sea. *J. Sediment. Res.*, **59**, 455–468, <https://doi.org/10.1306/212F8FC1-2824-11D7-8648000102C1865D>.
14. Khromova, T. E., G. A. Nosenko, A. F. Glazovskij, A. Ya. Murav'ev, S. A. Nikitin, and I. I. Lavrent'ev, 2021: Ledniki i Lednikovye pokrovy. Novyj katalog lednikov Rossii po sputnikovym dannym (2016–2019) (New Inventory of the Russian glaciers based on satellite data (2016–2019)). *Led i Sneg*, **61** (3), 341–358.
15. Kirchman, D. L., X. Moran, and H. Ducklow, 2009: Microbial growth in the polar oceans – role of temperature and potential impact of climate change. *Nature Rev. Microb.*, **7**, 451–459, <https://doi.org/10.1038/nmicro2115>.
16. Kopylov, A. I., E. A. Zabotkina, A. V. Romanenko, D. B. Kosolapov, and A. F. Sazhin, 2020: Viruses in the water column and the sediment of the eastern part of the Laptev Sea. *Est. Coast. Shelf Sci.*, **242**, e106836, <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106836>.
17. Kopylov, A. I., E. A. Zabotkina, A. F. Sazhin, N. Romanova, N. Belyaev, and A. Drozdova, 2023: Virioplankton and virus-induced mortality of prokaryotes in the Kara Sea (Arctic) in summer. *PEERJ*, **11**, e154577, <https://doi.org/10.7717/peerj.15457>.
18. Kosolapova, N. G., D. B. Kosolapov, A. I. Kopylov, and A. V. Romanenko, 2019: Geterotrofny'e nanoflagellyaty' v pelagiali i donny'x otlozheniyax vostochnoj chasti morya Laptevy'x (Heterotrophic Nanoflagellates in the Pelagic Zone and Sediments of the Eastern Laptev Sea). *Oceanology*, **59** (6), 974–956, <https://doi.org/10.31857/S0030-1574596974-986>.
19. Krembs, C., H. Eicken, K. Junge, and J. W. Deming, 2002: High concentrations of exopolymeric substances in Arctic winter sea ice: implications for the polar ocean carbon cycle and

- cryoprotection of diatoms. *Deep Sea Res. P. I. Oceanograph. Res. Pap.*, **49**, 2163–2181, [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(02\)00122-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(02)00122-X).
20. Lara, E., J. Arrieta, J. Garcia-Zarandona, J. Boras, C. M. Duarte, S. Agasti, P. F. Vassmann, and D. Vaque, 2013: Experimental evaluation of the warming effect on viral, bacterial and protistan communities in two contrasting Arctic system. *Aquat. Microb. Ecol.*, **10**, 17–32, <https://doi.org/10.3354/ame01636>.
21. Maat, D. S., R. J. W. Visser, and C. P. D. Brussaard, 2019a: Virus removal by glacier-derived suspended fine sediment in the Arctic. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **521**, e151227, <https://10.1016/j.jembe.2019.151227>.
22. Maat, D. S., M. A. Prins, and C. P. D. Brussaard, 2019b: Sediments from Arctic tide-water glaciers remove coastal marine viruses and delay host infection. *Viruses*, **11** (2), e123, <https://doi.org/10.3390/v11020123>.
23. Müller-Nilkas, G. and J. G. Herndl, 1996: Dynamics of bacterioplankton during a phytoplankton bloom in the high Arctic waters of the Franz-Joseph Land archipelago. *Aquat. Microb. Ecol.*, **11**, 111–118, <https://doi.org/10.3354/ame01111>.
24. Murav'ev, A. Ya. and R. A. Chernov, 2023: Proryv lednikovo podprudnogo ozero Spartakovskoe i izmeneniya vyvodnogo lednika kupola Semeno-Tyan-Shanskogo v 2021 g. (Severnaya Zemlya) (Breakthrough of the glacial-dammed Lake Spartakovskoye and changes in the outlet glacier of the Semeno-Tyan-Shansky dome in 2021 (Severnaya Zemlya)). *Led i Sneg*, **63** (1), 17–32, <https://doi.org/10.31857/S20076673423010118>, EDN:MAJNVD [In Russian].
25. Newell, S. Y. and R. R. Chrisian, 1981: Frequency of dividing cells as estimator of bacterial productivity. *Appl. Environ. Microb.*, **42** (1), 23–31, <https://doi.org/10.1128/aem.42.1.23-31>.
26. Nguyen, H. T., Y. M. Lee, J. K. Hong, S. Hong, M. Chen, and J. Hur, 2022: Climate Warming-driven changes in the flux of dissolved organic matter and its effects on bacterial communities in the Arctic Ocean: A review. *Front. Marin. Sci.*, **9**, e968583, <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.968583>.
27. Norland, S., 1993: The relationship between biomass and volume of bacteria. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr and E. B. Sherr (Eds.), Lewis Publisher, Boca Raton., 303–308, <https://doi.org/10.1201/9780203752746-36>.
28. Pfirman, S. L., H. Eicken, D. Bauch, and W. F. Weeks, 1995: The potential transport of pollutants by Arctic sea ice. *Sci. Total Environ.*, **159**, 129–146, [https://doi.org/10.1016/0048-9697\(95\)04174-Y](https://doi.org/10.1016/0048-9697(95)04174-Y).
29. Pomeroy, L. R., S. A. Macko, P. H. Ostrom, and J. Dumphphy, 1990: The microbial food web in Arctic seawater: concentration of dissolved free amino acids and bacterial abundance and activity in Arctic Ocean and in Resolute Passage. *Marin. Ecol. Progr. Ser.*, **61**, 31–40.
30. Porter, K. G. and Y. S. Feig, 1980: The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (5), 943–948, <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>.
31. Rokkan, I. K. and L. Seuthe, 2011: Seasonal microbial processes in a high-latitude fjord (Kongsfjorden, Svalbard): 1. Heterotrophic bacteria, picoplankton and nanoflagellates. *Polar Biol.*, **34**, 731–749, <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0929-2>.
32. Sarmiento, H., J. M. Montoya, E. Vazquez-Dominguez, D. Vaque, and J. M. Gazol, 2010: Warming effects on marine microbial food web processes: How far can we go when it comes to predictions? *Philosoph. Transact. Royal Soc. B. Biol. sci.*, **365**, 2137–2149, <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0045>.
33. Sazhin, A. F., N. D. Romanova, A. I. Kopylov, A. V. Romanenko, and E. A. Zabolotkina, 2023: Geterotrofnyj nano- i mikrop plankton Karskogo morya v osennij period (Heterotrophic Nano- and Microplankton in the Kara Sea in Autumn). *Oceanology*, **63** (2), 243–254.
34. Sherr, E. B., B. F. Sherr, and L. Fessenden, 1997: Heterotrophic protists in the central Arctic Ocean. *Deep Sea Res.*, **44**, 1665–1682, [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(97\)00050-7](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(97)00050-7).

35. Sommaruga, R., 2015: When glaciers and ice sheets melt: Consequences for planktonic organisms. *J. Plankt. Res.*, **37**, 509–518, <https://doi.org/10.1093/plankt/fbv027>.
36. Steward, G. F., L. B. Fandino, J. T. Hollibaugh, T. E. Whitledge, and F. Azam, 2007: Microbial biomass and viral infections of heterotrophic prokaryotes in the sub-surface layer of the central Arctic Ocean. *Deep Sea Res. P. I. Oceanogr. Res. Pap.*, **54**, 1744–1757, <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.04.019>.
37. Suttle, C. A., 1993: Enumeration and isolation of virus. *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, 1st Ed. P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr and E. B. Sherr (Eds.), Lewis Publisher, Boca Raton, 121–134.
38. Svendsen, H., A. Beszczynska-Møller, J. O. Hagen, B. Lefauconnier, V. Tverberg, S. Gerland, J. Børre Ørbæk, K. Bischof, C. Papucci, M. Zajaczkowski, R. Azzolini, O. Bruland, C. Wiencke, J.-G. Winther, and W. Dallmann, 2002: The physical environment of Kongsfjorden–Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. *Polar Res.*, **21**, 133–166, <https://doi.org/10.3402/polar.v21i1.6479>.
39. Thomas, D. N. and G. S. Dieckmann, 2002: Antarctic sea ice – a habitat for extremophiles. *Science*, **295**, 641–644, <https://doi.org/10.1126/science.1063391>.
40. Vaque, D., E. Lara, J. M. Arrieta, J. Holding, E. L. Sa, I. E. Hendriks, A. Coello-Camba, M. Alvarez, S. Agusti, P. F. Wassmann, and C. M. Duarte, 2019: Warming and CO₂ enhance Arctic heterotrophic microbial activity. *Front. Microbio.*, **10**, e494, <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00494>.
41. Venger, M. P., 2011: Bakterioplankton severo-vostochnoj chasti Barentseva moray (Bacterioplankton of the northeastern part of the Barents Sea). *Vestnik Yuzhnogo Nauchnogo centra RAN*, **7** (4), 55–60.
42. Venger, M. P., A. I. Kopylov, E. A. Zabotkina, and P. R. Makarevich, 2016: Vliyanie virusov na bakterioplankton otkry'toj i pribrezhnoj chasti Barentseva moray (The influence of viruses on bacterioplankton of the open and coastal parts of the Barents Sea). *Biologiya moray*, **42** (1), 19–26.
43. Venger, M. P., T. I. Shirokolobova, T. M. Maksimovskaya, M. A. Boltenkova, and A. V. Vashhenko, 2024: Komponenty' mikrobnnoj pishhevoj seti v pelagiali f'ordov o. Zapadny'j Shpiczbergen v sovremenny'x klimaticheskix usloviyax (Components of the microbial food web in the pelagic zone of the fjords of West Spitsbergen Island under modern climatic conditions). *Trudy' KNCz. Ser. Est. i gum. Nauki*, **3** (3), 23–37, <https://doi.org/10.37614/2949-1185.2024.3.3.003>.
44. Wang, G., C. Guo, W. Luo, M. Cai, and J. He, 2009: The distribution of picoplankton and nanoplankton in Kongsfjorden, Svalbard during late summer 2006. *Polar Biol.*, **32**, 1233–1238. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0666-6>.
45. Weinbauer, M. G., 2004: Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microb. Rev.*, **28** (2), 127–181, <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2003.08.001>.
46. Weinbauer, M. G., Y. Bettarel, R. Cattaneo, B. Luef, C. Maier, C. Motegi, P. Peduzzi, and X. Mari, 2009: Viral ecology of organic and inorganic particles in aquatic systems: avenues for further research. *Aquat. Microb. Ecol.*, **57**, 321–341, <https://doi.org/10.3354/ame01363>.
47. Wells, L. E. and J. W. Deming, 2006: Significance of bacterivory and viral lysis in bottom waters of Franklin Bay, Canadian Arctic, during winter. *Aquat. Microb. Ecol.*, **43**, 209–221, <https://doi.org/10.3354/ame043209>.

Submitted 18.04.2025, accepted 26.06.2025.

For citation: Kopylov, A. I., E. A. Zabotkina, A. V. Romanenko, N. D. Romanova, and A. F. Sazhin, 2025: Heterotrophic microorganisms and viruses in the coastal waters of the Severnaya Zemlya archipelago (Arctic) during the period of glaciers melting. *Journal of Oceanological Research*, **53** (3), 101–123, [https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53\(3\).6](https://doi.ocean.ru/10.29006/1564-2291.JOR-2025.53(3).6).