

ГЕТЕРОТРОФНЫЙ МИКРОПЛАНКТОН ЮЖНОЙ ОКОНЕЧНОСТИ ЖЕЛОБА СВЯТОЙ АННЫ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД (КАРСКОЕ МОРЕ)

Романова Н.Д., Сажин А.Ф.

*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, 117997, Москва,
Нахимовский проспект, д. 36, e-mail: Romanova-Nadya@yandex.ru
Статья поступила в редакцию 10.09.2018, одобрена к печати 20.10.2018*

В работе рассмотрены результаты исследования микробиоты пелагиали южной оконечности желоба Св. Анны в конце вегетационного периода в 2007 и 2011 гг. Были проанализированы численность, биомасса и продукция бактериопланктона, а также обилие и видовой состав гетеротрофных флагеллят и инфузорий. Величины обилия и продукции бактерий, наблюдавшиеся в желобе, были существенно ниже значений, характерных для поверхностного распресненного слоя воды над шельфом Карского моря. Величины численности бактериопланктона верхнего прогретого слоя в 2007 г. были в несколько раз ниже, чем в 2011 г. (10–60 тыс.кл/мл и 24–147 тыс. кл/мл соответственно). В глубжележащих слоях воды эта разница нивелировалась. Межгодовые различия в величинах продукции бактериопланктона также были наиболее ярко выражены в верхнем 60-метровом слое: 0–0.17 и 0.05–0.87 мгС/м³ в сутки в 2007 и 2011 г. соответственно. На распределение обилия гетеротрофных флагеллят и инфузорий существенное влияние, по всей видимости, оказывало контурное течение вдоль склона желоба. В области его влияния в 2007 г. высокие значения численности флагеллят (154±29 кл/мл) были отмечены по всей толще водного столба, тогда как в 2011 г. они были приурочены к верхнему 50-метровому слою, превышая почти в два раза аналогичные показатели на соседних станциях (810±102 и 481±61 кл/мл соответственно).

Результаты мультифакторного анализа показали, что численность гетеротрофных флагеллят, а также число видов простейших снижались с глубиной, однако в эвфотическом слое наблюдалась разница между двумя годами наблюдений: в 2007 г. обилие потребителей зависело от состояния первичных продуцентов, тогда как в 2011 г. основным фактором, оказывающим влияние на обилие потребителей, являлась численность бактерий. Анализ распределения видового состава гетеротрофных флагеллят позволяет предположить, что сложная вертикальная гидрофизическая структура водной толщи рассматриваемого района не оказывает определяющего влияния на микробиоту этого района. Однако можно проследить влияние основных течений рассматриваемой области на распределение обилия и видового состава гетеротрофных микроорганизмов.

Ключевые слова: бактериопланктон, микрогетеротрофы, инфузории, нано-флагелляты, Карское море

Введение

Бактерии, гетеротрофный нано- и микропланктон, формирующие «микробную петлю», являются важнейшим компонентом планктонного сообщества, обеспечивающим реминерализацию органического вещества (Azam et al., 1983; Fenchel, 2008). В полярных экосистемах значение микробной компоненты планкто-

на еще более возрастает, поскольку в течение полугода развитие фотосинтезирующих организмов ограничено недостатком света. В подобных условиях осмотрофные микроорганизмы, способные эффективно усваивать растворенное органическое вещество, становятся основой пищевой цепи. Сведения о составе и механизмах регуляции микробной компоненты планктонного сообщества арктических регионов крайне скудны (Sorokin, Sorokin, 1996; Boras et al., 2010; Jiang et al., 2013; Maranger et al., 2015; Копылов и др., 2012, 2015, 2016), что значительно затрудняет оценку устойчивости экосистемы и прогнозирование ее изменений в условиях меняющегося климата и растущей антропогенной нагрузки. Данная работа посвящена рассмотрению структурных и продукционных характеристик гетеротрофного пико-, нано- и микроплектона, а также анализу факторов среды, способных влиять, на эти группы организмов в водах южной оконечности желоба Святой Анны. Эта область имеет принципиальное значение, поскольку является важнейшим звеном водообмена между Карским морем и Центральным Арктическим бассейном (Pavlov, Pfirman, 1995).

Материалы и методы

Для бактериологического и протозоологического анализа материал был собран в ходе 54-го и 59-го рейсов НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Карском море в августе–сентябре 2007 и 2011 гг. (рис. 1). Горизонты отбора проб определяли на основе STD-зондирования, учитывая профили температуры, солености (электропроводности) и флуоресценции.

Для учета общей численности бактерий использовали метод прямого счета клеток, окрашенных флуорохромом DAPI, под люминесцентным микроскопом Leica DM-5000B (Porter, Feig, 1980). Линейные размеры клеток измеряли при помощи окуляр-микрометра при увеличении $\times 1000$ или программы анализа изображений «ImageScoreColor M». Бактериальную биомассу в углеродных единицах рассчитывали по (Романова, Сажин, 2010). Продукцию бактерий определяли прямым методом с использованием антибиотиков-ингибиторов бактериального роста в модификации для естественных местообитаний (Sherr et al., 1986; Weisse, 1989).

Для учета гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий использовали метод люминесцентной микроскопии (Sherr, Caron, Sherr, 1993) в собственной модификации (Sazhin et al., 2007). Пробы объемом 50 мл непосредственно после отбора окрашивали примулином, фиксировали 3.6% раствором глутарового диальдегида и 10% глицерина, осаждали на черные ядерные фильтры «Nucleopore» с диаметром пор 0.4 мкм. Препараты просматривали под микроскопом Leica DM-5000B. Объем клеток рассчитывали, исходя из объема соответствующих стереометрических фигур. Биомасса в углеродном эквиваленте была пересчитана исходя из объемов организмов (Menden-Deuer, Lessard, 2000).

Для выявления корреляций между показателями характеристик сообществ рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Для выделения факторов, влияющих на параметры микробного сообщества, использовали

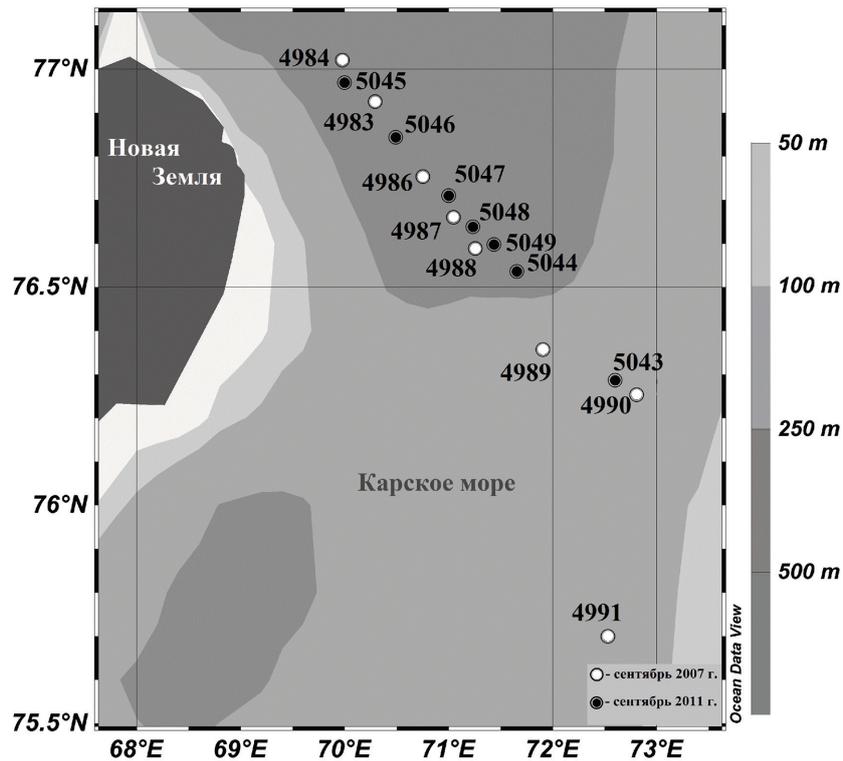


Рис. 1 Карта-схема расположения станций.

пошаговый множественный регрессионный анализ методом прямого последовательного отбора значимых переменных ($p < 0.05$). В дальнейшем тексте для обозначения коэффициента парной корреляции мы использовали r , а множественной – R . Расчеты проводили с помощью пакета программ PAST 3.14 и STATISTICA 6.0. Для оценки схожести точек на основании видового состава гетеротрофных нанофлагеллят использовали метод многомерного шкалирования в программе PRIMER 6.

Результаты

Район наших исследований включает две части: область внешнего шельфа Карского моря, непосредственно граничащую с желобом Святой Анны, а также склон и южную оконечность желоба. Вдоль западного склона желоба Святой Анны в Карское море проникают трансформированные атлантические воды. Далее по желобу атлантическая вода проникает до северной оконечности Новой Земли (Иванов, Нещеретов, 1999; Shauer et al., 2002; Зацепин и др., 2010). Это контурное течение имеет «возвратный» характер: воды, распространяющиеся на юго-восток вдоль западного склона, поворачивают обратно на северо-запад вдоль восточного склона желоба. Распространение атлантической воды в юго-западную часть Карского моря ограничивает фронтальная зона, расположенная над поднятием между желобом Св. Анны и Новоземельской котловиной. В этой

фронтальной зоне происходит столкновение и взаимодействие течения желоба Св. Анны и отрывающегося от Новой Земли Восточно-Новоземельского течения. Осенью 2007 г. эта же фронтальная зона ограничивала проникновение на север вод поверхностного опресненного слоя, образованных под влиянием речного стока Оби и Енисея (Зацепин и др., 2010). В 2011 г. струя контурного течения ограничивалась почти вертикальной прослойкой очень холодных вод с отрицательной температурой, имеющих карскоморское происхождение (Кременецкий, 2011).

Бактериопланктон

В 2007 г. в южной части желоба Св. Анны обилие бактериопланктона в верхнем прогревом слое воды (толщиной около 60 м) колебалось от 10 до 60 тыс.кл/мл. В поверхностном слое распресненной воды (глубиной до 15 м) над прилежащим шельфом этот параметр был почти на порядок выше, составляя 104–370 тыс. кл/мл. В глубжележащих слоях воды численность бактерий колебалась от 7 до 50 тыс.кл/мл. Биомасса бактериопланктона в южной части желоба в 2007 г. изменялась почти на порядок: от 0.22 до 2.64 мгС/м³. Еще более высокие значения были отмечены в верхнем слое распресненной воды над прилегающим шельфом: 4.33–6.76 мгС/м³. Средний объем клеток колебался в достаточно больших пределах: от 0.03 до 0.17 мкм³. В морфологическом составе бактериопланктона доминировали коккоидные формы: их доля колебалась от 80 до 98% общей численности.

В 2011 г. обилие бактерий в южной части желоба Св. Анны в верхнем прогревом слое (толщиной также около 60 м) снижалось с глубиной с 58–147 тыс.кл/мл в поверхностном слое до 24–69 тыс.кл/мл на глубжележащих горизонтах. В то же время обилие бактерий в распресненной поверхностной воде над прилежащем шельфе достигало 549 тыс.кл/мл. На глубинах более 60 м численность бактерий колебалась в пределах 13–49 тыс.кл/мл. Биомасса бактериопланктона в поверхностном слое воды изменялась в пределах от 2 до 3.15 мгС/м³, а в распресненной воде возрастала более чем в два раза (6.35 мгС/м³). Глубже значения биомассы бактериопланктона были заметно ниже и колебались в пределах 0.39–1.65 мгС/м³. Средний объем клеток изменялся от 0.02 до 0.05 мкм³. В морфологическом составе бактериопланктона также доминировали коккоидные формы, составляя от 54 до 81% общей численности клеток. При этом минимальных значений (54–58%) этот показатель достигал в поверхностном слое воды на трех северных станциях (5045–5047).

В 2007 г. величина продукции бактериопланктона в южной части желоба Св. Анны варьировала от 0 до 2.72 мгС/м³ в сутки. Минимальные значения (0–0.17 мгС/м³ в сутки) наблюдались в верхнем 50-метровом слое воды. Величина удельной продукции на этих горизонтах составляла всего 0–0.28 сут⁻¹. Только на самой северной станции разреза на глубине 10 м продукция бактериопланктона возрастала до 1.33 мгС/м³ в сутки (P/V коэффициент составлял 0.58 сут⁻¹). На глубинах более 50 метров величина бактериальной продукции колебалась от 0.13 до

0.55 мгС/м³ в сутки, а на глубине 60 м самой северной станции разреза достигала 2.72 мгС/м³ в сутки. Величина удельной продукции на этих горизонтах составляла 0.23–0.6 сут⁻¹ и 1.5 сут⁻¹ соответственно.

В 2011 г., в отличие от наблюдений 2007 г., величина продукции бактериопланктона в верхнем 20-метровом слое в среднем была выше, чем в глубжележащих слоях воды (0.05–0.87 и 0.02–0.43 мгС/м³ в сутки соответственно). Удельная продукция, соответственно, составляла 0.02–1.35 и 0.04–0.45 сут⁻¹. Тем не менее, эти величины были на порядок ниже, чем значения в верхнем слое распресненной воды над прилегающем шельфом, где бактериальная продукция достигала 7.38 мгС/м³ в сутки при величине Р/В коэффициента 1.16 сут⁻¹.

Гетеротрофный нанопланктон

В 2007 г. обилие гетеротрофных нанофлагеллят на разрезе вдоль желоба Св. Анны колебалось от 9 до 424 кл/мл. В области распространения распресненных вод высокие показатели их обилия (более 100 тыс.кл/л) наблюдались только в верхнем 20–30 метровом слое. При этом на крайней южной станции в слое воды с соленостью 17–20 psu этот показатель достигал самых высоких значений: 307–369 кл/мл. Максимальные величины биомассы были также отмечены на южной станции в распресненной воде соленостью менее 20 psu (7–10.2 мгС/м³), в остальных случаях этот показатель не превышал 3.8 мгС/м³. В области влияния контурного течения (станции 4987 и 4988), несущего воды атлантического происхождения (Зацепин и др., 2010), высокие показатели численности гетеротрофных жгутиконосцев наблюдались во всем столбе воды: 154±29 кл/мл или 1.61±0.45 мгС/м³. На станциях, расположенных севернее контурного течения, относительно высокие величины обилия были приурочены к верхнему 80-метровому слою: 218±36 кл/мл (2.75±0.64 мгС/м³). В глубжележащих слоях воды этот показатель в среднем составлял 33±16 кл/мл (0.34±0.13 мгС/м³).

Обилие инфузорий достигало наиболее высоких значений на глубинах до 50 м к югу от контурного течения (в среднем 307±250 кл/л или 0.48±0.39 мгС/м³), а также в верхнем 80-метровом слое на станциях к северу от него (в среднем 108±33 кл/л или 0.39±0.19 мгС/м³). Глубже численность инфузорий в абсолютном большинстве случаев не превышала 40 кл/л, а биомасса – 0.04 мгС/м³. Максимальные значения обилия инфузорий наблюдались у южной станции на краю шельфовой части моря: в верхнем слое распресненных вод их биомасса достигала 1.99–2.89 мгС/м³ благодаря высокому вкладу *Laboea strobila*, а глубже на горизонте 48 м значения численности вырастали до 2180 кл/л за счет развития *Telonema subtilis*.

Основной вклад в численность гетеротрофных флагеллят (более 65%) вносили не поддающиеся определению формы. Среди определенных видов гетеротрофных флагеллят на южной станции по численности доминировали водоросли *Gyrodinium spirale* и *Protoperidinium bipes*. *Gyrodinium spirale* доминировал также и по биомассе. На остальных станциях в абсолютном большинстве случаев и по численности, и по

биомассе преобладал *Gyrodinium* sp.1. На всех станциях разреза было отмечено 5 видов гетеротрофных жгутиконосцев: *Gyrodinium* sp.1, *Gyrodinium* spp., *Gyrodinium spirale*, *Leucocryptos marina*, и *Monosiga marina*. *Amphidinium sphaenoides* и *Amphidinium* sp. были отмечены только на крайней южной станции. *Protoperidinium brevipes* также наблюдался только на южной станции и был приурочен к слою распресненной воды. Распространение *Telonema subtilis*, напротив, было приурочено к северным станциям разреза.

Из-за малой численности инфузорий говорить о видовом распределении вдоль разреза в 2007 г. достаточно сложно. Число видов инфузорий на разных станциях колебалось от шести до тринадцати. На большинстве станций разреза были представлены только олиготрихины *Strombidium* spp., *Strombidium wulfii*, *Laboea strobila*. Тинтиннида *Parafavella acuta* была найдена у северных станций разреза. *Tintinnopsis parvula*, *Lohmanniella* sp. и *Acineta tuberosa* были отмечены только на крайней южной станции в верхнем распресненном слое воды.

В 2011 г. на разрезе в южной части желоба Св. Анны относительно высокие значения обилия гетеротрофного нанопланктона наблюдались вплоть до глубины 150 м. Максимальная численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят была отмечена в поверхностном слое самой южной станции разреза, значения этих параметров более чем в два раза превышали наблюдавшиеся на других горизонтах и станциях, составляя 2842 кл/мл и 33.2 мгС/м³ соответственно. На станциях 5049 и 5048, расположенных в области влияния контурного течения, несущего воды атлантического происхождения (Кременецкий, 2011), обилие гетеротрофных жгутиконосцев в верхнем 50-метровом слое было заметно выше, чем на соседних станциях: 810±102 и 481±61 кл/мл соответственно. При этом биомасса гетеротрофных жгутиконосцев оставалась практически неизменной: 5.2±0.52 мгС/м³.

Численность инфузорий на разрезе вдоль желоба Св. Анны в 2011 г. в верхнем 150-метровом слое изменялась от 0 до 1.9 кл/л; биомасса колебалась от 0 до 9.5 мгС/м³, и только в поверхностном слое на ст. 5046 ее значение увеличилось до 42.7 мгС/м³ за счет доминирования крупных форм (размером более 110 мкм) *Laboea strobila*.

Основную массу гетеротрофных жгутиконосцев также составляли не поддающиеся определению клетки. На всех станциях разреза были отмечены семь видов гетеротрофных жгутиконосцев: *Gyrodinium lachryma*, *Gyrodinium* sp.1, *Gyrodinium spirale*, *Gyrodinium* spp., *Leucocryptos marina*, *Monosiga marina*, *Telonema subtilis*. *Gymnodinium* sp., *Gyrodinium fusiforme* и *Protoperidinium bipes* встречались только в южной части разреза, тогда как *Protoperidinium conicum* был отмечен только на крайней северной станции. Среди определенных видов гетеротрофных жгутиконосцев на всех станциях разреза и по численности, и по биомассе доминировал *Gyrodinium* sp.1 (24–66% численности). На северной станции разреза также доминировал вид *Leucocryptos marina* (27% численности). Относительно высоким на всех станциях был вклад в общую численность жгутиконосцев

Monosiga marina (13–36%). В поверхностном опресненном слое воды и по численности, и по биомассе доминировал вид *Telonema subtilis* (68% и 45% соответственно).

Число видов инфузорий на разных станциях колебалось от семи до четырнадцати. *Laboea strobila*, *Strombidium* spp. и тинтиннида *Acanthostomella norvegica* (или ее пустые домики) были отмечены на всех станциях разреза. *Tintinnopsis beroidea* и *Leprotintinnus pellucidus* встречались только на юге желоба, тогда как *Lohmanniella spiralis*, наоборот, не встречалась на двух южных станциях разреза вплоть до границы контурного течения.

Анализ и обсуждение результатов

Анализ распределения бактериопланктона эвфотического слоя южной части желоба Св. Анны в 2007 г. (за исключением точек с распресненной водой) показал, что обилие бактерий снижается с глубиной и возрастает в северном направлении ($R = 0.57$). Размер клеток бактериопланктона увеличивается с возрастанием биомассы гетеротрофных нанофлагеллят и увеличением концентрации аммония ($R = 0.67$).

На глубинах более 50 м на всем протяжении разреза также наблюдалось увеличение бактериальной численности по мере продвижения на север и снижение этого показателя с глубиной ($R = 0.59$). Размер клеток уменьшался по мере продвижения на север и возрастал с глубиной, увеличиваясь при снижении концентрации фосфатов ($R = 0.59$, Маккавеев, 2007).

Также по мере продвижения на север и снижения температуры воды уменьшалась доля коккоидных форм в морфологическом составе бактериопланктона ($R = 0.8$). Еще более низкий вклад коккоидных клеток по сравнению с рассматриваемым районом был отмечен в области северной оконечности глубоководных желобов Карского моря, над континентальным склоном (Романова, 2012).

Численность гетеротрофных нанофлагеллят падала с глубиной и уменьшением температуры воды ($R = 0.82$), тогда как снижение их биомассы было приурочено к увеличению солёности и концентрации фосфатов ($R = 0.84$). При анализе эвфотического слоя обнаружилась обратная связь численности нанофлагеллят с солёностью воды и концентрацией феофитина ($R = 0.77$), тогда как на распределение их биомассы большее влияние оказывала температура, содержание феофитина (Мошаров, 2010) и неорганического фосфора ($R = 0.83$). В распределении инфузорий значимых зависимостей обнаружено не было.

При анализе данных 2007 г. с помощью мультифакторного анализа ни одной из рассмотренных характеристик бактериопланктона не было среди факторов, определяющих изменение гетеротрофного нанопланктона. Тем не менее, была отмечена слабая корреляция между обилием потребителей и биомассой бактериопланктона: $r = 0.43$, $p < 0.05$ как для инфузорий, так и для гетеротрофных нанофлагеллят. Подобная корреляция была отмечена и для сообщества придонной воды (Романова и др., 2013).

В 2011 г. численность бактериопланктона в южной части желоба Св. Анны снижалась по мере увеличения солености и была тесно связана с биомассой нанофлагеллят ($R = 0.87$). В свою очередь, биомасса гетеротрофных жгутиконосцев изменялась вместе с обилием бактериопланктона и снижалась по мере возрастания концентрации неорганического фосфора ($R = 0.91$). Биомасса инфузорий также коррелировала с обилием бактерий, а также снижалась по мере продвижения на восток ($R = 0.72$), что возможно объясняется влиянием контурного течения вдоль склона желоба Св. Анны (Кременецкий, 2011). Число видов инфузорий также увеличивалось с ростом бактериальной биомассы и падало с глубиной ($R = 0.72$), тогда как число видов гетеротрофных нанофлагеллят снижалось с глубиной и по мере продвижения на восток ($R = 0.72$). При рассмотрении эвфотического слоя наблюдалась тесная связь обилия инфузорий с численностью и объемом бактериопланктона ($R = 0.76$).

Величина бактериальной продукции в оба года была примерно на одном уровне, однако стоит отметить различия в вертикальном распределении ее значений. В 2007 г. в поверхностном слое воды над желобом св. Анны, этот показатель был крайне низок не только по сравнению с распресненным слоем воды над шельфом, но и даже по отношению к глубжележащим слоям воды. В то же время, в 2011 г. наблюдалось снижение величин бактериальной продукции от поверхности ко дну. По всей видимости, эта разница связана с различиями в гидрофизической структуре границы шельфа и желоба. В 2007 г. в этой области была сформирована ярко выраженная фронтальная зона, образованная контурным течением желоба вдоль склона Св. Анны и Восточно-Новоземельского течения. В 2011 г. подобной границы, ограничивающей распространение шельфовых вод на север в момент наших работ не наблюдалось (Кременецкий, 2011).

В 2011 г. была также проанализирована доля активных клеток бактериопланктона (Мошарова, Мошаров, Ильинский, 2017). Доля клеток с поврежденной мембраной была невысока и колебалась в пределах от 3 до 24% клеток, при этом величины более 10% были приурочены к глубинам 60–120 м. Таким образом, на глубинах с относительно высокими показателями обилия бактериопланктона, вклад клеток с поврежденной мембраной был заметно ниже. Доля бактерий с активной электрон-транспортной цепью составляла от 6 до 64% общей численности бактерий. Максимальные величины этого показателя (49–64% общей численности) были приурочены к глубинам до 60 м на крайней северной станции разреза (Мошарова, Мошаров, Ильинский, 2017).

Анализ видового состава гетеротрофных нанофлагеллят с помощью метода многомерного шкалирования (mds-анализ) в 2007 г. не позволил выделить определенные группы станций. Обособленно находятся точки, расположенные на краю шельфа, а также отдельные глубоководные горизонты. Однако, станции, расположенные на склоне желоба, были далеко неоднородны по составу сообщества нанофлагеллят (рис. 2а). В 2011 г. было выявлено четыре группы точек (рис. 2б). Четко выделяется сообщество распресненного слоя воды на границе шельфа

Карского моря. Сообщество верхнего стометрового слоя самой северной станции было сходно с сообществом в верхнем слое других северных станций. Еще одну обособленную группу образовали нижние горизонты на станции 5044. Остальные точки были схожи между собой.

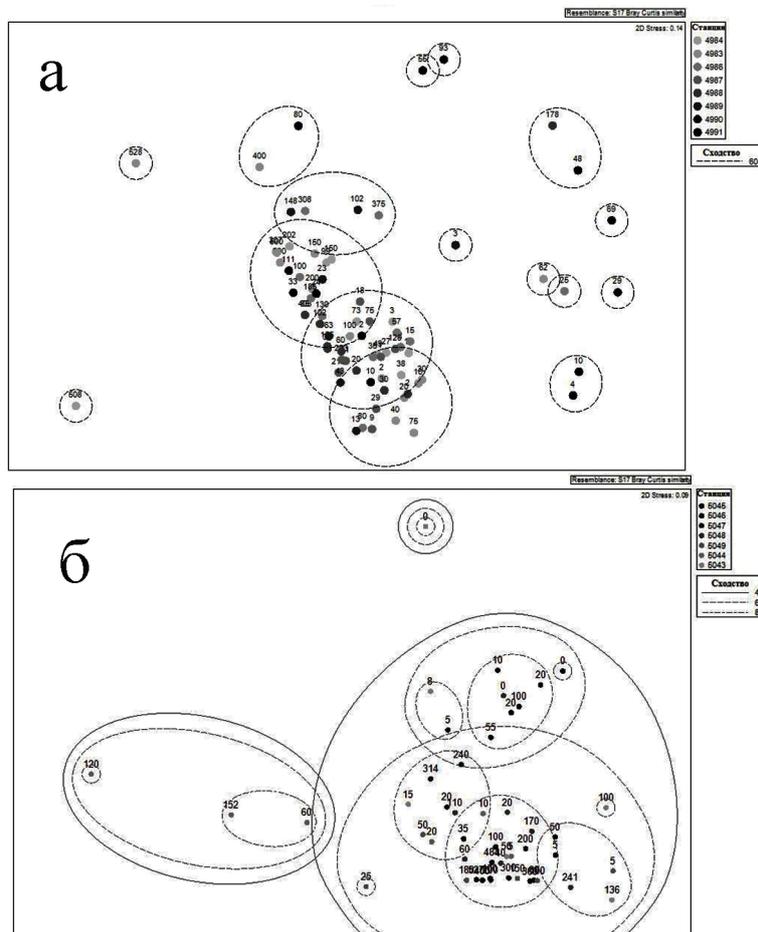


Рис. 2. MDS-диаграмма сходства точек отбора проб, построенная на основании данных по видовому составу нанофлагеллят в 2007 г. (а) и в 2011 г. (б). В обозначении точек указана глубина отбора проб.

Заключение

Сопоставление данных наблюдений, проводившихся в один сезон разных лет, позволяют предположить, что основная разница в строении микробного сообщества южной оконечности желоба Св. Анны в осенний период обусловлена наличием или отсутствием фронтальной зоны, ограничивающей распространение поверхностных распресненных вод. В 2007 г. распределение бактериопланктона в южной части желоба Св. Анны было мало связано с количеством его потребителей, и наблюдалась тенденция увеличения его обилия в северном направлении и снижения с глубиной. В 2011 г., когда шельфовые поверхностные воды проникали на север, на передний план выходила соленость, с возрастанием которой снижалась бактериальная

численность. Сходство в распределении бактерий и гетеротрофных жгутиконосцев скорее всего обусловлено либо их зависимостью от одних факторов (прежде всего, глубины местообитания и солености), либо регуляцией обилия флагеллят «снизу» – доступностью пищевого ресурса. Величины продукции бактериопланктона в верхнем прогревом слое, по всей видимости, так же определялись наличием или отсутствием фронтальной зоны на границе желоба. В 2007 г., когда она была ярко выражена, значения бактериальной продукции в поверхностном слое были крайне низки, тогда как в 2011 г. верхний прогретый слой характеризовался максимальными величинами продукции в столбе воды. Количественные показатели гетеротрофных флагеллят и инфузорий снижались с глубиной. В эвфотическом слое наблюдалась разница между двумя годами наблюдений: в 2007 г. обилие потребителей зависело от физиологического состояния первичных продуцентов (отношение феофитина к хлорофиллу), тогда как в 2011 г., когда продукция бактериопланктона в верхнем перемешанном слое достигала относительно высоких величин, численность бактерий стала одним из факторов, оказывающих влияние на обилие потребителей.

Анализ впервые полученных данных по видовому составу нано- и микрогетеротрофных организмов вод южной оконечности желоба Св. Анны не позволяет выделить группы, приуроченные к различным условиям среды, в первую очередь, из-за относительно низкой численности микроорганизмов и малого количества видов. По видовому составу гетеротрофных нанофлагеллят существенно отличаются только распресненные воды и отдельные глубоководные горизонты. Сложная вертикальная структура водной толщи южной оконечности желоба Св. Анны не оказывает определяющего влияния на микробиоту этого района. Однако можно проследить влияние основных течений рассматриваемой области на распределение обилия и видового состава гетеротрофных микроорганизмов. Отмеченные корреляции между бактериальной численностью и обилием потребителей бактерий свидетельствуют, по всей видимости, о выраженной зависимости последних от пищевого ресурса.

Сбор материала выполнен в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования России (тема № 0149-2018-0035); экспериментальные работы выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-00375 А; микроскопия проб выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-05-00326 А; статистическая обработка материала выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-05-60069 (Арктика).

Литература

Зацепин А.Г., Морозов Е.Г., Демидов А.Н., Кондрашов А.А., Корж А.О., Кременецкий В.В., Пака В.Т., Поярко С.Г., Соловьев Д.М. Циркуляция вод в юго-западной части Карского моря в сентябре 2007 г. // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 683–697.

- Иванов Г.И., Нещеретов А.В.* Океанографические исследования желоба Святой Анны (Карское море) // *Океанология*. 1999. Т. 39. № 4. С. 504–514.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А., Боярский П.В., Шумилкин В.Н., Кузнецов Н.А.* Планктонные вирусы, гетеротрофные бактерии и нанофлагелляты в пресных и морских водах бассейна Карского моря (Арктика) // *Биология внутренних вод*. 2012. № 3. С. 15–24.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А., Романенко А.В., Романова Н.Д., Макаревич П.Р., Венгер М.П.* Вирусы, бактерии и гетеротрофные нанофлагелляты в планктоне моря Лаптевых // *Океанология*. 2016. Т. 56. № 6. С. 869–878.
- Копылов А.И., Сажин А.Ф., Заботкина Е.А., Романова Н.Д.* Вириопланктон Карского моря: влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 4. С. 620–631.
- Кременецкий В.В.* Отчет гидрофизического отряда // Исследования экосистемы Карского моря. 59 Рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш» (12 Сентября – 7 Октября 2011 г.). М.: ИО РАН, 2011. Т. II. С. 1–71.
- Маккавеев П.Н.* Отчет отряда биогидрохимии и геохимии // Отчет о работах в 54-м рейсе НИС «Академик Мстислав Келдыш». М.: ИО РАН, 2007. Т. II. С. 196–264.
- Мошаров С.А.* Распределение первичной продукции и хлорофилла «а» в Карском море в сентябре 2007 г. // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 5. С. 933–941.
- Мошарова И.В., Мошаров С.А., Ильинский В.В.* Особенности распределения бактериопланктона с активным метаболизмом в водах желоба Святой Анны (Карское море) осенью 2011 г. // *Океанология*. 2017. Т. 57. № 1. С. 128–136.
- Романова Н.Д.* Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона Карского моря. Автореферат дисс. к. б. н. 03.02.10. М., 2012. 26 с.
- Романова Н.Д., Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В., Сажин А.Ф., Азовский А.И.* Сообщества гетеротрофных микроорганизмов на границе «вода–дно» в Карском море // *Океанология*. 2013. Т. 53. № 3. С. 375–386.
- Романова Н.Д., Сажин А.Ф.* Взаимосвязь между объемом бактериальных клеток и содержанием в них углерода // *Океанология*. 2010. Т. 50. № 4. С. 556–565.
- Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A., Thingstad F.* The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea // *Marine Ecology Progress Series*. 1982. Vol. 10. P. 257–263.
- Boras J.A., Sala M.M., Arrieta J.M., Sa 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.
- Fenchel T.* The microbial loop–25 years later // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2008. Vol. 366. P. 99–103.
- Jiang Y., Yang E.J., Min J.-O., Kang S.-H., Lee S.* Using pelagic ciliated microzooplankton communities as an indicator for monitoring environmental condition under impact of summer sea-ice reduction in western Arctic Ocean // *Ecological Indicators*. 2013. Vol. 34. P. 380–390.
- Maranger R., Vaqué D., Nguyen D., Hébert M. P., Lara E.* Pan-Arctic patterns of planktonic heterotrophic microbial abundance and processes: controlling factors and potential impacts of warming // *Progress in Oceanography*. 2015. Vol. 139. P. 221–232.
- Menden-Deuer S., Lessard E.J.* Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // *Limnology and oceanography*. 2000. Vol. 45. P. 569–579.
- Pavlov V., Pfirman S.* Hydrographic structure and variability of the Kara Sea: Implications for

- pollutant distribution // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 1995. Vol. 42. P. 1369–1390.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnology and oceanography*. 1980. Vol. 25. P. 943–948.
- Sazhin A.F., Artigas L.F., Nejstgaard J.C., Frischer M.E. The colonization of two *Phaeocystis* species (*Prymnesiophyceae*) by pennate diatoms and other protists: a significant contribution to colony biomass // *Phaeocystis, Major Link in the Biogeochemical Cycling of Climate-Relevant Elements*. Springer. 2007. P. 137–145.
- Shauer U., Loeng H., Rudels B., Ozhigin V.K., Dieck W. Atlantic Water flow through the Barents and Kara Seas // *Deep Sea Research Part I*. 2002. No. 49. P. 2281–2298.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Andrew T.L., Fallon R.D., Newell S.Y. Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors // *Marine Ecology Progress Series*. 1986. Vol. 32. P. 169–179.
- Sherr E.B., Caron D.A., Sherr B.F. Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*. 1993. P. 213–227.
- Sorokin Y.I., Sorokin P.Y. Plankton and primary production in the Lena River estuary and in the south-eastern Laptev Sea // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 1996. Vol. 43. P. 399–418.
- Weisse T. The microbial loop in the Red Sea: Dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates // *Marine ecology progress series*. 1989. Vol. 55. P. 241–250.

HETEROTROPHIC MICROPLANKTON OF THE SOUTHERN EDGE OF THE ST. ANNA TROUGH IN THE AUTUMN (KARA SEA)

Romanova N.D., Sazhin A.F.

*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences,
36 Nahimovskiy prospekt, Moscow, 117997, Russia, e-mail: Romanova-Nadya@yandex.ru*
Submitted 10.09.2018, accepted 20.10.2018

The paper concerns the pelagic microbial community of the southern part of the St. Anna trough in the late vegetation period. In 2007 and 2011. The abundance, biomass and production of bacterioplankton, as well as the abundance and species composition of heterotrophic flagellates and ciliates were analyzed. The abundance and bacterial production values observed in the trough were significantly lower than the values typical of the surface brackish water layer above the Kara Sea shelf. The bacterioplankton abundance values of the upper warm layer in 2007 were several times lower than in 2011 ($10\text{--}60 \times 10^3$ cells/ml and $24\text{--}147 \times 10^3$ cells/ml, respectively). In the deeper water layers, this difference diminished. The interannual differences in the values of bacterioplankton production were also most pronounced in the upper 60-meter layer: $0\text{--}0.17$ and $0.05\text{--}0.87$ mgC/m³ per day in 2007 and 2011, respectively. The distribution of the abundance of heterotrophic flagellates and ciliates is significantly influenced by the contour current along the slope of the trench. In the area of its influence in 2007, high values of the number of flagellates (154 ± 29 cells/ml) were observed throughout the water column, whereas in 2011 maximal values were confined to the upper 50-meter layer, exceeding almost twice the abundance at neighboring stations (810 ± 102 and 481 ± 61 cells/ml, respectively).

The results of multifactor analysis showed that the number of heterotrophic flagellates, as well as the number of protozoan species decreased with depth. However in the euphotic layer there was a difference between two years of observations: in 2007, the abundance of

consumers depended on the state of primary producers, whereas in 2011 the main factor affecting their abundance was the number of bacteria. Analysis of the species composition of heterotrophic flagellates suggests that the complex vertical hydrophysical structure of the water column does not affect substantially the microbial community of the region. However the influence of main currents of the area under consideration may be traced regarding the distribution of the abundance and species composition of heterotrophic microorganisms.

Keywords: bacterioplankton, microheterotrophs, ciliates, nanoflagellates, Kara Sea

References

- Azam F., Fenchel T., Field J.G., Gray J.S., Meyer-Reil L.A., and Thingstad F. The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1982, Vol. 10, pp. 257–263.
- Boras J.A., Sala M.M., Arrieta J.M., Sa E.L., Felipe J., Agustí S., Duarte C.M., and Vaqué D. Effect of ice melting on bacterial carbon fluxes channelled by viruses and protists in the Arctic Ocean. *Polar biology*, 2010, Vol. 33, pp. 1695–1707.
- Fenchel T. The microbial loop—25 years later. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, Vol. 366, pp. 99–103.
- Ivanov G.I. and Neshcheretov A.V. Okeanograficheskie issledovaniya zheloba Svyatoi Anny (Karskoe more) (Oceanographic studies of the Saint Anna trough, the Kara Sea). *Okeanologiya*, 1999, Vol. 39, No. 4, pp. 504–514.
- Jiang Y., Yang E.J., Min J.-O., Kang S.-H., and Lee S. Using pelagic ciliated microzooplankton communities as an indicator for monitoring environmental condition under impact of summer sea-ice reduction in western Arctic Ocean. *Ecological Indicators*, 2013, Vol. 34, pp. 380–390.
- Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zobotkina E.A., Boyarskii P.V., Shumilkin V.N., and Kuznetsov N.A. Planktonnye virusy, geterotrofnye bakterii i nanoflagellyaty v presnykh i morskikh vodakh basseina Karskogo moray (Arktika) (Planktonic viruses, heterotrophic bacteria, and nanoflagellates in fresh and coastal marine waters of the Kara Sea Basin (the Arctic)). *Biologiya vnutrennikh vod*, 2012, No. 3, pp. 15–24.
- Kopylov A.I., Sazhin A.F., Zobotkina E.A., and Romanova N.D. Virioplankton Karskogo morya: vliyanie virusov na smertnost' geterotrofnykh bakterii (Virioplankton in the Kara Sea: The impact of viruses on mortality of heterotrophic bacteria). *Okeanologiya*, 2015, Vol. 55, No. 4, pp. 620–631.
- Kopylov A.I., Sazhin A.F., Zobotkina E.A., Romanenko A.V., Romanova N.D., Makarevich P.R., and Venger M.P. Virusy, bakterii i geterotrofnye nanoflagellyaty v planktone morya Laptevykh (Viruses, bacteria, and heterotrophic nanoflagellates in Laptev Sea plankton). *Okeanologiya*, 2016, Vol. 56, No. 6, pp. 869–878.
- Kremenetskii V.V. Otchet gidrofizicheskogo otryada (The report of hydrophysics group) Issledovaniya ekosistemy Karskogo morya. 59 Reis NIS «Akademik Mstislav Keldysh» (12 Sentyabrya – 7 Oktyabrya 2011 g.) (The investigations of the Kara Sea ecosystems, 59 cruise of the RV «Akademik Mstislav Keldysh», 12 September–7 October 2011), Moscow: IO RAN, 2011, Vol. II, pp. 1–71.
- Makkaveev P.N. Otchet otryada biogidrokhimii i geokhimii (The report of the group of biochemistry and geochemistry), Otchet o rabotakh v 54-m reise NIS «Akademik Mstislav Keldysh» (The report on work performed in the 54 cruise of the RV Akademik Mstislav Keldysh), Moscow: IO RAN, 2007, Vol. II, pp. 196–264.
- Maranger R., Vaqué D., Nguyen D., Hébert M. P., and Lara E. Pan-Arctic patterns of planktonic

- heterotrophic microbial abundance and processes: controlling factors and potential impacts of warming. *Progress in Oceanography*, 2015, Vol. 139, pp. 221–232.
- Menden-Deuer S. and Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and oceanography*, 2000, Vol. 45, pp. 569–579.
- Mosharov S.A. Raspreделение pervichnoi produktsii i khlorofilla «a» v Karskom more v sentyabre 2007 g. (Distribution of the primary production and chlorophyll a in the Kara Sea in September of 2007). *Okeanologiya*, 2010, Vol. 50, No. 5, pp. 933–941.
- Mosharova I.V., Mosharov S.A., and Il'inskii V.V. Osobennosti raspredeleniya bakterioplanktona s aktivnym metabolizmom v vodakh zheloba Svyatoi Anny (Karskoe more) osen'yu 2011 g. (Distribution of bacterioplankton with active metabolism in waters of the St. Anna Trough, Kara Sea, in autumn 2011). *Okeanologiya*, 2017, Vol. 57, No. 1, pp. 128–136.
- Pavlov V. and Pfirman S. Hydrographic structure and variability of the Kara Sea: Implications for pollutant distribution. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 1995, Vol. 42, pp. 1369–1390.
- Porter K.G. and Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and oceanography*, 1980, Vol. 25, pp. 943–948.
- Romanova N.D. and Sazhin A.F. Vzaimosvyaz' mezhdru ob'emom bakterial'nykh kletok i sodержaniem v nikh ugleroda (Relationships between the cell volume and the carbon content of bacteria). *Okeanologiya*, 2010, Vol. 50, No. 4, pp. 556–565.
- Romanova N.D. Strukturno-funktsional'nye kharakteristiki bakterioplanktona Karskogo morya. Avtoreferat diss. k. b. n. (Structural and functional characteristics of the bacterioplankton of the Kara Sea, Synopsis of Cand. bio. sci. thesis), Moscow: 2012, 26 p.
- Romanova N.D., Mazei Yu.A., Tikhonenkov D.V., Sazhin A.F., and Azovskii A.I. Soobshchestva geterotrofnikh mikroorganizmov na granitse «voda dno» v Karskom more (Heterotrophic microbial communities on the water-sediment boundary in the Kara Sea). *Okeanologiya*, 2013, Vol. 53, No. 3, pp. 375–386.
- Sazhin A.F., Artigas L.F., Nejstgaard J.C., and Frischer M.E. The colonization of two *Phaeocystis* species (Prymnesiophyceae) by pennate diatoms and other protists: a significant contribution to colony biomass. *Phaeocystis, Major Link in the Biogeochemical Cycling of Climate-Relevant Elements*, Springer, 2007, pp. 137–145.
- Shauer U., Loeng H., Rudels B., Ozhigin V.K., and Dieck W. Atlantic Water flow through the Barents and Kara Seas. *Deep Sea Research Part I*, 2002, No. 49, pp. 2281–2298.
- Sherr B.F., Sherr E.B., Andrew T.L., Fallon R.D., and Newell S.Y. Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Marine Ecology Progress Series*, 1986, Vol. 32, pp. 169–179.
- Sherr E.B., Caron D.A., and Sherr B.F. Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. *Handbook of methods in aquatic microbial ecology*, 1993, pp. 213–227.
- Sorokin Y.I. and Sorokin P.Y. Plankton and primary production in the Lena River estuary and in the south-eastern Laptev Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 1996, Vol. 43, pp. 399–418.
- Weisse T. The microbial loop in the Red Sea: Dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates. *Marine ecology progress series*, 1989, Vol. 55, pp. 241–250.
- Zatsepin A.G., Morozov E.G., Demidov A.N., Kondrashov A.A., Korzh A.O., Kremenetskii V.V., Paka V.T., Poyarkov S.G., and Solov'ev D.M. Tsirkulyatsiya vod v yugo-zapadnoi chasti Karskogo morya v sentyabre 2007 g. (Circulation in the southwestern part of the Kara Sea in September 2007). *Okeanologiya*, 2010, Vol. 50, No. 5, pp. 683–697.