

УДК [574.583:578](268.52-18)

ВИРИОПЛАНКТОН И ВИРУСНАЯ ИНФЕКЦИЯ БАКТЕРИЙ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ КАРСКОГО МОРЯ В РАЙОНЕ АРХИПЕЛАГА СЕВЕРНАЯ ЗЕМЛЯ (АРКТИКА)

© 2026 г. А. И. Копылов¹, Е. А. Заботкина¹, А. В. Романенко¹,
Н. Д. Романова², А. Ф. Сажин²

¹Институт биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина РАН, Борок, Российская Федерация

²Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

E-mail: kopylov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 12.04.2025; после доработки 27.11.2025;
принята к публикации 06.08.2026.

Первые исследования структуры вириопланктона и вирус-индуцированной смертности бактерий в северо-восточной части Карского моря проводили в рейсе НИС «Профессор Молчанов» в рамках программы «Открытый океан: архипелаги Арктики — 2019». Материал получен 22–31 августа 2019 г. в районе архипелага Северная Земля, на участке среднего шельфа между островом Визе и островом Ушакова и на разрезе от внешнего шельфа до континентального склона. В исследованных водах численность бактерий (N_B) варьировала от $0,24 \cdot 10^5$ до $5,15 \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹, численность свободных вирусов (N_{VF}) — от $15,41 \cdot 10^5$ до $64,72 \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹. Отношение N_{VF}/N_B изменялось от 6,9 до 89,7; в среднем значение составляло $14,6 \pm 6,2$ в прибрежных водах архипелага Северная Земля и $56,9 \pm 23,3$ в открытых водах шельфа и континентального склона. Между N_{VF} и N_B наблюдалась сильная корреляция ($R = 0,72$, $n = 23$, $p < 0,05$). Во всех акваториях в составе свободных вирусов преобладали вирусы без хвоста. В прилегающих к архипелагу Северная Земля водах средний диаметр капсидов вирусов $[(42 \pm 5) \text{ нм}]$ меньше такового в открытых водах $[(50 \pm 5) \text{ нм}]$. В составе вириопланктона, кроме свободных вирусов, присутствовали вирусы, прикреплённые к бактериальным клеткам и к мельчайшим частицам взвеси. Во всех пробах преобладали свободные вирусы, но в прибрежных водах их доля в общей численности вириопланктона $[(86,4 \pm 9,3) \text{ \%}]$ была ниже, чем в открытых водах $[(94,3 \pm 5,0) \text{ \%}]$. Частота видимых инфицированных вирусами клеток бактерий (FVIC), то есть доля в общей численности бактериальных клеток, содержащих внутри зрелые фаги, изменялась от 0,8 до 3,9 % N_B , составляя в среднем для всех проб $(1,6 \pm 0,7) \text{ \% } N_B$. Сильная корреляция FVIC обнаружена с величиной бактериальной продукции ($R = 0,69$, $n = 23$, $p < 0,05$). Смертность бактерий в результате вирусного лизиса колебалась в пределах 6,1–39,2 % продукции бактерий, составляя в среднем для исследованного участка Карского моря $(13,8 \pm 7,9) \text{ \%}$. Показано, что вирусы в прибрежных и открытых водах северо-восточной части Карского моря осенью являются важным компонентом планктонного микробного сообщества и вирусный лизис существенно влияет на смертность планктонных бактерий.

Ключевые слова: вириопланктон, вирусная инфекция, вирус-индуцированная смертность бактерий, бактериопланктон, Карское море, Арктика

Карское море является окраинным бассейном Северного Ледовитого океана и большей частью лежит на материковой отмели, где глубины не превышают 100 м. Наиболее мелководны (до 50 м) его южные и восточные районы. Южные районы (почти 40 % площади моря) находятся

под влиянием пресного стока рек Обь и Енисей. Северная часть Карского моря, где расположены острова Визе и Ушакова, и его восточная часть, где находится архипелаг Северная Земля, в значительно меньшей степени испытывают влияние стока сибирских рек. На северо-востоке Карское море открыто для вод Арктического бассейна.

Вирусы являются динамичным и наиболее многочисленным компонентом морских планктонных сообществ и значительно влияют на смертность микроорганизмов, динамику их популяций и разнообразие; также вирусы контролируют потоки вещества и энергии в морских экосистемах [Weinbauer, 2004; Weitz, Wilhelm, 2012]. В морских водах они обычно присутствуют в количестве 10^5 – 10^8 вирусов·мл⁻¹; вирус-индуцированная смертность бактерий чаще всего составляет 5–40 % бактериальной продукции [Weinbauer, 2004; Wommack, Colvell, 2000]. В результате вирусного лизиса органический углерод бактерий не поступает на более высокие трофические уровни, а остаётся в пределах «вирусной петли», включающей бактерии, вирусы и растворённое органическое вещество [Weinbauer, 2004]. Численность вирусов в Арктическом океане оказалась ниже, чем в водах более южных широт [Hodges et al., 2005; Maranger et al., 2015; Steward et al., 2007]. В то же время экспериментальными и полевыми исследованиями показано, что вирусы сохраняют свою активность при низких температурах воды и вирусный лизис может быть важным фактором в контроле численности и продукции прокариот в арктических водах [Lara et al., 2013; Middelboe et al., 2002; Wells, Deming, 2006a, b].

В последние годы изучению экологии вирусов и их роли в функционировании микробных сообществ уделялось большое внимание; главным образом исследования были сосредоточены в южных районах Карского моря [Болтенкова и др., 2018; Kopylov et al., 2017, 2023]. В литературе сведения о взаимоотношениях между вирусами и бактериями в северо-восточных районах Карского моря ограничиваются небольшим фрагментом в единственной публикации [Kopylov et al., 2012], что и определило цель настоящей работы — оценить структуру планктонного вирусного сообщества, численность вириопланктона и особенности его горизонтального распределения, а также степень вирусной инфекции и вирус-индуцированной смертности гетеротрофных бактерий. Полученные данные позволят провести сравнительный анализ результатов изучения структуры и функционирования планктонного вирусного сообщества северо-восточного участка Карского моря с результатами подобных исследований в других районах моря. Также они будут полезны для более точных оценок возможной климатической изменчивости и воздействия возрастающей антропогенной нагрузки на структурно-функциональные характеристики микробных сообществ экосистемы Карского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Пробы для определения микробиологических параметров отбирали во время экспедиции «Открытый океан: архипелаги Арктики — 2019» на НИС «Профессор Молчанов» в период с 22 по 31 августа 2019 г. Отбор проб воды на глубоководных станциях проводили с 3–5 горизонтов с борта судна 5-литровыми батометрами Нискина, установленными на пробоотборнике карусельного типа, на мелководных станциях — с моторной лодки в поверхностном слое (0,5 м) стерильными ёмкостями. Для измерения термогалинных характеристик вод использовали STD-зонд SBE 19plus V2 № 7131. В северо-восточной части Карского моря исследования проводили в районе архипелага Северная Земля, на участке среднего шельфа между островом Визе и островом Ушакова (далее — ОВУ) и на разрезе внешний шельф — континентальный склон (далее — ВШКС). В районе архипелага Северная Земля выполнено 8 станций, расположенных в проливе Шокальского (далее — ПШ) (ст. 1–4) и в прибрежных водах у острова Большой и острова Октябрьской Революции (далее — ПВО) (ст. 5–8). На ОВУ выполнено 3 станции (ст. 9–11), на ВШКС — 4 (ст. 12–15) (рис. 1, табл. 1).

Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб. Здесь и далее на рисунках: ПШ — пролив Шокальского; ПВО — прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции; ОВУ — участок среднего шельфа между островом Визе и островом Ушакова; ВШКС — разрез внешний шельф — континентальный склон

Fig. 1. Map of the location of sampling stations. Hereinafter in figures: ПШ, Shokalsky Strait; ПВО, coastal waters near Bolshoi Island and October Revolution Island; ОВУ, the area of the middle shelf between Wiese Island and Ushakov Island; ВШКС, outer shelf – continental slope section

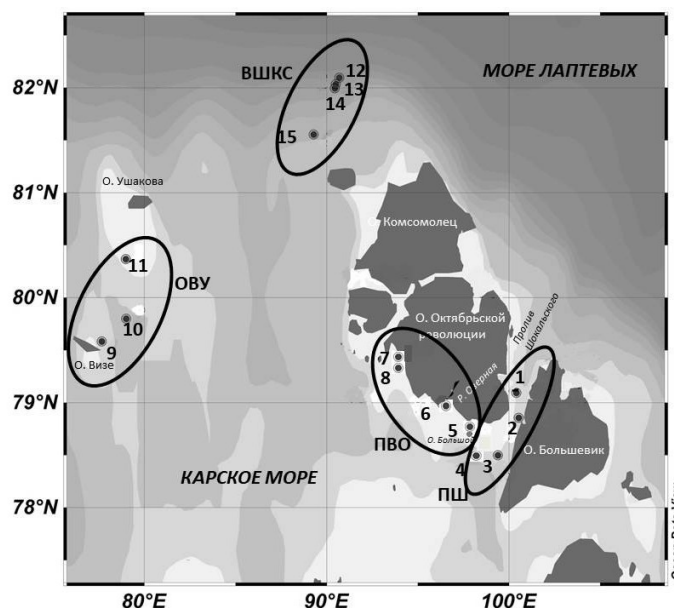


Таблица 1. Характеристика станций отбора проб в северо-восточной части Карского моря

Table 1. Characteristics of sampling stations in the northeastern Kara Sea

Станция	Координаты		Максимальная глубина, м	Глубина отбора проб, м	Температура, °C	Солёность, PSU
	с. ш.	в. д.				
Пролив Шокальского						
1	78°49′	99°39′	170	0,5	+2,2	27,5
2	78°59′	98°71′	280	0,5	+2,0	29,0
3	78°85′	100°54′	240	0,5	+2,3	28,6
4	79°09′	100°40′	227	0,5	+0,8	29,7
Прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции						
5	78°59′	98°71′	47	0,5	+1,0	29,1
				45	−0,9	32,8
6	78°99′	96°32′	15	0,5	+3,7	24,5
				8,0	+1,2	26,8
7	79°45′	94°31′	10	0,5	+0,8	26,5
				8,0	−0,5	27,7
8	79°42′	94°07′	15	0,5	+0,5	26,0
				14	−0,2	30,3
Акватория между островом Визе и островом Ушакова						
9	79°58′	77°66′	38	0,5	+1,5	28,0
				19	+1,8	30,5
10	79°80′	79°00′	90	0,5	+2,5	31,5
				6	+2,2	31,0
				30	−0,8	34,1
				70	−1,0	34,6
11	н. д.	н. д.	90	0,5	+0,8	33,0
Разрез внешний шельф — континентальный склон						
12	82°10′	90°69′	1200	0,5*	−0,2*	32,0*
13	82°03′	90°49′	500	0,5	0	31,8
14	81°99′	90°44′	270	0,5	+0,1	31,7
15	81°55′	89°28′	105	0,5	0	31,8

Примечание: * — подо льдом; н. д. — нет данных.

Note: *, under the ice; н. д., no data.

Определение структурно-функциональных характеристик гетеротрофных микроорганизмов. Численность и размеры гетеротрофных прокариот определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI и чёрных ядерных фильтров с диаметром пор 0,17 мкм (Объединённый институт ядерных исследований, Россия) [Porter, Feig, 1980]. Поскольку этот метод учёта численности гетеротрофных прокариот не позволяет разделять домены архей и бактерий, то в настоящей статье при использовании терминов «бактерии» и «бактериопланктон» подразумеваются все гетеротрофные прокариоты.

Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX51 (Япония) при увеличении 1000×. На каждом фильтре подсчитывали не менее 400 и измеряли не менее 100 клеток бактерий. Сырую биомассу бактерий вычисляли путём умножения их численности на средний клеточный объём. Содержание углерода в бактериальных клетках (C, фг C·кл.⁻¹) рассчитывали с применением аллометрического уравнения $C = 120 V^{0.72}$ [Norland, 1993].

Удельную скорость роста бактерий (μ , сут⁻¹) определяли по величинам частоты делящихся клеток (frequency of dividing cells, FDC, %), используя уравнение $\ln \mu = 0,299 \text{ FDC} - 4,961$ [Newell, Christian, 1981]. Время удвоения численности бактерий (g, ч) рассчитывали по уравнению $g = \ln 2 / \mu$. Продукцию бактерий (P_B) определяли как произведение удельной скорости роста и численности или биомассы бактерий.

Для получения данных о количестве бактерий и о физиологическом состоянии бактериопланктона применяли метод проточной цитометрии с использованием флуоресцентного красителя SYBR Green I. Пробы анализировали на проточном цитометре BD Accuri C6 (BD Biosciences, США) с использованием 480-нм лазера на скорости потока 14 мкл·мин⁻¹ в течение не менее чем 2 мин [Kamiya et al., 2007]. Бактерий разделяли на два кластера по интенсивности флуоресценции — на клетки с высоким содержанием ДНК (high-DNA, HDNA) и низким содержанием ДНК (low-DNA, LDNA). Субпопуляцию HDNA отделяли от LDNA на графиках бокового рассеяния против прямого рассеяния [Gasol et al., 1999]. На основании соответствия между средним размером клеток и интенсивностью флуоресценции, а также взаимосвязи между интенсивностью флуоресценции и содержанием ДНК показано, что бактерии с высоким содержанием ДНК представляют собой более крупные и плотные клетки, чем бактерии с низким содержанием ДНК [Gasol et al., 1999].

Определение структурно-функциональных параметров вирусов. Для определения численности свободных вирусов, вирусов, прикреплённых к бактериям и мельчайшим частицам взвеси, размера капсидов вирусов, количества зрелых фагов в инфицированных клетках бактерий (burst size, BS, вирусов·кл.⁻¹) и частоты видимых инфицированных вирусами бактериальных клеток (frequency of visibly infected cells, FVIC, % численности бактерий) применяли метод электронной трансмиссионной микроскопии [Kopylov et al., 2023; Suttle, 1993]. Вирусы и бактерии осаждали центрифугированием при 100 000 g (35 000 об·мин⁻¹) в течение 2 ч с использованием ультрацентрифуги Optima L-90k (Beckman Coulter, США) на никелевые сеточки плотностью 400 мешей, покрытые пиолоформом с угольным напылением. Сеточки просматривали в электронном микроскопе JEM 1011 (Jeol, Япония) при увеличении от 50 000× до 150 000×. Для каждой пробы готовили две сеточки. На каждом препарате учитывали не менее 800 вирусных частиц и не менее 800 клеток прокариот. Для расчёта доли всех инфицированных клеток прокариот (frequency of infected cells, FIC, % от численности бактерий) использовали уравнение $FIC = 7,1 \text{ FVIC} - 22,5 \text{ FVIC}^2$. Клетку бактерий считали инфицированной, если внутри неё находилось 4 зрелых фага и более. Вирус-индуцированную смертность бактерий (virus-induced mortality of bacteria, VMB, % продукции бактерий) определяли по формуле $VMB = (FIC + 0,6 \text{ FIC}^2) / (1 - 1,2 \text{ FIC})$ [Binder, 1999]. Содержание углерода в 1 вирусной частице принимали равным 0,055 фг C [Steward et al., 2007].

Скорость контактов между вирусами и бактериями (contact rate, CR, контакты·мл⁻¹·с⁻¹) рассчитывали по следующей формуле:

$$CR = 2\pi \times d_B \times D_V \times V \times B \times Sh,$$

где d_B — средний диаметр бактериальной клетки ($\times 10^{-4}$ см);

D_V — диффузия вирусов (см²·с⁻¹);

N_V и N_B — численность вирусов и бактерий соответственно (мл⁻¹);

Sh — число Шервуда (использовали величину 1,01, принимаемую для неподвижных бактерий).

Вирусную диффузию рассчитывали следующим образом:

$$D_V = k \times T / 3 \times \pi \times \mu \times d_V,$$

где k — константа Больцмана ($1,38 \cdot 10^{-16}$ г·см²·К⁻¹·с⁻²);

T — температура воды (К);

μ — вязкость воды (г·см⁻¹·с⁻¹);

d_V — средний диаметр капсидов вирусов ($\times 10^{-7}$ см) [Collins, Deming, 2011; Murray, Jackson, 1992].

Количество вирусных контактов на одну бактерию за сутки (контакты·бактерия⁻¹·сут⁻¹) рассчитывали как CR/N_B [Collins, Deming, 2011]. Долю успешных контактов (contact success, CS, %) определяли как численность лизированных клеток за сутки, делённую на количество контактов между бактериями и вирусами за сутки $\times 100$ [Fischer, Velimirov, 2002].

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Statistica 10. Для корреляционного анализа применяли коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Средние значения представлены со стандартным отклонением (среднее $\pm$ SD). Достоверность различий средних величин для открытых и прибрежных районов оценивали по критерию Манна — Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В период исследований наиболее высокие значения температуры воды ($+2,2 \dots +3,7$ °C) обнаружены в поверхностных горизонтах пролива Шокальского и в прибрежных, распреснённых водах у острова Октябрьской Революции, а наиболее низкие ($-1,0 \dots -0,8$ °C) — на глубине 45 м в прибрежных водах у острова Большой и на глубинах 30–70 м в открытых акваториях между островами Визе и Ушакова. Минимальные значения солёности воды (24,5–26,8 PSU) зафиксированы в прибрежных водах у острова Октябрьской Революции, а максимальные (34,1–34,6 PSU) — в открытых районах на глубинах 30–70 м (см. табл. 1).

Гетеротрофные бактерии. Численность бактериопланктона (N_B) на разных участках северо-восточной части Карского моря существенно различалась: максимальное значение превосходило минимальное в 18 раз (табл. 2). Величины N_B в прибрежных водах (ПШ + ПВО) $[(2,6 \pm 1,3) \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹] намного выше таковых в открытых водах (ОВУ + ВШКС) $[(0,5 \pm 0,2) \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹]. В среднем значения составили $(2,3 \pm 0,6) \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹ в ПШ, $(2,9 \pm 1,3) \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹ в ПВО, $(0,4 \pm 0,1) \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹ в ОВУ и $(0,5 \pm 0,2) \cdot 10^5$ кл.·мл⁻¹ в ВШКС. Средний объём бактериальной клетки в прибрежных водах $[(0,040 \pm 0,009)$ мкм³] оказался выше такового в открытых водах $[(0,031 \pm 0,004)$ мкм³]. Минимальная и максимальная величины биомассы бактериопланктона (B_B) в исследованных водах различались в 24 раза (табл. 2). Средняя B_B в прибрежных водах $[(3,15 \pm 1,38)$ мг С·м⁻³] была в 7 раз выше, чем в открытых водах $[(0,45 \pm 0,18)$ мг С·м⁻³]. Средние величины B_B составили

$(2,92 \pm 1,29)$ мг С·м⁻³ в ПШ, $(3,26 \pm 1,41)$ мг С·м⁻³ в ПВО, $(0,43 \pm 0,14)$ мг С·м⁻³ в ОВУ и $(0,48 \pm 0,22)$ мг С·м⁻³ в ВШКС. Различия по N_B и V_B в прибрежных и открытых водах достоверны ($p = 0,000015$).

Таблица 2. Численность (N_B), средний объём клеток (V_B), биомасса (B_B) и продукция (P_B) бактериопланктона, доля бактерий с высоким содержанием ДНК в N_B (HDNA)

Table 2. Bacterioplankton abundance (N_B), mean cell volume (V_B), biomass (B_B), and production (P_B), and proportion of bacteria with high DNA content in N_B (HDNA)

Станция	Глубина, м	N_B , $\times 10^5$ кл.·мл ⁻¹	V_B , мкм ³	B_B , мг С·м ⁻³	P_B , $\times 10^5$ кл.·мл ⁻¹ ·сут ⁻¹	HDNA, % N_B
Пролив Шокальского						
1	0,5	1,76	0,033	1,9	0,62	72
2	0,5	1,84	0,031	1,8	0,69	64
3	0,5	2,37	0,045	3,0	0,72	57
4	0,5	3,21	0,059	5,0	1,21	72
Прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции						
5	0	1,02	0,034	1,0	0,27	62
	45	1,72	0,040	2,0	0,41	66
6	0	5,15	0,031	5,0	3,13	70
	8	3,38	0,049	4,6	0,89	63
7	0	4,28	0,034	4,5	2,60	78
	8	1,37	0,040	1,7	0,40	68
8	0	3,52	0,030	3,4	1,18	69
	14	2,59	0,055	3,9	0,68	54
Акватория между островом Визе и островом Ушакова						
9	0	0,43	0,038	0,47	0,12	69
	19	0,32	0,026	0,28	0,08	71
10	0	0,36	0,033	0,37	0,11	77
	6	0,43	0,032	0,43	0,12	82
	30	0,33	0,024	0,27	0,08	75
	70	0,47	0,030	0,45	0,11	81
11	0,5	0,75	0,030	0,72	0,23	81
Разрез внешний шельф — континентальный склон						
12	0,5*	0,28	0,028	0,25	0,06	71
13	0,5	0,82	0,032	0,82	0,20	80
14	0,5	0,51	0,037	0,56	0,12	66
15	0,5	0,49	0,034	0,31	0,12	66

Примечание: * — подо льдом.

Note: *, under the ice.

В исследованных районах Карского моря доля бактерий с высоким содержанием ДНК в N_B (HDNA) варьировала от 54 до 82 %, достигая максимальных значений на глубоководной станции между островами Визе и Ушакова (см. табл. 2). Средняя величина HDNA в водах вокруг островов архипелага Северная Земля $[(66 \pm 6) \text{ \%}]$ ниже таковой в открытых водах $[(75 \pm 6) \text{ \%}]$. Различия по HDNA в прибрежных и открытых районах достоверны ($p = 0,0028$).

Частота делящихся клеток (FDC) изменялась в пределах 1,0–4,3 %, при этом средняя величина в водах вокруг островов архипелага Северная Земля $[(2,3 \pm 1,0) \text{ \%}]$ была выше таковой в открытых водах $[(1,5 \pm 0,3) \text{ \%}]$. Располагая данными о FDC, мы рассчитали удельную скорость роста бактерий (μ), которая варьировала от 0,025 ч⁻¹ (время удвоения численности бактерий — 1,1 сут⁻¹) в прибрежных водах острова Октябрьской Революции до 0,010 ч⁻¹ (время удвоения

численности — $2,9 \text{ сут}^{-1}$) в открытых водах. В прибрежных водах (ПШ + ПВО) среднее значение μ составило $(0,015 \pm 0,005) \text{ ч}^{-1}$, в открытых водах (ОВУ + ВШКС) — $(0,011 \pm 0,001) \text{ ч}^{-1}$. Величина бактериальной продукции (P_B) изменялась от $0,06 \cdot 10^5$ до $3,1 \cdot 10^5 \text{ кл.}\cdot\text{мл}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$, максимальные значения зафиксированы в прибрежных водах острова Октябрьской Революции (табл. 2). Средняя величина P_B составила в прибрежных водах (ПШ + ПВО) $(1,07 \pm 0,85) \cdot 10^5 \text{ кл.}\cdot\text{мл}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$, в открытых водах (ОВУ + ВШКС) — $(0,12 \pm 0,05) \cdot 10^5 \text{ кл.}\cdot\text{мл}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$. Для всех исследованных проб воды выявлена положительная корреляция между P_B и температурой воды ($R = 0,64$, $n = 23$, $p < 0,05$) и отрицательная между P_B и солёностью воды ($R = -0,62$, $n = 23$, $p < 0,05$).

Вирусы. В составе вирусного сообщества присутствовали свободные вирусы, вирусы, прикрепленные к бактериальным клеткам, и вирусы, прикрепленные к частицам взвеси (рис. 2). Распределение численности свободных вирусов (N_{VF}) в северо-восточной части Карского моря было неравномерным, но различие между минимальной и максимальной величинами оказалось относительно небольшим — в 4 раза (табл. 3). Среднее значение N_{VF} в прибрежных водах (ПШ + ПВО) $[(31,0 \pm 14,0) \cdot 10^5 \text{ вирусов}\cdot\text{мл}^{-1}]$ немногим выше такового в открытых водах (ОВУ + ВШКС) $[(25,9 \pm 10,6) \cdot 10^5 \text{ вирусов}\cdot\text{мл}^{-1}]$. Средняя величина N_{VF}/N_B в открытых водах ($57,0 \pm 17,5$) в 4,5 раза выше таковой в прибрежных водах ($12,6 \pm 5,8$).

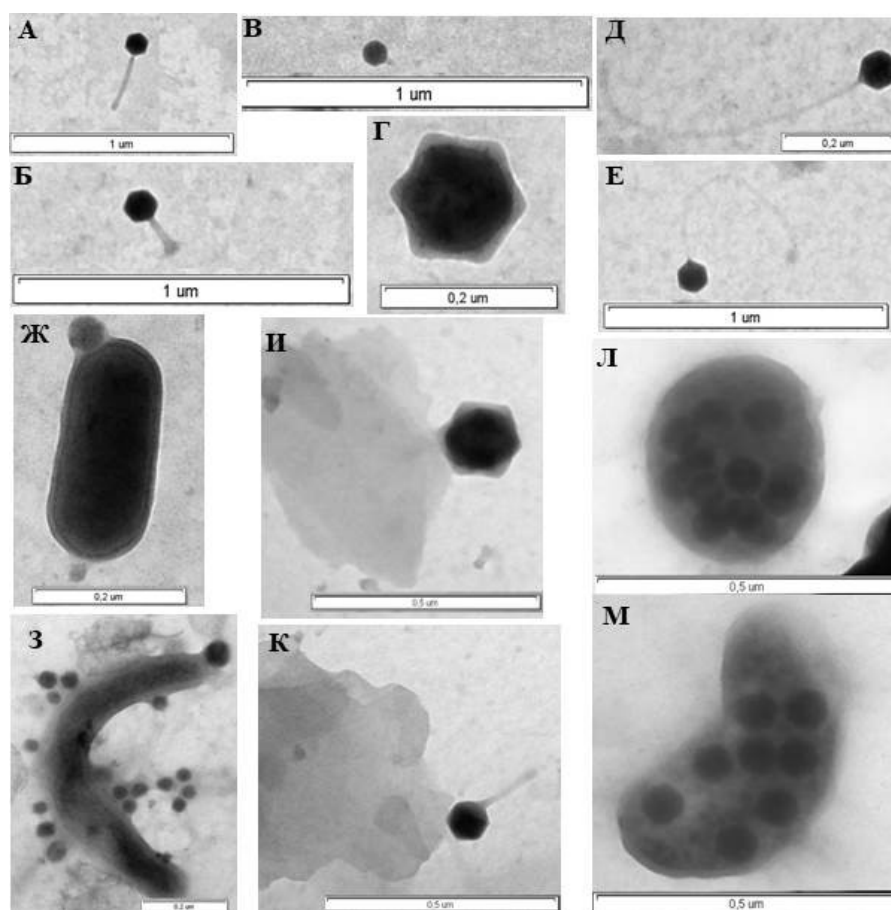


Рис. 2. Электронные микрофотографии вирусов вод северо-восточной части Карского моря. Примеры четырёх морфотипов вирусов: А, Б — морфотипы с контрактильным хвостом; В — морфотип с коротким хвостом; Г — вирус без хвоста; Д, Е — морфотипы с длинным неконтрактильным, часто гибким хвостом; Ж, З — бактерии с вирусами на поверхности; И, К — вирусы, прикрепленные к частице взвеси; Л, М — вирус-инфицированные бактерии с вирусами внутри клетки

Fig. 2. Electron micrographs of viruses from the waters of the northeastern Kara Sea. Examples of four virus morphotypes: А, Б, morphotypes with a contractile tail; В, morphotype with a short tail; Г, tailless virus; Д, Е, morphotypes with a long non-contractile, often flexible tail; Ж, З, bacteria with viruses on the surface; И, К, viruses attached to a suspension particle; Л, М, virus-infected bacteria with viruses inside the cell

Таблица 3. Численность свободных вирусов (N_{VF}), средний диаметр капсидов вирусов (DV), максимальный диаметр капсидов вирусов (DVM), биомасса вирусов (B_V)**Table 3.** Abundance of free viruses (N_{VF}), mean diameter of viral capsids (DV), maximum diameter of viral capsids (DVM), and biomass of viruses (B_V)

Станция	Глубина, м	N_{VF} , $\times 10^5$ вирусов·мл ⁻¹	N_{VF}/N_B	DV, нм	DVM, нм	B_V , мг С·м ⁻³
Пролив Шокальского						
1	0,5	19,21	10,9	43 ± 13	90	0,11
2	0,5	17,20	9,3	40 ± 14	100	0,09
3	0,5	16,36	6,9	35 ± 15	100	0,09
4	0,5	24,84	7,8	39 ± 19	220	0,12
Прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции						
5	0	17,38	17,1	48 ± 16	110	0,10
	45	22,86	13,2	37 ± 14	100	0,13
6	0	47,26	9,3	36 ± 9	64	0,30
	8	32,72	9,6	47 ± 20	120	0,18
7	0	64,72	15,1	44 ± 14	105	0,36
	8	40,98	29,3	47 ± 20	200	0,23
8	0	31,85	9,1	40 ± 14	100	0,18
	14	36,08	13,9	50 ± 23	350	0,20
Акватория между островом Визе и островом Ушакова						
9	0	30,02	68,9	46 ± 17	105	0,16
	19	19,87	62,0	47 ± 14	80	0,11
10	0	21,26	58,8	57 ± 16	105	0,12
	6	32,87	75,9	44 ± 10	65	0,18
	30	15,41	46,0	57 ± 12	85	0,08
	70	25,35	53,8	56 ± 18	103	0,14
11	0,5	24,95	33,9	49 ± 21	95	0,14
Разрез внешний шельф — континентальный склон						
12	0,5*	24,83	89,7	55 ± 22	135	0,14
13	0,5	55,22	67,5	56 ± 18	103	0,30
14	0,5	15,26	30,2	49 ± 21	95	0,03
15	0,5	19,72	40,4	44 ± 10	65	0,11

Примечание: * — подо льдом.**Note:** *, under the ice.

Средние величины N_{VF} и N_{VF}/N_B составили: в ПШ — $(19,4 \pm 3,3) \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ и $8,5 \pm 1,5$; в ПВО — $(36,7 \pm 13,7) \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ и $14,6 \pm 6,2$; в ОВУ — $(24,2 \pm 5,5) \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ и $57,0 \pm 13,0$; в ВШКС — $(28,8 \pm 15,6) \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ и $56,0 \pm 23,3$ (табл. 3). Отношение биомассы свободных вирусов к биомассе бактериопланктона — $(4,0 \pm 1,4) \%$ в ПШ, $(7,3 \pm 2,9) \%$ в ПВО, $(32,4 \pm 6,7) \%$ в ОВУ и $(26,7 \pm 12,4) \%$ в ВШКС. Между N_{VF} и N_B наблюдали положительную корреляцию ($R = 0,72$, $n = 23$, $p < 0,05$). Просмотр более чем 6000 свободных вирусов выявил четыре вирусных морфотипа: вирусы без хвоста, вирусы с коротким хвостом (podoviruses), вирусы с длинным контрактивным хвостом (myoviruses) и вирусы с длинным неконтрактивным, часто гибким хвостом (siphoviruses) (см. рис. 2). Вирусы без хвоста доминировали на всех станциях, их доля составляла в среднем $(64,7 \pm 11,3) \%$ N_{VF} (рис. 3). Вирусы с коротким хвостом занимали второе место по доле в N_{VF} , доля в среднем — $(25,3 \pm 7,5) \%$. Средний вклад вирусов с длинным контрактивным и неконтрактивным хвостом в формирование N_{VF} — $(8,9 \pm 5,4)$ и $(1,1 \pm 0,9) \%$ N_{VF} соответственно.

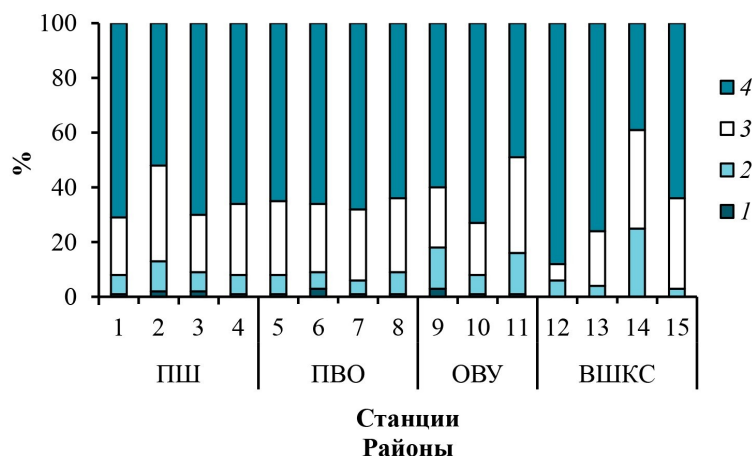


Рис. 3. Доля вирусов различной морфологии (% VF) в численности свободных вирусов (N_{VF}): 1 — вирусы с длинным неконтрактивным хвостом; 2 — с длинным контрактивным хвостом; 3 — с коротким хвостом; 4 — без хвоста

Fig. 3. The proportion of viruses of different morphology (% VF) in the abundance of free viruses (N_{VF}): 1, those with a long non-contractile tail; 2, with a long contractile tail; 3, with a short tail; 4, tailless

Диаметр капсидов свободных вирусов варьировал от 18 до 350 нм. Средние для пробы воды диаметры капсидов находились в пределах 35–57 нм; для всех проб диаметр капсида составил в среднем (46 ± 6) нм. В прилегающих к архипелагу Северная Земля водах средний диаметр капсидов вирусов $[(42 \pm 5) \text{ нм}]$ ниже такового в открытых водах $[(50 \pm 5) \text{ нм}]$. Кроме того, если в прибрежных водах в N_{VF} преобладала группа вирусов с размером капсидов менее 40 нм, то в открытых водах доли вирусов с размером капсидов менее 40, 40–60 и 60–100 нм существенно не различались (табл. 4). Вклад вирусов более 100 нм в N_{VF} в среднем не превышал 4,0 % N_{VF} , хотя иногда мог достигать 8,0 % N_{VF} .

Таблица 4. Средняя доля (% N_{VF}) вирусов с разным диаметром капсидов в численности свободных вирусов

Table 4. Mean values (proportion, % N_{VF}) of viruses of various capsid diameters in the abundance of free viruses

Диаметр капсида, нм	Пролив Шокальского	Прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции	Акватория между островом Визе и островом Ушакова	Разрез внешний шельф — континентальный склон
< 40	62,7 (56,0–70,6)	49,8 (35,0–68,0)	34,9 (17,1–50,0)	33,4 (10,3–56,0)
40–60	21,8 (13,7–28,0)	32,2 (18,8–41,5)	33,3 (14,3–55,7)	29,3 (13,2–51,3)
60–100	13,9 (11,5–16,0)	14,1 (7,8–23,5)	30,5 (2,0–42,9)	33,3 (20,0–46,2)
> 100	1,6 (0–2,0)	3,9 (0–7,9)	1,3 (0–4,1)	4,0 (0–8,0)

Примечание: в скобках приведены диапазоны значений (min–max).

Note: value ranges (min–max) are given in brackets.

Численность бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусами (рис. 2) колебалась от $4,5 \cdot 10^3$ кл.·мл⁻¹ в открытых водах до $77,1 \cdot 10^3$ кл.·мл⁻¹ в прибрежных водах, в среднем составляя $(10,3 \pm 7,1) \cdot 10^3$ кл.·мл⁻¹ в открытых водах (ОВУ + ВШКС) и $(51,4 \pm 19,8) \cdot 10^3$ кл.·мл⁻¹ в районе архипелага Северная Земля (ПШ + ПВО). Доля бактерий с прикрепленными вирусами в общей численности бактерий — 11–40 % N_B . На одной бактерии находилось от 1 до 7 вирусов; среднее значение для пробы воды — от $(1,1 \pm 0,2)$ до $(2,1 \pm 1,2)$ вирусов·кл.⁻¹. Численность вирусов, прикрепленных к бактериям (N_{VB}), варьировала от $4,9 \cdot 10^3$ вирусов·мл⁻¹ в открытых водах до $123,7 \cdot 10^3$ вирусов·мл⁻¹ в прибрежных водах. Средние значения — $(16,3 \pm 13,5) \cdot 10^3$ вирусов·мл⁻¹ для открытых вод (ОВУ + ВШКС) и $(78,5 \pm 31,4) \cdot 10^3$ вирусов·мл⁻¹ для района архипелага Северная Земля.

Численность взвешенных частиц детрита размером 0,3–2,5 мкм, имеющих на своей поверхности прикрепленные вирусы, изменялась от $0,2 \cdot 10^5$ частиц·мл⁻¹ в открытых водах до $2,5 \cdot 10^5$ частиц·мл⁻¹ в прибрежных водах острова Октябрьской Революции, в среднем составляя $(0,76 \pm 0,49) \cdot 10^5$ частиц·мл⁻¹ в открытых водах (ОВУ + ВШКС) и $(1,84 \pm 1,41) \cdot 10^5$ частиц·мл⁻¹ в районе архипелага Северная Земля (ПШ + ПВО). Доля взвешенных частиц размером 0,3–2,5 мкм с прикрепленными вирусами изменялась в пределах 6–50 % общей численности взвешенных частиц этого размера. На одной частице находилось от 1 до 13 вирусов; значение в среднем для пробы воды — от $(1,2 \pm 0,3)$ до $(3,4 \pm 2,4)$ вирусов·част.⁻¹. Численность вирусов, прикрепленных к частицам взвеси (N_{VP}), варьировала от $0,4 \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ в открытых водах до $8,4 \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ в прибрежных водах острова Октябрьской Революции, составляя в среднем $(1,9 \pm 1,5) \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ в открытых водах (ОВУ + ВШКС) и $(2,9 \pm 2,1) \cdot 10^5$ вирусов·мл⁻¹ в районе архипелага Северная Земля (ПШ + ПВО).

В итоге общая численность вириопланктона (N_{VT}) менялась от $1,6 \cdot 10^6$ до $6,9 \cdot 10^6$ вирусов·мл⁻¹. Средние значения — $(3,5 \pm 1,4) \cdot 10^6$ вирусов·мл⁻¹ в прибрежных водах (ПШ + ПВО) и $(2,8 \pm 1,0) \cdot 10^6$ вирусов·мл⁻¹ в открытых водах (ОВУ + ВШКС). Доля вирусов в N_{VT} , прикрепленных к бактериям, изменялась в пределах 0,2–6,0 %, в среднем составляя $(1,6 \pm 1,4)$ %. Доля вирусов в N_{VT} , прикрепленных к частицам взвеси, варьировала в пределах 0,5–20,1 %, среднее значение — $(7,8 \pm 5,5)$ %. Доля всех прикрепленных вирусов в N_{VT} менялась в пределах 1,0–22,2 %. В среднем она составляла $(11,5 \pm 3,5)$ % в ПШ, $(11,3 \pm 6,6)$ % в ПВО, $(10,4 \pm 5,3)$ % в ОВУ и $(2,4 \pm 0,9)$ % в ВШКС (рис. 4).

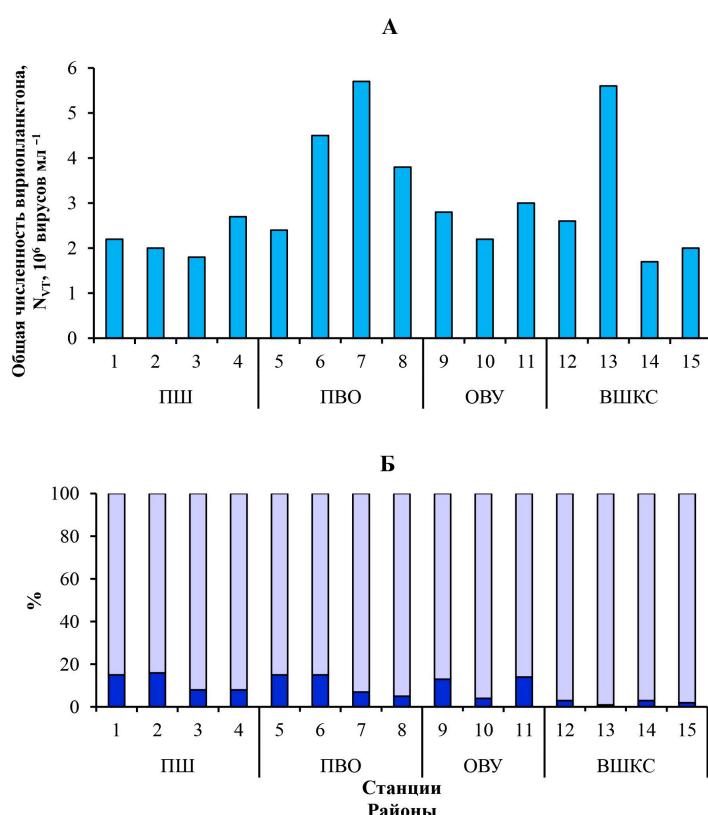


Рис. 4. Общая численность вириопланктона в поверхностных слоях воды северо-восточной части Карского моря (на мелководных станциях 5–8 даны средние величины для столба воды). А — распределение общей численности вириопланктона (N_{VT} , $\times 10^6$ вирусов·мл⁻¹); Б — доли (%) прикрепленных вирусов ($N_{VB} + N_{VP}$) (1) и свободных вирусов (N_{VF}) (2) в общей численности вириопланктона (N_{VT})

Fig. 4. Total virioplankton abundance in surface waters of the northeastern Kara Sea (at the shallow stations 5–8, mean values for the water column are given). А, distribution of total virioplankton abundance (N_{VT} , $\times 10^6$ viruses·mL⁻¹); Б, proportions (%) of attached viruses ($N_{VB} + N_{VP}$) (1) and free viruses (N_{VF}) (2) in the total virioplankton abundance (N_{VT})

Частота видимых инфицированных вирусами бактерий (FVIC), то есть доля в общей численности бактериопланктона клеток, содержащих внутри зрелые фаги (см. рис. 2), изменялась от 0,8 до 3,9 % N_B , составляя в среднем для всех проб $(1,6 \pm 0,7)$ % N_B (табл. 5). Средние

величины FVIC в ПВО $[(1,9 \pm 0,8) \% N_B]$ и в ОВУ $[(1,8 \pm 0,8) \% N_B]$ были в 1,6 раза выше, чем в ПШ $[(1,2 \pm 0,2) \% N_B]$ и в ВШКС $[(1,1 \pm 0,3) \% N_B]$. Выявлена сильная корреляция FVIC с продукцией бактерий ($R = 0,69$, $n = 23$, $p < 0,05$). Обнаружены умеренные положительные корреляционные связи между FVIC и N_{VF} ($R = 0,58$, $n = 23$, $p < 0,05$), а также между FVIC и HDNA ($R = 0,46$, $n = 23$, $p < 0,05$).

Таблица 5. Частота видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC), частота инфицированных клеток бактерий (FIC), вирус-индуцированная смертность бактерий (VMB), среднее (максимальное) количество зрелых фагов внутри клеток бактерий (BS)

Table 5. Frequency of visibly infected bacterial cells (FVIC), frequency of infected bacterial cells (FIC), virus-induced mortality of bacteria (VMB), and mean (maximum) number of mature phages inside bacterial cells (BS)

Станция	Глубина, м	FVIC, % N_B	FIC, % N_B	VMB, % P_B	BS, вирус-кл. ⁻¹
Пролив Шокальского					
1	0,5	1,3	8,9	10,4	8 (17)
2	0,5	1,2	8,2	9,5	12 (26)
3	0,5	0,8	5,5	6,1	5 (6)
4	0,5	1,3	8,9	10,4	6 (10)
Прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции					
5	0	2,0	13,3	17,4	10 (17)
	45	1,0	6,9	7,8	11 (16)
6	0	3,9	24,3	39,2	15 (25)
	9	2,3	15,1	20,2	10 (14)
7	0	1,8	12,0	15,1	10 (34)
	8	1,2	8,2	9,5	18 (30)
8	0	2,0	13,3	17,4	11 (23)
	14	1,2	8,2	9,5	15 (21)
Акватория между островом Визе и островом Ушакова					
9	0	1,8	12,0	15,1	8 (12)
	19	2,8	18,1	25,6	12 (17)
10	0	1,2	8,2	9,5	7 (8)
	6	2,3	15,1	20,2	6 (6)
	30	0,8	5,5	6,1	5 (6)
	70	1,2	8,2	9,5	7 (9)
11	0	2,8	18,1	25,6	7 (13)
Разрез внешний шельф — континентальный склон					
12	0,5*	1,5	10,1	12,3	8 (10)
13	0,5	1,2	8,2	9,5	8 (12)
14	0,5	0,8	5,5	6,1	8 (14)
15	0,5	0,8	5,5	6,1	5 (7)

Примечание: * — подо льдом.

Note: *, under the ice.

Доля всех заражённых вирусами бактерий в сообществе (FIC) колебалась в пределах 5,5–24,3 % N_B ; значение в среднем для всех проб — $(10,8 \pm 4,7) \% N_B$. Вирус-индуцированная смертность (VMB) бактериопланктона варьировала от 6,1 до 39,2 % P_B [в среднем $(13,8 \pm 7,9) \% P_B$] или от $0,5 \cdot 10^3$ до $122,6 \cdot 10^3$ вирус-мл⁻¹·сут⁻¹ [в среднем $(11,4 \pm 25,2) \cdot 10^3$ вирус-мл⁻¹·сут⁻¹]. Средние величины VMB составили: в ПШ — $(9,1 \pm 1,8) \% P_B$ [$(7,5 \pm 3,0) \cdot 10^3$ вирус-мл⁻¹·сут⁻¹]; в ПВО — $(17,0 \pm 9,4) \% P_B$ [$(26,8 \pm 38,1) \cdot 10^3$ вирус-мл⁻¹·сут⁻¹]; в ОВУ — $(15,9 \pm 7,4) \% P_B$ [$(2,2 \pm 1,6) \cdot 10^3$]; в ВШКС — $(8,5 \pm 2,5) \% P_B$ [$(1,0 \pm 0,5) \cdot 10^3$ вирус-мл⁻¹·сут⁻¹]. Количество фагов в инфицированных

бактериальных клетках (BS) колебалось от 4 до 34 вирусов·кл.⁻¹, составляя в среднем для всех инфицированных бактерий (10 ± 4) вирусов·кл.⁻¹. Средние для пробы воды значения этого показателя различались в 3,6 раза (см. табл. 5). Скорость контактов между вирусами и бактериями (CR) варьировала от $1,0 \cdot 10^5$ до $36,8 \cdot 10^5$ контактов·мл⁻¹·сут⁻¹; наиболее высокие величины зарегистрированы в прибрежных водах островов архипелага Северная Земля (табл. 6).

Таблица 6. Средние величины скорости вирусных контактов (CR, $\times 10^5$ контактов·мл⁻¹·сут⁻¹), удельная скорость контактов (CR/N_B, контактов·кл.⁻¹·сут⁻¹), доля вирусов, сталкивающихся с бактериями, в численности свободных вирусов (CR/N_{VF}, %), количество успешных контактов, то есть отношение лизированных бактерий к количеству контактов между вирусами и бактериями (VMB/CR, %), в разных районах северо-восточной части Карского моря

Table 6. Mean values of the viral contact rate (CR, $\times 10^5$ contacts·mL⁻¹·day⁻¹), specific contact rate (CR/N_B, contacts·cell⁻¹·day⁻¹), proportion of viruses colliding with bacteria in the abundance of free viruses (CR/N_{VF}, %), and the number of successful contacts, *i. e.*, the ratio of the abundance of lysed bacteria to the abundance of contacts between viruses and bacteria (VMB/CR, %) in different areas of the northeastern Kara Sea

Параметр	Пролив Шокальского	Прибрежные воды у острова Большой и острова Октябрьской Революции	Акватория между островом Визе и островом Ушакова	Разрез внешний шельф — континентальный склон
CR	6,7 (3,7–12,6)	14,9 (1,9–36,8)	1,1 (0,5–2,1)	1,9 (1,0–3,9)
CR/N _B	2,7 (2,1–3,9)	4,5 (1,9–7,6)	2,3 (1,3–3,6)	3,1 (2,1–4,8)
CR/N _{VF}	33,2 (19,3–50,8)	36,0 (10,9–77,9)	3,5 (2,4–8,2)	6,2 (2,4–10,2)
VMB/CR	1,2 (0,7–1,7)	1,4 (0,2–3,3)	2,0 (1,1–3,8)	0,8 (0,5–1,3)

Примечание: в скобках приведены диапазоны значений (min–max).

Note: value ranges (min–max) are given in brackets.

Удельная скорость контактов между вирусами и бактериями (CR/N_B), то есть количество вирусов, сталкивающихся с одной бактериальной клеткой за сутки, варьировала между 1,3 и 7,6 контакта·кл.⁻¹·сут⁻¹. В проливе Шокальского и в прибрежных водах островов архипелага Северная Земля доля вирусов, сталкивающихся с бактериями, в общей численности свободных вирусов (CR/N_{VF}) изменялась в среднем в пределах 33,2–33,6 % N_{VF}, тогда как в северных районах численность вирусов, сталкивающихся с бактериями, составляла в среднем лишь 3,5–6,2 % N_{VF}. Сравнение CR и вирус-индуцированной смертности бактерий (VMB/CR) показало, что только 0,2–3,8 % всех контактов между вирусами и бактериями реально приводило к инфекции бактериальных клеток с последующим их лизисом. Наибольшая величина VMB/CR обнаружена в открытых водах между островами Визе и Ушакова.

ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным, численность свободных вирусов в северо-восточной части Карского моря (от $0,1 \cdot 10^6$ до $36,0 \cdot 10^6$ вирусов·мл⁻¹) находилась внутри диапазона величин, полученных в конце лета в других районах Северного Ледовитого океана [Payet, Suttle, 2008; Steward et al., 1996, 2007; Venger et al., 2016]. Численность бактерий в водах, прилегающих к архипелагу Северная Земля, оказалась в среднем выше таковой в открытых водах в 5,5 раза, тогда как численности вирусов различались лишь в 1,2 раза. В результате средние величины N_{VF}/N_B в этих районах составили 15 ± 6 и 57 ± 23 , а отношение биомассы свободных вирусов к биомассе бактериопланктона — в среднем (6 ± 3) % в прибрежных водах и (30 ± 9) % в открытых водах. Принято считать, что большинство значений N_V/N_B, полученных в морских водах, находится

в пределах 10–20 [Maranger, Bird, 1995], а доля вирусов в биомассе морского бактериопланктона составляет около 6 % [Steward et al., 2007]. В нашем исследовании высокие величины N_{VF}/N_B в открытых водах прежде всего объясняются низкой численностью и скоростью роста бактерий вследствие низкой концентрации питательных веществ. В работе [Arrieta et al., 2015] количество вирусов возрастало, когда концентрация бактерий снижалась из-за нехватки субстрата, что резко увеличивало значение N_{VF}/N_B . Возможно, высокий уровень N_{VF}/N_B объясняется более длительным временем оборота вирусов (то есть более низкой скоростью распада). Высокие величины N_{VF}/N_B (45–340) были определены в поверхностном горизонте залива Амундсена моря Бофорта [Collins, Deming, 2011], а также в мезо- и батипелагиали Мирового океана [De Corte et al., 2019; Parada et al., 2007].

В настоящем исследовании обнаружено только четыре морфотипа вирусов. Видимо, другие морфотипы (например, lemon-shaped или нитевидные) составляют в этих вирусных сообществах менее 1 %. Во всех изученных районах северо-восточной части Карского моря доминировали вирусы без хвоста. Подобные результаты получены и в других морских местообитаниях [Auguet et al., 2006]. J. Vgum с соавторами [2013] показали, что в верхних слоях Мирового океана икосаэдрические вирусы без хвоста составляют 51–92 % численности планктонных вирусных сообществ.

В открытых водах моря величина среднего диаметра капсидов $[(50 \pm 5) \text{ нм}]$ сопоставима со значениями, обнаруженными осенью на шельфе Восточно-Сибирского моря (56–59 нм), а также летом в открытых водах Карского моря (52 нм) [Kopylov et al., 2023]. Весной, в период интенсивного развития фитопланктона, средний диаметр капсидов существенно выше (74–85 нм), а доля вирусов с размером капсидов более 100 нм составляет около 20 % [Kopylov et al., 2019]. Видимо, в это время в планктоне возрастает количество относительно крупных вирусов-альгофагов. Вирусы эукариотных водорослей обычно имеют более крупные размеры капсидов, 100–180 нм [Van Etten et al., 1991], тогда как икосаэдрические вирусы без хвоста (в основном цианофаги и бактериофаги) имеют размер капсида менее 70 нм [Hanson et al., 2017]. В прибрежных водах архипелага Северная Земля относительно небольшой средний диаметр капсидов вирусов $[(42 \pm 5) \text{ нм}]$ и высокая доля в общей численности свободных вирусов с диаметром капсидов менее 40 нм позволяют предположить, что осенью на этом участке Карского моря в составе вириопланктона преобладают вирусы-бактериофаги.

Величины частоты видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC) в северо-восточной части Карского моря оказались близки к таковым, полученным летом $[(1,4 \pm 0,7) \% N_B]$ и осенью $[(1,6 \pm 0,2) \% N_B]$ в прибрежных водах южной части моря, но были выше значений, зафиксированных в эстуарии реки Обь $[(1,0 \pm 0,3) \% N_B]$, в эстуарии реки Енисей $[(0,6 \pm 0,3) \% N_B]$ и в глубоководных районах моря $[(0,5 \pm 0,3) \% N_B]$ [Kopylov et al., 2015, 2017, 2023]. Смертность бактерий в результате вирусного лизиса в северо-восточной части Карского моря соизмерима с таковой в других северных морях (6–50 % P_B) [Boras et al., 2010; Maranger et al., 2015; Middelboe et al., 2002; Steward et al., 1996; Venger et al., 2016], но при этом выше, чем в центральной Арктике (1–11 % P_B) [Steward et al., 2007].

Удельная скорость контактов вирусов и бактерий в нашем исследовании оказалась соизмеримой с таковой, обнаруженной в центральной части Арктики и в Мексиканском заливе (0,4–14,0 контактов·кл.⁻¹·сут⁻¹) [Collins, Deming, 2011; Steward et al., 2007; Wilhelm et al., 1998]. Низкие значения успешных контактов (0,09–1,2 %) зарегистрированы как в морских водах, так и в пресных [Fischer, Velimirov, 2002; Wilhelm et al., 1998]. В нашем исследовании более высокая средняя величина успешных контактов получена в районе островов Визе и Ушакова, где среднее значение удельной скорости контактов было низким. Подобную ситуацию наблюдали в Мексиканском заливе [Wilhelm et al., 1998]. В прибрежных и открытых водах

залива величины удельной скорости контактов между вирусами и бактериям составили 3,38–4,44 и 0,20–0,27 контакта-кл.⁻¹·сут⁻¹ соответственно. В то же время доля успешных контактов в общем количестве контактов в открытых водах залива (17,7–34,1 %) была выше, чем в прибрежных водах (1,0–8,7 %) [Wilhelm et al., 1998]. Авторы полагают, что причиной более низких значений успешных контактов при более высоких величинах всех контактов является то, что в открытых районах моря бактериальное сообщество менее разнообразно, чем в прибрежье; это, в свою очередь, сокращает возможность эволюционного отбора видов и форм бактерий, устойчивых к вирусной инфекции.

Заключение. Структурно-функциональные характеристики планктонных вирусов впервые оценены в практически не исследованной северо-восточной части Карского моря — в прибрежных водах островов архипелага Северная Земля, в водах среднего шельфа между островами Визе и Ушакова, а также в водах внешнего шельфа и континентального склона. Пространственное распределение численности свободных вирусов и частоты видимых инфицированных клеток бактерий очень неравномерное. Минимальные значения этих параметров обнаружены в северных водах внешнего шельфа и континентального склона, максимальные — в водах архипелага Северная Земля. Поскольку в прибрежных водах отношение численности вирусов к численности бактерий в среднем ниже, чем на других исследованных участках, средняя величина вклада вирусов в суммарную биомассу вирусов и бактерий в прибрежных водах $[(6,0 \pm 3,4) \text{ \%}]$ была значительно ниже таковой, рассчитанной для среднего шельфа, внешнего шельфа и континентального склона $[(30,4 \pm 9,6) \text{ \%}]$. Выявленная сильная корреляционная связь между численностью бактерий и численностью вирусов позволяет предположить, что в составе вирусного сообщества преобладали вирусы-бактериофаги. Между частотой видимых инфицированных клеток бактерий и продукцией бактерий обнаружена сильная положительная корреляция. В 40 % проб смертность бактерий в результате вирусного лизиса (VMB) превышала 15 % суточной продукции бактериопланктона. Относительно высокие значения VMB свидетельствовали о том, что в исследуемый период вирусный лизис был важной причиной гибели бактерий.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБВВ РАН (тема № 124032500012-6) и ИО РАН (тема № FMWE-2024-0021).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Болтенкова М. А., Ширококолобова Т. И., Макаревич П. Р., Романова Н. Д. Сообщества планктонных бактерий и вирусов Обской губы и прилегающего шельфа Карского моря // *Наука Юга России*. 2018. Т. 14, № 3. С. 78–87. [Boltenkova M. A., Shirokolobova T. I., Makarevich P. R., Romanova N. D. Communities of plankton bacteria and viruses of the Ob Bay and adjacent shelf of the Kara Sea. *Nauka Yuga Rossii*, 2018, vol. 14, no. 3, pp. 78–87. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/s25000640180309>
2. Arrieta J. M., Mayol E., Hansman R. L., Herndl G. J., Ditmar T., Duarte C. M. Dilution limits dissolved organic carbon utilization in the deep ocean. *Science*, 2015, vol. 348, iss. 6232, pp. 331–333. <https://doi.org/10.1126/science.1258955>
3. Auguet J. C., Montanie H., Lebaron P. Structure of viroplankton in the Charente estuary (France): Transmission electron microscopy versus pulsed field gel electrophoresis. *Microbial Ecology*, 2006, vol. 51, iss. 2, pp. 197–208. <https://doi.org/10.1007/s00248-005-0043-0>
4. Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells. *Aquatic Microbial Ecology*, 1999, vol. 18, pp. 207–215. <https://doi.org/10.3354/ame018207>
5. 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, iss. 12, pp. 1695–1707. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0798-8>

6. Brum J. R., Schenck R. O., Sullivan M. B. Global morphological analysis of marine viruses shows minimal regional variation and dominance of non-tailed viruses. *The ISME Journal*, 2013, vol. 7, iss. 9, pp. 1738–1751. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.67>
7. Collins R. E., Deming J. W. Abundant dissolved genetic material in Arctic sea ice. Part II: Viral dynamics during autumn freeze-up. *Polar Biology*, 2011, vol. 34, iss. 12, pp. 1831–1841. <https://doi.org/10.1007/s00300-011-1008-z>
8. De Corte D., Martinez J. M., Cretoiu M. S., Takaki Y., Nunoura T., Sintez E., Herndl G. J., Yokokawa T. Viral communities in the global deep ocean conveyor belt assessed by targeted viromics. *Frontiers in Microbiology*, 2019, vol. 10, art. 1801 (14 p.). <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01801>
9. Fischer U. R., Velimirov B. High control of bacterial production by viruses in a eutrophic oxbow lake. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, vol. 27, pp. 1–12. <https://doi.org/10.3354/ame027001>
10. Gasol J. M., Zweifel U. L., Peters F., Fuhrman J. A., Hagström Å. Significance of size and nucleic acid content heterogeneity as measured by flow cytometry in natural planktonic bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, vol. 65, no. 10, pp. 4475–4483. <https://doi.org/10.1128/aem.65.10.4475-4483.1999>
11. Hanson A. M., Berges J. A., Yong E. B. Virus morphological diversity and relationship to bacteria and chlorophyll across a freshwater trophic gradient in the Lake Michigan watershed. *Hydrobiologia*, 2017, vol. 794, iss. 1, pp. 93–108. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3084-0>
12. Hodges L. R., Bano N., Hollibaugh J. T., Yager P. L. Illustrating the importance of particulate organic matter to pelagic microbial abundance and community structure – an Arctic case study. *Aquatic Microbial Ecology*, 2005, vol. 40, pp. 217–227. <https://doi.org/10.3354/ame040217>
13. Kamiya E., Izumiyama S., Nishimura M., Mitchell J. G., Kogure K. Effects of fixation and storage on flow cytometric analysis of marine bacteria. *Journal of Oceanography*, 2007, vol. 63, iss. 1, pp. 101–112. <https://doi.org/10.1007/s10872-007-0008-7>
14. Kopylov A. I., Kosolapov D. B., Zabolotkina E. A., Boyarskii P. V., Shumilkin V. N., Kuznetsov N. A. Planktonic viruses, heterotrophic bacteria, and nanoflagellates in fresh and coastal marine waters of the Kara Sea Basin (the Arctic). *Inland Water Biology*, 2012, vol. 5, iss. 3, pp. 241–249. <https://doi.org/10.1134/s1995082912030054>
15. Kopylov A. I., Sazhin A. F., Zabolotkina E. A., Romanenko A. V., Romanova N. D. Virio- and bacterioplankton in the estuary zone of the Ob River and adjacent regions of the Kara Sea shelf. *Oceanology*, 2017, vol. 57, iss. 1, pp. 105–113. <https://doi.org/10.1134/s0001437017010052>
16. Kopylov A. I., Sazhin A. F., Zabolotkina E. A., Romanenko A. V., Romanova N. D., Boltenkova M. A. Virioplankton of the Kara Sea and the Yenisei River estuary in early spring. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2019, vol. 217, pp. 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.10.015>
17. Kopylov A. I., Sazhin A. F., Zabolotkina E. A., Romanova N. D. Virioplankton in the Kara Sea: The impact of viruses on mortality of heterotrophic bacteria. *Oceanology*, 2015, vol. 55, iss. 4, pp. 561–572. <https://doi.org/10.1134/s0001437015040104>
18. Kopylov A. I., Zabolotkina 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, art. e154577 (26 p.). <https://doi.org/10.7717/peerj.15457>
19. Lara E., Arrieta J. M., Garcia-Zarandona I., Boras J. A., Duarte C. M., Agustí S., Wassmann P. F., Vaquer D. Experimental evaluation of the warming effect on viral, bacterial and protistan communities in two contrasting Arctic system. *Aquatic Microbial Ecology*, 2013, vol. 70, pp. 17–32. <https://doi.org/10.3354/ame01636>
20. Maranger R., Bird D. F. Viral abundance in aquatic systems: A comparison between marine and fresh waters. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, vol. 121, pp. 217–226. <https://doi.org/10.3354/meps121217>
21. Maranger R., Vaquer 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, pp. 221–232. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.07.006>
22. Middelboe M., Nielsen T. G., Bjørnsen P. K. Viral and bacterial production in the North

- Water: *in situ* measurements, batch-culture experiments and characterization and distribution of a virus–host system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, iss. 22–23, pp. 5063–5079. [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(02\)00178-9](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(02)00178-9)
23. Murray A. G., Jackson G. A. Viral dynamics: A model of the effects of size, shape, motion and abundance of single-celled planktonic organisms and other particles. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, vol. 89, pp. 103–116. <https://doi.org/10.3354/meps089103>
 24. Newell S. Y., Christian R. R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity. *Applied and Environmental Microbiology*, 1981, vol. 42, no. 1, pp. 23–31. <https://doi.org/10.1128/aem.42.1.23-31.1981>
 25. Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria. In: *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr, E. B. Sherr (Eds). Boca Raton : CRC Press, 1993, pp. 303–308. <https://doi.org/10.1201/9780203752746-36>
 26. Parada V., Sintes E., van Aken H. M., Herndl G. J. Viral abundance, decay, and diversity in the meso- and bathypelagic waters of the North Atlantic. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, vol. 73, no. 14, pp. 4429–4438. <https://doi.org/10.1128/aem.00029-07>
 27. Payet J. P., Suttle C. A. Physical and biological correlates of virus dynamics in the southern Beaufort Sea and Amundsen Gulf. *Journal of Marine Systems*, 2008, vol. 74, iss. 3–4, pp. 933–945. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2007.11.002>
 28. Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography*, 1980, vol. 25, iss. 5, pp. 943–948. <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
 29. 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, iss. 10, pp. 1744–1757. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.04.019>
 30. Steward G. F., Smith D. C., Azam F. Abundance and production of bacteria and viruses in the Bering and Chukchi seas. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, vol. 131, pp. 287–300. <https://doi.org/10.3354/meps131287>
 31. Suttle C. A. Enumeration and isolation of viruses. In: *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr, E. B. Sherr (Eds). Boca Raton : CRC Press, 1993, pp. 121–134. <https://doi.org/10.1201/9780203752746-16>
 32. Van Etten J. L., Lane L. C., Meints R. H. Viruses and viruslike particles of eukaryotic algae. *Microbiological Reviews*, 1991, vol. 55, no. 4, pp. 586–620. <https://doi.org/10.1128/mmbr.55.4.586-620.1991>
 33. Venger M. P., Kopylov A. I., Zabotkina E. A., Makarevich P. R. The influence of viruses on bacterioplankton of the offshore and coastal parts of the Barents Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2016, vol. 42, iss. 1, pp. 26–35. <https://doi.org/10.1134/s106307401601017x>
 34. Weinbauer M. G. Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiology Reviews*, 2004, vol. 28, iss. 2, pp. 127–181. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2003.08.001>
 35. Weitz J. S., Wilhelm S. W. Ocean viruses and their effects on microbial communities and biogeochemical cycles. *F1000 Biology Reports*, 2012, vol. 4, art. 17 (8 p.). <https://doi.org/10.3410/b4-17>
 36. Wells L. E., Deming J. W. Characterization of a cold-active bacteriophage on two psychrophilic marine hosts. *Aquatic Microbial Ecology*, 2006a, vol. 45, pp. 15–29. <https://doi.org/10.3354/ame045015>
 37. 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*, 2006b, vol. 43, pp. 209–221. <https://doi.org/10.3354/ame043209>
 38. Wilhelm S. W., Weinbauer M. G., Suttle C. A., Jeffrey W. H. The role of sunlight in the removal and repair of viruses in the sea. *Limnology and Oceanography*, 1998, vol. 43, iss. 4, pp. 586–592. <https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.4.0586>
 39. Wommack K. E., Colvill R. R. Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, vol. 64, no. 1, pp. 69–114. <https://doi.org/10.1128/mmbr.64.1.69-114.2000>

**VIRIOPLANKTON AND VIRAL INFECTION OF BACTERIA
IN THE NORTHEASTERN KARA SEA
IN THE AREA OF THE SEVERNAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO (ARCTIC)**

A. Kopylov¹, E. Zabortkina¹, A. Romanenko¹, N. Romanova², and A. Sazhin²

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Russian Federation

²Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

E-mail: kopylov@ibiw.ru

Virioplankton structure and virus-induced mortality of bacteria in the northeastern Kara Sea were studied during the cruise of the RV “Professor Molchanov” within the framework of the Arctic Archipelagoes–2019 program. The material was obtained from August 22 to 31, 2019, in the area of the Severnaya Zemlya Archipelago, the area of the middle shelf between Wiese Island and Ushakov Island, and in the outer shelf – continental slope section. In the analyzed waters, the abundance of bacteria (N_B) varied from $0.24 \cdot 10^5$ to $5.15 \cdot 10^5$ cells·mL⁻¹, and the abundance of free viruses (N_{VF}) varied from $15.41 \cdot 10^5$ to $64.72 \cdot 10^5$ viruses·mL⁻¹. The N_B/N_{VF} ratio varied from 6.9 to 89.7, averaging 14.6 ± 6.2 in the coastal waters of the Severnaya Zemlya Archipelago and 56.9 ± 23.3 in the open waters of the shelf and continental slope. A strong positive correlation was observed between N_{VF} and N_B ($R = 0.72$, $n = 23$, and $p < 0.05$). In all studied water areas, tailless viruses predominated among free viruses. In the waters adjacent to the Severnaya Zemlya Archipelago, the mean diameter of virus capsids [(42 ± 5) nm] was less than that in open waters [(50 ± 5) nm]. In addition to free viruses, virioplankton contained viruses attached to bacterial cells and to the smallest suspended particles. Free viruses predominated in all water samples, but their proportion in the total virioplankton abundance in coastal waters [(86.4 ± 9.3) %] was lower than that in open waters [(94.3 ± 5.0) %]. The frequency of visible virus-infected bacterial cells (FVIC), *i. e.*, the proportion of cells containing mature phages in the total bacterial abundance, varied from 0.8 to 3.9% N_B , averaging (1.6 ± 0.7) % N_B for all samples. A strong positive correlation was found between FVIC and bacterial production ($R = 0.69$, $n = 23$, and $p < 0.05$). Bacterial mortality due to viral lysis ranged from 6.1 to 39.2% of bacterial production, averaging (13.8 ± 7.9) % for the studied area of the Kara Sea. The survey shows that in the coastal and open waters of the northeastern Kara Sea, in autumn, viruses are an important component of the planktonic microbial community, and viral lysis significantly affects the mortality of planktonic bacteria.

Keywords: virioplankton, viral infection, virus-induced mortality of bacteria, bacterioplankton, Kara Sea, Arctic