

УДК 574.583:578(26:98)+579

ВИРИОПЛАНКТОН КАРСКОГО МОРЯ: ВЛИЯНИЕ ВИРУСОВ НА СМЕРТНОСТЬ ГЕТЕРОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ

© 2015 г. А. И. Копылов¹, А. Ф. Сажин², Е. А. Заботкина¹, Н. Д. Романова²¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок
e-mail: kopylov@ibiw.yaroslavl.ru²Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

Поступила в редакцию 04.09.2014 г.

Исследования проводили в сентябре 2011 г. в мелководных и глубоководных районах Карского моря. Численность бактерий (N_B) и численность вирусов (N_V) варьировали в пределах соответственно $(19.4–2215.1) \times 10^3$ кл./мл и $(97.6–5796.8) \times 10^3$ частиц/мл. Отношение вирусы/бактерии изменялось от 1.4 до 29.1. Между N_B и N_V обнаружена положительная корреляция ($R = 0.87$, $n = 45$, $p = 0.05$). С использованием методов электронной трансмиссионной микроскопии установлено, что частота видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC) изменялась от 0.2 до 1.9% от N_B . Наиболее высокие величины FVIC наблюдались в эстуарной зоне р. Енисей. Количество зрелых вирусов внутри инфицированных клеток бактерий колебалось в пределах 4–127 (в среднем для пробы воды – 12) фагов/клетку. Вирус-индуцированная смертность бактерий составила в среднем 4.6%, варьируя от 1.4 до 16.1% общей смертности бактериопланктона, что в целом свидетельствует о небольшой роли вирусов в контроле над численностью и продукцией бактериопланктона Карского моря в исследованный период.

DOI: 10.7868/S0030157415040103

ВВЕДЕНИЕ

Вириопланктон присутствует во всех морских экосистемах, являясь самым многочисленным компонентом планктонных сообществ [19, 20, 23]. Вирусы, лизируя планктонных гетеротрофных бактерий, могут быть ответственны за более чем 60% смертности бактериопланктона, что значительно влияет на величину потока энергии, углерода и состав бактериальных сообществ в морских экосистемах [7, 8, 20, 22]. Немногочисленные исследования экологии вирусов в арктических водах свидетельствуют, что численность планктонных вирусов в высоких широтах на порядок ниже, чем в умеренных [1, 9, 10, 12, 18]. Гибель бактерий, вызванная вирусным лизисом, определенная с использованием электронной трансмиссионной микроскопии, в разных районах Арктики меняется от долей процента до 40% смертности бактериопланктона [2, 12, 17, 18]. Сведения об экологии планктонных вирусов в Карском море ограничиваются только результатами наших исследований вириопланктона в прибрежных районах моря [2]. Все вышеперечисленное и определило цель и задачи работы, а именно – оценить численность, пространственное распределение, размерную структуру вириопланктона; количество инфицированных вирусами-фагами бактериальных клеток и вирус-индуцированную смертность бактериопланктона в пелагиали Карского моря.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 59-м рейсе НИС “Академик Мстислав Келдыш” в 2011 г. Пробы воды отбирали на станциях № 5010, 5013–5021 вдоль устьевой зоны р. Енисей с 17 по 22 сентября; на станциях 5032–5034, 5037, 5039–5042 (разрез через восточный отрог желоба Святой Анны – ВОЖСА), а также на станциях 5043–5048 (разрез через западный отрог желоба Святой Анны – ЗОЖСА) с 28 по 29 сентября (рисунок). Пробы отбирали с 2–5 горизонтов батометрами Нискина объемом 5 или 10 л комплекса “Rosette”, оснащенного STD-зондом (Sea Bird Equipment, США), в зависимости от глубины места по результатам зондирования температуры, электропроводности, флуоресценции.

Для учета общей численности бактерий 25 или 50 мл воды непосредственно после отбора проб фиксировали нейтральным раствором формальдегида (конечная концентрация в пробе 1%) и заливали в полистироловые флаконы соответствующего объема для последующей обработки. Пробы воды хранили в темноте при температуре 4°C. Общую численность бактерий определяли под люминесцентным микроскопом Leica DM 5000B при увеличении $\times 1000$, после предварительного окрашивания проб флуорохромом DAPI [14]. Бактериальная сырая биомасса вычислялась, исходя из объема бактериальных клеток с использо-

ванием программы анализа изображений “Image Score Color”. Бактериальную биомассу в углеродных единицах вычисляли в соответствии с объемами бактериальных клеток, основываясь на формуле: $фг\ C/кл = 133.754V^{0.438}$, где $фг\ C/кл$ – содержание в фемтограммах углерода (C) в клетке, а V – объем клетки, $мкм^3$ [3].

Определение бактериальной продукции и выедания бактериопланктона потребителями проводили по методике с использованием антибиотиков, предложенной Шерр с соавторами [16], в модификации для естественных местообитаний [21]. Непосредственно после отбора пробы воды разливали в 75-мл стерильные прозрачные полистироловые флаконы, в часть из них добавляли антибиотики. Далее все пробы помещали в контейнер из крупноячеистой сети и экспонировали 8 часов в бассейне с проточной морской водой (размер бассейна $4.85 \times 2.58 \times 2.5$ м; объем $31\ м^3$), расположенном на верхней палубе судна. Время экспозиции было выбрано на основании собственных экспериментальных данных по динамике действия антибиотиков в полярных водах. Контейнер с пробами располагался на 1 м ниже поверхности воды. Для учета выедания бактериопланктона нано- и микрофагами в пробы воды добавляли антибиотики (бензилпенициллин 1 мг/л, ванкомицин 200 мг/л), подавляющие размножение бактерий, но не оказывающие влияние на их потребителей [16]. В качестве контроля экспонировали пробы без антибиотиков. Все действия, связанные с постановкой экспериментов, проводили на открытой палубе судна, где температура воздуха практически не отличалась от температуры поверхностного слоя воды. Подробно методика проведения работ изложена в работе Сажина с соавторами [4].

Вирусные частицы учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc (Wathman) с диаметром пор 0.02 $мкм$ [13]. На каждом фильтре просчитывали не менее 400 вирусных частиц. Содержание углерода в 1 вирусной частице принимали равным 0.055 фемтограмм вирус⁻¹ [18].

Фильтры с бактериями и вирусами просматривали при увеличении $\times 1000$ под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений Cell-F.

Для определения частоты видимых инфицированных вирусами гетеротрофных бактерий (Frequency of visibly infected cells (FVIC), % от общего количества бактерий) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (Burst size (BS) частиц/кл) использовали метод электронной трансмиссионной микроскопии. Вирусы и бактерии осаждали центрифугированием при 100000 g (35000 об./мин) в течение 2 ч с использованием ультрацентрифуги OPTIMA L-90k

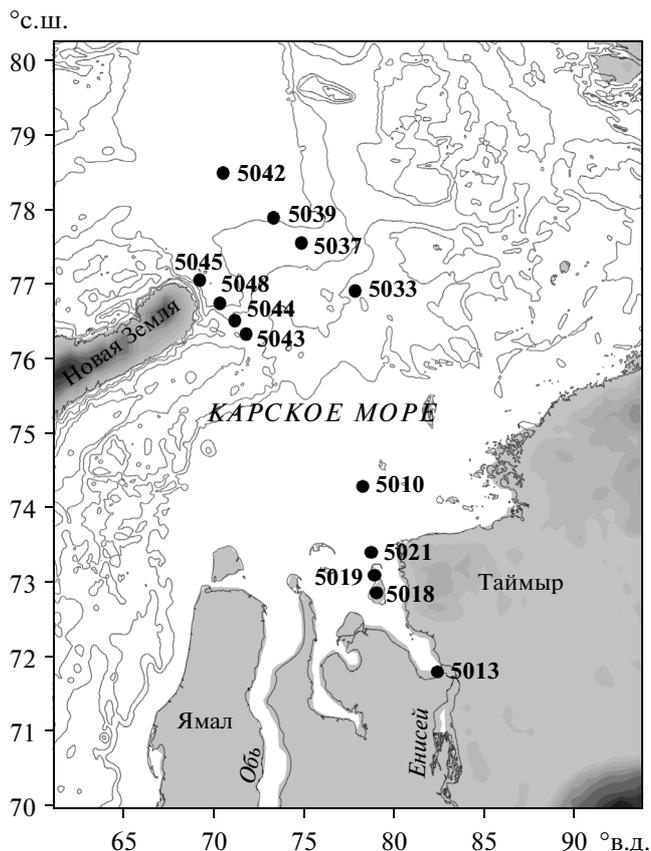


Схема расположения станций.

(Beckman Coulter, США) на никелевые сеточки плотностью 400 мешей, покрытые пиолоформом с угольным напылением. Сеточки просматривали в электронном микроскопе JEM 1100 (Jeol, Япония) при увеличении в $\times 50000$ – 150000 . На каждом препарате просматривали не менее 800 клеток бактерий. Для расчета доли всех инфицированных клеток гетеротрофных бактерий (Frequency of infected cells (FIC), % от общего количества гетеротрофных бактерий) использовали уравнение $FIC = 7.1FCVI - 22.5FVIC^2$ [6]. Гибель бактериопланктона, вызванную вирусным лизисом (Viral-mediated mortality of bacteria (VMB), %), определяли по формуле $VMB = (FIC + 0.6FIC^2)/(1 - 1.2FIC)$ [6]. Предполагается, что численность бактериальных популяций остается постоянной, т.е. продукция бактерий равна их смертности. Количество бактерий, погибающих в результате вирусного лизиса (VIM), оцениваемое в кл/(мл сут) или мг C/($м^3$ сут), рассчитывали как $VIM = VMB \times P_B$, где P_B – продукция бактериопланктона. Продукцию вириопланктона (P_V , частиц/(мл сут)) рассчитывали по уравнению $P_V = BS \times VIM$, где VIM – в кл/(мл сут). Время оборота численности вирусов получали делением величины их численности на величину продукции. Количество поступающего

Таблица 1. Численность (N_B , $\times 10^3$ кл/мл), биомасса (B_B , мг С/м³) и суточная продукция (P_B) бактериопланктона

№ станции	Горизонт, м	T , °С	N_B	B_B	P_B		P/B
					10^3 кл/мл	мг С/м ³	
Устьевая зона р. Енисей							
5013	5	9.6	2215.1	47.52	4829	103.60	2.18
	15	9.5	2098.2	33.52	3956	63.20	1.89
	28	9.5	1892.5	23.62	3674	45.86	1.94
Эстуарная зона р. Енисей							
5018	0	4.7	888.4	14.02	273	4.30	0.31
	8	3.6	99.0	3.39	0	0	0
	10	2.1	186.9	6.98	0	0	0
	20	0.2	121.6	5.06	0	0	0
5019	5	7.0	1045.0	10.93	0	0	0
	16	0.9	125.0	6.51	0	0	0
	25	-0.5	70.0	5.33	17	1.29	0.24
5021	2	5.5	440.0	16.66	0	0	0
	16	0.1	59.0	2.03	0	0	0
	23	-0.3	147.0	4.88	0	0	0
5010	5	4.8	142.8	5.42	0	0	0
	20	-0.6	136.4	2.36	0	0	0
	30	-1.4	157.8	5.73	0	0	0
Восточный отрог желоба Святой Анны							
5033	0	4.5	113.5	1.81	0	0	0
	9	4.9	140.2	8.97	0	0	0
	30	-0.4	19.4	0.74	0	0	0
	120	-1.1	28.1	1.69	0	0	0
5037	7	4.1	63.8	3.44	0	0	0
	25	1.7	21.1	0.82	37	1.43	1.74
	75	0.0	24.3	0.30	28	0.34	1.14
	315	-0.3	35.7	0.41	2	0.02	0.06
5039	0	3.4	58.7	1.23	31	0.64	0.52
	30	1.3	27.1	0.56	27	0.56	0.99
	75	0.5	29.2	0.51	8	0.13	0.26
	354	-0.3	27.6	0.98	0	0	0
5042	5	2.9	53.1	1.85	110	3.85	2.08
	25	0.9	36.3	0.74	0	0	0
	100	1.5	165.3	5.73	116	4.03	0.70
	461	-0.4	49.7	1.79	111	4.01	2.24
Западный отрог желоба Святой Анны							
5043	0	5.3	549.2	6.35	638	7.38	1.16
5044	5	3.3	97.0	2.02	24	0.50	0.25
	20	3.5	29.8	0.60	39	0.78	1.31
	152	-0.3	44.0	0.95	20	0.43	0.45

Таблица 1. Окончание

№ станции	Горизонт, м	$T, ^\circ\text{C}$	N_B	B_B	P_B		P/B
					10^3 кл/мл	мг С/м ³	
5045	0	3.6	80.9	2.66	22	0.72	0.27
	20	3.4	58.1	0.83	61	0.87	1.04
	100	1.4	27.4	0.53	1	0.02	0.04
	527	-0.5	40.5	0.83	17	0.35	0.41
5048	0	4.8	146.9	2.49	3	0.05	0.02
	20	3.4	45.9	0.77	10	0.17	0.22
	60	3.2	25.0	0.38	6	0.09	0.25
	170	-0.3	41.1	0.54	16	0.21	0.40
	241	-0.1	46.5	0.89	6	0.11	0.13

в окружающую водную среду в процессе вирусного лизиса бактериопланктона легкоусвояемого органического вещества лизированных бактериальных клеток в мг С/(м³сут) находили по разнице, как VIM и P_V . Полученные величины, по-видимому, несколько завышены, так как в расчетах не учтены величины энергетических трат вирусов на синтез белков капсида и процессы репликации нуклеиновых кислот. Такие данные до сих пор не известны и отсутствуют в литературе.

При установлении корреляционных зависимостей между параметрами был использован ранговый коэффициент корреляции Спирмена для уровня значимости 0.05.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность (N_B) и биомасса (B_B) бактериопланктона в исследованных мелководных районах Карского моря были значительно выше, чем в глубоководных (табл. 1). Величины N_B и B_B , в среднем для столба воды, составили в устье р. Енисей $2068.6 \pm 943.0 \times 10^3$ кл/мл, или 41.27 ± 3.23 мг С/м³, в эстуарной зоне $278.4 \pm 89.0 \times 10^3$ кл/мл (6.87 ± 1.22 мг С/м³), в восточном отроге желоба Святой Анны (ВОЖСА) $55.8 \pm 11.2 \times 10^3$ кл/мл, или 1.97 ± 0.58 мг С/м³, в западном отроге желоба Святой Анны (ЗОЖСА) $94.8 \pm 39.0 \times 10^3$ кл/мл (1.53 ± 0.45 мг С/м³). Между значениями температуры воды и N_B наблюдалась высокая положительная корреляция ($R = 0.77$, $p = 0.05$). Экспериментальные определения продукции бактериопланктона выявили высокую скорость размножения микроорганизмов в устьевой зоне р. Енисей (табл. 1). В более обширной эстуарной зоне в большинстве экспериментов прироста бактерий мы не наблюдали. В районе ВОЖСА относительно высокими величинами продукции бактерий отличалась лишь ст. 5042, как в поверхностном горизонте, так и на глубинах 100 и 461 м — в при-

донном слое, составляя $3.85\text{--}4.03$ мг С/м³ (табл. 1). Удельная продукция бактериопланктона (P/B) была максимальной у поверхности и у дна (2.08 и 2.24 соответственно). На других станциях этого района P_B была невысокой (0.02–1.43 мг С/м³), или вообще значимо не отличалась от нуля. В западной части ЖСА бактериальная продукция, хотя и была достоверно зарегистрирована во всех исследуемых станциях и горизонтах, за исключением ст. 5043, где она в поверхностном слое составляла 7.38 мг С/м³, ее величины не выходили за рамки 0.02–0.87 мг С/м³. P/B варьировала в пределах 0.13–1.31 (табл. 1).

Численность вириопланктона (N_V) в воде исследованных районов моря колебалась от 97.6×10^3 частиц/мл до 5796.8×10^3 частиц/мл, составляя в среднем $856.6 \pm 201.5 \times 10^3$ частиц/мл (табл. 2). Наиболее высокие величины N_V в исследованный период были обнаружены в поверхностных слоях, наименьшие — на глубинах 150–250 м. Численность вирусов на глубинах ниже 300 м (с температурой воды ниже 0°C) оказалась в 1.2–2.1 раз выше, чем в вышележащих слоях. Отношение N_V/N_B менялось от 1.4 до 29.1, составляя в среднем 7.1 ± 1.0 (табл. 2). Между N_B и N_V прослеживается высокая положительная связь ($R = 0.87$, $p = 0.05$).

Величина N_V вблизи устья р. Енисей составила в среднем $4548.5 \pm 816.2 \times 10^3$ частиц/мл, в эстуарной зоне Енисея: $974.8 \pm 422.2 \times 10^3$ частиц/мл. В районах восточного и западного отрогов желоба Святой Анны N_V определялась величинами $374.2 \pm 37.4 \times 10^6$ частиц/мл и $479.6 \pm 101.6 \times 10^6$ частиц/мл соответственно. Средние величины соотношения N_V/N_B в мелководных участках эстуария р. Енисей ($2.3 \pm 0.5\text{--}3.0 \pm 0.4$) были существенно ниже таковых в глубоководных участках моря — восточном и западном отрогах желоба Святой Анны (10.7 ± 2.0 и 7.9 ± 1.7 соответственно).

Таблица 2. Численность вириопланктона (N_V), численность бактерий с прикрепленными вирусами (N_{BV}), численность вирусов, прикрепленных к бактериям (N_{VB})

№ станции	Горизонт, м	$N_V, \times 10^3$ частиц/мл	N_V/N_B	N_{BV}		N_{VB}	
				10^3 кл/мл	% N_B	10^3 час/мл	% N_V
Устьевая зона р. Енисей							
5013	5	3013.5	1.4	293.5	13.2	352.2	11.7
	15	4835.1	2.3	330.5	15.8	462.7	9.6
	28	5796.8	3.1	313.1	16.5	469.6	8.1
Эстуарная зона р. Енисей							
5018	0	5484.4	6.2	131.9	14.8	184.7	33.7
	8	251.6	2.5	11.2	11.4	15.7	6.2
	10	485.9	2.6	29.1	15.6	68.0	14.0
	20	255.4	2.1	12.6	10.3	34.5	13.5
5019	5	2821.5	2.7	138.5	13.2	256.8	9.1
	16	254.2	2.0	16.1	12.8	22.5	8.8
	25	374.6	5.4	10.8	15.4	15.1	4.0
5021	2	871.9	2.0	37.6	8.5	48.9	5.6
	16	126.4	2.1	11.1	18.8	17.8	14.1
	23	409.8	2.8	19.5	13.3	23.4	5.7
5010	5	346.0	2.4	15.7	11.0	20.4	5.9
	20	547.3	4.0	19.8	14.5	29.7	5.4
	30	441.8	2.8	24.6	15.6	48.6	11.0
Восточный отрог желоба Святой Анны							
5033	0	449.1	4.0	17.8	15.7	26.7	5.9
	9	364.5	2.6	12.0	8.6	27.0	7.4
	30	565.0	29.1	3.1	16.2	4.3	0.8
	120	554.5	20.0	3.8	13.3	4.2	0.8
5037	7	253.7	4.8	6.4	10.0	7.0	4.6
	25	407.0	19.3	2.5	12.0	4.2	1.0
	75	428.5	17.6	2.7	11.2	3.5	0.8
	315	522.2	14.6	5.3	14.8	6.9	5.6
5039	0	173.8	3.0	4.8	8.1	7.7	4.4
	30	457.2	16.9	2.1	7.9	2.5	0.5
	75	145.8	5.0	2.8	9.5	3.6	2.5
	354	289.0	10.5	3.8	13.9	4.6	1.6
5042	5	226.9	4.3	4.2	8.0	5.9	2.6
	25	174.1	4.8	3.5	9.7	4.2	2.4
	100	371.9	2.3	22.7	13.7	31.8	8.6
	461	604.1	12.1	4.2	8.4	5.0	0.8
Западный отрог желоба Святой Анны							
5043	0	1129.1	2.0	37.1	6.8	48.2	4.3
5044	5	314.7	3.2	15.6	16.1	23.4	7.4
	20	163.0	5.5	5.4	18.0	10.8	6.6
	152	97.6	2.2	3.1	7.0	4.0	4.1

Таблица 2. Окончание

№ станции	Горизонт, м	$N_V, \times 10^3$ ча- стиц/мл	N_V/N_B	N_{BV}		N_{VB}	
				10^3 кл/мл	% N_B	10^3 час/мл	% N_V
5045	0	935.3	11.6	14.0	17.3	22.4	2.4
	20	675.2	11.6	9.0	15.4	14.4	2.1
	100	181.5	6.6	3.4	12.2	4.4	2.4
	527	385.6	9.5	4.2	10.4	6.3	1.6
5048	0	381.9	2.6	21.4	14.6	53.8	14.1
	20	1071.0	23.3	7.7	16.8	10.8	1.0
	60	220.9	8.8	1.6	6.3	3.2	1.4
	170	570.4	13.9	4.8	11.8	6.2	1.1
	241	108.2	2.3	7.4	16.0	13.6	12.6

Таблица 3. Доля (%) вирусов без хвостовых отростков (1), с короткими (2) и длинными (3) хвостовыми отростками в общей численности вириопланктона

Район	1	2	3
Устьевая зона р. Енисей	74.6–76.7 среднее 75.4 ± 0.7	13.6–14.3 14.1 ± 0.2	8.9–11.4 10.5 ± 0.8
Эстуарная зона р. Енисей	69.8–89.4 среднее 79.6 ± 1.6	6.0–22.1 13.4 ± 1.6	2.7–12.2 6.9 ± 0.9
Восточный отрог желоба Святой Анны	66.7–90.9 среднее 80.7 ± 1.8	0–33.3 13.9 ± 2.0	0–16.7 5.4 ± 1.3
Западный отрог желоба Святой Анны	67.6–89.4 среднее 80.4 ± 0.8	0–31.2 13.9 ± 2.5	0–20.0 5.7 ± 1.5

Количество бактерий с прикрепленными к их клеткам вирусными частицами (N_{BV}) в водах Карского моря менялось от 1.6×10^3 до 330.5×10^3 кл/мл, составляя в среднем $36.7 \pm 11.8 \times 10^3$ кл/мл. Наиболее высокие величины были обнаружены в районе устья р. Енисей. Доля N_{BV} от общей численности бактериопланктона (N_{BV}/N_B) варьировала в меньших пределах (6.3–18.8%), составляя в среднем $12.7 \pm 0.5\%$. Средние величины N_{BV}/N_B в мелководных участках Карского моря (13.5–15.2%) оказались близкими к таковым в глубоководных районах (11.2–13.0%). На поверхности одной бактериальной клетки присутствовало от 1 до 30 вирусных частиц. Диаметр капсид прикрепленных вирусов колебался от 18 до 184 нм. Численность вирусов, прикрепленных к бактериальным клеткам, (N_{VB}) колебалась от 2.5×10^3 частиц/мл до 469.6×10^3 частиц/мл, составляя в среднем $54.2 \pm 16.7 \times 10^3$ частиц/мл. Отношение N_{VB}/N_V менялось в пределах 0.5–33.7%, составляя в среднем $6.2 \pm 0.9\%$ (табл. 2). Между N_V и N_{VB} была обнаружена высокая положительная связь: $R = 0.90$, $p = 0.05$. Средние величины N_{VB} и, N_{VB}/N_V , в устьевой зоне р. Енисей, составляли соответственно $428.2 \pm 38.0 \times 10^3$ частиц/мл и $9.8 \pm 1.0\%$, в эстуарной зоне Енисея: $60.5 \pm 20.6 \times 10^3$ частиц/мл и $10.5 \pm 2.2\%$; в районах восточного

отрога желоба Святой Анны: $9.3 \pm 2.4 \times 10^6$ частиц/мл и $3.1 \pm 0.6\%$, в водах западного отрога соответственно $17.0 \pm 4.6 \times 10^6$ частиц/мл и $4.7 \pm 1.2\%$ (табл. 2).

Во всех исследованных районах Карского моря в составе вириопланктона преобладали вирусы без хвостовых отростков (табл. 3). Доля таких вирусов, а также вирусов с короткими (до 62 нм) и с длинными (до 560 нм) хвостовыми отростками в общей численности вирусов, в среднем для всех проб, составляли соответственно 79.7 ± 1.0 , 13.7 ± 1.0 и $6.6 \pm 0.7\%$.

Диаметр капсид обнаруженных вирусных частиц менялся от 18 до 389 нм. Средние размеры капсид планктонных вирусов колебались в пределах 31–89 нм, составляя в среднем 72 ± 2 нм (табл. 4). В составе вириопланктона в большинстве случаев, наиболее многочисленной группой были фаги размером 60–100 нм (64% исследованных проб воды). В 20 пробах воды (44%) были зарегистрированы крупные фаги размером от 200 до 289 нм, т.е. их размер был сопоставим с таковым у наиболее мелких бактериальных клеток.

В итоге в среднем для всех исследованных участков моря вклад вирусов, входящих в размерные группы 18–40, 40–60, 60–100, 100–150, 150–200 и вирусов более 200 нм в общую численность вириопланктона составил соответственно $11.9 \pm$

Таблица 4. Средний диаметр капсида вирусных частиц (S , нм), а также доля вирусных частиц с капсидом разного размера в общей численности вириопланктона (%)

№ станции	Гор., м	S , нм	% от N_V					
			18–40	40–60	60–100	100–150	150–200	200–389
Устьевая зона р. Енисей								
5013	5	79 ± 5	7.5	26.4	49.1	9.4	1.9	5.7
	15	61 ± 3	17.7	46.9	27.8	6.3	0	1.3
	28	86 ± 4	7.6	18.1	43.7	22.9	6.7	1.0
Эстуарная зона р. Енисей								
5018	0	69 ± 5	7.7	31.4	43.6	12.8	2.6	1.9
	8	65 ± 5	20.0	33.3	33.3	13.4	0	0
	10	84 ± 7	12.9	25.8	30.6	21.0	6.5	3.2
	20	70 ± 4	12.5	25.0	52.1	10.4	0	0
5019	5	79 ± 7	8.5	36.6	36.6	12.7	2.8	2.8
	16	69 ± 3	1.2	40.9	48.1	7.4	2.4	0
	25	80 ± 9	4.1	13.5	56.7	23.0	2.7	0
5021	2	69 ± 3	9.3	40.8	36.4	9.3	3.4	0.8
	16	88 ± 6	6.1	15.2	42.3	30.3	6.1	0
	23	86 ± 4	4.3	12.5	37.5	31.9	9.7	4.1
5010	5	89 ± 3	4.3	10.6	53.8	25.9	5.4	0
	20	73 ± 4	23.5	19.8	39.5	11.1	4.9	1.2
	30	66 ± 3	27.6	29.0	32.9	7.9	2.6	0
Восточный отрог желоба Святой Анны								
5033	0	89 ± 9	0	22.2	51.9	14.8	7.4	3.7
	9	69 ± 4	6.0	46.0	38.0	10.0	0	0
	30	64 ± 4	6.0	42.0	48.0	4.0	0	0
	120	77 ± 4	3.6	28.6	44.6	19.6	3.6	0
5037	7	75 ± 10	10.7	35.7	42.9	7.1	0	3.6
	25	54 ± 2	20.0	48.9	31.1	0	0	0
	75	80 ± 4	4.3	19.1	53.2	21.3	2.1	0
	315	86 ± 10	6.4	28.7	44.6	14.9	4.3	1.1
5039	0	77 ± 4	6.4	12.8	65.9	12.8	2.1	0
	30	67 ± 7	11.0	38.9	38.9	5.6	5.6	0
	75	76 ± 4	5.6	33.3	36.1	23.6	0	1.4
	354	58 ± 8	40.0	33.4	13.3	13.3	0	0
5042	5	74 ± 5	5.6	29.6	49.9	13.0	0	1.9
	25	79 ± 7	6.7	25.0	53.3	13.3	1.7	0
	100	78 ± 11	13.5	32.4	29.7	20.7	0	3.7
	461	75 ± 7	5.3	21.1	52.5	15.8	5.3	0
Западный отрог желоба Святой Анны								
5043	0	67 ± 3	0	50.0	43.8	6.2	0	0
5044	5	81 ± 8	14.6	18.4	36.6	19.5	7.3	3.6
	20	77 ± 8	9.1	31.8	36.4	13.6	9.1	0
	152	63 ± 15	42.9	0	42.8	14.3	0	0

Таблица 4. Окончание

№ станции	Гор., м	S, нм	% от N_V					
			18–40	40–60	60–100	100–150	150–200	200–389
5045	0	70 ± 4	7.5	37.3	35.8	16.4	3.0	0
	20	60 ± 2	11.1	37.0	50.0	1.9	0	0
	100	70 ± 7	16.2	41.9	29.7	5.4	5.4	1.4
	527	72 ± 7	15.9	32.9	43.2	6.8	0	1.2
5048	0	88 ± 5	0	18.2	52.3	25.0	4.5	0
	20	73 ± 4	6.6	19.1	57.1	13.2	3.3	0.7
	60	67 ± 5	11.3	38.6	30.2	18.9	0	1.0
	170	31 ± 3	72.7	27.3	0	0	0	0
	241	69 ± 6	0	42.9	47.6	9.5	0	0

± 1.9%, 29.3 ± 1.7%, 41.4 ± 1.7%, 13.7 ± 1.1%, 2.7 ± 0.4%, 1.0 ± 0.2%.

Частота видимых инфицированных вирусами бактерий (FVIC), т.е. доля в общей численности бактериопланктона клеток, содержащих внутри зрелые фаговые частицы, менялась от 0.2 до 1.9%, достигая максимальных значений в устье р. Енисей, и в среднем составляла $1.5 \pm 0.2\%$. В эстуарной зоне Енисея FVIC в среднем равнялась $0.6 \pm 0.1\%$, а в районах и восточного, и западного отрогов желоба Святой Анны была одинаковой, составляя $0.5 \pm 0.1\%$ (табл. 4). Диаметр капсид вирусных частиц, найденных внутри клеток бактерий, менялся от 15 до 167 нм. В исследованных водах наблюдалась слабая положительная корреляция между FVIC и N_{BV}/N_B ($R = 0.26$, $p = 0.05$). Отношение количества бактерий, содержащих внутри клеток отчетливо видимые вирусы, к численности бактерий с прикрепленными к поверхности клеток вирусами составило в участке, прилегающем к устью р. Енисей, 7.6 – 11.5% (в среднем 10.2 ± 1.3), а в остальных районах исследований: 1.4–14.7% (в среднем 4.8 ± 0.5). В то же время между FVIC и N_{VB} обнаружена высокая положительная корреляция ($R = 0.65$, $p = 0.05$). На основании результатов определения FVIC мы рассчитали, что доля всех зараженных вирусами бактерий (FIC) в общей численности бактериопланктона колебалась в пределах 1.4–12.7% (в среднем 4.1 ± 0.4).

Судя по нашим данным, вирусы в неодинаковой степени инфицировали гетеротрофных бактерий различной морфологии. Общее число зараженных вирусами клеток было представлено: 54.7% палочками, 29.3% кокками, 12.0% вибрионами и 4.0% нитевидными бактериями.

Количество фагов в инфицированных бактериальных клетках (BS) в среднем на пробу воды существенно различалось на разных станциях и глубинах, составляя 12 ± 2 фагов/клетку. В исследованных районах максимальная и средняя для всех инфицированных бактерий величины BS со-

ставили соответственно в устье р. Енисей – 75 и 13 ± 6 фагов/клетку, в эстуарной зоне Енисея – 69 и 14 ± 4 фагов/клетку, в восточном отроге желоба Святой Анны – 57 и 9 ± 2 , в западном отроге – 127 и 12 ± 3 фагов/клетку.

Вирус-индуцированная смертность бактериопланктона (VMB) в период проведения работ в целом оказалась низкой и в среднем для всех районов определялась величиной $4.5 \pm 0.5\%$ (табл. 5). Так, средняя величина VMB на участке, прилегающем к устью р. Енисей, составляла $12.6 \pm 1.9\%$, то есть значительно превышала VMB на других исследованных акваториях: $4.4 \pm 0.7\%$ в эстуарной зоне Енисея, $3.7 \pm 0.7\%$ – в водах ВОЖСА, $4.0 \pm 0.5\%$ – в водах ЗОЖСА.

Для тех проб воды, в которых мы экспериментально определяли продукцию бактериопланктона, были рассчитаны: суточная гибель бактерий в кл/(мл сут) и в мг С/(м³ сут) (VIM), а также продукция вирусов (P_V). Величина VIM была наибольшей в мелководной устьевой зоне р. Енисей, в глубоководных частях Карского моря значения VIM были существенно меньше и снижались с глубиной (табл. 6). Как известно, в результате вирусного лизиса в водную среду поступает некоторое количество органического вещества из бактериальных клеток. Допуская, что отношение продукции бактерий к их рациону в водах Карского моря в среднем равно 0.27 [11], мы рассчитали, что суточная потребность бактериопланктона в органическом веществе (C_B) колеблется в устьевой зоне Енисея в пределах 169.8–333.7 мг С/м³ (в среднем 245.9 ± 47.7), а в остальных исследованных районах в пределах 0.3–27.3 мг С/м³ (в среднем 5.9 ± 1.1). Количество органического вещества (поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса бактерий), которое могло повторно использоваться микроорганизмами, в период проведения работ в устье Енисея определялось величиной 2.6–4.3% (в среднем 3.4 ± 0.5) суточной потребности бактериопланктона в органическом веществе. В других районах Кар-

Таблица 5. Частота видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC, % от N_B), частота всех инфицированных клеток бактерий (FIC, % от N_B), смертность бактерий, вызванная вирусным лизисом (VMB, % от общей смертности) и количество зрелых бактериофагов внутри инфицированных бактерий (BS, фагов/клетку)

№ станции	Гор., м	FVIC	FIC	VMB	BS
Устьевая зона р. Енисей					
5013	5	1.5	10.1	12.3	7 ± 1
	15	1.2	8.2	9.5	32 ± 17
	28	1.9	12.7	16.1	17 ± 9
Эстуарная зона р. Енисей					
5018	0	1.2	8.2	9.5	9 ± 2
	8	0.6	4.2	4.5	45 ± 10
	10	0.6	4.2	4.5	8 ± 3
	20	0.2	1.4	1.4	7
5019	5	0.5	3.5	3.7	36 ± 19
	16	0.7	4.9	5.4	5 ± 0.5
	25	0.6	4.3	4.7	8 ± 1
5021	2	0.2	1.4	1.4	6
	16	1.0	6.9	7.8	35 ± 6
	23	0.5	3.5	3.7	8 ± 4
5010	5	0.5	3.5	3.7	6 ± 2
	20	0.2	1.4	1.4	5
	30	0.7	4.9	5.4	17 ± 8
Восточный отрог желоба Святой Анны					
5033	0	0.4	2.8	3.0	14 ± 10
	9	0.4	2.8	3.0	8 ± 4
	30	0.5	3.5	3.7	11 ± 5
	120	0.5	3.5	3.7	9 ± 5
5037	7	0.2	1.4	1.4	5
	25	1.5	10.1	12.3	35 ± 9
	75	0.3	2.1	2.2	9 ± 0.5
	315	0.6	4.2	4.5	10 ± 6
5039	0	0.3	2.1	2.2	6 ± 1
	30	0.4	2.8	3.0	7 ± 0.3
	75	0.4	2.8	3.0	9 ± 1
	354	0.9	6.2	7.0	7 ± 1
5042	5	0.8	5.5	6.1	8 ± 2
	25	0.2	1.4	1.4	7
	100	0.4	2.8	3.0	10 ± 3
	461	0.2	1/4	1/4	5
Западный отрог желоба Святой Анны					
5043	0	1.0	6.9	7.8	26 ± 9
5044	5	0.4	2.8	3.0	8
	20	0.5	3.5	3.7	10 ± 2
	152	0.4	2.8	3.0	9
5045	0	0.4	2.8	3.0	18 ± 4
	20	0.7	4.9	5.4	48 ± 39
	100	0.2	1.4	1.4	7
	527	0.2	1.4	1.4	9
5048	0	0.4	2.8	3.0	14 ± 3
	20	0.5	3.5	3.7	25 ± 7
	60	0.8	5.5	6.1	8 ± 1
	170	0.8	5.5	6.1	17 ± 6
	241	0.5	3.5	3.7	8 ± 2

Таблица 6. Количество лизированных бактерий (VIM), продукция вирусов (P_V , $\times 10^4$ час/(мл сут)) и время оборота численности вирусов (T , сут)

Глубины, м; количество измерений, ()	VIM		P_V	T
	10^3 кл/(мл сут)	мкг С/(м ³ сут)		
Устьевая зона р. Енисей				
0–28 (3)	375.8–594.0 среднее 520.4 ± 72.3	6004–12742 8710 ± 2055	4158–12026 8756 ± 2369	0.4–0.8 0.6 ± 0.1
Эстуарная зона р. Енисей и желоб Святой Анны				
0–25 (11)	0.4–49.8 среднее 8.7 ± 4.7	6–576 136 ± 54	4.2–1294.8 275.9 ± 83.2	0.9–107.1 32.8 ± 13.0
30–100 (5)	0.3–3.5 среднее 1.1 ± 0.6	4–121 31 ± 22	2.7–35.0 10.2 ± 6.2	10.6–93.3 61.3 ± 14.2
152–241 (3)	0.2–1.0 среднее 0.6 ± 0.2	4–13 10 ± 3.0	1.8–17.0 8.1 ± 4.6	18.1–60.1 37.2 ± 12.3
461–527 (2)	0.2–1.6 среднее 0.9	5–56 30	2.2–8.0 5.1	75.5–178.5 127.0

Таблица 7. Численность бактериопланктона (N_B , $\times 10^5$ кл/мл) и численность вириопланктона (N_V , $\times 10^6$ частиц/мл) в поверхностных водах Арктики

Район исследований	Месяц	N_B	N_V	N_V/N_B , %	Источник
Прибрежные воды					
Море Бофорта	05–08, 10	0.9–33.7	0.2–10.9	0.85–0.0	Clasen et al. [7]
Карское море	08–09	10.5–30.6	3.3–25.1	2.3–9.9	Копылов и др. [2]
Карское море, устье р. Енисей	09	18.92–22.15	3.01–5.80	1.4–3.1	Настоящее исследование
Открытые воды					
Центральная Арктика	09–10	0.03–0.47	0.68–11.0	5–70	Steward et al. [18]
Баренцево море	06–07	4.1–60.0	0.7–9.0	3 (среднее)	Howard-Jones et al. [9]
Баренцево море	09	0.1–4.4	1.7–64.1	2.4–43.5	Венгер и др. [1]
Чукотское море	08	0.8–8.7	0.1–1.7	–	Hodges et al. [8]
Чукотское море, северная часть	08–09	2.1	2.5	–	Steward et al. [17]
Карское море, восточная часть	09	0.6–10.4	0.1–5.4	2.0–6.2	Настоящее исследование
Карское море, желоб Святой Анны	09	0.25–.5	0.1–1.1	2.0–29.1	Настоящее исследование

ского моря количество органического вещества, повторно используемого, составляло 0.4–3.4 (в среднем 1.2 ± 0.1)% C_B .

Таким образом, этот дополнительный источник питательных веществ был для гетеротрофного бактериопланктона Карского моря в период наших исследований малозначительным.

Максимальная продукция вирусов (P_V) и минимальное время оборота численности вириопланктона (T_V) были характерны для вод, прилегающих к устью р. Енисей ($4158–12026 \times 10^4$ час/(мл сут) и 0.4–0.8 сут соответственно). В глубоководных районах величины P_V на разных горизонтах значительно различались: от $4.2–1294.8 \times 10^4$ час/(мл сут) в поверхностных

слоях до $1.8–35 \times 10^4$ час/(мл сут) на глубинах более 30 м. Время оборота численности вириопланктона составляло соответственно от 22 час до 179 суток (табл. 6).

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ полученных данных показал, что количество планктонных вирусных частиц в устьевой зоне р. Енисей в сентябре 2011 г. было выше, чем в остальных исследованных районах Карского моря и находилось в пределах величин численности вириопланктона, обнаруженных в других арктических прибрежных водах (табл. 7). Количество вириопланктона в глубоководных частях Карского моря характеризует нижнюю часть диапазона

величин численности планктонных вирусов для других глубоководных районов Арктики (табл. 7). И по нашим данным, и по другим источникам, между численностью вирусов и бактерий существует положительная зависимость [15, 17, 18]. В мелководных районах Карского моря, где средняя величина численности вириопланктона выше, чем в его глубоководной части ($1.64 \pm 0.53 \times 10^6$ и $0.42 \pm 0.05 \times 10^6$ частиц/мл соответственно), отношение вирусы/бактерии определяется меньшим значением. В глубоководной части моря — наоборот, то есть $N_V/N_B = 2.9 \pm 0.3$ и 9.4 ± 1.3 соответственно.

В Карском море в составе вириопланктона чаще всего преобладали вирусы с диаметром капсид 60–100 нм (64% проб) и 40–60 нм (29% проб). По другим источникам, в морских водах могут доминировать вирусные частицы с диаметром капсид в диапазоне 30–60 нм [5, 20]. Следует отметить, что в 20 из 45 обработанных проб воды обнаружены вирусные частицы с диаметром капсид более 0.2 мкм, т.е. с размерами, соизмеримыми с размерами клеток мелких бактерий. Численность таких крупных капсид составляла 2–172 (в среднем 30 ± 10) $\times 10^3$ частиц/мл, или 1.61–6.2 (в среднем 9.2 ± 1.0)% численности бактериопланктона. Таким образом, при учете численности микроорганизмов методами эпифлуоресцентной микроскопии в некоторых случаях крупные вирусы выглядят как мелкие клетки бактерий. Средний же диаметр вирусных капсид, рассчитанный по всем имеющимся данным, оказался в 6.7 раз меньше, чем средний диаметр бактериальной клетки (72 ± 2 и 484 ± 16 нм соответственно).

Количество бактерий с прикрепленными к поверхности клеток вирусами составляло в мелководной зоне Карского моря $13.8 \pm 0.7\%$ численности бактериопланктона, в его глубоководных районах — $11.5 \pm 0.5\%$. Таким образом, атаке со стороны вирусов-бактериофагов подвергалось довольно значительное количество бактерий.

Количество бактерий, содержащих внутри клеток видимые частицы вирусов, (1.2 – 1.9% общей численности бактерий) и вирус-индуцированная смертность бактерий (9.5 – 16.1% общей смертности) в устьевой зоне Енисея оказались близкими к средним значениям этих показателей (соответственно $1.6 \pm 0.2\%$ и $14.1 \pm 2.6\%$) в прибрежных водах Карского моря, полученных нами ранее [2]. В других районах Арктики, например в прибрежных водах Чукотского и Берингова морей, вклад вирусов в общую смертность бактериопланктона выше и составляет 9–37% [17]; в море Баффина 6–28% [12]. В открытых районах акватории Карского моря FVIC (0.2–1.5%, в среднем 0.5%) и VMB (1.4–10.1%, в среднем 3.6%) в целом оказались низкими.

Результаты наших исследований близки к величинам FVIC и VMB, обнаруженным в подповерхностных водах центральной части Арктики, — соответственно 0–1.4% (в среднем 0.5%) и <1.0–11.0% (в среднем 4.0%) [18]. Вклад вирусного лизиса в общую смертность бактериопланктона в глубоководных участках северной части Чукотского моря менялся в пределах 2–16%, составляя в среднем 9% [17]. Количество зрелых бактериофагов внутри бактериальных клеток в период наших исследований в Карском море достигало 127 (в среднем 12 ± 2) фагов/клетку, что было ниже, чем известно для Центральной Арктики: >200 (в среднем 35 ± 48) фагов/клетку [18]. Анализ размерного состава прикрепленных и внутриклеточных вирусов показал, что в Карском море гетеротрофные бактерии инфицируются вирусами-бактериофагами с диаметром капсид 15–184 нм.

Невысокий процент зараженных вирусами бактерий, возможно, связан с низкой численностью вириопланктона и увеличением вязкости воды в холодных арктических водах. Это, в свою очередь, определяет частоту контактов между вирусами и хозяевами, которых в Арктике на порядок ниже, чем в умеренных водах. Например, такие данные получены для моря Баффина, зараженные вирусами бактерии составляют здесь 6–28% общей численности микроорганизмов [18].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Карском море между численностью вириопланктона и численностью бактериопланктона была обнаружена высокая положительная корреляция. Средний размер капсиды вирусных частиц в период наших исследований был почти в 7 раз меньше средних размеров бактерий. Кроме свободных вирусных частиц, значительное количество вирусов было прикреплено к клеткам бактерий. Доля видимых инфицированных клеток бактерий в общей численности бактериопланктона в мелководных и глубоководных районах, а также на разных станциях и горизонтах существенно различалась. В устьевой зоне р. Енисей зараженность вирусами бактерий и вирус-индуцированная смертность бактериопланктона были существенно выше, чем аналогичные показатели в других районах моря. В глубоководной части Карского моря относительно высокие значения этих параметров были характерны как для поверхностных, так и для глубинных вод. В целом в исследованный период вирусы-бактериофаги играли относительно небольшую роль в контроле над численностью и продукцией гетеротрофного бактериопланктона.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 14-04-00130а, № 14-05-10055_К) и Российского научного фонда (проект № 14-50-00095, обработка материалов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Венгер М.П., Широколобова Т.И., Макаревич П.Р., Водопьянова В.В. Вирусы в пелагиали Баренцева моря // Докл. РАН. 2012. Т. 446. № 3. С. 345–349.
2. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. и др. Планктонные вирусы, гетеротрофные бактерии и нанофлагелляты в пресных и морских прибрежных водах бассейна Карского моря (Арктика) // Биология внутренних вод. 2012. № 3. С. 15–24.
3. Романова Н.Д., Сажин А.Ф. Взаимосвязь между объемом бактериальных клеток и содержанием в них углерода // Океанология. 2010. Т. 50. № 4. С. 556–565.
4. Сажин А.Ф., Романова Н.Д., Мошаров С.А. Бактериальная и первичная продукция в водах Карского моря // Океанология. 2010. Т. 50. № 5. С. 801–808.
5. Alonso M.C., Jimenez G.F., Rodriguez T., Borrego J.J. Distribution of virus-like particles in an oligotrophic marine environment (Alboran sea, Western Mediterranean) // Microbial. Ecology. 2001. V. 42. P. 407–415.
6. Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // Aquat. Microbial. Ecol. 1999. V. 18. P. 207–215.
7. Clasen J.L., Brigden S.M., Payet J.P., Suttle C.A. Evidence that viral abundance across oceans and lakes is driven by different biological factors // Freshwater Biology. 2008. V. 53. P. 1090–1100.
8. Hodges L.R., Bano N., Hollibaugh J.T., Yager P. Illustrating the importance of particulate organic matter to pelagic microbial abundance and community structure – an Arctic case study // Aquat. Microb. Ecol. 2005. V. 40. P. 217–227.
9. Howard-Jones M.H., Ballard V.D., Allen A.E. et al. Distribution of bacterial biomass and activity in the marginal ice zone of the central Barents Sea during summer // J. Marine Systems. 2002. V. 38. P. 77–91.
10. Maranger R., Bird D.F., Juniper S.K. Viral and bacterial dynamics in arctic sea ice during the spring algal bloom near Resolute, NWT, Canada // Marine Ecology Progress Series. 1884. V. 111. P. 121–127.
11. Meon B., Amon R.M.W. Heterotrophic bacterial activity and fluxes of dissolved free amino acids and glucose in the Arctic rivers Ob, Yenisei and the adjacent Kara Sea // Aquat. Microb. Ecol. 2004. V. 37. P. 121–135.
12. Middelbore M., Nielsen T.G., Biorsen P.K. Viral and bacterial production in the North Water in situ measurements batch-culture experiments and characterization of a viral-host system // Deep-Sea Res. 2002. V. 49. P. 5063–5079.
13. Noble R.T., Fuhrman J.A. Use of SYBR Green for rapid epifluorescence count of marine viruses and bacteria // Aquat. Microb. Ecol. 1998. V. 14. P. 113–118.
14. Porter K.G., Feig Y.S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. V. 25. № 5. P. 943–948.
15. Säwström C., Laybourn-Parry J., Graneli W., Anesio A.M. Heterotrophic bacterial and viral dynamics in Arctic freshwaters: results from a field study and nutrient-temperature manipulation experiments // Polar Biol. 2007. V. 30. P. 1407–1415.
16. 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 // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 32. P. 169–179.
17. Steward G.F., Smith D.C., Azam F. Abundance and production of bacteria and viruses in the Bering and Chukchi seas // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1996. V. 131. P. 287–300.
18. 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 Res. I. 2007. V. 54. P. 1744–1757.
19. Suttle C.A. Viruses in the sea // Nature. 2005. V. 437. P. 356–361.
20. Weinbauer M.G. Ecology of prokaryotic viruses // FEMS Microbiol. Rev. 2004. V. 28. № 2. P. 127–181.
21. Weisse T. The microbial loop in the Red sea: dynamics of pelagic bacteria and heterotrophic nanoflagellates // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1989. V. 55. P. 241–250.
22. Wells L.E., Deming J.W. Significance of bacterivory and viral lysis in bottom waters of Franklin Bay, Canadian Arctic, during winter // Aquat. Microb. Ecol. 2006. V. 43. P. 209–221.
23. Wommack K.E., Colvell R.R. Viruses in aquatic ecosystems // Microbiol. Mol. Biol. Rev. 2000. V. 64. P. 69–114.

Virioplankton in the Kara Sea: the Impact of Viruses on Mortality of Heterotrophic Bacteria

A. I. Kopylov, A. F. Sazhin, E. A. Zabotkina, N. D. Romanova

The studies were conducted in shallow and deep water parts of the Kara Sea in September 2011. The abundance of bacteria (N_B) and the abundance of viruses (N_V) ranged within $(19.4–2215) \times 10^3$ cells/ml and $(97.6–5796.8) \times 10^3$ particles/ml, respectively. The viruses to bacteria ratio varied from 1.4 to 29.1. A positive correlation was found between N_B and N_V ($R = 0.87$, $n = 45$, $p = 0.05$). Using the method of electron transmission microscopy it was detected that the frequency of visibly infected cells of bacteria (FVIC) varied from 0.2 to 1.9% of N_B . The maximum values of FVIC were recorded in the estuary of the Yenisei River. The infected cells of bacteria contained from 4 to 127 (an average of 12) phages/cell of mature viruses. Virus-induced mortality of bacteria was 0.5% and varied from 1.4 to 16.1% of the total mortality of bacterioplankton. It indicates a small role of viruses in the control over abundance and production of bacterioplankton in the Kara Sea in the period under study.