

УДК 579.68(268.45)

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА С АКТИВНЫМ МЕТАБОЛИЗМОМ В ВОДАХ ЖЕЛОБА СВЯТОЙ АННЫ (КАРСКОЕ МОРЕ) ОСЕНЬЮ 2011 г.

© 2017 г. И. В. Мошарова^{1,2}, С. А. Мошаров^{1,3}, В. В. Ильинский²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, Москва, Россия

³Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана, Москва, Россия

e-mail: ivmpost@mail.ru

Поступила в редакцию 30.06.2016 г.

После доработки 29.09.2016 г.

В Карском море в районе желоба Святой Анны впервые исследованы особенности распределения бактериопланктона с активной электрон-транспортной цепью, а также бактерий с ненарушенной мембраной. Средняя для района исследований численность бактериопланктона с активной электрон-транспортной цепью составила 15.55 тыс. кл/мл (при варьировании от 1.06 до 92.17 тыс. кл/мл). Численность бактериопланктона с ненарушенными мембранами в водах желоба Св. Анны составляла в среднем 33.46 тыс. кл/мл (пределы варьирования от 6.78 до 103.18 тыс. кл/мл). Практически весь бактериопланктон в районе исследований был потенциально жизнеспособным — среднее значение доли численности бактериопланктона с ненарушенными мембранами от общей численности бактериопланктона составило 92.1% (пределы варьирования от 76.2 до 98.4%). При этом доля бактерий с активным метаболизмом составляла в среднем 38.2% от общей численности бактериопланктона (пределы варьирования от 5.6 до 98.4%). Наибольшие значения доли бактерий с активным метаболизмом установлены в районах с более стабильными условиями среды — на шельфе и в глубоководной части, тогда как в районе склона при наибольших градиентах температуры воды и солености величины этого параметра снижались.

DOI: 10.7868/S0030157417010117

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что бактериопланктон (БП) является важным звеном биогеохимического цикла углерода, в результате его жизнедеятельности происходит минерализация различных органических веществ, в том числе и антропогенного происхождения. К настоящему времени получены многочисленные данные о том, что доля микроорганизмов с активной электрон-транспортной цепью в составе водных микробоценозов непостоянна и варьирует в широких пределах — от 3 до 65%, но именно этот пул микроорганизмов и обеспечивает активное прохождение гетеротрофных процессов в водных экосистемах [11, 13, 14]. Также важным показателем состояния гетеротрофного БП служит доля в его составе клеток с неповрежденными мембранами, поскольку целостность клеточных мембран является необходимым условием для сохранения жизнеспособности любой клетки [11, 14].

Сведения о численности и распространении бактерий с активной электрон-транспортной системой, а также о количестве бактерий с повре-

жденными клеточными мембранами в Карском море, и, в частности, в его глубоководных впадинах, в настоящее время практически отсутствуют, поэтому изучение распространения таких микроорганизмов было основной задачей настоящего исследования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы воды для определения микробиологических параметров были отобраны во время 59-го рейса НИС “Академик Мстислав Келдыш” в период с 24 по 29 сентября 2011 г., на разрезах вдоль восточного (станции 33, 37, 39, 42) и западного (станции 44, 45, 48) отрогов желоба Святой Анны Карского моря (рис. 1). Глубины на разрезах варьировали от 122 (ст. 33) до 526 м (ст. 45). На восточном разрезе пробы были отобраны на прилегающем шельфе с глубинами менее 150 м (ст. 33), в верхней части склона восточного отрога с глубинами более 300 м (ст. 37), в нижней части склона восточного отрога (ст. 39) и в глубоководной части с глубиной более 400 м (ст. 42). На западном

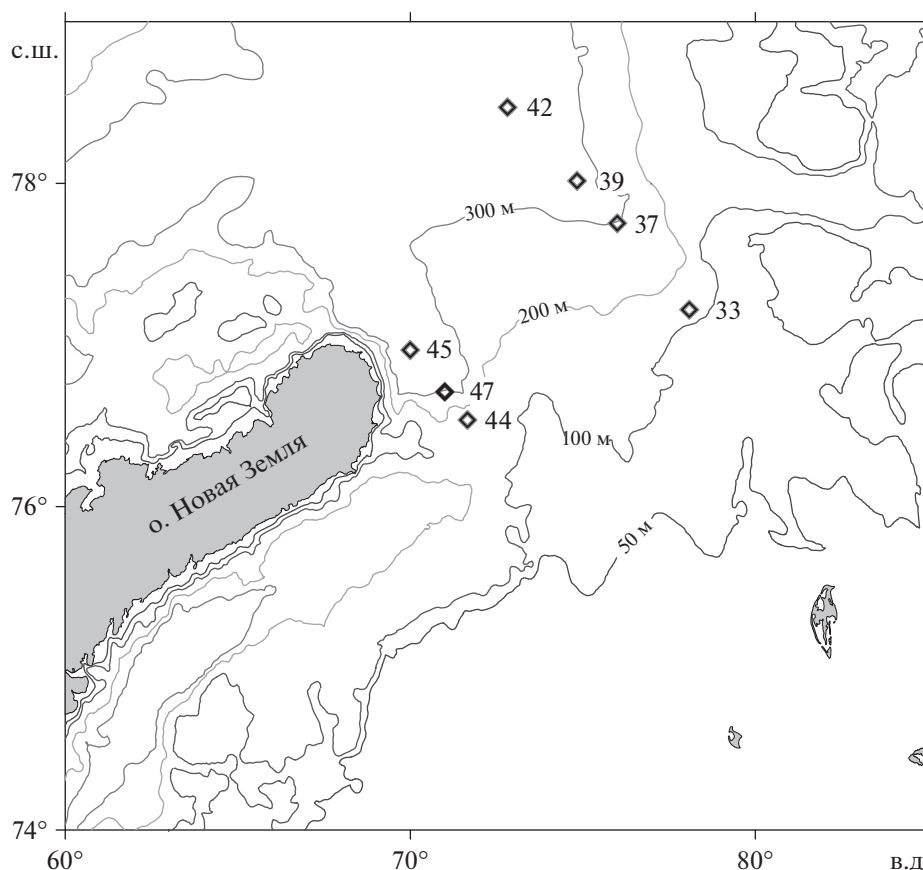


Рис. 1. Расположение станций отбора проб на разрезах в акватории желоба Святой Анны в Карском море в сентябре 2011 г.

разрезах пробы были отобраны в верхней части склона с глубинами менее 150 м (ст. 44), на континентальном склоне с глубинами около 300 м (ст. 48) и в глубоководной части желоба с глубинами более 500 м (ст. 45) (рис. 1).

Пробы воды для микробиологического анализа отбирали на 5–7-ми горизонтах, их количество зависело от глубины станции и расположения пикноклина. Для отбора проб использовали комплекс Rosette, снабженный батометрами и STD-зондом. Пробы воды из батометров сливали в стерильные полистироловые пробирки и обрабатывали непосредственно на борту судна.

В пробах определяли следующие микробиологические показатели: количество БП с активной электронно-транспортной цепью (ЦДТХ + БП), численность БП с неповрежденными мембранами (ЧБНМ) и с поврежденными мембранами, а также общую численность БП (ОЧБ) как сумму этих двух показателей.

Для учета численности ЦДТХ + БП применяли соль тетразолия – 5-циано 2,3-дитолил тетразолиум хлорид (ЦДТХ) [20, 23].

Для определения ЧБНМ и ОЧБ использовали набор красителей LIVE/DEAD BacLight Bacterial

Viability Kits 13152 (Molecular Probe, Eugene, Oregon, USA) [13].

Готовые препараты просматривали под микроскопом Leica DM-5000B при увеличении 1000×, с системой фильтров, вызывающих флуоресценцию при длине световой волны 450–490 нм. Для каждого препарата просчитывали не менее 30 произвольно выбранных полей зрения, при этом учитывали не менее 300 бактериальных клеток.

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

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидролого-гидрохимические показатели на двух разрезах в водах желоба Святой Анны осенью 2011 г. Распределения температуры и солёности воды в южной части обоих разрезов на границе шельфа (станции 33 и 44) имели сходный характер, отражая влияние материкового стока в поверхностном слое. Так на восточном разрезе наиболее высокое среднее для столба воды значение темпера-

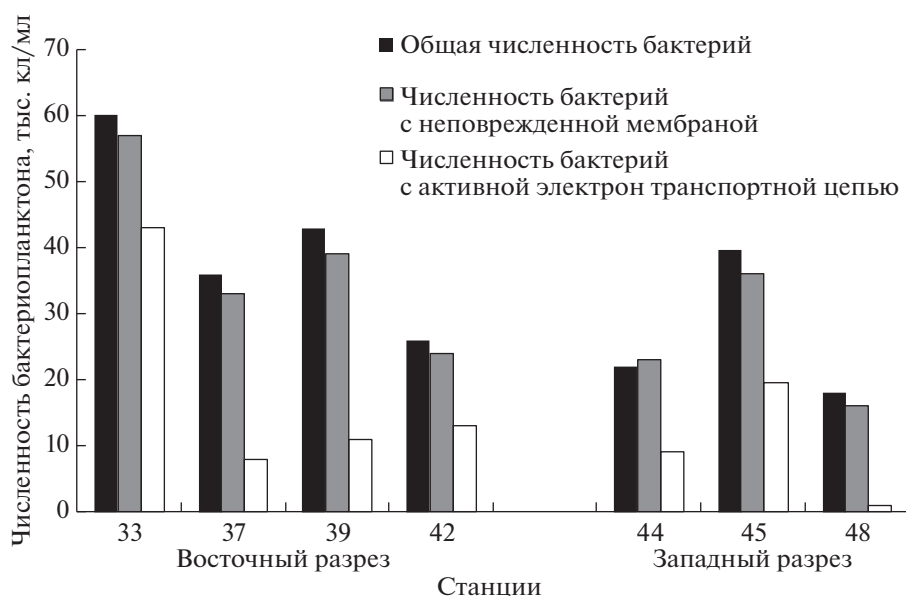


Рис. 2. Распределение средних для столба воды значений общей численности бактериопланктона, численности бактериопланктона с ненарушенной мембраной и численности бактериопланктона с активной электрон-транспортной цепью на двух разрезах в желобе Святой Анны в Карском море осенью 2011 г.

туры -1.62°C (пределы варьирования от -1.12°C до 4.80°C) было определено на шельфовой станции 33. На западном разрезе также наиболее теплыми оказались воды шельфовой станции 44 — среднее для столба воды значение температуры составило 2.13°C (при варьировании от 0.78 до 3.62°C). Минимальные средние значения солёности воды также были определены в водах шельфовых станциях 33 (восточный разрез) и 44 (западный разрез): 31.74 и 34.04 PSU, соответственно, здесь же был обнаружен и наибольший ее вертикальный градиент (27.27 – 34.8) PSU [3].

Общая численность бактериопланктона. Средняя величина ОЧБ для исследованной акватории желоба Св. Анны составила 35.91 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 8.90 – 104.88 тыс. кл./мл). Среднее значение ОЧБ для водной толщи станций восточного разреза составило 40.91 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 15.26 – 104.87 тыс. кл./мл). При этом наибольшая для восточного разреза средняя величина ОЧБ была установлена для вод шельфовой станции 33– 60.74 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 23.31 – 104.88 тыс. кл./мл), а наименьшая — 26.54 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 15.26 – 53.82 тыс. кл./мл) — для вод глубоководной станции 42 (таблица, рис. 2).

На станциях западного разреза ОЧБ оказалась ниже, чем на станциях восточного разреза, она составила в среднем 29.16 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 8.90 – 64.62 тыс. кл./мл). Наибольшие значения ОЧБ в водах западного округа обнаружены на станции 45 — среднее значение 39.66 (варьирование от 13.98 до 59.96 тыс. кл./мл).

При анализе вертикального распределения ОЧБ было установлено, что для обоих разрезов наибольшее его количество приурочено к поверхностному слою 0 – 10 м, среднее значение ОЧБ для этого слоя составило 60.81 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 32.84 – 76.29 тыс. кл./мл). С увеличением глубины обилие БП снижалось и достигало минимума на глубинах свыше 250 м (таблица).

Численность бактериальных клеток с ненарушенными мембранами. Поскольку целостность клеточной мембраны является необходимым условием жизнеспособности клетки, численность БП с ненарушенной мембраной (ЧБНМ) мы считали пулом потенциально жизнеспособного бактериопланктона.

Наиболее высокое среднее значение ЧБНМ — 38.30 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 13.77 – 103.18 тыс. кл./мл) — было установлено для водной толщи восточного разреза. Для вод западного разреза среднее значение ЧБНМ оказалось почти в два раза ниже — 26.93 тыс. кл./мл (варьирование в пределах 6.78 – 59.96 тыс. кл./мл). Пространственное распределение значений ЧБНМ имело следующие особенности: на восточном разрезе максимальное среднее для столба воды значение ЧБНМ было установлено для ст. 33, а минимальное — для ст. 42. На западном разрезе максимальная величина среднего значения ЧБНМ была обнаружена для вод глубоководной станции 45, а минимальная — для вод ст. 48 (рис. 2).

Вертикальное распределение потенциально жизнеспособного БП характеризовалось более высокой численностью в верхнем слое водной

толщи (0–15 м) и на восточном, и на западном разрезах – среднее значение ЧБНМ для этого слоя составило 56.38 тыс. кл/мл (варьирование в пределах 17.37–103.18 тыс. кл/мл). С увеличением глубины численность клеток с ненарушенной мембраной снижалась и достигала минимальных значений в слое 251 м–463 м – среднее значение ЧБНМ для этого слоя составило 20.41 тыс. кл/мл (варьирование в пределах 13.77–26.91 тыс. кл/мл). В самом глубоководном горизонте (526 м) на ст. 45 значение ЧБНМ составило 12.71 тыс. кл/мл (таблица).

Для сопоставления относительного количества потенциально жизнеспособных клеток в составе ОЧБ в различных местообитаниях была рассчитана доля ЧБНМ от ОЧБ (в %). Оказалось, что практически весь бактериопланктон водной толщи желоба Св. Анны был жизнеспособным: доля ЧБНМ в составе микробоценоза составила в среднем 92.07% при относительно малом варьировании значений этого показателя от 76.19 до 98.38% (таблица).

Численность бактериопланктона с активной электрон-транспортной цепью. Высокая активность электрон-транспортной цепи бактериальных клеток, определяемая с помощью солей тетразолия, используется для определения количества метаболически активных клеток [17, 23, 24].

Численность метаболически активных бактерий (ЦДТХ + БП) в водной толще обоих разрезов в среднем составила 15.55 тыс. кл/мл (при варьировании от 1.06 до 92.17 тыс. кл/мл). Наибольшее количество ЦДТХ + БП было обнаружено в водной толще восточного разреза. Средняя для этого разреза величина ЦДТХ + БП составила 18.37 тыс. кл/мл (варьирование от 1.91 до 92.17 тыс. кл/мл). Максимальное обилие активных бактерий было обнаружено в водах шельфовой ст. 33 – в среднем оно составило 43.38 тыс. кл/мл (варьирование от 7.95 до 92.17 тыс. кл/мл), а минимальное – в водах ст. 42 – в среднем 13.26 тыс. кл/мл (варьирование от 4.45 до 21.29 тыс. кл/мл) (таблица, рис. 2).

Среднее значение численности ЦДТХ + БП в водах западного разреза оказалось примерно в 2 раза ниже такового для восточного разреза, оно составило 9.86 тыс. кл/мл (варьирование от 1.06 до 31.57 тыс. кл/мл). Наибольшая численность физиологически активного БП была обнаружена в водах самой глубоководной станции 45 – средняя величина ЦДТХ + БП для этой станции составила 19.53 тыс. кл/мл (варьирование от 2.97 до 31.57 тыс. кл/мл). Минимальное среднее значение этого показателя – 2.0 тыс. кл/мл (варьирование в пределах 1.06–3.60 тыс. кл/мл) было определено для вод станции 48, расположенной над свалом глубин (таблица, рис. 2).

При анализе вертикального распределения численности ЦДТХ + БП в водной толще двух разрезов было установлено, что наибольшая величина данного показателя была приурочена к верхнему (0–15 м) слою водной толщи для обоих разрезов (средние величины 29.91 и 20.16 тыс. кл/мл, для восточного и западного разрезов соответственно). С увеличением глубины численность метаболически активного БП на большинстве станций снижалась и достигала минимальных значений на глубинах 100–200 м. Только на двух станциях 37 и 39 на глубинах более 300 м численность ЦДТХ + БП оказалась выше, чем в водах вышележащих слоев и составила 12.71 тыс. кл/мл и 19.07 тыс. кл/мл, соответственно. На самой большой для обоих разрезов глубине, составившей 526 м (ст. 45), численность ЦДТХ + БП оказалась низкой – всего 2.97 тыс. кл/мл (таблица).

Величина доли ЦДТХ + БП от ОЧБ в водной толще обоих разрезов в среднем составила 38.17% (варьирование в пределах 5.55–93.9%). В водах восточного разреза наиболее активным оказался БП на ст. 33 – доля ЦДТХ + БП от ОЧБ в среднем для столба воды составила 66.65% (варьирование в пределах 34.1–87.8%). Наиболее низкое среднее значение этого показателя 25.4% (варьирование в пределах 6.72–44.78%) было характерно для ст. 37, расположенной над свалом глубин (таблица, рис. 3).

Для станций западного разреза наибольшее среднее значение доли ЦДТХ + БП от ОЧБ было определено для вод самой глубоководной ст. 45 – 43.98% (варьирование в пределах 21.21–63.59%). Наиболее низкое среднее значение этого показателя было определено для вод ст. 48, расположенной над свалом глубин, и составило 13.24% (варьирование в пределах 5.56–26.56%) (таблица, рис. 3).

При анализе вертикального распределения значений доли ЦДТХ + БП от ОЧБ были установлены существенные различия между водами трех районов: над свалом глубин, в глубоководной зоне и на шельфе. Над свалом глубин с сильным градиентом гидрологических условий (станции 37, 39, 48) максимальные величины долей ЦДТХ + БП в составе ОЧБ были приурочены к горизонтам ниже 170 м.

В глубоководной зоне и на шельфе, где имели место более стабильные гидрологические условия, максимальные значения долей активного БП в ОЧБ были определены для глубин 20–50 м (таблица).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таким образом, в период наших микробиологических исследований в акватории желоба Св. Анны в Карском море было установлено, что несмотря на невысокие значения ОЧБ, основную

Распределение микробиологических показателей: на двух разрезах в районе желоба Святой Анны в Карском море в сентябре 2011 г. (среднее \pm доверительный интервал)

Станции	Горизонт, м	ОЧБ, тыс. кл/мл	ЧБНМ, тыс. кл/мл	Доля ЧБНМ от ОЧБ, %	ЦДТХ + БП, тыс. кл/мл	Доля ЦДТХ + БП, от ОЧБ, %
Восточный разрез						
33	2	73.31 \pm 0.03	68.22 \pm 0.03	93.0	55.94 \pm 0.03	76.3
	9	65.05 \pm 0.03	60.17 \pm 0.03	92.5	27.97 \pm 0.02	43.0
	15	104.88 \pm 0.04	103.18 \pm 0.04	98.4	92.17 \pm 0.03	87.8
	30	59.96 \pm 0.03	58.48 \pm 0.03	97.5	43.86 \pm 0.03	73.1
	60	37.93 \pm 0.02	36.65 \pm 0.02	96.7	32.42 \pm 0.02	85.5
	122	23.31 \pm 0.02	20.76 \pm 0.02	89.1	7.95 \pm 0.01	34.1
Среднее		60.74	57.91	94.5	43.38	66.65
37	7	76.28 \pm 0.03	69.71 \pm 0.03	91.4	15.26 \pm 0.03	20.00
	12	40.68 \pm 0.02	38.35 \pm 0.02	94.3	14.62 \pm 0.03	35.94
	30	36.23 \pm 0.02	33.90 \pm 0.02	93.6	6.67 \pm 0.03	18.42
	40	19.70 \pm 0.01	18.22 \pm 0.01	92.5	7.31 \pm 0.03	37.10
	75	23.52 \pm 0.01	21.61 \pm 0.01	91.9	3.50 \pm 0.001	14.86
	200	28.39 \pm 0.01	27.33 \pm 0.01	96.3	1.91 \pm 0.001	6.72
	311	28.39 \pm 0.01	26.91 \pm 0.01	94.8	12.71 \pm 0.02	44.78
Среднее		36.17	33.72	98.5	8.85 \pm 0.001	25.40
39	0	60.81 \pm 0.03	56.15 \pm 0.03	92.3	21.29 \pm 0.02	35.02
	15	66.11 \pm 0.03	63.77 \pm 0.03	96.5	11.12 \pm 0.01	16.83
	30	48.10 \pm 0.02	46.40 \pm 0.03	96.5	3.18 \pm 0.001	6.61
	75	31.99 \pm 0.02	30.93 \pm 0.02	96.7	6.36 \pm 0.001	19.87
	150	27.12 \pm 0.02	25.43 \pm 0.02	93.8	7.63 \pm 0.001	28.13
	250	40.26 \pm 0.02	35.38 \pm 0.02	87.9	12.39 \pm 0.01	30.79
	354	26.70 \pm 0.02	20.55 \pm 0.02	77.0	19.07 \pm 0.01	71.43
Среднее		43.01	39.80	91.5	11.58	29.81
42	5	32.84 \pm 0.03	30.51 \pm 0.02	92.90	18.12 \pm 0.01	55.16
	15	19.92 \pm 0.01	17.37 \pm 0.01	87.23	12.71 \pm 0.01	63.83
	25	53.82 \pm 0.03	50.85 \pm 0.03	94.49	7.95 \pm 0.001	14.76
	40	22.67 \pm 0.02	21.82 \pm 0.02	96.26	21.29 \pm 0.01	93.93
	50	25.21 \pm 0.02	23.73 \pm 0.02	94.12	20.98 \pm 0.01	83.19
	100	15.26 \pm 0.01	13.98 \pm 0.01	91.67	4.45 \pm 0.001	29.17
	463	16.10 \pm 0.01	13.77 \pm 0.01	85.53	7.3 \pm 0.001	45.39
Среднее		26.54	24.58	91.7	13.26	55.06
Западный разрез						
44	5	34.32 \pm 0.02	31.36 \pm 0.02	91.0	12.08 \pm 0.01	35.19
	10	35.17 \pm 0.02	31.99 \pm 0.02	93.8	11.44 \pm 0.01	32.53
	20	16.95 \pm 0.01	15.89 \pm 0.01	97.0	8.48 \pm 0.01	50.00
	60	20.98 \pm 0.02	20.34 \pm 0.01	86.4	7.42 \pm 0.01	35.35
	120	17.16 \pm 0.01	14.83 \pm 0.01	94.9	6.99 \pm 0.01	40.74
	153	28.82 \pm 0.01	27.33 \pm 0.01	91.4	9.75 \pm 0.001	33.82
Среднее		25.57	23.62	92.4	9.36	37.94

Таблица. Окончание

Станции	Горизонт, м	ОЧБ, тыс. кл/мл	ЧБНМ, тыс. кл/мл	Доля ЧБНМ от ОЧБ, %	ЦДТХ + БП, тыс. кл/мл	Доля ЦДТХ + БП, от ОЧБ, %
45	0	41.95 ± 0.02	38.77 ± 0.02	92.4	20.55 ± 0.02	48.99
	10	54.45 ± 0.03	51.49 ± 0.03	94.6	26.70 ± 0.02	49.03
	20	45.98 ± 0.02	41.53 ± 0.02	90.3	29.24 ± 0.02	63.59
	55	59.96 ± 0.03	57.63 ± 0.03	96.1	31.57 ± 0.02	52.65
	100	21.61 ± 0.01	18.22 ± 0.01	84.3	6.14 ± 0.01	28.43
	526	13.98 ± 0.01	12.71 ± 0.01	90.9	2.97 ± 0.001	21.21
Среднее		39.66	36.73	91.4	19.53	43.98
48	0	44.07 ± 0.03	41.74 ± 0.03	94.7	2.97 ± 0.001	6.73
	20	16.95 ± 0.02	16.10 ± 0.02	95.0	1.27 ± 0.001	7.50
	40	11.44 ± 0.02	10.38 ± 0.02	90.7	1.48 ± 0.001	12.96
	60	13.35 ± 0.02	11.23 ± 0.02	84.1	1.91 ± 0.001	14.29
	110	8.90 ± 0.01	6.78 ± 0.001	76.2	1.70 ± 0.001	19.05
	170	13.56 ± 0.02	12.71 ± 0.02	93.8	3.60 ± 0.001	26.56
	240	19.07 ± 0.02	17.59 ± 0.02	92.2	1.06 ± 0.001	5.56
Среднее		18.19	16.65	89.5	2.00	13.24

Примечание. ОЧБ – общая численность бактериопланктона, тыс. кл/мл; ЧБНМ – численность бактериопланктона с неповрежденной мембраной, тыс. кл/мл; ЦДТХ + БП – численность бактериопланктона с активной электрон-транспортной цепью, тыс. кл/мл.

часть бактериального сообщества составляли потенциально жизнеспособные клетки: средняя для всех проб величина доли ЧБНМ от ОЧБ составила 92.07% (варьирование в пределах 76.19–98.38%). Однако, средняя для всех проб воды величина доли метаболически активного бактериопланктона (ЦДТХ + БП) в ОЧБ оказалась значительно ниже и составила только 38.17%, при очень большом варьировании исходных значений от 5.55 до 93.9%. Распространение как жизнеспособного, так и метаболически активного БП в водной толще было неравномерным, причем как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях.

В целом, в водах восточного разреза максимальные значения всех микробиологических параметров были обнаружены на шельфе (ст. 33) с тенденцией уменьшения по разрезу от шельфового склона (ст. 33) к глубоководным районам желоба (ст. 42). На западном разрезе максимальные значения этих параметров были определены на самой глубоководной ст. 45 (рис. 2).

Нами впервые для микробиологических исследований в условиях Карского моря был применен набор красителей LIVE/DEAD, который помимо ОЧБ, позволяет учитывать количество клеток бактерий с неповрежденными мембранами. При этом полная обработка проб проводилась непосредственно на борту судна в нефиксированных пробах воды, тогда как определение ОЧБ в большинстве случаев выполняется только

после окончания рейса уже в фиксированных пробах с использованием красителей акридинового оранжевого [4] или DAPI [8, 19].

В литературе имеются сведения о том, что значения ОЧБ, полученные с использованием набора красителей LIVE/DEAD, обычно ниже таковых, полученных с применением для этих целей упомянутых выше традиционных флуорохромов: учтенная с использованием набора красителей LIVE/DEAD величина ОЧБ составляет, по некоторым данным, 60% от таковой, полученной с использованием DAPI [24]. Полученные нами результаты оказались немного ниже, но в целом вполне сопоставимы с величинами ОЧБ (флуорохром DAPI), полученными Романовой и Сажиным [8]. По их данным, значения ОЧБ в водах верхнего перемешанного слоя воды над склоном желоба Св. Анны составили 92 ± 33 тыс. кл/мл. По результатам наших исследований, численность БП в верхнем слое (0–20 м) водной толщи над этим же склоном в среднем составила 72 ± 23 тыс. кл/мл. Наши результаты оказались также вполне сопоставимы с данными по ОЧБ (36–47) тыс. кл/мл, полученными ранее зарубежными исследователями с использованием DAPI в этом же районе Карского моря в августе 2001 г. [19]. Однако, наши данные оказались значительно ниже результатов для этого же района моря, полученных с помощью флуорохрома акридин оранжевый [2]. Расхождения в данных разных авторов

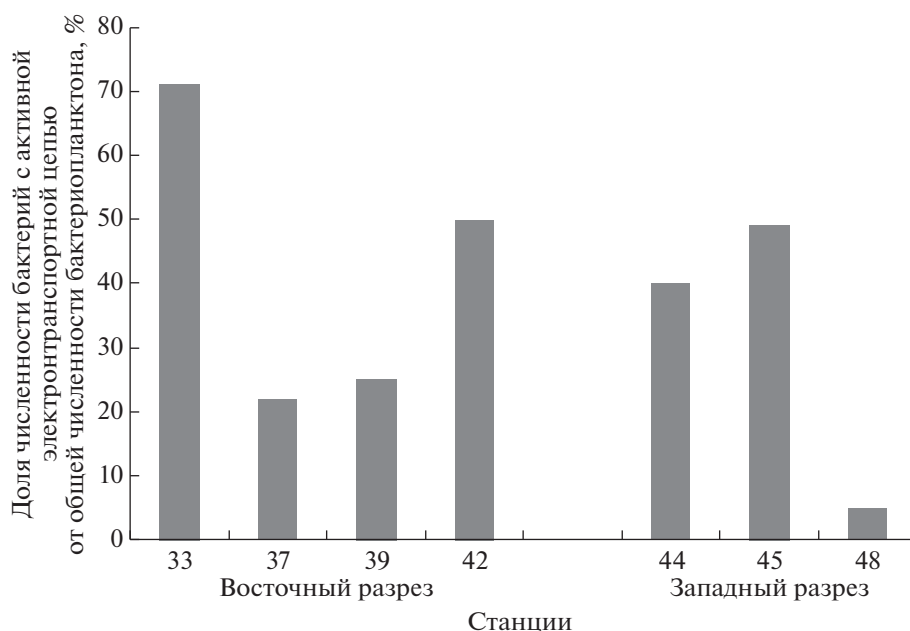


Рис. 3. Распределение средних для столба воды значений доли бактериопланктона с активной электронно-транспортной цепью от общей численности бактерий на двух разрезах в желобе Святой Анны в Карском море осенью 2011 г.

могут быть связаны как с использованием разных красителей, так и с межгодовой, сезонной и пространственной изменчивостью микробиологических параметров в морской среде. Можно предположить, что расхождение в оценках обилия бактериопланктона, полученных с помощью разных красителей, связано с особенностями взаимодействия акридина оранжевого (АО) и двух красителей (пропидиум йодида и SYTO-9), которые входят в набор LIVE/DEAD с различными клеточными структурами. Известно, что АО специфически связывается с ДНК и РНК клеток, что обеспечивает их четкий контраст с фоном препарата, но при использовании этого красителя трудно отличать бактерий от самых мелких частиц глины, детрита или коллоидов, которые также могут неспецифически окрашиваться или иметь автофлуоресценцию [7, 12, 22]. Кроме того, как показано в работе [9], АО может связываться также и с вирусными частицами, что ведет к завышению численности бактериопланктона за счет учета наряду с ним также и крупных вирусных частиц. В то же время два флуорохрома, которые входят в состав набора LIVE/DEAD, связываются непосредственно с клеточными мембранами бактерий, причем один из них, краситель SYTO-9, удерживается только в клетках с ненарушенными мембранами, что исключает учет мертвых клеток, абиотических взвесей, а также вирусных частиц. Возможность применения флуорохрома LIVE/DEAD для определения ОЧБ была подтверждена и ранее [21], в том числе в арктических морских акваториях [25].

Таким образом, приведенные выше наши собственные данные, наряду с результатами работ других исследователей [8, 19], подтверждают, что использованный в настоящей работе набор красителей-флуорохромов LIVE/DEAD вполне пригоден для определения ОЧБ, а также для учета численности потенциально жизнеспособных микроорганизмов в морях арктического региона.

Что касается особенностей распределения бактериопланктона с активной электрон-транспортной цепью, то наибольшие абсолютные и относительные значения этого параметра были обнаружены в водах станций, расположенных в районах с минимальным вертикальным градиентом температуры и солености, — на станциях шельфа Карского моря (станции 33 и 44), а также в глубоководных впадинах (станции 42 и 45) (рис. 3). В водах станций, расположенных над свалом глубин, т.е. в районах наибольшего градиента температуры и солености (станции 37, 39 и 48), количества ЦДТХ + БП, также как и его доля в составе ОЧБ, оказались значительно ниже, чем на станциях, находящихся в более стабильных условиях среды.

Характер вертикального распределения активного БП в водной толще более градиентных (по температуре и солености) станций (станции 37, 39 и 48) также имел свою особенность — максимальные его количества приходились на придонные слои. В то же время максимумы численности ЦДТХ + БП в более стабильных условиях (при минимальном вертикальном градиенте температуры и солености) — на шельфе (станции 33 и 44)

и в глубоководных районах (станции 42 и 45) приходились на глубины 20–30 м, которые осенью 2011 г. были пересыщены кислородом [3].

Изучение зависимости микробиологических параметров от содержания хл “а” в воде [5], являющегося показателем биомассы фитопланктона, показало отсутствие высоких достоверных значений корреляций между этими показателями в обследованных акваториях. При этом в районе эстуария Енисея, на разрезе от собственно речных вод до прилегающего к устью Енисея шельфа Карского моря, достоверные корреляции между этими параметрами ($r = 0.7$, $p < 0.001$) были нами установлены [6]. Другие авторы также отмечали наличие подобных значимых корреляций в водах шельфовых районов Средиземного и Балтийского морей [15, 24]. Кроме того, в озерных экосистемах строгие корреляционные зависимости между двумя этими параметрами в большинстве случаев также существуют [15, 18]. Можно предположить, что в продуктивных экосистемах (шельфовых, эстуарных или озерных) обилие БП в значительной мере зависит от биомассы фитопланктона. Поскольку содержание хл “а” является показателем обилия фитопланктона, а его прижизненные выделения являются важным лабильным субстратом для гетеротрофного БП, не удивительно, что фитопланктон при его достаточном обилии, оказывает существенное влияние на численность и активность БП. В то же время в олиготрофных глубоководных морских районах, где обилие фитопланктона сравнительно невелико, БП вынужденно переключается на другие источники органического вещества, которые уже не связаны напрямую с фитопланктоном [10]. В таких условиях БП почти не реагирует или слабо реагирует на изменения содержания хл “а” в воде, о чем и свидетельствует отсутствие значимых корреляций между этими параметрами.

Наше предположение подтверждает наличие достоверных положительных корреляций ($r = 0.7$, $p < 0.05$) между микробиологическими параметрами и содержанием взвешенного органического углерода (ВОУ), приведенным в работе [1]. Интересно, что высокая доля метаболически активного бактериопланктона выявлена не только на шельфовой ст. 44, но и на глубоководной ст. 45 (рис. 3). Как показано в работе [1], именно на станциях 44 и 45 было определено повышенное содержание органического вещества в составе взвеси на большинстве горизонтов. По-видимому, в олиготрофных районах прямое влияние на обилие бактериопланктона, в том числе на количество его метаболически активных клеток, оказывает повышенное содержание органического углерода во взвеси. Отметим, что влияние содержания РОУ в воде [1] на численность жизнеспособного бактериопланктона не было установлено. Определяющее влияние на концентрацию

РОУ в Карском море оказывает речной сток [1]. По-видимому, преимущественно терригенное происхождение РОУ, а именно содержание устойчивой гуминовой фракции [16], обуславливает его устойчивость к микробиологическому окислению. В результате активность бактериопланктона слабо связана с концентрацией РОУ.

ВЫВОДЫ

Таким образом, в результате проведенных в районе желоба Святой Анны в сентябре 2011 г. исследований было показано, что, хотя бактериопланктон данного района представлен в основном потенциально жизнеспособными микроорганизмами, доля активно функционирующих клеток в его составе относительно невелика. Эти результаты свидетельствуют, что далеко не все учтенные в акватории желоба Святой Анны потенциально жизнеспособные бактерии обладают активно функционирующей при существующих условиях среды электрон-транспортной цепью. Вполне вероятно, что у некоторых из них эта цепь не функционирует по причине отсутствия в данном месте и в данный период времени необходимых для этого количеств доступных пищевых субстратов. В отличие от исследованных нами ранее эстуарных районов Енисея [6], для акватории желоба Святой Анны не было обнаружено связи между микробиологическими параметрами и содержанием хл “а” в воде, что может быть обусловлено олиготрофным характером вод в районе желоба.

Работа выполнена при поддержке РФФ (проект № 14-17-00681, лабораторная обработка материала и подготовка статьи) и РФФИ (проекты № 14-05-05003 Кар-а, экспедиционные исследования и № 14-05-00028, сбор полевого материала).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беляев Н.А., Поняев М.С., Кирютин А.М. Органический углерод воды, взвеси и верхнего слоя донных осадков центральной части Карского моря // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 563–576.
2. Иванов М.В., Леин А.Ю., Савичев А.С. и др. Численность и активность микроорганизмов в пограничной зоне вода-осадок и их влияние на изотопный состав углерода органического вещества взвеси и донных осадков Карского моря // Микробиология. 2013. Т. 82. № 6. С. 723–731.
3. Маккавеев П.Н., Мельникова З.Г., Полухин А.А. и др. Гидрохимическая характеристика вод западной части Карского моря // Океанология. 2015. Т. 55. № 4. С. 540–551.
4. Мицкевич И.Н., Намсараев Б.Б. Численность и распределение бактериопланктона в Карском море в сентябре 1993 г. // Океанология. 1994. Т. 34. № 5. С. 704–708.
5. Мошаров С.А., Демидов А.Б., Симакова У.В. Особенности процессов первичного продуцирования

- в Карском море в конце вегетационного периода // *Океанология*. 2016. Т. 56. №1. С. 90–100.
6. *Мошарова И.В., Ильинский В.В., Мошаров С.А.* Состояние гетеротрофного бактериопланктона эстуария реки Енисей и зоны Обь-Енисейского речного выноса в осенний период в связи с факторами окружающей среды // *Водные ресурсы*. 2016. Т. 43. № 2. С. 1–4
 7. *Мошарова И.Н., Сажин А.Ф.* Бактериопланктон Северо-Восточной части Черного моря в летний и осенний периоды 2005 г // *Океанология*. 2007. Т. 47. № 5. С. 720–728.
 8. *Романова Н.Д., Сажин А.Ф.* Бактериопланктон шельфовой части Карского моря // *Океанология*. 2015. Т. 55. № 6. С. 949–954.
 9. *Степанова О.А.* Морские бактерии и вирусы в воде и донных осадках бухт Севастополя // *Экология*. 2001. №1. С. 61–63.
 10. *Azam F., Fenchel T., Field J.G. et al.* The ecological role of water-column microbes in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983. V.10. P. 257–263.
 11. *Berney M., Hammes F., Bosshard F. et al.* Assessment and interpretation of bacterial viability by using the LIVE/DEAD BacLight Kit in combination with flow cytometry // *Applied and environmental microbiology*. 2007. V. 73 (10). P. 3283–3290.
 12. *Bolter M., Bloem J., Meiners K., Moller R.* Enumeration and biovolume determination of microbial cells – a methodological review and recommendations for applications in ecological research // *Biol Fertil Soils*. 2002. V. 36. P. 249–259.
 13. *Boulos L., Prevost M., Barbeau B. et al.* Live/Dead BacLight: application of a new rapid staining method for direct enumeration of viable and total bacteria in drinking water // *J. of Microbiological Methods*. 1999. V. 37. P. 77–86.
 14. *Decamp O., Rajendran N.* Assessment of bacterioplankton viability by membrane integrity // *Marine Pollution Bulletin*. 1998. V. 36. № 9. P. 739–741.
 15. *Del Giorgio P.A., Scarborough G.* Increase in the proportion of metabolically active bacteria along gradients of enrichment in freshwater and marine plankton: implication for estimates of bacterial growth and production rates // *J. Plankton Research*. 1995. V. 17. № 10. P. 1905–1924.
 16. *Dittmar T., Kattner G.* The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review // *Marine Chemistry*. 2003. V. 83. P. 103–120.
 17. *Dufour P., Torretton J.P., Colon M.* Advantages of distinguishing the active fraction in bacterioplankton assemblages: some examples // *Hydrobiologia*. 1990. V. 207. P. 295–301.
 18. *Gasol J.M., Duarte C.M.* Comparative analyses in aquatic microbial ecology: how far do they go? // *FEMS Microbiology Ecology*. 2000. V.31. P. 99–106.
 19. *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 // *Aquatic Microbial Ecology*. 2004. V. 37. P. 121–135.
 20. *Methods in Stream Ecology* / Eds. Hauer F.R., Lamberti G.A. 2nd ed. Burlington, San Diego. London: Academic Press, 2006. 877 p.
 21. *Naganuma T., Miura Sh.* Abundance, production and viability of bacterioplankton in the Seto Inland Sea, Japan // *J. of Oceanography*. 1997. V. 53. P. 435–442.
 22. *Porter K., Feig Y.* The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. № 5. P. 943–948.
 23. *Sherr B.F., Del Giorgio P., Sherr E.B.* Estimation of abundance and single-cell characteristics of respiring bacteria via the redox dye CTC // *Aquatic Microbial Ecology*. 1999. V. 18. P. 117–131.
 24. *Shumann R., Schiewer Ul., Karsten Ulf., Rieling T.* Viability of bacteria from different aquatic habitats. II. Cellular fluorescent markers for membrane integrity and metabolic activity // *Aquatic Microbial Ecology*. 2003. V. 32. P. 137–150.
 25. *Tam L., Kevan P.G., Trevors J.T.* Viable bacterial biomass and functional diversity in fresh and marine waters in the Canadian Arctic // *Polar Biology*. 2003. V. 26. P. 287–294.

Distribution of Bacterioplankton with Active Metabolism in Waters in the St. Anna Trough, Kara Sea, in Autumn 2011

I. V. Mosharova, S. A. Mosharov, V. V. Ilinskiy

The distribution of actively respiring and viable bacterioplankton were investigated for the first time in the region St. Anna Trough of the Kara Sea. The number of bacteria with active electron-transport system averaged for the investigation area was 15.55×10^3 cells mL⁻¹ (ranged from 1.06 to 92.17×10^3 cells mL⁻¹). The viable bacteria numbers averaged 33.46×10^3 cells mL⁻¹ (ranged from 6.78 to 103.18×10^3 cells mL⁻¹). Most of bacterioplankton in the St. Anna Trough was viable – average percent contribution to total microbial numbers (TMN) was 92.1% (ranged from 76.2 to 98.4%). The part of the bacteria with an active metabolism in TMN averaged 38.2% (ranged from 5.6 to 93.4%). The maximal values of the part of the actively bacteria in TMN were carried out in the areas with more constant abiotic conditions – on the shelf and in the deep-water part of the trough. In the water column upon the slope of St. Anna Trough with the more gradients of abiotic factors the values of this microbial parameter were decreased.