

УДК 532.16(26)“323”

## ГЕТЕРОТРОФНЫЕ НАНОФЛАГЕЛЛЯТЫ В ПЕЛАГИАЛИ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

© 2019 г. Н. Г. Косолапова<sup>1, 2\*</sup>, Д. Б. Косолапов<sup>1, 3</sup>, А. И. Копылов<sup>1</sup>, А. В. Романенко<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

<sup>2</sup> Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup> Череповецкий государственный университет, Череповец, Вологодская обл., Россия

\*e-mail: kng@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 22.03.2019 г.

После доработки 22.05.2019 г.

Принята к публикации 18.06.2019 г.

В водной толще и донных отложениях моря Лаптевых впервые изучен видовой состав гетеротрофных нанофлагеллят, определены их количественные характеристики, а также численность и биомасса основных пищевых объектов — бактерий и пиководорослей. На меридиональном разрезе от приустьевых участков р. Лены до глубоководной зоны моря в начале осени увеличение численности и биомассы планктонных гетеротрофных жгутиконосцев отмечено в прибрежных районах, испытывающих влияние речного стока. Количественные показатели планктонных гетеротрофных нанофлагеллят положительно коррелировали с температурой воды, численностью и биомассой бактерий и отрицательно — с соленостью. В поверхностном слое донных отложений численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят были на 3–4 порядка выше, чем в водной толще, и на шельфе в пересчете на 1 м<sup>2</sup> превышали таковые в воде. Всего идентифицировано 28 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев. В их сообществе преобладали представители двух таксономических групп — Kinetoplastea и Stramenopiles. Видовое богатство гетеротрофных жгутиконосцев возрастало в направлении от прибрежных районов к морским и снижалось с глубиной.

**Ключевые слова:** море Лаптевых, гетеротрофные нанофлагелляты, бактерии, пикофитопланктон

**DOI:** 10.31857/S0030-1574596974-986

### ВВЕДЕНИЕ

Свободноживущие гетеротрофные нанофлагелляты (жгутиконосцы) повсеместно распространены в морских и пресноводных экосистемах, включая субарктические [10, 22] и арктические [11, 30, 35, 36]. Эти микроорганизмы, имеющие наименьшие размеры и наивысшие темпы размножения среди простейших, являются постоянными компонентами микробных трофических сетей, главными потребителями пикопланктона (бактерий, цианобактерий, водорослей и архей), выедаются инфузориями и беспозвоночными животными и активно участвуют в рециклинге биогенных элементов [12, 24, 26, 27]. В определенные сезоны гетеротрофные нанофлагелляты могут потреблять всю продукцию бактериопланктона [21]. Традиционно гетеротрофные жгутиконосцы считались единой группой, однако данные, полученные в последние годы с помощью молекулярно-генетических методов, показывают, что они представляют

собой эволюционно разнородное сообщество жгутиковых организмов, представленных почти во всех ветвях домена Eukaryota, использующих фаготрофное или осмотрофное питание и выполняющих сходную роль в трофических сетях водных экосистем [17, 21, 37].

Море Лаптевых занимает центральное положение в системе морей Российской Арктики. Находясь в свободном водообмене с Северным Ледовитым океаном, на значительном удалении от Атлантического и Тихого океанов, море Лаптевых лишено их обогревающего воздействия. Поверхность моря покрыта льдом в течение большей части года. Только в августе–сентябре море частично освобождается ото льда. Эта мелководная экосистема испытывает большое влияние речного стока, прежде всего стока р. Лены.

В последние десятилетия морская экосистема моря Лаптевых является объектом комплексных научных исследований, в частности, таких как многолетняя программа российско-германско-

го сотрудничества «Система моря Лаптевых» [9]. Однако микроорганизмы, в т.ч. гетеротрофные жгутиконосцы, редко являлись объектом этих исследований. До проведения наших работ имелись лишь единичные сведения о количественном распределении в море Лаптевых планктонных гетеротрофных нанофлагеллят, бактерий и вирусов [5]. Данные о видовом составе гетеротрофных жгутиконосцев отсутствовали. Вместе с тем, как было показано ранее, эти организмы являются постоянным и важным компонентом планктона, бентоса, а также льда арктических морей (Белого, Баренцева, Карского, Бофорта) [4, 7, 11, 13, 25, 30, 38].

Поэтому целью данной работы являлось изучение видовой разнообразия, пространственного распределения и роли гетеротрофных жгутиконосцев в водной толще и донных отложениях восточной части моря Лаптевых от дельты Лены до глубоководной зоны.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили 8–14 сентября 2015 г. в восточной части моря Лаптевых в ходе 63-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш». На меридиональном разрезе от приустьевых районов р. Лены до глубоководной зоны между 72°00' и 78°37' с.ш. было сделано 9 станций, и еще одна станция располагалась на внешнем шельфе в стороне от разреза на участке струйных выделений метана (ст. 5231, метановый полигон «Сипы», глубина 71 м). Карта-схема расположения станций отбора проб и их подробная характеристика приведены в [1, 8]. В период исследований соленость воды возрастала, а температура снижалась по мере удаления от берега и с нарастанием глубины. Значения этих параметров изменялись от 3.0 до 34.2 psu и от -1.73 до 8.32°C соответственно.

Пробы воды с разных горизонтов отбирали с помощью комплекса Rosette, оборудованного STD-зондом и пятилитровыми батометрами Нискина. Выбор горизонтов отбора проб проводили на основании предварительного зондирования температуры, солености и флуоресценции. Для отбора придонной воды и верхнего 2-см слоя донных отложений использовали трубки Неймисто.

Воду и грунты для микроскопических исследований сразу после отбора фиксировали 25%

глутаровым диальдегидом до конечной концентрации в пробе 1%, хранили в темноте при температуре 4°C и обрабатывали в лаборатории ИБВВ в течение месяца. Численность и размеры гетеротрофных нанофлагеллят учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии на черных ядерных фильтрах производства Объединенного института ядерных исследований (г. Дубна, Россия) с диаметром пор 0.5 мкм и использованием флуорохрома примулин [16]. Фильтры просматривали под микроскопом РПО11 (Россия) при увеличении 1000 раз и освещении УФ-лучами. Линейные размеры жгутиконосцев измеряли с помощью линейного окулярного микрометра. На каждом фильтре считали и измеряли не менее 50 организмов. Их объемы рассчитывали с использованием формул объемов шара, цилиндра или эллипсоида. Для перевода биомассы нанофлагеллят в единицы углерода применяли коэффициент, равный 220 фг С/мкм<sup>3</sup> [15]. Допускали, что 1 гетеротрофный жгутиконосец за 1 ч осветляет объем воды, равный 10<sup>5</sup> объема его клетки [20].

Количество и размеры пикофитопланктона определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии по его автофлуоресценции на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм [29]. Фильтры просматривали под эпифлуоресцентным микроскопом РПО11 (Россия) при увеличении 1000 раз и освещении голубыми лучами. Линейные размеры пикофототрофов измеряли с помощью линейного окулярного микрометра, их объемы вычисляли по формулам шара или эллипсоида. На каждом фильтре считали и измеряли не менее 100 клеток. Допускали, что коэффициент для перевода биомассы пикофитопланктона в единицы углерода равен 200 фг С/мкм<sup>3</sup> [43].

Общую численность и размеры бактерий определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома DAPI [32] и микроскопа Olympus BX51 (Япония), соединенного с цифровой камерой и компьютером. На каждом фильтре считали не менее 400 и измеряли не менее 100 клеток в 20 случайно выбранных полях зрения. Сырую биомассу бактерий получали путем умножения их численности на средний объем клеток ( $V$ , мкм<sup>3</sup>). Содержание углерода в бактериальных клетках (С, фг С/кл) рассчитывали с использованием уравнения:  $C=120 \times V^{0.72}$  [31].

Производство бактерий в эвфотическом слое воды рассчитывали как произведение их биомассы и удельной скорости роста. Удельную скорость роста бактерий ( $\mu$ ,  $ч^{-1}$ ) находили по формуле:  $\mu = n \times \ln 2 / \tau$ , где  $n$  — доля делящихся клеток в бактериопланктоне,  $\tau$  — продолжительность деления (время от начала деления клеток до их расхождения) [3, 6]. Принимали, что в слоях воды с температурой выше  $0^\circ C$  продолжительность деления бактериальной клетки составляла 1.6 ч, а с температурой воды ниже  $0^\circ C$  — 8 ч [5].

Для определения численности и размеров бентосных жгутиконосцев и бактерий фиксированные пробы донных осадков в лаборатории разбавляли профильтрованным через мембранный фильтр с диаметром пор 0.2 мкм 3% раствором концентрата морской соли, добавляли в качестве детергента пирофосфат натрия до конечной концентрации 1 мМ и подвергали действию ультразвука [23].

Видовой состав гетеротрофных жгутиконосцев изучали с помощью фазово-контрастной микроскопии нефиксированных проб воды и донных отложений. Обнаруженных в этих пробах жгутиконосцев диагностировали по морфологическим признакам и особенностям их движения [2, 25, 41]. Выделение трофических групп жгутиконосцев и дифференцирование видов по типу питания проводили на основании собственных наблюдений и литературных данных [33, 39]. Бета-разнообразие ( $\beta$ ) сообществ гетеротрофных нанофлагеллят рассчитывали по формуле Р. Уиттекера:  $\beta = (S/\alpha) - 1$ , где  $S$  — количество видов,  $\alpha$  — среднее количество видов в сообществах [11].

При установлении взаимосвязей между количественными характеристиками жгутиконосцев и биотическими и абиотическими параметрами окружающей среды использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена для уровня значимости 0.05.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В водной толще восточной части моря Лаптевых идентифицировано 25 видов и форм гетеротрофных жгутиконосцев из 9 таксонов, а также неопределенного систематического положения. Это *Kinetoplastea* Honigberg, 1963 (*Neobodo curvifilis* (Griessmann, 1913) Moreira, López-García and Vickerman, 2004, *N. designis* (Skuja, 1948) Moreira, López-García and Vickerman,

2004, *Bodo saltans* Ehrenberg, 1832, *Cryptaulax elegans* Larsen and Patterson, 1990, *Procryptobia sorokini* (Zhukov, 1975) Frolov, Karpov and Mylnikov, 2001, *Phyllomitus* sp. и *Rhynchomonas nasuta* (Stokes, 1888) Klebs, 1892); Choanomonada Kent, 1880 (*Monosiga marina* Paasche, 1961, *Diaphenoeca grandis* Ellis, 1930, *D. sphaerica* Thomsen, 1982 и *Salpingoeca* sp.); Chrysophyceae Pascher, 1914 (*Paraphysomonas imperforata* Lucas, 1967, *P. vestita* (Stokes, 1885) De Saedeleer, 1929 и *Paraphysomonas* sp.); Cercomonadida (Poche, 1913), emend. Vickerman, 1983, emend. Mylnikov, 1986 (*Bodomorpha minuta* Hollande, 1942, *Helkesimastix faccicola* Woodcock et Lapage, 1914 и *Cercomonas* sp.); Bicosoecida Grassé, 1926, emend. Karpov, 1998 (*Cafeteria roenbergensis* Fenchel and Patterson, 1988); Euglenida Bütschli, 1884 (*Petalomonas pusilla* Skuja, 1948); Colpodellida Cavalier-Smith, 1993, emend. Adl et al., 2005 (*Colpodella* sp.); Cryptophyceae Pascher, 1913, emend. Schoenichen, 1925 (*Goniomonas amphinema* Larsen and Patterson, 1990); Histonidae Flavin and Nerad, 1993 (*Reclinomonas americana* Flavin and Nerad, 1993) и Eukaryota incertae sedis (*Amastigomonas debruynei* De Saedeleer, 1931, *Ancyromonas sigmoides* Kent, 1880 и *Kathablepharis remigera* (Vørs 1992) Clay and Kugrens, 2000).

Наибольшим видовым богатством отличались кинетопластыды (7 видов). Остальные таксономические группы насчитывали в своем составе от 1 до 4 видов. Наиболее часто (более чем в 30% проб) встречались *Bodo saltans*, *Paraphysomonas imperforata*, *Paraphysomonas* sp. и *Procryptobia sorokini*. 13 видов жгутиконосцев, что составляет более половины видового списка, были найдены лишь на одной станции, что свидетельствует о высокой неоднородности фауны гетеротрофных нанофлагеллят моря Лаптевых.

Максимальное число видов гетеротрофных жгутиконосцев (10) обнаружено на глубоководной ст. 5227, минимальное (6) — на прибрежной ст. 5217. На всех исследуемых участках наибольшее видовое богатство регистрировалось в поверхностном слое воды и снижалось с глубиной. Виды *Bodomorpha minuta*, *Monosiga marina*, *Kathablepharis remigera* и *Rhynchomonas nasuta* были обнаружены только в более теплых и менее соленых водах, а виды *Goniomonas amphinema*, *Helkesimastix faccicola* и *Reclinomonas americana* — только в более холодных и соленых водах.

Представленность в сообществе крупных таксономических групп гетеротрофных жгутико-

носцев изменялась на станциях меридионального разреза (рис. 1). Наиболее разнообразной их фауна (5–7 крупных таксонов) была в глубоководном районе моря (станции 5228, 5227 и 5225). У фронтального раздела на северной периферии опресненной прибрежной области (ст. 5220) обнаружены только страменоцилы и кинетопласты, которые регистрировались на всех станциях.

Сообщества гетеротрофных жгутиконосцев моря Лаптевых характеризовались невысоким уровнем  $\alpha$ -разнообразия: в пробах воды было обнаружено от 1 до 9 (в среднем 2.5) видов. В то же время в каждой отдельно взятой пробе встречалась лишь небольшая часть общего числа видов гетеротрофных нанофлагеллят, что свидетельствует о высоком  $\beta$ -разнообразии их сообществ. Наименьшим  $\beta$ -разнообразием (наибольшей гетерогенностью) отличались сообщества планктонных гетеротрофных жгутиконосцев прибрежных участков, испытывающих сильное влияние пресного стока Лены (станции 5216 и 5217). По мере удаления от берега  $\beta$ -разнообразие увеличивалось, и наибольшим  $\beta$ -разнообразием характеризовались сообщества глубоководных районов моря (станции 5225, 5227 и 5228).

Большинство идентифицированных в море Лаптевых гетеротрофных жгутиконосцев относится к бактериотрофам, основным пищевым ресурсом которых служат бактерии и пиководоросли. Среди них 6 видов являются седиментаторами — это в основном прикрепленные колониальные и одиночные организмы, у которых пищевые частицы (гетеротрофные бактерии, пикоцианобактерии, пиководоросли, крупные вирусные частицы) подгоняются токами воды, вызываемыми биением жгутиков, и 12 видов — «собиратели», которые характеризуются активным поиском и захватом пищи. Также обнаружено 4 вида эврифагов (*Paraphysomonas imperforata*, *P. vestita*, *Paraphysomonas* sp. и *Goniomonas amphinema*), потребляющих как пико-, так и нанопланктон, и 3 вида облигатных хищников (*Colpodella* sp., *Kathablepharis remigera* и *Phyllomitius* sp.), способных питаться другими жгутиконосцами.

Трофическая структура сообщества гетеротрофных жгутиконосцев в разных районах моря была различной. На самой южной ст. 5216, расположенной в наиболее опресненной прибрежной области, отсутствовали седиментаторы. Необходимо сказать, что все обнаруженные в море Лап-

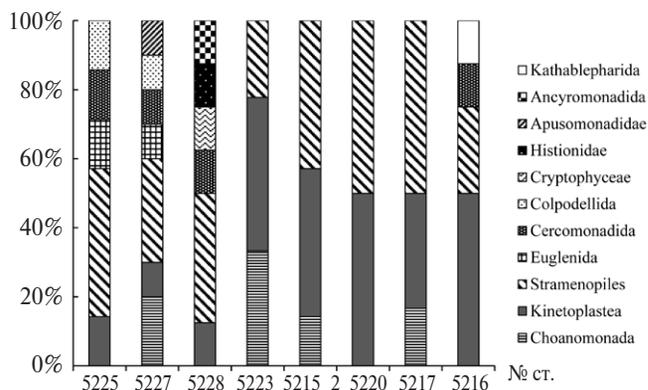


Рис. 1. Таксономическая структура сообществ планктонных гетеротрофных жгутиконосцев на станциях меридионального разреза в море Лаптевых.

тевых виды, относящиеся к этой трофической группе, являются чисто морскими. Седиментаторы доминировали только на ст. 5223, расположенной на внешнем шельфе. Собиратели с активным поиском и захватом пищи преобладали на внутреннем и срединном шельфе (станции 5216, 5220 и 5215\_2), а также в глубоководном районе (станции 5227 и 5225). На ст. 5217, расположенной на внутреннем шельфе, в равных долях представлены три трофические группы: седиментаторы, собиратели и эврифаги. На ст. 5228, находящейся на внешнем шельфе, по числу видов доминировали жгутиконосцы с активным поиском пищи и эврифаги. Хищные виды встречались только на четырех станциях: на прибрежной ст. 5216 обнаружен *Kathablepharis remigera*, который часто встречается в пресных водоемах, на ст. 5223, расположенной на внешнем шельфе, — *Phyllomitius* sp., а на глубоководных станциях 5227 и 5225 — *Phyllomitius* sp. и *Colpodella* sp., причем последний вид отмечен в морских экосистемах впервые.

В донных отложениях моря Лаптевых идентифицировано 7 видов гетеротрофных жгутиконосцев: *Lagenoeca* sp., *Goniomonas amphinema*, *Goniomonas* sp., *Cafeteria roenbergensis*, *Actinomonas mirabilis*, *Colpodella* sp. и *Metromonas grandis*. Три из них (*Lagenoeca* sp., *Actinomonas mirabilis* и *Metromonas grandis*) не обнаружены в планктоне.

Численность и биомасса планктонных гетеротрофных нанофлагеллят на меридиональном разрезе в восточной части моря Лаптевых колебались в широких пределах: коэффициенты вариации (CV) этих параметров составили 130 и 158% соответственно. Эти простейшие об-

наружены в большинстве проб воды, за исключением подповерхностного и придонного слоев на станциях 5223 и 5228, расположенных на среднем шельфе, и глубоководной ст. 5225. Их

максимальная численность (1474 кл/мл) зарегистрирована в придонном слое воды на внешнем шельфе в районе струйных выделений метана (на ст. 5231) (табл. 1), максимальная биомасса

**Таблица 1.** Численность (N, 10<sup>3</sup> кл/мл) и биомасса (B, мг С/м<sup>3</sup>) планктонных гетеротрофных нанофлагеллят (HNF), гетеротрофных бактерий (BAC) и автотрофного пикопланктона (APP)

№ ст.	Параметр	HNF	BAC	APP
5216	N	<u>0.249–0.663*</u> 0.456±0.293	<u>1420–3092</u> 2256±1182	<u>30.1–74.1</u> 52.1±31.2
	B	<u>2.9–6.3</u> 4.6±2.4	<u>29.0–60.5</u> 39.2±14.4	<u>6.0–16.5</u> 11.3±7.4
5217	N	<u>0.066–0.172</u> 0.119±0.075	<u>767–1653</u> 1210±627	<u>17.0–48.0</u> 32.5±21.9
	B	<u>0.7–2.4</u> 1.6±1.2	<u>19.5–40.6.1</u> 30.1±14.9	<u>3.5–10.3</u> 6.9±4.8
5220	N	<u>0.064–0.712</u> 0.340±0.273	<u>1106–3050</u> 1675±921	<u>10.7–106.4</u> 50.1±50.0
	B	<u>0.9–17.1</u> 6.5±7.3	<u>14.9–38.0</u> 26.0±9.5	<u>2.6–22.6</u> 11.5±10.1
5215-2	N	<u>0.092–1.009</u> 0.413±0.417	<u>739–3032</u> 1693±1067	<u>5.5–103.3</u> 40.8±54.3
	B	<u>1.5–23.8</u> 9.0±10.2	<u>12.3–40.2</u> 23.3±12.8	<u>0.6–9.2</u> 3.8±4.7
5223	N	<u>0–0.581</u> 0.224±0.281	<u>379–1478</u> 867±544	<u>8.6–43.2</u> 23.0±18.0
	B	<u>0–11.0</u> 4.3±5.3	<u>6.3–19.0</u> 12.0±6.3	<u>1.5–5.3</u> 3.2±1.9
5228	N	<u>0.039–0.481</u> 0.146±0.188	<u>155–2280</u> 678±903	<u>3.5–7.0</u> 5.3±1.8
	B	<u>0.2–4.7</u> 1.4±1.9	<u>2.7–15.8</u> 7.0±5.4	<u>0.8–2.2</u> 1.4±0.7
5226	N	<u>0.071–0.332</u> 0.179±0.104	<u>135–572</u> 276±148	<u>3.1–9.2</u> 6.0±3.1
	B	<u>0.4–3.0</u> 1.4±1.0	<u>2.2–9.1</u> 4.3±2.4	<u>0.7–1.7</u> 1.2±0.5
5227	N	<u>0.019–0.175</u> 0.094±0.068	<u>181–624</u> 353±181	<u>3.5–7.9</u> 5.5±2.2
	B	<u>0.2–2.8</u> 1.2±1.1	<u>2.4–12.6</u> 6.2±3.9	<u>1.2–2.2</u> 1.8±0.5
5225	N	<u>0.033–0.107</u> 0.066±0.031	<u>196–711</u> 400±225	<u>3.5–7.9</u> 5.5±2.2
	B	<u>0.2–1.4</u> 0.8±0.6	<u>2.7–13.8</u> 7.4±5.0	<u>0.2–0.5</u> 0.3±0.2
5231	N	<u>0.048–1.474</u> 0.282±0.527	<u>145–794</u> 439±222	<u>3.6–12.5</u> 6.7±3.7
	B	<u>0.4–14.3</u> 2.5±4.8	<u>2.6–15.8</u> 7.9±4.3	<u>0.5–1.0</u> 0.7±0.2

\* Здесь и в табл. 3 над чертой — пределы колебаний параметра, под чертой — среднее значение ± стандартное отклонение.

(108 мг/м<sup>3</sup>, или 23.8 мг С/м<sup>3</sup>) — также в придонном горизонте, но в области срединного шельфа (ст. 5215\_2). Высокие количественные показатели гетеротрофных нанофлагеллят обнаружены на внутреннем (станции 5216 и 5217) и срединном (станции 5220 и 5215\_2) шельфе. Их вертикальное распределение существенно различалось между станциями, однако на каждой из них их максимальное количество было приурочено либо к более тепловому и менее соленому поверхностному слою, либо к холодному и соленому придонному горизонту. Выявлены положительные связи численности, биомассы и числа видов гетеротрофных нанофлагеллят с температурой воды:  $r=0.457$ ,  $0.549$  и  $0.659$  соответственно, и отрицательные — с соленостью:  $r=-0.447$ ,  $-0.603$  и  $-0.623$  соответственно.

Численность и биомасса автотрофного пикопланктона в поверхностных и подповерхностных слоях водной толщи моря Лаптевых изменялись в пределах (3.1–106.4) (в среднем  $19.5 \pm 27.4$ )  $\times 10^3$  кл/мл и 0.20–22.60 (в среднем  $3.50 \pm 5.06$ ) мг С/м<sup>3</sup> соответственно (табл. 1). Количественные показатели пикофитопланктона достигали наибольших значений в фотическом слое воды и постепенно уменьшались с глубиной. Его максимальные численность и биомасса зарегистрированы на срединном шельфе на северной границе опресненной речным стоком прибрежной области, где наблюдалось резкое возрастание солености воды (ст. 5220). Численность и биомасса пикофитопланктона, так же как таковые гетеротрофных нанофлагеллят, положительно коррелировали с температурой ( $r=0.562$  и  $0.631$  соответственно) и отрицательно — с соленостью воды ( $r=-0.659$  и  $-0.745$  соответственно).

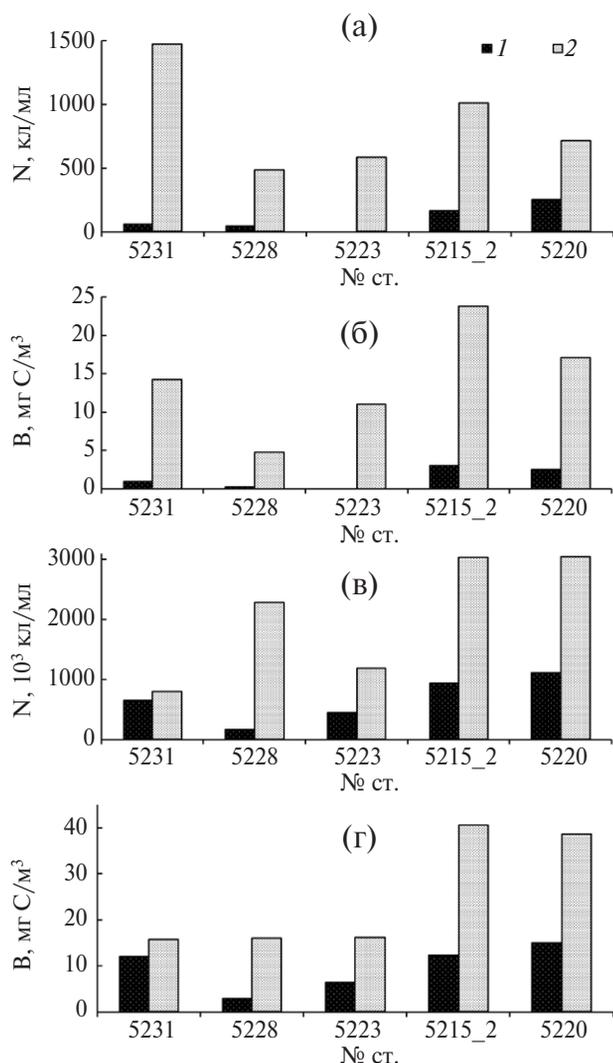
Общая численность гетеротрофного бактериопланктона колебалась в широких пределах. Она была максимальной ( $3.09 \times 10^6$  кл/мл) в наиболее опресненной прибрежной области (ст. 5216), минимальной ( $0.14 \times 10^6$  кл/мл) — в глубоководном районе (ст. 5226) и составляла в среднем  $(0.80 \pm 0.80) \times 10^6$  кл/мл (табл. 1). Средний объем бактериальных клеток в пробах воды изменялся от 0.023 до 0.115 (в среднем  $0.065 \pm 0.017$ ) мкм<sup>3</sup>. Это существенно меньше размеров автотрофного пикопланктона, объем клеток которого составлял в среднем  $0.933 \pm 0.405$  мкм<sup>3</sup>. Биомасса бактериопланктона находилась в пределах 2.2–49.4 (в среднем  $12.7 \pm 11.7$ ) мг С/м<sup>3</sup>. Максимальные и минимальные значения численности и биомассы бактерий зарегистрированы в одних

и тех же пробах воды. Коэффициенты вариации численности и биомассы бактериопланктона оказались равными 99.8 и 92.4% соответственно. Между количественными показателями планктонных гетеротрофных жгутиконосцев и бактерий установлены положительные зависимости: численность жгутиконосцев коррелировала с численностью и биомассой бактерий ( $r=0.540$  и  $0.398$  соответственно), биомасса жгутиконосцев — с численностью и биомассой бактерий ( $r=0.747$  и  $0.526$  соответственно). Кроме того, коррелировали друг с другом численности и биомассы автотрофного и гетеротрофного компонентов пикопланктона:  $r=0.683$  и  $0.756$  соответственно.

В эвфотической зоне воды делящиеся бактерии составляли 1.5–4.0% их общей численности. Удельная скорость роста бактериопланктона находилась в пределах 0.004–0.015 ч<sup>-1</sup>. Его продукция изменялась от 14.2–16.2 мг С/(м<sup>3</sup>×сут) в поверхностных горизонтах воды в области внутреннего и срединного шельфа до 0.4–0.8 мг С/(м<sup>3</sup>×сут) на глубинах 20–26 м в области внешнего шельфа. Средняя для эвфотической зоны продукция бактериопланктона снижалась на порядок в направлении от прибрежных участков, прилегающих к дельте р. Лена, до глубоководных районов, составляя на внутреннем шельфе, срединном шельфе, внешнем шельфе и глубоководном участке 10,  $4.7 \pm 1.4$ , 1.2 и  $1.7 \pm 0.6$  мг С/(м<sup>3</sup>×сут) соответственно.

Как уже отмечалось, в придонных горизонтах воды моря Лаптевых наблюдалось увеличение количественных показателей гетеротрофных нанофлагеллят и бактерий, причем эти показатели были наиболее высокими в узком пограничном с донными отложениями слое, отбираемом с помощью трубки Неймисто (рис. 2). По-видимому, это связано с поступлением микроорганизмов, органических субстратов и соединений биогенных элементов из донных отложений. Средние численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят в узком наддонном слое воды составляли  $851 \pm 400$  кл/мл и  $14.2 \pm 7.1$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно, бактерий —  $(2.07 \pm 1.04) \times 10^6$  кл/мл и  $25.4 \pm 13.0$  мг С/м<sup>3</sup> соответственно. В воде на расстоянии 1–3 м над дном эти показатели оказались в 2.6–10.7 раз ниже.

Количественные показатели гетеротрофных нанофлагеллят и бактерий в донных осадках были на 3–4 порядка выше, чем в водной толще (табл. 2). Средние значения численности и био-



**Рис. 2.** Численность (N) и биомасса (B) гетеротрофных нанофлагеллят ((а) и (б) соответственно) и бактерий ((в) и (г) соответственно) в придонных слоях воды: 1–3 м над дном (1) и в 20-см пограничном с донными отложениями слое (2).

массы бентосных гетеротрофных жгутиконосцев оказались равными  $(3.07 \pm 1.80) \times 10^6$  кл/мл и  $0.016 \pm 0.011$  мг С/мл соответственно, бактерий —  $(3.08 \pm 1.05) \times 10^9$  кл/мл и  $0.091 \pm 0.034$  мг С/мл соответственно. Биомасса гетеротрофных нанофлагеллят составляла 13.5–29.8% биомассы бактериобентоса.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Микробные сообщества арктических морей, состоящие из бактерий, архей и простейших, существуют в условиях экстремально низкой температуры и освещенности, дефицита субстратов и биогенных элементов, и характеризуются резкими сезонными колебаниями количественных, структурных и функциональных показателей. Их развитие в значительной степени определяется весенней и летней первичной продукцией планктона. Гетеротрофные нанофлагелляты являются постоянным и важным компонентом микробных трофических сетей арктических морей. Как показали проведенные ранее исследования, значительную часть их сообщества занимают широко распространенные таксоны, населяющие морские, пресноводные и почвенные экосистемы во всех регионах земного шара, численность которых обычно составляет 10–20% и более общей численности нанофлагеллят [14, 28, 37].

Большинство видов, обнаруженных в раннеосенний период сукцессии экосистемы моря Лаптевых, имеют широкие рамки географического распространения и встречаются в т.ч. в арктических и субарктических морях [10, 11, 38, 42]. Сообщество гетеротрофных жгутиконосцев моря Лаптевых сходно с таковыми других

**Таблица 2.** Численность, средний объем клетки и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят (соответственно  $N_{\text{HNF}}$ ,  $V_{\text{HNF}}$  и  $B_{\text{HNF}}$ ) и бактерий (соответственно  $N_{\text{BAC}}$ ,  $V_{\text{BAC}}$  и  $B_{\text{BAC}}$ ) в донных отложениях

Параметр	№ ст.				
	5220	5215_2	5223	5228	5231
$N_{\text{HNF}}$ , $10^6$ кл/мл	5.54	1.26	2.60	1.68	4.27
$V_{\text{HNF}}$ , $\mu\text{м}^3$	28	25	21	24	20
$B_{\text{HNF}}$ , мг/мл	0.155	0.031	0.052	0.040	0.085
$B_{\text{HNF}}$ , мг С/мл	0.034	0.006	0.011	0.009	0.018
$N_{\text{BAC}}$ , $10^9$ кл/мл	4.45	1.80	2.37	3.05	3.71
$V_{\text{BAC}}$ , $\mu\text{м}^3$	0.083	0.090	0.136	0.070	0.123
$B_{\text{BAC}}$ , мг/мл	0.369	0.162	0.322	0.214	0.456
$B_{\text{BAC}}$ , мг С/мл	0.089	0.038	0.068	0.054	0.098

северных морей как по видовому составу, так и по таксономической структуре. В нем преобладали кинетопластиды и страменопилы, которые проявляли наибольшую толерантность по отношению к солености и были обнаружены во всех исследованных районах моря. Наиболее часто встречались *Goniomonas amphinema* и представители р. *Paraphysomonas*. Общее видовое богатство снижалось с глубиной водной толщи и возрастало по направлению к открытым районам моря: минимальное видовое разнообразие отмечалось в опресненной части, прилегающей к дельте Лены, максимальное — в глубоководной мористой области. В опресненных прибрежных водах фауна жгутиконосцев отличалась большей гетерогенностью по сравнению с морскими водами.

Результаты аналогичных исследований в Белом море свидетельствуют о большей сложности сообществ гетеротрофных нанофлагеллят, населяющих морские и распресненные участки моря по сравнению с солоноватоводными [10]. В сублиторали и батии Карского моря были идентифицированы 33 вида и формы гетеротрофных жгутиконосцев с преобладанием кинетопластид, страменопил, апузомонад и хоанофлагеллят, из которых 21 вид обнаружен в наилке с наддонной водой, а остальные — в верхнем слое грунта [11]. Как и в Карском море, сообщества гетеротрофных жгутиконосцев моря Лаптевых характеризуются высокими значениями бета-разнообразия и низкими — альфа-разнообразия, что свидетельствует об их потенциально высоком видовом богатстве.

Кластерный анализ выявил в сообществе планктонных гетеротрофных жгутиконосцев моря Лаптевых два четко отличающихся по видовому составу комплекса (рис. 3). В первый из них объединились станции, расположенные на внутреннем и срединном шельфе и в разной степени испытывающие влияние пресноводного стока Лены. Наибольшее сходство наблюдалось между станциями, находящимися на срединном шельфе (станции 5215\_2 и 5220). В этом кластере наиболее отличное от других сообщество гетеротрофных нанофлагеллят сформировалось в опресненной прибрежной области (ст. 5216), где кроме морских видов обнаружены виды, обитающие в пресных водоемах. Во второй кластер объединились станции, расположенные на внешнем шельфе и в глубоководном районе.

Высокие значения биомассы гетеротрофных нанофлагеллят зарегистрированы в обла-

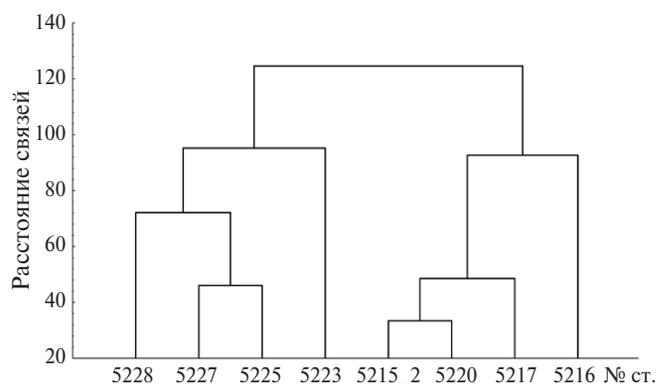


Рис. 3. Дендрограмма биоценологического сходства сообществ гетеротрофных жгутиконосцев (метод полной связи, Эвклидовы расстояния).

стях внутреннего и срединного шельфа, низкие — в области внешнего шельфа. При этом в пределах внутреннего и срединного шельфа и глубоководного района средние для столба воды значения биомассы на станциях различались в 1.4–2.9 раза (табл. 3). Отношение биомассы гетеротрофных нанофлагеллят к суммарной биомассе их потенциальных пищевых объектов (гетеротрофного бактериопланктона и автотрофного пикопланктона) изменялось от 4.3 на мелководной ст. 5217 до 48.2% на глубоководной ст. 5226. По-видимому, жгутиконосцы, обитающие на внутреннем шельфе, лучше обеспечены пищей по сравнению с другими районами моря. Между биомассой гетеротрофных нанофлагеллят и суммарной биомассой автотрофного и гетеротрофного пикопланктона выявлена положительная корреляция ( $n=10$ ,  $r=0.66$ ). Биомасса гетеротрофных нанофлагеллят в среднем составляла 23–54% биомассы их потенциальных потребителей — растительного зоопланктона. Вероятно, гетеротрофные нанофлагелляты могут быть существенным дополнительным пищевым ресурсом для зоопланктона, который в свою очередь может быть важным фактором, контролирующим их развитие. Доля гетеротрофных жгутиконосцев в общей биомассе планктонного сообщества, включающего фитопланктон [8], зоопланктон [1], простейших, бактерий и вирусов, на внутреннем ( $694 \text{ мг С/м}^2$ ), срединном ( $826 \text{ мг С/м}^2$ ) и внешнем шельфе ( $511 \text{ мг С/м}^2$ ) и в глубоководной области ( $609 \text{ мг С/м}^2$ ) составляла 4.9, 9.6, 5.3 и 8.4% соответственно.

**Таблица 3.** Средние для верхнего 30-м слоя воды значения биомассы (мг С/м<sup>3</sup>) автотрофного пикопланктона, гетеротрофных бактерий, гетеротрофных нанофлагеллят и растительного зоопланктона в различных районах моря Лаптевых

Параметр	Внутренний шельф	Средний шельф	Внешний шельф	Глубоководный район
Автотрофный пикопланктон	<u>6.9–11.2</u> 9.0	<u>3.2–11.5</u> 6.1±4.6	<u>0.8–1.2</u> 1.0	<u>0.3–1.8</u> 1.2±0.8
Бактерии	<u>30–39.2</u> 34.6	<u>11.0–22.0</u> 16.9±5.5	<u>4.8–6.7</u> 5.7	<u>4.2–7.7</u> 6.0±1.8
Автотрофный пикопланктон + Бактерии	<u>36.9–50.4</u> 43.6	<u>14.2–33.5</u> 23.0±9.8	<u>5.6–7.9</u> 6.8	<u>5.6–8.0</u> 7.2±1.4
Флагелляты	<u>1.6–4.6</u> 3.1	<u>2.9–4.1</u> 3.3±0.7	<u>0.8–0.9</u> 0.9	<u>1.2–2.4</u> 1.7±0.6
Флагелляты / (Автотрофный пикопланктон + Бактерии), %	<u>4.3–9.1</u> 6.7	<u>9.0–20.4</u> 16.2±6.3	<u>11.4–14.3</u> 12.8	<u>15.0–48.2</u> 27.7±17.9
Зоопланктон*	11.8±3.4	6.1±2.1	3.9±0.8	5.2
Флагелляты / Зоопланктон, %	26.3	54.1	23.1	32.7

\* Данные по биомассе зоопланктона взяты из статьи Арашкевич с соавт. [1]. Содержание углерода в сырой биомассе зоопланктона принимали равным 5%.

Скорость осветления воды гетеротрофными нанофлагеллятами оказалась равной 3.0–8.9 нл/(экз.×ч), что сопоставимо со скоростью этого процесса в других арктических морях, которая обычно находится в пределах 2.5–10 нл/(экз.×ч) [35, 40]. В областях внутреннего, срединного и внешнего шельфа и в глубоководном районе средняя скорость потребления бактерий составляла 8±5, 9±4, 1.8±1.1 и 2.5±1.6 кл/(экз.×ч) соответственно, а скорость потребления пиководорослей и пикоцианобактерий — 0.22±0.11, 0.25±0.34, 0.034±0.016 и 0.036±0.017 кл/(экз.×ч) соответственно. В среднем гетеротрофные нанофлагелляты потребляли 12.3±5.4% первичной

продукции фитопланктона и продукции гетеротрофных бактерий (табл. 4). Максимальные скорости потребления бактерий и автотрофного пикопланктона наблюдались в области срединного шельфа. Эти значения сопоставимы с данными, полученными в июле-сентябре в Центральной Арктике, где гетеротрофные жгутиконосцы выедали 1.1–23.2% (в среднем 6.7%) продукции бактериопланктона [35], но ниже данных, полученных весной в заливе Баффина (в среднем 31±26% продукции бактериопланктона) [40]. В восточной части моря Лаптевых в сентябре 2015 г. роль гетеротрофных нанофлагеллят в выедании первичной продукции планктона на внутреннем и срединном шельфе была

**Таблица 4.** Первичная продукция планктона ( $P_{PHU}$ ), скорость ( $G_{PHU}$ ) и доля ( $G_{PHU}/P_{PHU}$ ) ее потребления гетеротрофными нанофлагеллятами, продукция гетеротрофного бактериопланктона ( $P_{BAC}$ ), скорость ( $G_{BAC}$ ) и доля ( $G_{BFC}/P_{BAC}$ ) ее потребления гетеротрофными нанофлагеллятами в различных районах моря Лаптевых

Параметр	Внутренний шельф	Средний шельф	Внешний шельф	Глубоководный район
$P_{PHU}$ , мг С/(м <sup>2</sup> ×сут)*	89.7±13.0	62.0±5.8	73.7±27.3	56.5±0.9
$G_{PHU}$ , мг С/(м <sup>2</sup> ×сут)	3.4	4.4±2.3	0.4	1.0±0.6
$G_{PHU}/P_{PHU}$ , %	3.8	7.1	0.5	1.8
$P_{BAC}$ , мг С/(м <sup>2</sup> ×сут)	108.4	115.1±12.9	29.3	41.8±12
$G_{BAC}$ , мг С/(м <sup>2</sup> ×сут)	14.3	21.8±10.3	1.7	4.7±1.7
$G_{BFC}/P_{BAC}$ , %	13.2	18.9±4.2	5.8	11.2±5.5

\* Данные по первичной продукции фитопланктона взяты из статьи Арашкевич с соавт. [1].

существенно выше, чем на внешнем шельфе и в глубоководном районе, тогда как выедание первичной продукции растительным зоопланктоном, наоборот, было выше на внешнем шельфе и глубоководном участке. В среднем для всех четырех районов потребление первичной продукции фитопланктона гетеротрофными нанофлагеллятами ( $3.3 \pm 2.9\%$ ) было почти в 2 раза ниже ее потребления растительным зоопланктоном ( $6.2 \pm 5.5\%$ ) [1].

В морских прибрежных и эстуарных экосистемах количество гетеротрофного бактериопланктона обычно максимально в узком пограничном слое воды над донными отложениями, где регистрируется также высокое содержание взвешенного органического вещества автохтонного и аллохтонного происхождения, оседающего из толщи воды и в дальнейшем потребляемого бентосными организмами [18, 19, 34]. Процесс активной микробной деструкции органического вещества приводит к возникновению высоких концентраций биогенных элементов, высокой численности бактерий и их потребителей непосредственно над поверхностью донных осадков.

В шельфовой зоне моря Лаптевых численность и биомасса гетеротрофных нанофлагеллят в 20-см слое воды над поверхностью донных отложений превышали максимальные значения этих параметров в вышележащих горизонтах в 1.2–9.2 и 1.8–8.9 раза соответственно. Причем наибольшее превышение зарегистрировано в области внешнего шельфа. В узком наддонном слое воды отношение численности бактерий к численности гетеротрофных нанофлагеллят (в среднем  $2900 \pm 1700$ ) существенно ниже, чем в вышележащих горизонтах (в среднем  $6100 \pm 4400$ ). Это свидетельствует о напряженных трофических взаимоотношениях между бактериями и нанофлагеллятами в этом пограничном слое воды. Кроме того, меньшие объемы бактериальных клеток в этом слое ( $0.047 \pm 0.022$  мкм<sup>3</sup> по сравнению с  $0.066 \pm 0.013$  мкм<sup>3</sup> в вышележащей водной толще) могут быть результатом интенсивного избирательного потребления крупных бактерий гетеротрофными жгутиконосцами, что уже отмечалось в придонных горизонтах воды Карского моря [7]. В то же время высокая концентрация детритных частиц, линейные размеры которых не превышали 30 мкм, населенных микроорганизмами, в придонном слое воды

(до  $133 \times 10^3$  частиц/мл), вероятно, способствовала уменьшению выедания гетеротрофных нанофлагеллят мирным зоопланктоном.

Проведенные впервые исследования гетеротрофных нанофлагеллят в донных отложениях моря Лаптевых выявили их немногочисленный видовой состав и высокий уровень количественного развития. В поверхностном слое донных осадков при отрицательной температуре, солёности более 30 psu и высоком количестве бактериобентоса численность гетеротрофных нанофлагеллят составляла  $(1.2–5.5) \times 10^6$  кл/мл. Это значительно выше их численности, например, в Северном море  $(0.007–1.1) \times 10^6$  кл/мл [24]. При этом размеры клеток большей части гетеротрофных нанофлагеллят в донных отложениях моря Лаптевых и Северного моря находились в пределах 2–4 и 2–5 мкм соответственно. Максимальные значения численности и биомассы бентосных жгутиконосцев обнаружены в прибрежном районе вблизи дельты Лены. По-видимому, аллохтонные органические вещества, приносимые рекой, наряду с оседающими на дно автохтонными веществами обеспечивают активное функционирование бактериобентоса и его потребителей — гетеротрофных нанофлагеллят.

На шельфе моря Лаптевых на глубинах от 23 до 100 м доли бентосных гетеротрофных бактерий и нанофлагеллят в суммарной биомассе планктонных и бентосных бактерий и нанофлагеллят под 1 м<sup>2</sup> (1316–2457 и 303–802 мг С/м<sup>2</sup> соответственно) составляли 58–80% (в среднем  $69 \pm 8\%$ ) и 39–85% (в среднем  $60 \pm 18\%$ ) соответственно (рис. 4). Только на станциях 5215\_2 и 5223 биомасса гетеротрофных нанофлагеллят под 1 м<sup>2</sup> в донных отложениях была меньше, чем в толще воды. На остальных участках она, наоборот, была в 1.46–5.57 раза больше. Биомасса бактериобентоса превышала биомассу бактериопланктона в 1.37–3.94 раза на всех мелководных станциях. В пересчете на 1 м<sup>2</sup> биомасса бактерий была больше биомассы жгутиконосцев как в водной толще (в среднем в 3.7 раза), так и в донных отложениях (в среднем в 5.8 раза). Максимальная суммарная биомасса гетеротрофных нанофлагеллят зарегистрирована на ст. 5220, расположенной на срединном шельфе и характеризующейся резким увеличением солёности воды, бактерий — на участке струйных выделений метана (ст. 5231). Полученные данные свидетельствуют о важной роли бентосных

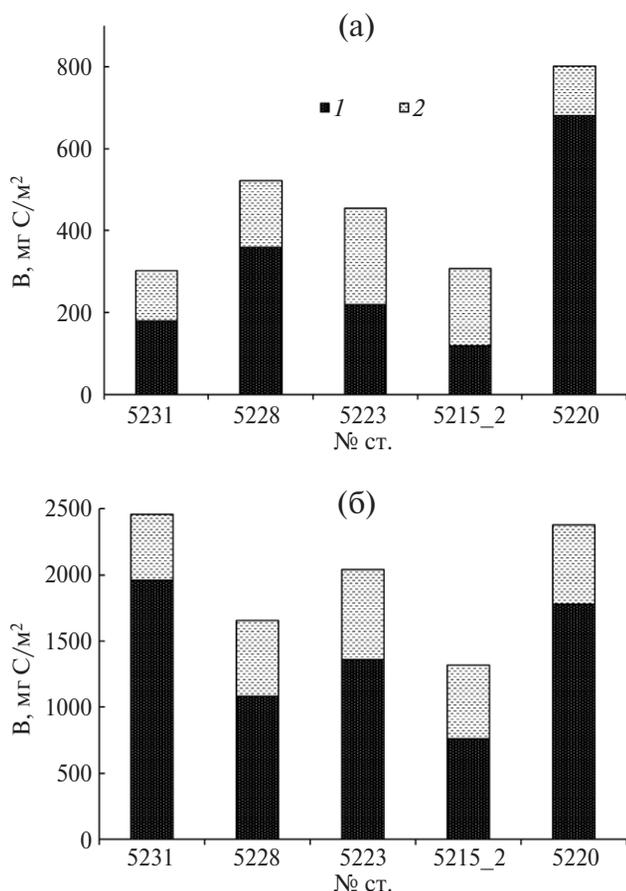


Рис. 4. Биомасса (B) гетеротрофных нанофлагеллятов (а) и бактерий (б) в верхнем слое донных отложений (1) и столбе воды (2) на станциях, расположенных в шельфовой области.

микробных сообществ в структуре и функционировании биотического компонента экосистемы шельфа моря Лаптевых.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования выявили повсеместное распространение планктонных гетеротрофных жгутиконосцев в восточной части моря Лаптева в ранне-осенний период сукцессии, причем они вносили заметный вклад в формирование биомассы планктона, как в прибрежных, так и в открытых районах моря Лаптевых, и принимали активное участие в потреблении, как первичной продукции фитопланктона, так и продукции гетеротрофного бактериопланктона. Однако в этот сезон их численность и биомасса не достигали высоких значений. Распространение, разнообразие и структура сообщества гетеротрофных нанофлагеллятов в большой степени определялись характеристиками

водных масс, существенно зависящих от стока реки Лены, распространяющегося на значительные расстояния. В южном, наиболее опресненном районе внутреннего шельфа и в северном глубоководном районе с максимальной соленостью сформировались разные сообщества гетеротрофных жгутиконосцев, и, по-видимому, важным фактором, определяющим их различия, была соленость воды. Количество и биомасса гетеротрофных нанофлагеллятов в поверхностном слое донных отложений были на 3–4 порядка выше, чем в водной толще, и в шельфовой зоне моря под 1 м<sup>2</sup> биомасса бентосных жгутиконосцев превышала таковую планктонных жгутиконосцев. Полученные результаты позволяют утверждать, что гетеротрофные нанофлагелляты вносят заметный вклад в формирование биоразнообразия и биомассы арктических морей.

**Источники финансирования.** Работа была выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (тема № АААА-А18-118012690098-5). Экспедиционные исследования проведены за счет средств гранта РНФ (проект № 14-50-00095), лабораторная обработка проб и первичных материалов — при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ (проект № 18-05-00326).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Арашкевич Е. Г., Дриц А. В., Пастернак А. Ф. и др. Распределение и питание растительного зоопланктона в море Лаптевых // *Океанология*. 2018. Т. 58. № 3. С. 404-419.
2. Жуков Б. Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология, систематика). Рыбинск: Дом печати, 1993. 160 с.
3. Заика В. Е., Макарова Н. П. Частота делящихся микроорганизмов как показатель интенсивности их размножения // *Гидробиол. журн.* 1989. Т. 25. № 5. С. 32-38.
4. Копылов А. И., Косолапов Д. Б., Заботкина Е. А. и др. Планктонные вирусы, гетеротрофные бактерии и нанофлагелляты в морских и пресных водах бассейна Карского моря (Арктика) // *Биол. внутр. вод.* 2012. № 3. С. 15-24.
5. Копылов А. И., Сажин А. Ф., Заботкина Е. А. и др. Вирусы, бактерии и гетеротрофные нанофлагелляты в планктоне моря Лаптевых // *Океанология*. 2016. Т. 56. № 6. С. 869-878.
6. Макарова Н. П. Метод расчета времени генерации по доле делящихся микроорганизмов // *Биол. моря*. 1975. Вып. 33. С. 116-118.
7. Романова Н. Д., Мазей Ю. А., Тихоненков Д. В. и др. Сообщества гетеротрофных микроорганизмов на границе «вода-дно» в Карском море // *Океанология*. 2013. Т. 53. № 3. С. 375-386.

8. Суханова И. Н., Флинт М. В., Георгиева Е. Ю. и др. Структура сообществ фитопланктона в восточной части моря Лаптевых // *Океанология*. 2017. Т. 57. № 1. С. 86-102.
9. Тимохов Л. А. 20 лет российско-германским исследованиям системы моря Лаптевых // *Российские полярные исследования*. 2013. № 3. С. 5-11.
10. Тихоненков Д. В., Мазей Ю. А. Распределение гетеротрофных жгутиконосцев вдоль градиента солености: соотношение активного и скрытого видового разнообразия в беломорском эстуарии // *Усп. совр. биол.* 2013. Т. 133. № 2. С. 178-190.
11. Тихоненков Д. В., Бурковский И. В., Мазей Ю. А. Свободноживущие гетеротрофные жгутиконосцы сублиторали и батiali Карского моря // *Биол. моря*. 2015. Т. 41. № 3. С. 196-204.
12. Azam F., Malfatti F. Microbial structuring of marine ecosystems // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. V. 5. P. 782-791.
13. Azovsky A., Saburova M., Tikhonenkov D. et al. Composition, diversity and distribution of microbenthos across the intertidal zones of the Ryazhkov Island (the White Sea) // *Eur. J. Protistol.* 2013. V. 49. № 4. P. 500-515.
14. Boenigk J. Nanoflagellates: functional groups and intraspecific variation // *Denisia*. 2008. V. 23. P. 331-335.
15. Borsheim K. Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1987. V. 36. P. 171-175.
16. Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures // *Appl. Environ. Microbiol.* 1983. V. 46. № 2. P. 491-498.
17. Cavalier-Smith T. Flagellates megaevolution. The basis for eukaryote diversification // *The flagellates: Unity, diversity and evolution*. London, New-York: Taylor and Francis Ltd, 2000. P. 316-239.
18. Dann L. M., Mitchell J. G., Speck P. G. et al. Virio- and bacterioplankton microscale distributions at the sediment-water interface // *PLoS ONE*. 2014. V. 9. № 7. e102805.
19. Drake L. A., Choi K. H., Haskell A. G. E., Dobbs F. C. Vertical profiles of virus-like particles and bacteria in the water column and sediments of Chesapeake Bay, USA // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. V. 16. № 1. P. 17-25.
20. Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1982. V. 8. P. 225-231.
21. Fenchel T. Flagellate design and function // *The Biology of Free-living Heterotrophic Flagellates*. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 7-19.
22. Fukuda H., Sohrin R., Nagata T., Koike I. Size distribution and biomass of nanoflagellates in meso- and bathypelagic layers of the subarctic Pacific // *Aquat. Microb. Ecol.* 2007. V. 46. № 2. P. 203-207.
23. Gough H. L., Stahl D. A. Optimization of direct cell counting in sediment // *J. Microbiol. Methods*. 2003. V. 52. P. 39-46.
24. Hondeveld B. J. M., Nieuwland G., Van Duyl F. C., Bak R. P. M. Temporal and spatial variations in heterotrophic nanoflagellate abundance in North Sea sediments // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1994. V. 109. P. 235-243.
25. Ikavalko J., Gradinger R. Flagellates and heliozoans in the Greenland Sea ice studied alive using light microscopy // *Polar Biol.* 1997. V. 17. P. 473-481.
26. Jürgens K., Massana R. Protistan grazing on marine bacterioplankton // *Microbial Ecology of the Ocean*, 2nd edition. New York: Wiley-Liss, 2008. P. 383-441.
27. Laybourn-Parry J., Parry J. Flagellates and the microbial loop // *The Flagellates, Unity, Diversity and Evolution*. London, New York: Taylor and Francis, 2000. P. 216-239.
28. Lee W. J. Small free-living heterotrophic flagellates from marine sediments of Gippsland basin, South-Eastern Australia // *Acta Protozool.* 2015. V. 54. P. 53-76.
29. MacIsaac E. A., Stockner J. G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Boca Raton: Lewes Publishers, 1993. P. 187-197.
30. Monier A., Terrado R., Thaler M. et al. Upper Arctic Ocean water masses harbor distinct communities of heterotrophic flagellates // *Biogeosciences*. 2013. V. 10. P. 4273-4286.
31. Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology* / Eds. Kemp P. et al. Boca Raton: Lewis Publishers, 1993. P. 303-308.
32. Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. № 5. P. 943-948.
33. Sanders R. W. Trophic strategies among heterotrophic flagellates // *The biology of free-living heterotrophic flagellates*. Oxford: Clarendon Press, 1991. P. 21-38.
34. Seymour J. R., Seuront L., Mitchell J. G. Microscale gradients of planktonic microbial communities above the sediment surface in a mangrove estuary // *Est. Coast. Shelf Sci.* 2007. V. 73. P. 651-666.
35. Sherr E. B., Sherr B. F., Fessenden L. Heterotrophic protists in the Central Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. II*. 1997. V. 44. P. 1665-1682.
36. Sherr E. B., Sherr B. F., Hartz A. J. Microzooplankton grazing impact in the Western Arctic Ocean // *Deep-Sea Res. II*. 2009. V. 56. P. 1264-1273.
37. Thaler M., Lovejoy C. Biogeography of heterotrophic flagellate populations indicates the presence of generalist and specialist taxa in the Arctic Ocean // *Appl. Environ. Microbiol.* 2015. V. 81. P. 2137-2148.
38. Tikhonenkov D. V., Mazi Yu. A., Mylnikov A. P. Species diversity of heterotrophic flagellates in White Sea littoral sites // *Eur. J. Protistol.* 2006. V. 42. № 3. P. 191-200.
39. Tong S. M. Heterotrophic flagellates and other protists from Southampton Water, U. K. // *Ophelia*. 1997. V. 47. P. 71-131.
40. Vaque D., Guadaval O., Peters F. et al. Seasonal changes in planktonic bacterivory rates under the ice-covered coastal Arctic Ocean // *Limnol. Oceanogr.* 2008. V. 53. № 6. P. 2427-2438.
41. Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and Heliozoa from the Tvärminne Area, Gulf of Finland, in 1988-1990 // *Ophelia*. 1992. V. 36. № 1. P. 1-109.
42. Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoan from Arctic marine waters (North West Territories, Canada and West Greenland) // *Polar Biol.* 1993. V. 13. P. 113-126.
43. Weisse T. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems // *Adv. Microb. Ecol.* 1993. V. 13. P. 327-370.

## HETEROTROPHIC NANOFLAGELLATES IN THE PELAGIC ZONE AND SEDIMENTS OF THE EASTERN LAPTEV SEA

© 2019 N. G. Kosolapova<sup>1, 2\*</sup>, D. B. Kosolapov<sup>1, 3</sup>, A. I. Kopylov<sup>1</sup>, A. V. Romanenko<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup> Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok Russia

<sup>2</sup> Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>3</sup> Cherepovets State University, Cherepovets, Russia

\*e-mail: kng@ibiw.yaroslavl.ru

Received Marh 22, 2019

Revised version received May 22, 2019

After revision June 18, 2019

For the first time, the species composition of heterotrophic nanoflagellates, their quantitative characteristics, as well as the abundance and biomass of their main food objects: bacteria and picophytoplankton, were determined in the water column and sediments of the Laptev Sea. On a meridional transect from the Lena delta to the deep-sea zone in early autumn an increase in the number and biomass of planktonic flagellates was recorded in the area of the internal shelf, which is impacted by Lena's freshwater input. The pattern of vertical distribution of planktonic flagellates differed in the different parts of the sea, but everywhere their greatest number was confined to either the surface or the near-bottom water layers. Quantitative parameters of planktonic flagellates positively correlated with the temperature, bacterial abundance and biomass and negatively correlated with the water salinity. The abundance and biomass of heterotrophic flagellates in the surface sediments was 3–4 orders of magnitude higher than in the water column and exceeded those of planktonic flagellates in the shallow sites under 1 m<sup>2</sup>. A total of 28 species and forms of heterotrophic flagellates have been identified. Representatives of two taxonomic groups: Kinetoplastea and Stramenopiles, which were the most tolerance to the salinity, dominated in the community. The species richness of the flagellates decreased with the water depth and was minimal in the less saline coastal waters and increased in the deep-sea area.

**Keywords:** Laptev Sea, heterotrophic nanoflagellates, bacteria, picophytoplankton