

**Беззубова Елена Михайловна**

**БАКТЕРИОПЛАНКТОН МОРЯ ЛАПТЕВЫХ И ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО  
МОРЯ**

Специальность 1.5.16 – Гидробиология

Автореферат  
диссертации на соискание ученой  
степени кандидата биологических наук

Москва – 2023

Работа выполнена в лаборатории экологии планктона Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт океанологии имени П.П. Ширшова Российской академии наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, академик РАН **Флинт Михаил Владимирович**

Официальные оппоненты:

**Макаревич Павел Робертович**, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории планктона Федерального государственного бюджетного учреждения науки Мурманский морской биологический институт Российской академии наук;

**Ильинский Владимир Викторович**, доктор биологических наук, профессор кафедры общей экологии и гидробиологии биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»;

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки **Институт биологии внутренних вод** имени И.Д. Папанина Российской академии наук.

Защита состоится «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г. в \_\_\_ часов \_\_\_ минут на заседании диссертационного совета 24.1.090.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт океанологии имени П.П. Ширшова Российской академии наук по адресу:  
117997, Москва, Нахимовский проспект, д. 36.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИО РАН и на сайте <http://www.disser.ocean.ru>

Автореферат разослан «\_\_\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

Щука Т.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.**

На протяжении последних десятилетий Северный Ледовитый океан, где температура повышается в два-три раза быстрее, чем в среднем по миру [Overland et al., 2015], является одним из регионов, в наибольшей степени затронутых глобальными климатическими изменениями. Продолжающееся повышение среднегодовой температуры, вероятно, окажет глубокое воздействие на различные процессы в Северном Ледовитом океане, такие как увеличение стока арктических рек [Raymond et al., 2007; Behnke et al., 2021] и притока вод атлантического и тихоокеанского происхождения [Jones et al., 2008; Vetrov, Romankevich, 2019], таяние ледниковых щитов [Hood et al., 2015] и морского льда [Serreze and Barry, 2011; Turetsky et al., 2020], таяние почв вечной мерзлоты [Serreze and Barry, 2011; Turetsky et al., 2020], в том числе подводной вечной мерзлоты [Chen et al., 2021], изменение продукции фитопланктона [Kirchman et al., 2009; Osburn et al., 2019] и пр.

Все вышеперечисленные процессы, связанные с изменением климата, приводят к генерации дополнительных объемов органического вещества (ОВ) и его накоплению в Северном Ледовитом океане, особенно в поверхностных водах [Tanaka et al., 2016; Stedmon et al., 2021]. Дальнейшая судьба органического вещества, во многом зависящая от его состава и концентрации, тесно связана с активностью бактериопланктона. Гетеротрофный бактериопланктон, через который проходит более 40% общего потока углерода морских экосистем, играет важнейшую роль в цикле преобразования органического вещества [Cole et al., 1988]. Активность бактериопланктона вносит незаменимый вклад как в процесс эффективной трансформации и утилизации аллохтонного органического вещества, так и в создание автохтонного органического вещества, обеспечивая тем самым поддержание стабильности и функционирования пелагических пищевых цепей. В экосистемах полярных широт, характеризующихся многомесячным дефицитом света, ярко выраженной сезонностью, пространственной и временной ограниченностью цветения фитопланктона, “микробная петля” [Fenchel, 2008] и гетеротрофный бактериопланктон могут становиться основой трофической цепи [Kirchman et al., 2005]. Многочисленные признаки изменений, происходящих в арктических планктонных сообществах под влиянием изменений окружающей среды, описаны, в том числе и для бактериальных сообществ [Comeau et al. 2011; Kirchman et al. 2010; Ramachandran et al. 2021].

Бактериальные сообщества моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря могут отличаться от сообществ других более изученных районов Северного Ледовитого океана в связи с гидрологическими и гидрохимическими особенностями данных морей, во многом определяемыми влиянием речного стока и поступлением больших объемов аллохтонного

взвешенного вещества [Флинт и др., 2018]. Главное отличие моря Лаптевых от других арктических морей состоит в наименьшей подверженности влиянию затока как атлантических, так и тихоокеанских вод. Крупнейшая из впадающих в море Лаптевых рек Лена вносит до 20% от всего пресного материкового стока в Северный Ледовитый океан [Gordeev et al., 1996]. Восточно-Сибирское море – самое мелководное и одно из наиболее ледовитых арктических морей – является наиболее труднодоступным и наименее изученным из морей Сибирской Арктики. Его западная часть подвержена сильному влиянию пресных вод реки Лены, а восточная область находится под влиянием затока тихоокеанских вод. В результате интенсивного взаимодействия речных и морских вод формируется система мощных фронтальных зон, а также происходит основная биогеохимическая трансформация огромных объемов аллохтонного вещества, поступающего с континентальным стоком [Флинт и др., 2018; Флинт и др., 2021;]. В области континентального склона, являющегося зоной повышенной биологической продуктивности [Cota et al. 1996; Flint et al. 2002; Springer et al. 1996], происходит взаимодействие шельфовых экосистем с экосистемами глубоководного Арктического бассейна.

Таким образом, ввиду малоизученности бактериопланктона моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря, понимание роли бактерий в функционировании экосистем данных морей существенно дополнит представления о влиянии терригенного стока и последствий изменения климата на арктические экосистемы. До настоящего времени также не предпринималось попыток обобщить имеющиеся разнородные данные и выявить закономерности пространственного распределения, активности и видового состава сообщества гетеротрофных бактерий данного арктического района.

**Цель и задачи исследований:** цель настоящей работы – анализ структурных и функциональных характеристик бактериопланктона Восточно-Сибирского моря и моря Лаптевых на примере районов, принципиально различающихся по гидрологическим характеристикам.

Для достижения этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выявление особенностей пространственного распределения бактериопланктона различных районов моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря.
2. Определение таксономического состава бактериальных сообществ наиболее контрастных по своим гидрологическим характеристикам районов морей Сибирской Арктики.
3. Оценка морфологических (агрегированность, содержание ДНК в клетках) и функциональных (дыхательная активность) характеристик бактериопланктона.
4. Выявление факторов среды и степени их влияния на распределение бактериопланктона, активность и таксономический состав бактериального сообщества.

### **Научная новизна**

Настоящая работа – первое комплексное исследование бактериопланктона моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. Имеющиеся детальные данные о гидрофизических и гидрохимических параметрах среды позволяют оценить влияние этих параметров на распределение, состав и активность бактериопланктона данного района Сибирской Арктики. Впервые дано описание количественного распределения бактериопланктона и его активности в Восточно-Сибирском море.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Данная работа дает фундаментальные представления о закономерностях пространственного распределения и таксономическом составе бактериопланктона моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря. В работе выявлены факторы среды, влияющие на показатели обилия и состав бактериальных сообществ, и степень влияния данных факторов. Результаты работы могут быть полезны в оценке и прогнозировании биопродуктивности морей Сибирского сектора Арктики, в мониторинге и моделировании экосистем арктической пелагиали в условиях меняющегося климата. Материалы диссертации могут быть использованы при подготовке учебных курсов по экологии, гидробиологии и микробиологии, а также в виде самостоятельного краткого курса при подготовке к полевой и лабораторной работе.

### **Методология и методы исследований**

*Методология* проведенной работы состояла из следующих этапов: сбор материала, лабораторный анализ, статистическая обработка и визуализация полученных данных.

В ходе выполнения работы были использованы следующие *методы исследований*:

1. Оценка количественных характеристик (численность и биомасса) бактериопланктона методом проточной цитометрии и люминесцентной микроскопии;
2. Оценка дыхательной активности бактериопланктона посредством учета клеток с активной электрон-транспортной цепью;
3. Учет прикрепленных и агрегированных бактериальных клеток с применением ультразвука с помощью ультразвукового гомогенизатора;
4. Оценка таксономического состава сообщества прокариот посредством метагеномного секвенирования 16S рРНК V3–V4.

### **Положения, выносимые на защиту**

1. Показатели обилия бактериопланктона моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря варьируют в широком диапазоне от десятков тысяч до более полутора миллиона клеток в мл. В осенний сезон наибольшие значения численности и биомассы бактериопланктона моря Лаптевых были приурочены к верхнему 30-метровому слою вод приустьевых зон эстуарных районов и области над континентальным склоном.

2. Вертикальное распределение обилия бактериопланктона Восточно-Сибирского моря не соответствовало ему в соседнем море Лаптевых и других арктических морях. Отсутствие типичного распределения с уменьшением численности и биомассы бактерий с глубиной, по всей видимости, связано с особенностями гидрологической структуры Восточно-Сибирского моря, для мелководного протяженного шельфа которого характерна термическая конвекция и перемешивание водной толщи.

3. Соленость, согласно литературным данным оказывающая определяющее влияние на распределение количественных показателей бактериопланктона в эстуарных районах Арктических морей, определяла колебания численности и биомассы гетеротрофного бактериопланктона всех исследованных районов моря Лаптевых, однако не коррелировала с изменениями количественных характеристик бактериопланктона Восточно-Сибирского моря. Изменения численности и биомассы бактерий обоих морей были ассоциированы с изменением концентрации хлорофилла "а" (или интенсивности флуоресценции для глубоких вод).

4. Различия в составе сообществ свободноживущих прокариот определялись в значительно большей степени водными слоями и их гидрологическими характеристиками, чем географическим районом. Хотя в сообществах всех исследованных районов доминировали представители классов *Gamma*proteobacteria, *Alphaproteobacteria* и *Flavobacteriia*, состав сообществ различался по вкладу таксонов всех уровней.

5. Оценка краткосрочной (от 6 до 20 дней) временной изменчивости численности бактериопланктона выявила наибольшую лабильность (более чем в 4 раза) этого параметра в верхнем перемешанном и придонных слоях воды.

#### **Степень достоверности и апробация результатов**

Достоверность результатов подкреплена объемом оригинального материала, собранного в течение нескольких лет сотрудниками Института океанологии, в том числе автором диссертации. Исследования проводились с применением общепризнанных методов на современном оборудовании, используемом в международной практике. Полученные результаты соотносятся с опубликованными ранее результатами отечественных и зарубежных исследователей, опубликованные результаты цитируются в рецензируемых научных изданиях.

Материалы диссертации, были представлены на VI Всероссийской научной конференции молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана» (Москва, 2021 г.), IX Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)» (Москва, 2020 г.), специальной сессии «The UN Decade of Ocean Science for Sustainable Development with a Focus on the Arctic Region» (Москва, 2020 г.), на школе Croucher Summer Course «Климатические изменения и морские экосистемы» (Гонконг, 2019 г.), на VII Международной научно-практической конференции «Морские

исследования и образование (MARESEDU-2018)» (Москва, 2018 г.), III Всероссийской научной конференции молодых ученых «Комплексные исследования Мирового океана» (Санкт-Петербург, 2018 г.), а также на коллоквиумах лаборатории экологии планктона Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН (2018–2023 гг.).

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во **Введении** рассматривается степень изученности темы, которой посвящена данная диссертационная работа, и ее актуальность. Раскрываются цель и задачи проведенных исследований, а также приводятся обоснования научной новизны работы, ее теоретическая и потенциальная практическая значимость. В **главе 1** представлен обзор литературы. **Глава 2** посвящена материалам и методам проведенных исследований. С **3 по 5 главу** излагаются результаты исследований, и дается их интерпретация. В главах **Заключение** и **Выводы** приведено краткое обсуждение основных результатов и сделаны соответствующие выводы

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор литературы состоит из трех разделов. В первом и втором разделах данной главы рассматриваются гидрологические характеристики моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря, соответственно. Третий раздел посвящен истории исследования бактериопланктона моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря.

Годовой материковый сток в **море Лаптевых**, основной вклад в который вносят реки Лена ( $515 \text{ км}^3$  в год) и Хатанга ( $105 \text{ км}^3$  в год), составляет  $745 \text{ км}^3$  [Михайлов, 1977], что значительно меньше годового стока, поступающего в соседнее Карское море, сообщаемое с морем Лаптевым через пролив Вилькицкого. Считается, что северо-западная часть моря Лаптевых не испытывает сильного влияния впадающих в него рек. Поскольку в западной части моря Лаптевых сосредоточено не более 20% от его речного стока, гидрохимическая структура этой области в основном формируется под влиянием водных масс, поступающих из Арктического бассейна [Маккавеев и др., 2020]. Есть сведения, что иногда через пролив Вилькицкого на северо-западную часть моря Лаптевых распространяется влияние речного стока из Карского моря [Русанов и др., 1979; Carmack et al. 2015; Osadchiev et al. 2020], и что проникновение трансформированных речных вод в район пролива со стороны Карского моря [Смирнов, 1955] более вероятно, чем с востока.

Наиболее труднодоступным и наименее изученным районом Северного Ледовитого океана является **Восточно-Сибирское море**, западная часть которого подвержена сильному влиянию залива пресных вод рек Лены и Яны, а восточная область находится под влиянием залива тихоокеанских вод [Jones et. al., 1998]. Рельеф дна Восточно-Сибирского моря довольно однообразный, половина его акватории приходится на глубины менее 30 м, а глубины более 50

м занимают всего около 28% площади моря [Ветров и др., 2008]. Большую часть года Восточно-Сибирское море покрыто льдом, что ограничивает период, благоприятный для создания биологической продукции. Среднегодовой материковый сток в бассейн Восточно-Сибирского моря составляет около 250 км<sup>3</sup>. Сток реки Колымы составляет 132 км<sup>3</sup> в год, Индигирки – 59 км<sup>3</sup>, на остальные реки приходится около 25 км<sup>3</sup> [Gordeev, 2000]. Впадающие в Восточно-Сибирское море реки характеризуются повышенной концентрацией терригенного взвешенного вещества [Дриц и др., 2019].

Признаки активной бактериальной деятельности в водах Северного Ледовитого океана были впервые отмечены Исаченко Б.Л. [Исаченко, 1906]. Первая же количественная оценка микробной биомассы Арктических морей, сделанная Буткевичем В.С. во время высокоширотной экспедиции, датируется 1935 г. [Адров, 1996]. Комплексное исследование бактериопланктона моря Лаптевых было впервые проведено в сентябре 1989 и 1991 гг. в рамках международной исследовательской программы «SPASIBA» в восточной части шельфа от устья рек Лена и Яна [Saliot et al. 1996; Sorokin, Sorokin 1996]. Дальнейшие комплексные работы были проведены более чем десятилетие спустя в ходе экспедиции NABOS 2005 г. в области шельфа и континентального склона моря Лаптевых [Kellogg, Deming, 2009]. Сравнительный анализ состава сообществ свободноживущих и прикрепленных бактерий был описан для районов шельфа и континентального склона моря Лаптевых в 2005 г. [Kellogg, Deming, 2009]. В 2014 г. с конца августа по октябрь было проведено исследование бактериопланктона Усть-Оленекского, Усть-Ленского и Анисинско-Новосибирского районов моря Лаптевых [Копылов и др., 2016], в сентябре 2015 г. – комплексное исследование бактериопланктона восточной части моря Лаптевых от приустьевого района реки Лены до глубоководных районов шельфа [Косолапова и др., 2019]. В 2018 г. были проведены исследования таксономического разнообразия и метаболической активности микробных сообществ моря Лаптевых над полем метановых газовыделений и вне зоны разгрузки метановых сипов [Самылина и др., 2021]. Опубликованных материалов по бактериопланктону Восточно-Сибирского моря, помимо результатов, полученных в ходе экспедиции Института океанологии 2017 г. [Беззубова и др., 2020; Копылов и др. 2021], описываемых в данной диссертационной работе, автору найти не удалось.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использован материал, собранный автором в ходе двух экспедиций НИС «Академик Мстислав Келдыш» (АМК) 2017 и 2018 гг. (таблица 1, рисунок 1) в море Лаптевых и Восточно-Сибирское море, а также анализируются ранее опубликованные данные по бактериопланктону моря Лаптевых (рисунок 2).

Таблица 1. Районы экспедиционных исследований и объем собранного материала.

Рейс	Район	Период сбора материала	Число станций	Число проб
АМК-69	Эстуарные районы и шельф моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря	5–20 сентября 2017 г.	31	138
АМК-72	Внешний шельф и область континентального склона моря Лаптевых и пролив Вилькицкого	26 августа – 4 сентября 2018 г.	19	105

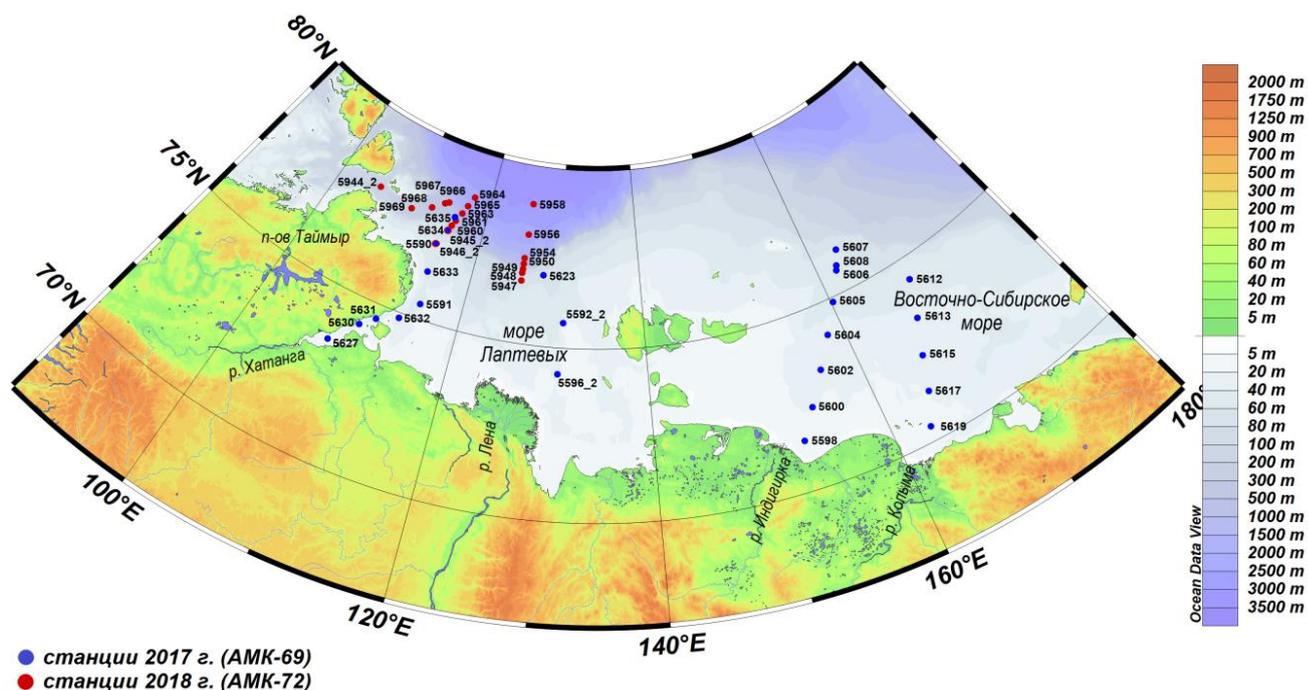


Рисунок 1. Карта отбора проб в сентябре 2017 года (АМК-69) и августе–сентябре 2018 года (АМК-72).

В вышеперечисленных экспедиционных исследованиях были также собраны данные по гидрофизическим характеристикам среды, гидрохимическим параметрам и концентрации хлорофилла “а” [Демидов и др., 2019; Демидов и др., 2020; Маккавеев и др., 2018; Маккавеев и др., 2020; Demidov et al., 2021; Флинт и др., 2018; Флинт и др., 2021].

Отбор проб осуществлялся 5-литровыми батометрами Нискина, прикрепленными к касетному пробоотборнику SBE 32. Гидрологические данные получали с помощью STD-зонда модели SBE 911 Plus, оснащенного кислородным датчиком и флуориметром.

Для учета общей численности бактерий (ОЧБ) пробы воды с разных горизонтов, выбранных на основании гидрофизического профиля, фиксировали нейтральным раствором формальдегида (с конечной концентрацией 1%) и окрашивали флуоресцентным красителем SYBR Green I в течение 15–30 минут. Пробы анализировали на проточном цитометре BD Accuri C6 (BD Bioscience) с использованием 480-нм лазера на скорости потока 14 мкл/мин. в течение 2 минут [Kamiya et al., 2007].

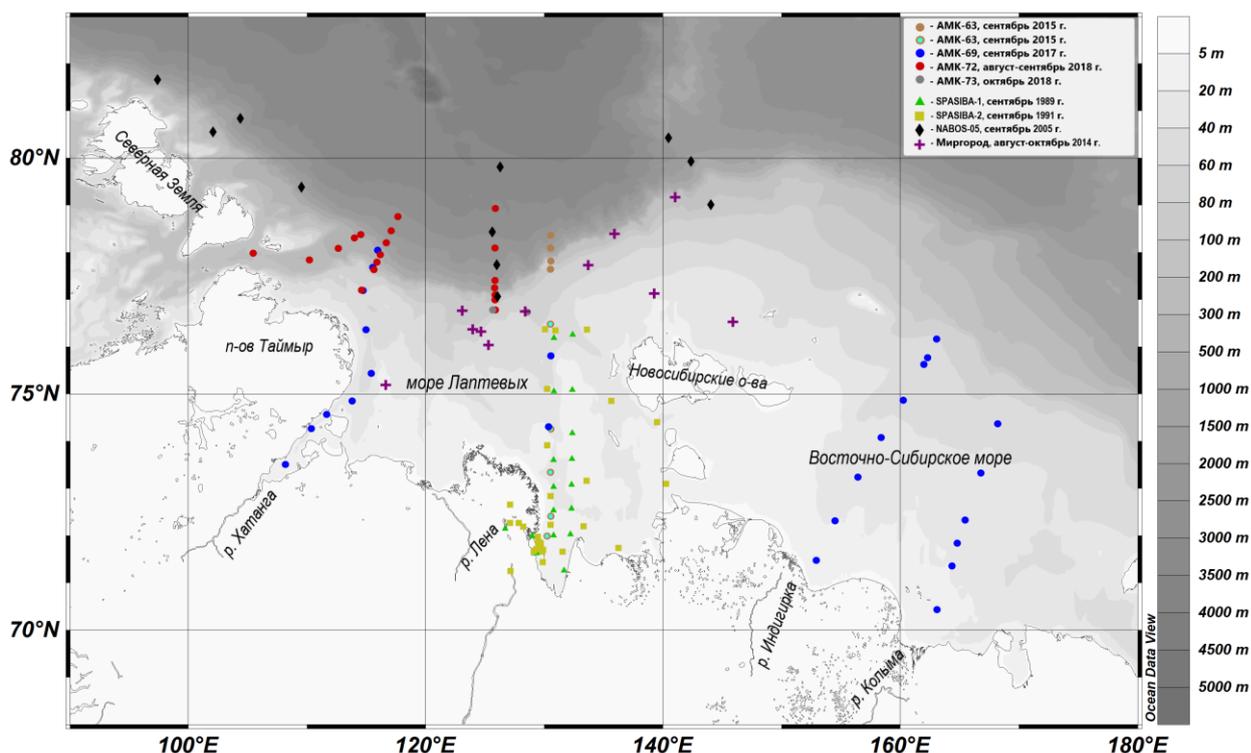


Рис. 2. Карта станций исследуемого района по собранному автором материалу и литературным данным.

Для более точной оценки численности бактериопланктона одновременно просчитывали фильтрат, пропущенный через фильтр с диаметром пор 0.2 мкм. ОЧБ разделяли на два кластера по интенсивности содержания флуоресценции как клетки с высоким содержанием ДНК (HDNA) и низким содержанием ДНК (LDNA). Субпопуляцию HDNA отделяли от LDNA на графике SSC (боковое рассеивание) против FL1 (прямое светорассеивание, 533/30BP) [Gasol et al., 1999]. Поскольку использованные методы учета обилия гетеротрофных прокариот не позволяют разделять домены архей и бактерий, в данной работе, при использовании терминов бактерии и бактериопланктон, подразумеваются оба домена. Тем не менее, стоит принять во внимание, что при анализе метагенома прокариот представители архей обнаружены не были.

Бактериальную биомассу в углеродных единицах рассчитывали исходя из размеров бактериальных клеток [Романова, Сажин, 2010], которые измеряли с помощью программы анализа изображений “Image-ScoreColor M”. Объем клеток рассчитывали по уравнению:

$$V = (w^2 \times \pi/4) \times (l - w) + (\pi \times w^3/6),$$

где  $V$  – объем клетки в мкм<sup>3</sup>, а  $w$  и  $l$  – ширина и длина клетки в мкм, соответственно [Felip et al. 2007].

Объем клеток трансформировали в углеродные единицы на основе следующей формулы:

$$\text{фгС/кл} = 133.754 \times V^{0.438}$$

где фгС/кл – содержание углерода в клетке в фг, а  $133.754 \times V^{0.438}$  – объем клетки в мкм<sup>3</sup> [Романова, Сажин, 2010].

Долю активно-дышащих бактерий определяли посредством подсчета клеток с активной электрон-транспортной цепью (ЭТЦ), экспонируя пробы с флуорохромом CTC (5-циано-2,3-дифенил тетразолиум хлорида) [Sherr et. al., 2010]. После окончания экспозиции пробы фиксировали нейтральным раствором формальдегида (финальная концентрация 1%), окрашивали флуорохромом DAPI, осаживали на черные ядерные фильтры с диаметром пор 0.2 мкм и замораживали до последующей обработки. Подсчет окрашенных клеток осуществляли при помощи люминесцентной микроскопии на микроскопе Leica DM 2500 при увеличении  $\times 1000$ : на длине волны 450–490 нм для учета CTC-окрашенных клеток, и в ультрафиолетовом излучении для подсчета общей численности бактерий, окрашенных DAPI.

Для учета бактериальных клеток ассоциированных с частицами (прикрепленных и агрегированных) в пробы воды после фиксации добавляли пиродифосфат натрия (0.001 M), инкубировали пробу при комнатной температуре в течение 15 минут, после чего подвергали воздействию ультразвука в течение двух 30-секундных интервалов с помощью ультразвукового гомогенизатора VCX 130 (Sonic and Materials) [Epstein, Rossel, 1995; Velji, Albright, 1986]. Время и амплитуда обработки проб были подобраны экспериментально. ОЧБ в подготовленных пробах и контрольных пробах, не подвергавшихся воздействию ультразвука, анализировали с помощью проточной цитометрии.

Оценка таксономического состава сообществ прокариот осуществлялась посредством метагеномного секвенирования 16S рНК V3–V4 (Illumina MiSeq 250PE). Пробы воды объемом 3.5–5 л были последовательно профильтрованы через: 60 мкм нейлонный фильтр для удаления крупных агрегатов. Прокариот, осевших 1 мкм фильтр, считали прикрепленными к взвеси; прошедших через 1.5 мкм поликарбонатный фильтр и осевших на 0.22 мкм картриджи Sterivex<sup>TM</sup> – свободноживущими. Криопробирки, содержащие 1.5 мкм фильтры, и 0.22 мкм фильтры в картриджах Sterivex<sup>TM</sup> фиксировали в буфере следующего состава: 50 mM Tris, 40 mM EDTA, 0.75 M сахара [Garneau et al., 2009], после чего замораживали в жидком азоте. Выделение ДНК было проведено с использованием силикатных колонок. Контроль качества полученной ДНК был проведен с помощью электрофореза в агарозном геле. Концентрация тотальной ДНК измерялась на приборе Qubit 3.0. Для оценки представленности бактериальных геномов и контроля отсутствия ПЦР-ингибиторов была осуществлена количественная ПЦР с праймерами на регион V3–V4 рНК на приборе Step One Plus (Applied Biosystems). Из входящего биоматериала были приготовлены библиотеки ДНК для секвенирования переменных регионов V3–V4 гена 16s рНК согласно протоколу Illumina. Подготовка образцов и запуск на MiSeq проводились по протоколам Illumina. Прочтения хорошего качества, среди которых отсутствуют химеры, были классифицированы при помощи инструмента RDPTools v2.11. Классификация прочтений проводилась в соответствии с базой

данных SILVA v119, с порогом сходства 95%.

Статистическая обработка данных проводилась в программах PAST 3.0, MS Excel 2010, Primer 6.1.6. Дисперсионный анализ (ANOVA) был применен для исследования таксономического разнообразия, где географическое расположение станций являлось группирующей переменной. Для анализа сходства состава сообществ использовали анализ главных компонент (PCA) и последовательный кластерный анализ на основе индекса сходства Брея-Кертиса. PCA, множественный линейный регрессионный анализ и ранговая корреляция Спирмена (уровень значимости  $p < 0.05$ ) были использованы для изучения влияния факторов среды на показатели, характеризующие бактериальное сообщество.

### ГЛАВА 3. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

**В сентябре 2017 г. в районе эстуария реки Хатанги и на прилежащем шельфе моря Лаптевых** на значительном расстоянии прослеживалось влияние материкового стока, затрагивавшее как поверхностный, так и придонный водные слои. Широтная протяженность ярко выраженного эстуарного фронта, характеризовавшегося положительной температурой и низкой соленостью, составляла приблизительно 30–40 км. Показатели ОЧБ в направлении от устья Хатанги к внешнему шельфу моря Лаптевых колебались в широком диапазоне от  $83 \times 10^3$  до  $1100 \times 10^3$  кл./мл (рис. 3.1); биомасса бактерий имела сходное распределение, варьируя в диапазоне от 0.5 до 7.6 мгС/м<sup>3</sup>. Среднее значение ОЧБ в данной области составляло  $470 \pm 98 \times 10^3$  кл./мл. По мере продвижения в открытое море отмечалось постепенное снижение общей численности и биомассы бактериопланктона, сопровождаемое увеличением солености. Значения ОЧБ более  $10^6$  кл./мл отмечались только в поверхностных водах приустьевой области при значениях солености 3–5 psu. Однако в верхнем 30-метровом станции 5635 над континентальным склоном при показателях солености 32–34 psu величины ОЧБ возрастали до более чем  $500 \times 10^3$  кл./мл, с максимумом  $996 \times 10^3$  кл./мл на глубине 15 м. Показатели биомассы также заметно возрастали в верхнем 75-метровом слое воды над континентальным склоном до 2.7–5.7 мгС/м<sup>3</sup> с максимумом на глубине 75 м ст. 5635. Доля клеток с активной ЭТЦ не превышала 1.6% при значениях солености более 22 psu, в приустьевых водах определение активной фракции бактериопланктона было затруднено из-за большого количества взвеси.

В столбе воды станции 5591/5591\_2 в области эстуария р. Хатанги (рис. 1) отмечалось практически полное отсутствие колебаний ОЧБ за 17-дневный период, прошедший между измерениями, что, скорее всего, объясняется отсутствием значительных изменений гидрологических показателей. В водах станции 5590/5590\_2 значения ОЧБ в поверхностном и придонном слоях возросли в полтора раза за 19-дневный период, но оставались неизменными

на прочих глубинах. При этом в верхнем 20-метровом слое вод данной станции отмечалось снижение и температуры, и солености.

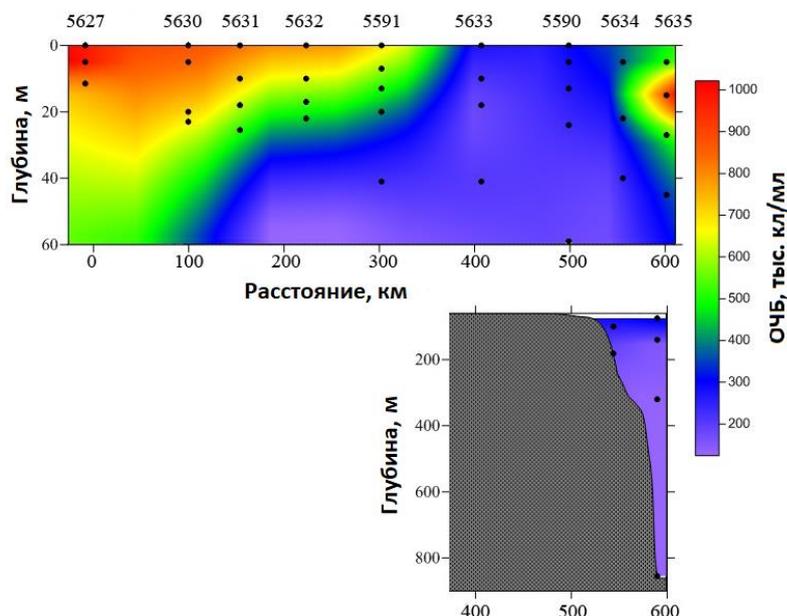


Рисунок 3.1. Распределение ОЧБ на разрезе от устья р. Хатанги в сентябре 2017.

Распределение бактериопланктона на разрезе от устья р. Хатанги в наибольшей степени зависело от колебаний солености (рис. 3.2).

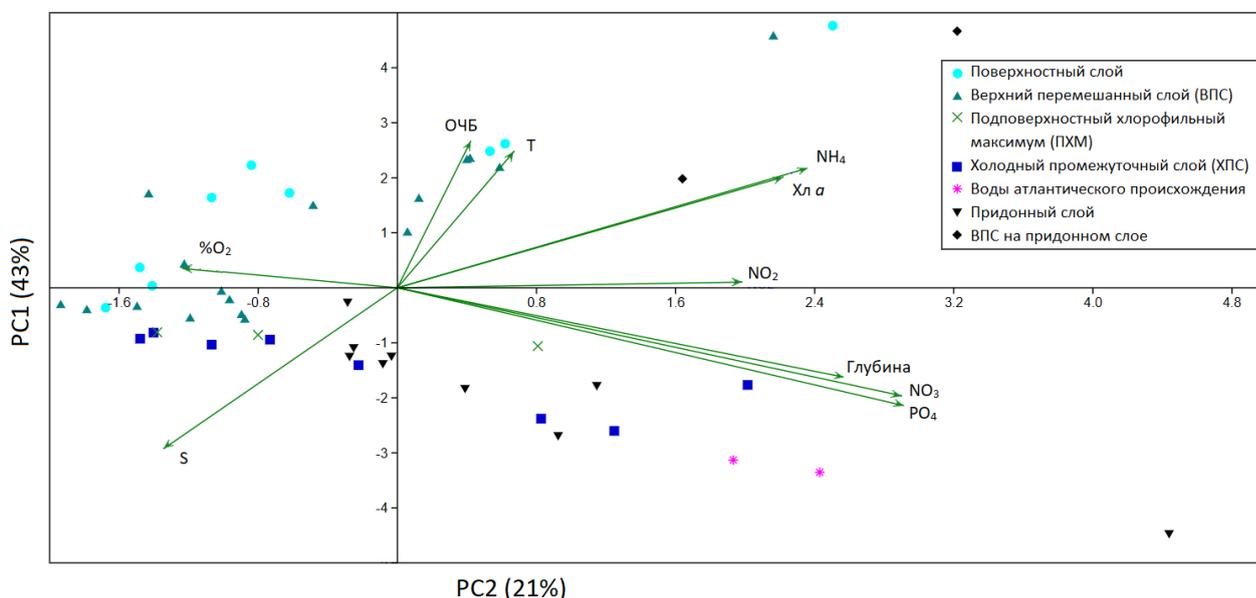


Рисунок 3.2 График на основе PCA, отражающий взаимосвязь между гидрологическими характеристиками и общей численностью бактерий на разрезе от эстуария р. Хатанги в сентябре 2017 г. Т – температура; S – соленость; %O<sub>2</sub> – степень насыщенности вод кислородом; PO<sub>4</sub> – концентрация фосфатов; NO<sub>3</sub> – концентрация нитратов; NO<sub>2</sub> – концентрация нитритов; NH<sub>4</sub> – концентрация аммония; ОЧБ – общая численность бактерий. Определение водных слоев моря подробно рассмотрено у [Флинт и др., 2018; Демидов и др., 2019].

Отрицательная корреляция была наиболее выражена между соленостью и биомассой бактерий ( $R=-0.84$ ), а также между соленостью и ОЧБ ( $R=-0.77$ ). Слабая отрицательная корреляция наблюдалась между содержанием растворенного неорганического фосфора и ОЧБ ( $R=-0.64$ ). Отмечалась положительная корреляция между ОЧБ и хл “а” ( $R=0.68$ ). Биомасса также положительно коррелировала с хл “а” ( $R=0.69$ ). Выраженного влияния температуры на распределение обилия бактериопланктона не отмечалось.

### Пространственно-временная изменчивость бактериопланктона в области плюма реки Лены осенью 2017 г.

В сентябре 2017 г. центральная и юго-восточная частях моря Лаптевых находились под влиянием мощного плюма р. Лены [Флинт и др., 2018]. Распределение солености было типичным для приустьевой области крупной реки: отмечался так называемый горизонтальный фронт. Соленость возрастала по мере удаления от дельты реки и увеличения глубины. Окисление органического вещества (ОВ) преобладало над процессами его синтеза во всем столбе воды, на что косвенно указывала степень насыщения вод кислородом, не достигавшая 100% даже в фотическом слое [Маккавеев и др., 2018]. Значения ОЧБ в верхнем 5-метровом слое вод убывали по мере отдаления от дельты Лены с  $10^6$  кл./мл до  $210 \times 10^3$  кл./мл (рис. 4.1).

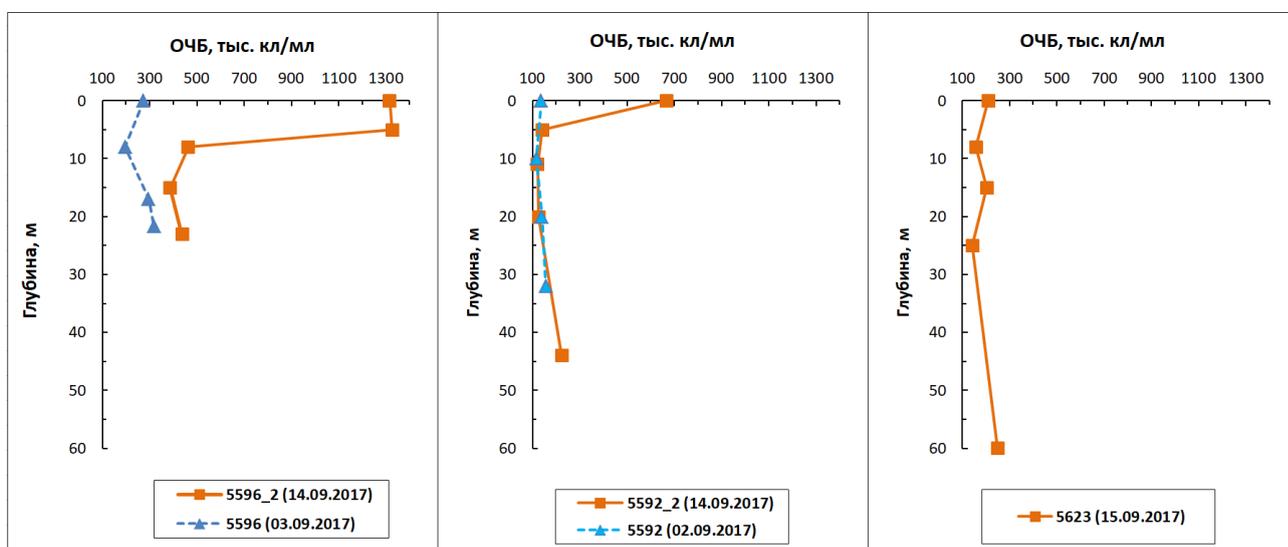


Рисунок 4.1 Колебания ОЧБ на шельфе моря Лаптевых в области влияния плюма реки Лены.

На самой удаленной от дельты р. Лены станции 5623 (рис. 1) наибольшие показатели ОЧБ отмечались в придонном слое вод. Измерение ОЧБ на станциях 5592 и 5596 с интервалом в 11–12 дней выявило увеличение численности бактериопланктона в верхнем 5-метровом слое более чем в 4 раза. Динамика показателя ОЧБ в глубинных слоях воды, в том числе в придонном слое, носила более консервативный характер: на ближайшей к дельте Лены станции 5596/5596\_2 ОЧБ на глубинах более 8 метров возрастала не более чем на  $10^3$  кл./мл. Столь

сильные колебания численности бактериопланктона в верхнем перемешанном слое, скорее всего, связаны с влиянием плюма р. Лены. Так на ст. 5596 за 11 дней соленость верхнего перемешанного слоя снизилась в 3 раза, а температура воды увеличилась с 3.7°C до 4.4°C. Концентрация взвешенного органического углерода (ВОУ) и хл “а” 14 сентября была примерно на порядок выше, чем 3 сентября [Drits et al., 2021].

Анализ главных компонент (рис. 4.2) и оценка ранговой корреляции Спирмена выявили, что наибольшее влияние на изменения ОЧБ оказывали концентрация в воде хл “а” и нитритов ( $R=0.76$  и  $R=0.71$ , соответственно). Соленость влияла на колебания ОЧБ только в поверхностном и верхнем перемешанном слоях воды ( $R=-0.97$ ).

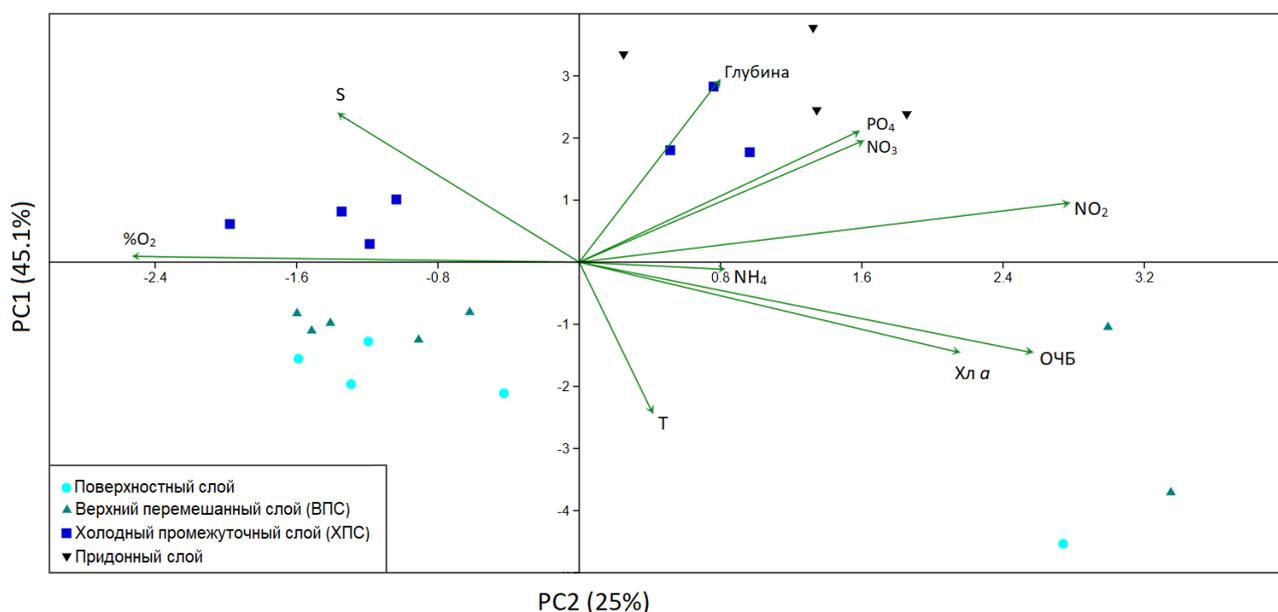


Рисунок 4.2. График на основе PCA, отражающий взаимосвязь между гидрологическими характеристиками и общей численностью бактерий на шельфе моря Лаптевых в сентябре 2017 г. Т – температура; S – соленость; %O<sub>2</sub> – степень насыщения вод кислородом; PO<sub>4</sub> – концентрация фосфатов; NO<sub>3</sub> – концентрация нитратов; NO<sub>2</sub> – концентрация нитритов; NH<sub>4</sub> – концентрация аммония; ОЧБ – общая численность бактерий. Определение водных слоев моря подробно рассмотрено у [Флинт и др., 2018].

### **Бактериопланктон в области внешнего шельфа и континентального склона моря Лаптевых осенью 2018 г.**

Осенью 2018 г. пространственное распределение бактериопланктона исследовалось на трех разрезах (рис. 1): вдоль каньона Вилькицкого и через континентальный склон западной (разрез Западный склон) и восточной (разрез Восточный склон) частей моря Лаптевых.

В конце августа – начале сентября 2018 г. плюм р. Хатанги не достигал области внешнего шельфа моря Лаптевых, граница его распространения была на 76° с.ш. [Tarasenko et al. 2021]. Низкая соленость, характерная для Обь-Енисейского плюма (<25 psu), в проливе Вилькицкого в период отбора проб также не отмечалась [Osadchiev et al. 2020]. Значения концентрации бактериопланктона на разрезе вдоль каньона Вилькицкого варьировали в

широких пределах от  $76 \times 10^3$  кл./мл до  $1327 \times 10^3$  кл./мл (рис. 5.1 а). На всех станциях разреза максимальные показатели ОЧБ для вертикального столба воды были ассоциированы с верхним 25-метровым слоем; по мере увеличения глубины постепенно уменьшалась численность бактериопланктона. Доля клеток с высоким содержанием ДНК варьировала от 24 до 51% (рис. 5.1. b), в распределении данного параметра не отмечалось выраженных закономерностей. Доля прикрепленных бактерий изменялась от 0 до 91%. Процент ассоциированных со взвесью бактерий в столбе воды имел тенденцию к снижению по мере увеличения глубины (рис. 5.2). Изменения ОЧБ на разрезе вдоль каньона Вилькицкого в августе–сентябре 2018 г. в наибольшей степени зависели от колебания солености ( $R=-0.90$ ) и концентрации ВОУ ( $R=0.68$ ).

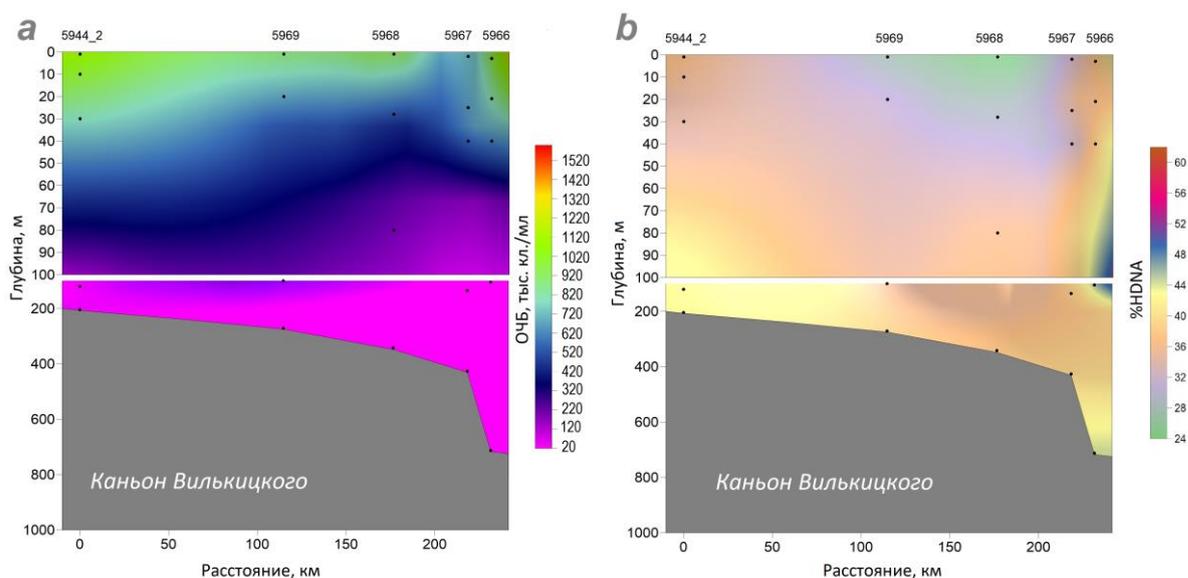


Рис. 5.1. Распределение ОЧБ (а) и доли клеток с высоким содержанием ДНК (b) на разрезе от пролива Вилькицкого до континентального склона западной части моря Лаптевых в августе–сентябре 2018 г.

ОЧБ в водах трех разрезов в области континентального склона моря Лаптевых положительно коррелировала с флуоресценцией ОВ ( $R=0.79$ ), концентрацией растворенного кислорода ( $R=0.81$ ) и ВОУ ( $R=0.81$ ), и отрицательно коррелировала с глубиной ( $R=-0.91$ ) и соленостью ( $R=-0.90$ ). Вклад бактерий ассоциированных со взвесью, и бактерий с высокой концентрацией ДНК увеличивался по мере роста глубины и солености (рис. 5.2).

На разрезе Западный склон величины ОЧБ изменялись в широком диапазоне от  $29 \times 10^3$  кл./мл до  $1600 \times 10^3$  кл./мл (рис. 5.3 а). Максимальные значения ОЧБ были приурочены к верхним слоям воды над континентальным склоном. Схожая картина отмечалась и для вариации ОЧБ на разрезе Восточный склон (рис. 5.4 а). На глубинах более 100 м значения численности бактериопланктона не превышали  $200 \times 10^3$  кл./мл на протяжении обоих разрезов. Биомасса на разрезе Западный склон, в отличие от ОЧБ, была выше на шельфовых станциях ( $1.20-6.67$  мгС/м<sup>3</sup>). Показатели биомассы бактерий были максимальными в верхнем слое воды и убывали по мере увеличения глубины на протяжении всего разреза. Доля бактериальных клеток

с активной ЭТЦ на самой северной станции разреза не превышала 2.1%. Доля прикрепленных (агрегированных) бактерий на разрезе Западный склон колебалась в широком диапазоне от 0 до 86%. Доля бактерий с высоким содержанием ДНК колебалась от 28% до 62%, их наибольший вклад отмечался в придонных водах наиболее глубоких станций (рис. 5.3 b) и по всей глубине на станции 5947 (рис. 5.4 b).

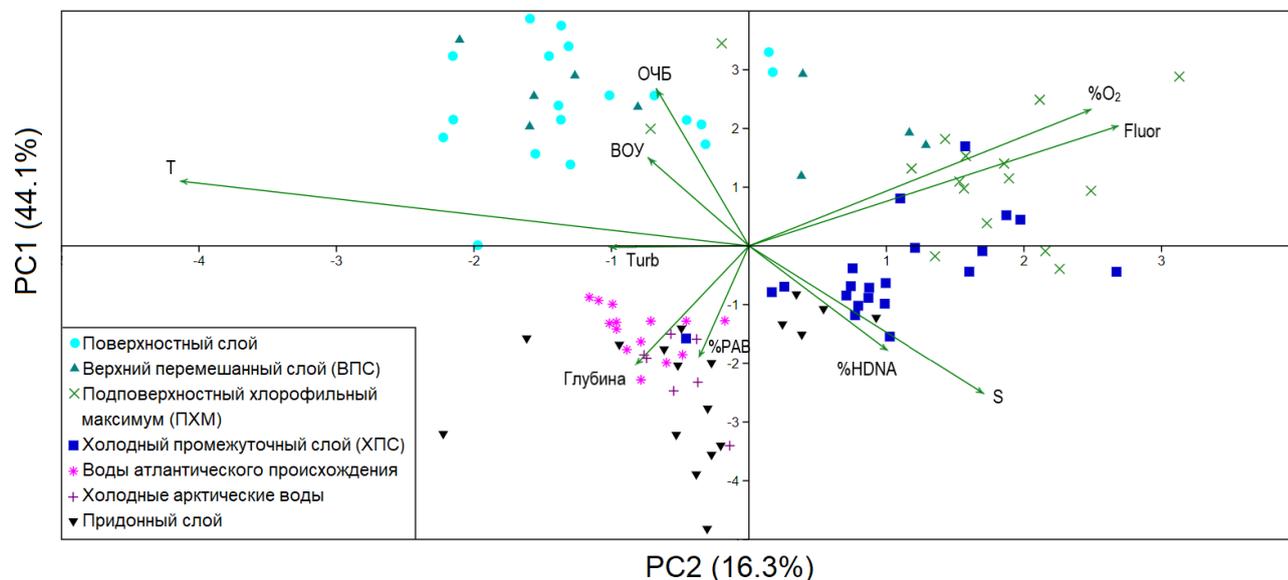


Рисунок 5.2 График на основе PCA, отражающий взаимосвязь между гидрологическими характеристиками и бактериальными параметрами на внешнем шельфе и в области континентального склона моря Лаптевых в августе–сентябре 2018 г. Н – глубина; Т – температура; S – соленость; O<sub>2</sub> – концентрация растворенного кислорода; Turb – мутность; Fluor – флуоресценция; POC – концентрация взвешенного углерода; PAB% – вклад бактерий ассоциированных со взвесью; ОЧБ – общая численность бактерий; hDNA% – доля бактерий с высоким содержанием ДНК. Определение водных слоев моря подробно рассмотрено у [Флинт и др., 2021; Демидов и др., 2019].

В шельфовой части разреза Восточный склон биомасса бактерий изменялась в диапазоне значений 0.84–4.38 мгС/м<sup>3</sup>. В значительно большей степени этот показатель варьировал в толще вод над континентальным склоном: 0.25–17.52 мгС/м<sup>3</sup>. Наибольшие величины биомассы бактерий были характерны для верхних 40–50 м воды, на глубинах более 100 м биомасса бактерий составляла не более 1 мгС/м<sup>3</sup>. Доля фракции бактериопланктона с активной ЭТЦ не превышала 1%. Доля прикрепленных бактерий на разрезе Восточный склон варьировала в широком диапазоне от 0 до 94%, достигая максимальных значений (>80%) на глубинах более 500 м.

Оценка кратковременной изменчивости ОЧБ проводилась на двух станциях в области шельфа моря Лаптевых (5945/5945\_2 и 5946/5946\_2) и на станции в проливе Вилькицкого (5944/5944\_2) (рис. 2). В проливе Вилькицкого за 19-дневный период отмечался двукратный рост концентрации бактериопланктона в верхнем 30-метровом слое воды; значения ОЧБ на глубинах 120–205 м оставались неизменными. За неделю прошедшую между измерениями ОЧБ

на двух станциях в области внутреннего шельфа моря Лаптевых значения ОЧБ в поверхностном слое воды увеличились в два раза. В верхнем 10-метровом слое воды на станции 5946/5946\_2 отмечалось четырехкратное увеличение ОЧБ с  $322 \times 10^3$  до  $1288 \times 10^3$  кл./мл. На глубинах более 15 м показатель общей численности бактериопланктона оставался практически неизменным для обеих станций в исследованный промежуток времени.

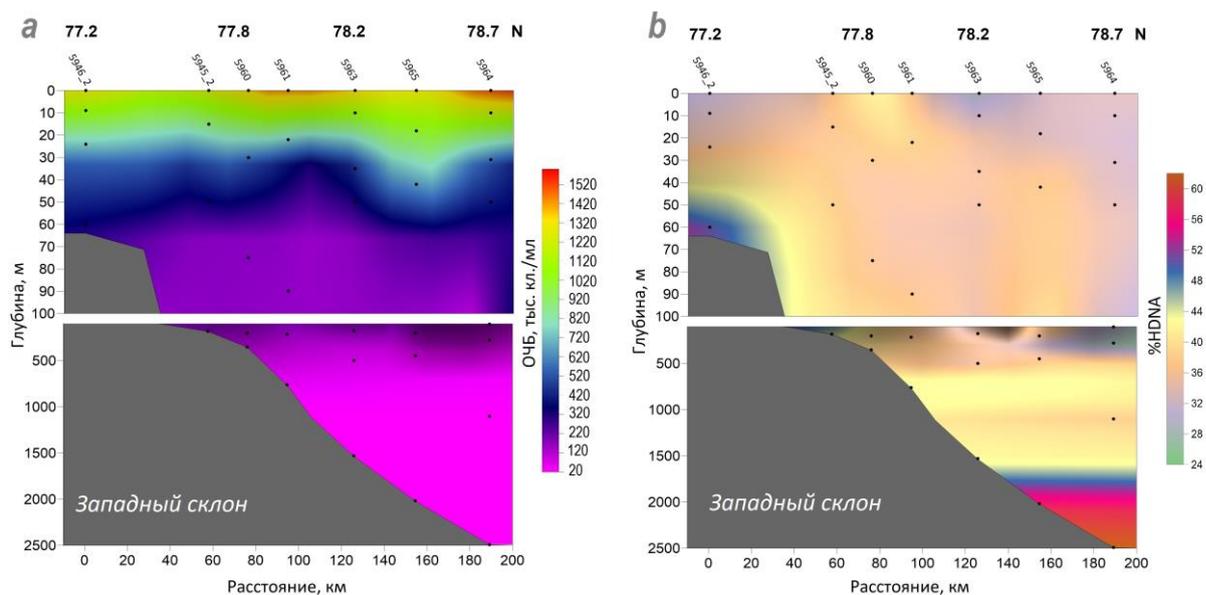


Рисунок 5.3 Распределение ОЧБ (а) и доли клеток с высоким содержанием ДНК (б) на разрезе Западный склон в море Лаптевых в августе–сентябре 2018 г.

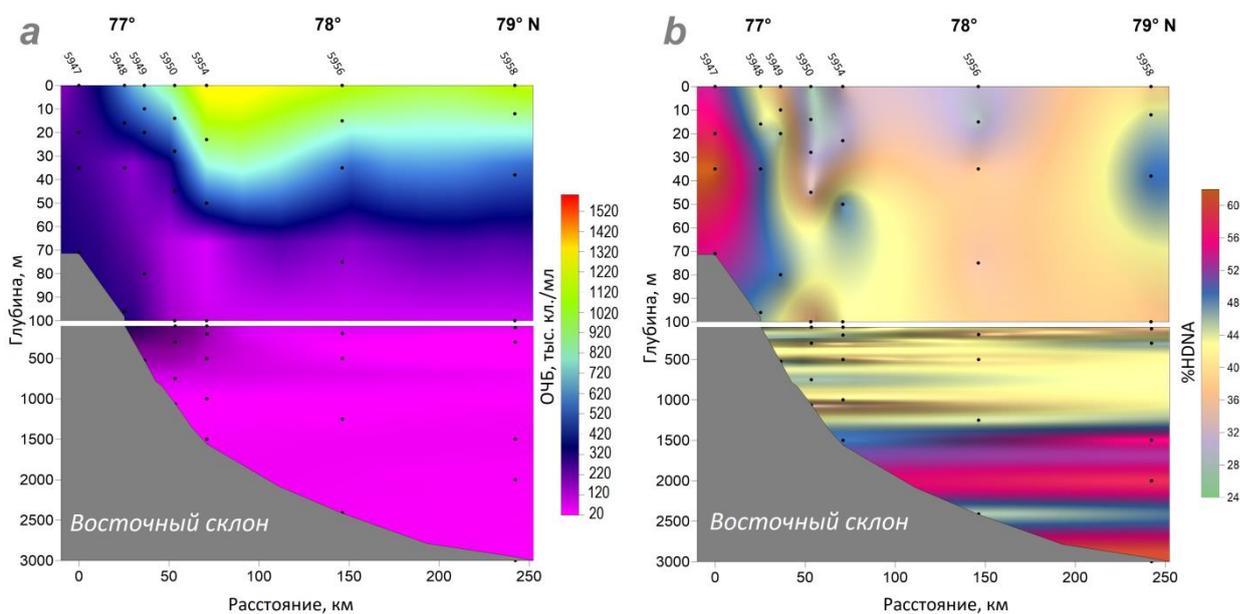


Рисунок 5.4 Распределение ОЧБ (а) и доли клеток с высоким содержанием ДНК (б) на разрезе Восточный склон в море Лаптевых в августе–сентябре 2018 г.

Таким образом, наибольшие значения обилия бактериопланктона моря Лаптевых были характерны для верхнего 30 метрового водного столба приустьевых районов и области над

континентальным склоном. Предположительные причины высоких количественных показателей бактериопланктона глубоководных районов моря Лаптевых – апвеллинги богатых биогенами вод, вызванные приливно-отливными течениями и течениями вдоль кромки шельфа [Cota et al. 1996; Flint et al. 2002; Springer et al. 1996]. Пространственная и вертикальная изменчивость численности и биомассы бактерий определялась изменениями солености и концентрации хлорофилла “а”.

#### **ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА ВОСТОЧНО-СИБИРСКОГО МОРЯ**

##### **Пространственное распределение и активность бактериопланктона в области эстуария Индигирки и прилежащего шельфа в сентябре 2017 г.**

В период отбора материала район исследований находился под масштабным влиянием речного стока р. Индигирки. Температура воды поверхностного слоя устойчиво снижалась по направлению к внешнему шельфу Восточно-Сибирского моря. Опресненный поверхностный слой распространялся от дельты р. Индигирки на расстояние 250–300 км. Влияние материкового стока проявилось, прежде всего, в высоких концентрациях взвешенного вещества и ВОУ в столбе воды на приустьевой станции, в разы превышающих величины на ст. 5606 [Дриц и др., 2019].

Показатели ОЧБ на разрезе от реки Индигирки к внешнему шельфу варьировали в диапазоне от  $84 \times 10^3$  до  $16 \times 10^3$  кл./мл. Среднее значение ОЧБ составляло  $428 \pm 133 \times 10^3$  кл./мл. Значения, превышающие  $10^6$  кл./мл, были обнаружены только на приустьевых станциях. Максимальные значения ОЧБ были приурочены к слою воды под пикноклином ближайшей к устью реки ст. 5598. По мере удаления от устья реки ОЧБ снижалась, достигая минимальных значений (менее  $100 \times 10^3$  кл./мл) в слое воды над пикноклином ст. 5605, на границе солености 29. Показатели биомассы уменьшались с 5.2–30.7 мгС/м<sup>3</sup> в приустьевых районах со значениями солености 15.1–25.1 до 0.9–2.6 мгС/м<sup>3</sup> при показателях солености более 26, и снова возрастали на станции 5607 в области кромки шельфа, где величина биомассы в среднем для столба воды составляла  $3.7 \pm 0.1$  мгС/м<sup>3</sup>. Клетки с активной ЭТЦ удалось обнаружить только в верхнем 30-метровом слое самой северной и ближайшей к кромке льда станции 5607 (рис. 2), где активная фракция бактериопланктона составляла 1.3–3%.

Анализ ранговой корреляции Спирмена выявил отрицательную корреляцию между биомассой бактерий и степенью насыщения вод кислородом ( $R=-0.70$ ) и положительную корреляцию между ОЧБ и концентрацией аммиака ( $R=0.67$ ). РСА выявил тенденцию роста ОЧБ по мере увеличения концентрации хл “а” (рис. 6.2).

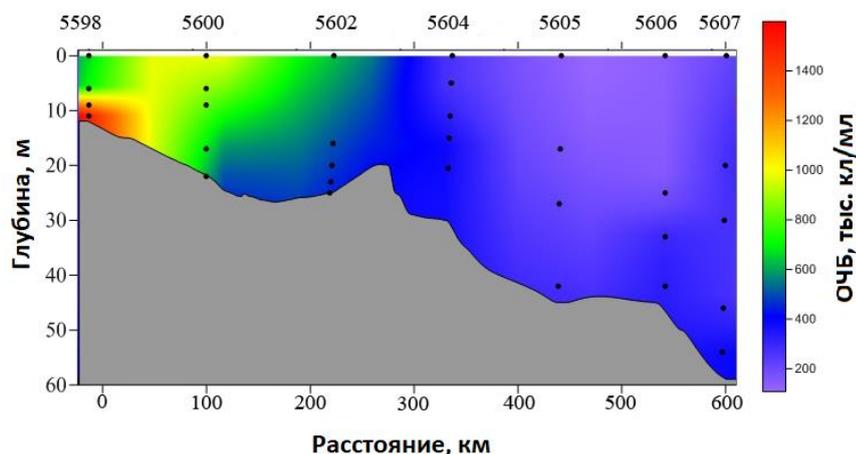


Рисунок 6.1 Распределение бактериопланктона на разрезе от эстуария реки Индигирки к внешнему шельфу в сентябре 2017.

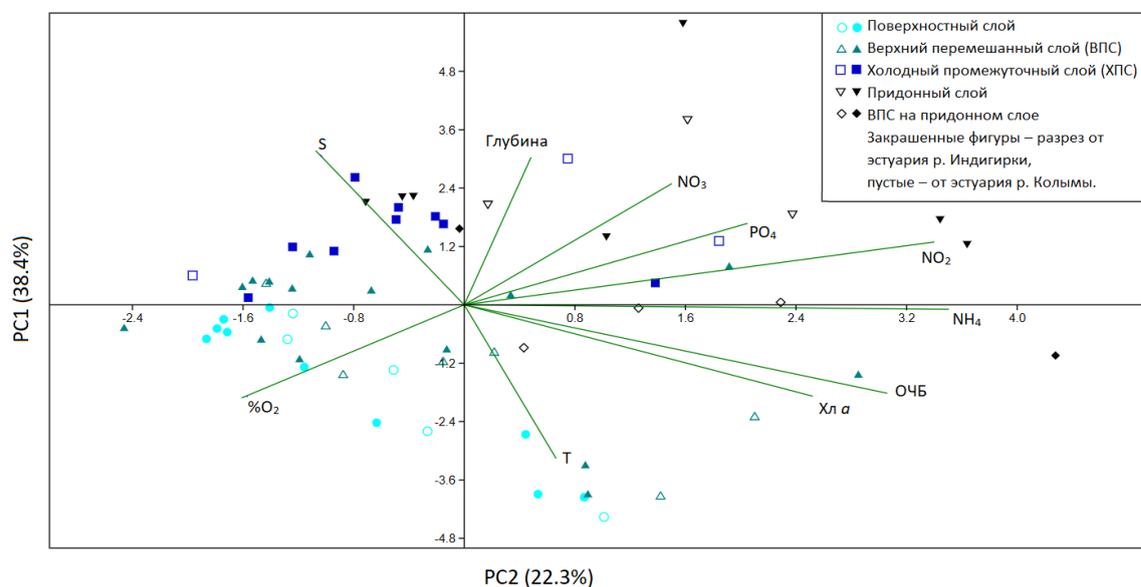


Рисунок 6.2 График на основе PCA, отражающий взаимосвязь между гидрологическими характеристиками и общей численностью бактерий в Восточно-Сибирском море в сентябре 2017 г. T – температура; S – соленость; %O<sub>2</sub> – степень насыщения вод кислородом; PO<sub>4</sub> – концентрация фосфатов; NO<sub>3</sub> – концентрация нитратов; NO<sub>2</sub> – концентрация нитритов; NH<sub>4</sub> – концентрация аммония; OЧБ – общая численность бактерий. Определение водных слоев моря подробно рассмотрено у [Флинт и др., 2018; Wang et al., 2021].

Оценка кратковременной изменчивости OЧБ на разрезе от устья р. Индигирки проводилась на двух станциях: 5602/5602\_2 и 5606/5606\_2 (рис. 1) с разницей в 4–5 дней. На станции 5602/5602\_2, находящейся в области влияния пресноводного стока, за 5-дневный период, прошедший между измерениями, значения OЧБ в поверхностном слое воды возросли в два раза. На глубинах более 10 м значения OЧБ оставались практически неизменными. На более удаленной от устья реки станции 5606/5606\_2 отмечались колебания OЧБ в пределах 10<sup>5</sup> раз.

### Пространственное распределение и активность бактериопланктона на разрезе от устья реки Колымы до внешнего шельфа Восточно-Сибирского моря в сентябре 2017.

В период наблюдений вблизи устья реки Колымы отмечалось существенное опреснение поверхностного слоя воды. Температура на разрезе от устья р. Колымы убывала с увеличением глубины и по мере продвижения на север. Соленость, минимальные значения которой отмечались в поверхностных водах приустьевой станции, возрастала по мере удаления от устья реки. Диапазон значений обилия бактериопланктона на разрезе от устья реки Колымы был существенно меньше, чем в районе влияния стока реки Индигирки. Показатели ОЧБ варьировали от  $104 \times 10^3$  до  $995 \times 10^3$  кл./мл, составляя в среднем  $439 \pm 111 \times 10^3$  кл./мл. ОЧБ достигала наибольших величин в более теплом опресненном слое поверхностной воды на самой южной станции разреза и постепенно снижалась по мере продвижения от внутреннего шельфа к внешнему. Бактериальная биомасса, значения которой в столбе воды варьировали от 9.9 до 36 мгС/м<sup>3</sup>, была максимальной на ближайшей к устью Колымы станции. Значения биомассы также снижались по мере продвижения к внешнему шельфу, вплоть до минимальных показателей 0.6–0.9 мгС/м<sup>3</sup> в поверхностных водах самой северной станции разреза 5612. Доля клеток с активной электрон-транспортной цепью в приустьевой зоне не превышала 1%, тогда как в мористой части разреза достигала 8%.

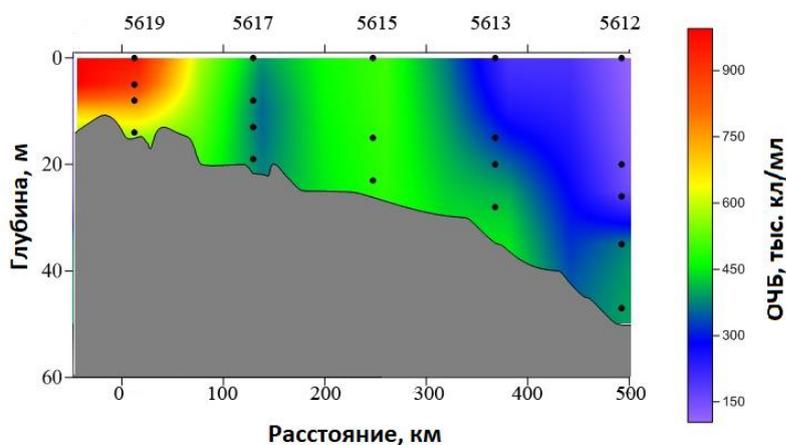


Рисунок 6.3. Распределение бактериопланктона на разрезе от устья реки Колымы до внешнего шельфа Восточно-Сибирского моря в сентябре 2017.

На разрезе от устья р. Колымы не отмечалось влияния солености и температуры на распределение обилия бактерий (рис. 6.2). Наблюдалась тесная положительная корреляция как между биомассой бактерий и хл “а”, так и между ОЧБ и хл “а” ( $R=0.91$  и  $R=0.80$ , соответственно).

Таким образом, диапазоны показателей численности и биомассы бактериопланктона Восточно-Сибирского моря были схожи со значениями, характерными для осеннего сезона других арктических морей. Максимальные значения количественных характеристик

бактериопланктона были приурочены к приустьевым зонам и кромке шельфа. Вертикальное распределение ОЧБ и биомассы отличалось от типичного, при котором отмечается уменьшение численности и биомассы по мере увеличения глубины.

## ГЛАВА 5. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ПРОКАРИОТ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

Для оценки таксономического разнообразия сообществ свободноживущих прокариот проводился отбор проб в десяти максимально различающихся по своим гидрологическим характеристикам районах (рисунок 7.1). Для анализа были выбраны точки в глубоководных районах над континентальным склоном моря Лаптевых, поверхностном и придонном слоях шельфа моря Лаптевых. Для сравнения состава сообществ прокариот были также отобраны пробы в соседнем Карском море, а для оценки влияния залива карскоморских вод на состав сообщества – в поверхностном и придонном слоях пролива Вилькицкого.

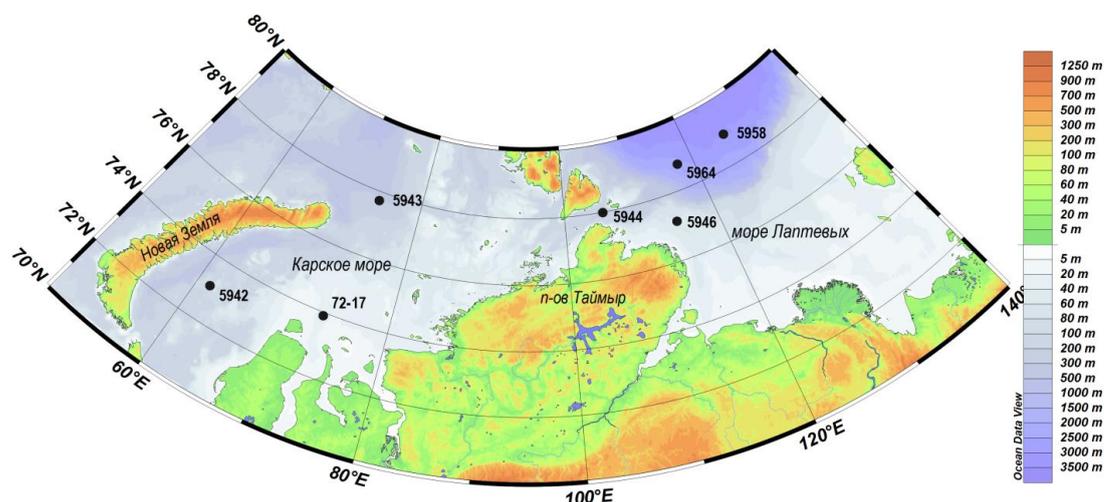


Рисунок 7.1 Карта-схема расположения точек отбора проб для анализа разнообразия сообществ свободноживущих прокариот.

Всего были определены представители 191 рода, относящихся к 37 классам и 15 типам. Анализ основных компонент выявил 69.9% дисперсии сообществ свободноживущих прокариот, описываемых первым (48.1%) и вторым (21.8%) главными компонентами (рис. 7.2). Согласно множественному линейному регрессионному анализу только PC1 определялся переменными факторами среды, а PC2 – нет. Согласно расчету ранговой корреляции Спирмена, температура и рН были факторами среды в наибольшей степени коррелирующими с PC1 и PC2 ( $R = -0.89$  и  $-0.80$ , соответственно). Хорошо выраженная корреляция также отмечалась между PC1 и соленостью ( $R = 0.76$ ). Концентрация фосфатов и нитратов положительно коррелировала с PC1 ( $R = 0.83$  и  $0.84$ , соответственно).

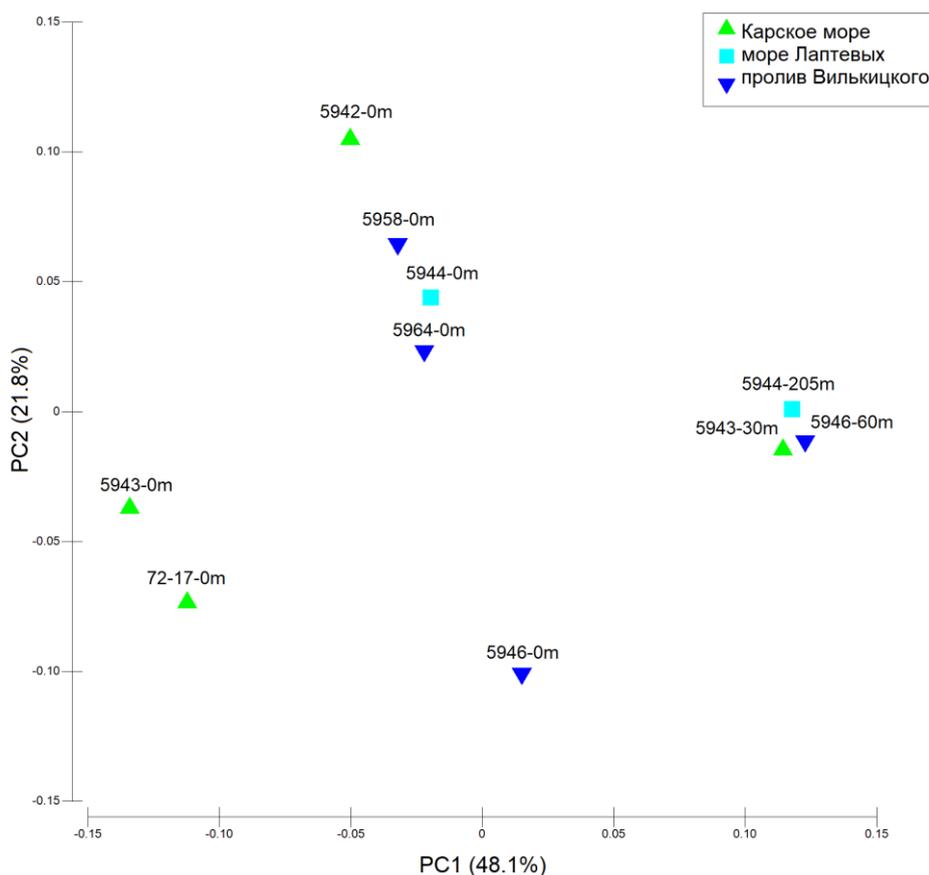


Рисунок 7.1 График на основе PCA, описывающий сходство сообществ свободноживущих бактерий. 69,9% дисперсии бактериального сообщества объяснялось первым и вторым главными компонентами (PC): 48,1% для PC1 и 21,8% для PC2. Маркровка точек отбора соответствует району: ▲ – Карское море, ■ – пролив Вилькицкого, ▼ – море Лаптевых.

Представители классов *Alpha*- и *Gammaproteobacteria* преобладали практически во всех водных слоях и во всех исследуемых районах. Заметный вклад также вносили представители класса *Flavobacteriia* (рис. 7.3). Доминирование вышеперечисленных классов на всех горизонтах и во всех районах, где были отобраны пробы, объясняется их разнообразием, метаболической универсальностью и высокой адаптивностью к широкому спектру условий [Elifantz et al., 2007]. Также на всех станциях встречались представители *Betaproteobacteria*, *Acidimicrobiia*, *Cyanobacteria* и *Bacilli*. В поверхностном слое вод в области выноса рек (станции 72-17 и 5943) значительный вклад вносили представители класса *Actinobacteria* – характерные представители пресных водоемов [Goodfellow, Williams, 1983]. В области выноса рек, и континентального склона возрастала доля представителей класса *Cytophagia*, способных усваивать высокомолекулярные органические соединения, такие как хитин и внеклеточные полимеры [Elifantz et al., 2007]. Представители архей обнаружены не были. Цианобактерии вносили наибольший вклад в микробное сообщество поверхностных вод, их доля не превышала 1.4%, что ожидаемо, учитывая, что цианобактерии не доминируют в сообществах пикофитопланктона высоких широт [Murphy and Haugen 1985; Li et al. 2013].

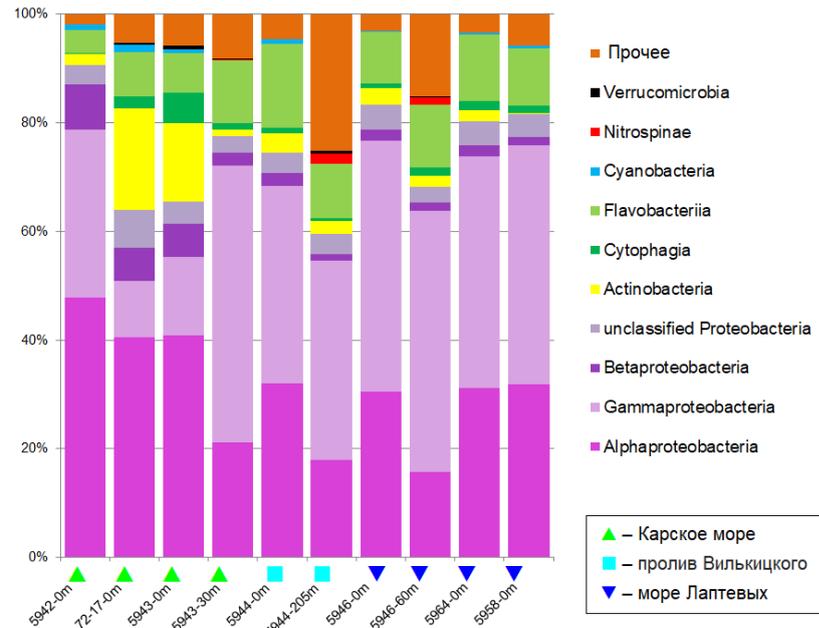


Рисунок 7.2 Гистограмма, отражающая процентное соотношение преобладающих таксонов сообщества свободноживущих прокариот.

Анализ сходства сообществ на основании индекса Брея-Кертиса позволил выделить три кластера (сходство  $<60\%$ ), на которые распределялись сообщества исследованных районов: сообщества *поверхностных солоноватых вод*, сообщества *придонных вод* и сообщества *поверхностных морских вод* (рис. 7.3). Сообщества двух поверхностных солоноватоводных станций (5943 и 72-17) отличались в наибольшей степени (сходство  $<50\%$ ). Среди станций поверхностных морских вод максимально отличалась станция в юго-западной части Карского моря (5942).

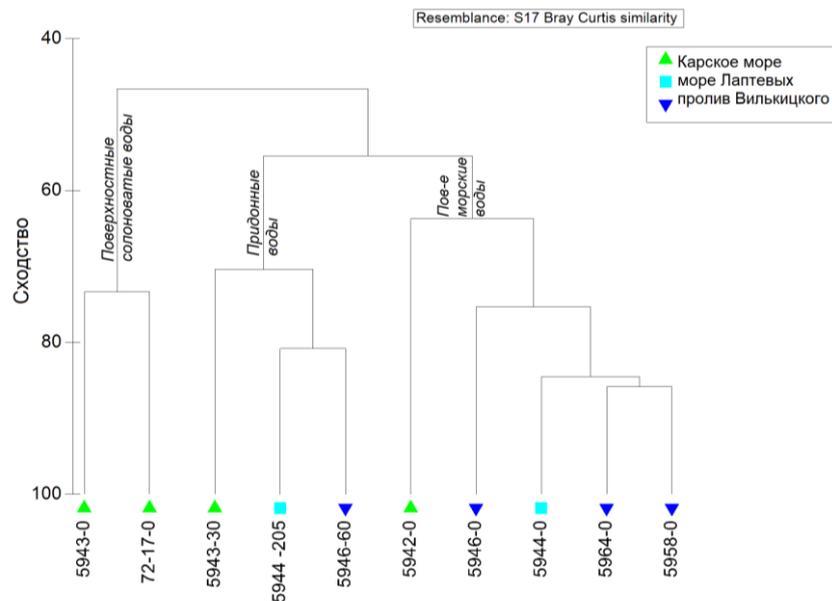


Рисунок 7.3 Дендрограмма сходства сообществ свободноживущих прокариот различных районов Сибирской Арктики в августе–сентябре 2018.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для исследованной акватории моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря была характерна выраженная пространственная изменчивость показателей обилия бактериопланктона. В море Лаптевых для наиболее изменчивого верхнего перемешанного слоя воды (15–30-метров) полученные результаты позволяют выделить по количественным характеристикам бактериопланктона следующие области:

- Область эстуария Хатанги и дельты Лены и прилежащего шельфа с высокими значениями ОЧБ (до 1.3 млн. кл./мл).
- Шельфовую область с невысокими показателями численности бактериопланктона (до 500 тыс. кл./мл).
- Область над континентальным склоном на северо-западе моря Лаптевых и в проливе Вилькицкого с самыми высокими значениями численности бактерий (до 1.6 млн. кл./мл).

Для нижележащих слоев воды было характерно снижение обилия бактериопланктона по мере увеличения глубины. Предположительные причины высоких количественных показателей бактериопланктона глубоководных районов моря Лаптевых – апвеллинги богатых биогенами вод, вызванные приливно-отливными течениями и течениями вдоль кромки шельфа.

В Восточно-Сибирском море максимальные значения обилия бактериопланктона (от 1 до 1.6 млн. кл./мл) отмечались в поверхностном и придонном слоях воды приустьевых районов. В шельфовой области показатели ОЧБ не превышали 550 тыс. кл./мл. И на шельфе, и в приустьевых областях вертикальное распределение бактериопланктона также отличалось от наблюдаемого в море Лаптевых и других арктических морях, что, вероятно, связано с особенностями Восточно-Сибирского моря, для мелководного шельфа которого характерна термическая конвекция и перемешивание водной толщи.

Различия в составе свободноживущих бактериальных сообществ были ассоциированы не столько с географическим положением, сколько с водными слоями (поверхностными и придонными) и их гидрологическими характеристиками. Хотя в сообществах всех исследованных участков доминировали одни и те же группы (*Gamma*- и *Alphaproteobacteria*, а также *Flavobacteriia*), отличался вклад таксонов всех уровней. Представители архей не были обнаружены ни в одном из исследованных районов.

## ВЫВОДЫ

1. Обилие бактериопланктона моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря характеризуется выраженной пространственной изменчивостью и различиями в распределении численности и биомассы между морями.

- Наибольшие значения численности и биомассы бактерий моря Лаптевых были приурочены к верхнему 30-метровому слою вод в области влияния речного стока и над континентальным склоном. Показатели общей численности бактериопланктона, превышавшие миллион клеток в мл, отмечались только на ближайшей к устью р. Хатанги станции, а также в верхнем перемешанном слое и слое подповерхностного хлорофильного максимума над континентальным склоном.
- Максимальные значения количественных характеристик бактериопланктона Восточно-Сибирского моря были также приурочены к приустьевым зонам эстуарных районов и кромке шельфа, однако вертикальное распределение ОЧБ и биомассы не соответствовало типичному для арктических морей с уменьшением численности и биомассы бактерий по мере увеличения глубины.
- Максимальные значения биомассы бактериопланктона Восточно-Сибирского моря были приурочены к различным водным слоям приустьевых станций и на порядок превосходили наибольшие показатели биомассы, полученные в различных районах моря Лаптевых.

2. Определяющее влияние на распределение количественных показателей бактериопланктона моря Лаптевых оказывала соленость и концентрация хлорофилла “а” (или интенсивность флуоресценции для глубоких вод). Однако в Восточно-Сибирском море колебание количественных характеристик бактериопланктона достоверно коррелировали только с концентрацией хлорофилла “а”.

3. Низкие показатели дыхательной активности бактерий были отмечены в обоих морях (максимальные значения <8% зафиксированы в верхнем слое вод на шельфе Восточно-Сибирского моря).

4. Хотя в сообществах прокариот всех исследованных районов доминировали *Gamma*proteobacteria, *Alpha*proteobacteria, и *Flavobacteriia*, наблюдаемые на всех таксономических уровнях различия позволяют разделить сообщества на три кластера: сообщества поверхностных солоноватых вод, сообщества придонных вод и сообщества поверхностных морских вод.

5. Оценка кратковременной динамики ОЧБ на отдельных станциях (6 до 20 дней) показала, что наибольшая лабильность характерна для обилия бактериопланктона верхнего перемешанного слоя воды. Меньшие колебаниями ОЧБ отмечались в придонном слое, и почти полное отсутствие изменений для остального столба воды.

## СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в рецензируемых журналах, входящих в международные базы данных Scopus или Web of Science и из Перечня изданий, рекомендованных ВАК:

1. **Беззубова Е.М., Романова Н.Д.** Бактериопланктон эстуарных районов восточной Арктики // Процессы в геосредах. 2018. № 3(17). С. 25–26.
2. **Беззубова Е.М., Селиверстова А.М., Замятин И.А., Романова Н.Д.** Гетеротрофный бактериопланктон шельфа моря Лаптевых и Восточно-Сибирского моря в области влияния пресноводного стока // Океанология. 2020. Т. 60. № 1. С. 74–86. <https://doi.org/10.31857/S0030157420010025>
3. **Lobus N.V., Bezzubova E.M., Litvinyuk D.A.** 2020. Experimental data on bacterial abundance and morphological changes in copepod carcasses during their decomposition (in vitro) // Data in Brief. 2020. 30:105563. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2020.105563>
4. **Романова Н.Д., Болтенкова М.А., Полухин А.А., Беззубова Е.М., Щука С.А.** Гетеротрофный бактериопланктон эстуария Оби в вегетационный сезон: пространственная и временная изменчивость // Океанология. 2022. Т. 62. № 3. С. 428–438. <https://doi.org/10.31857/S0030157422030108>
5. **Bezzubova E.M., Romanova N.D., Kodryan K.V., Torgunova N.I., Shchuka A.S.** Data on the heterotrophic bacterioplankton and concurrent environmental characteristics in the outer shelf and slope area of the Laptev Sea (Arctic Ocean) // Data in Brief. – 2023. – С. 109697. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2023.109697>
6. **Романова Н.Д., Болтенкова М.А., Беззубова Е.М.** Бактериопланктон западной части Карского моря // Океанология – в печати.

Публикации в монографиях, материалах конференций

1. **Флинт М.В., Арашкевич Е.Г., Артемьев В.А., Баранов Б.В., Беззубова Е.М. и др.** Экосистемы морей Сибирской Арктики. Материалы экспедиционных исследований 2015 и 2017 гг. М.: ИО РАН, 2018. 232 с.
2. **Bezzubova E.M., Romanova N.D.** Bacterioplankton of East Arctic shelf seas // Proceedings of VII Conference: Marine Research and Education (MARESEDU-2018), Moscow, Russia. 2019. P. 616–619.
3. **Беззубова Е.М., Романова Н.Д.** Бактериопланктон области материкового склона моря Лаптевых в сентябре 2018 г. // Комплексные исследования Мирового океана. Материалы IV Всероссийской научной конференции молодых ученых. 2019. С. 203–204.
4. **Романова Н.Д., Беззубова Е.М.** Свободноживущие и прикрепленные прокариоты Карского моря и моря Лаптевых // Труды IX Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2020)», Москва, Россия. 2020. С. 143–145.
5. **Флинт М.В., Анисимов И.М., Арашкевич Е.Г., Артемьев В.А., Беззубова Е.М. и др.** Экосистемы Карского моря и моря Лаптевых: экспедиционные исследования 2016 и 2018 гг. Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН. М.: Ерхова И.М., 2021. 368 с.
6. **Беззубова Е.М., Романова Н.Д.** Таксономический состав бактериального сообщества глубоководных районов моря Лаптевых // Комплексные исследования Мирового океана. Материалы VI Всероссийской научной конференции молодых ученых, Москва, Россия. 2021. С. 230–231.