

Научная статья
УДК 579.68 (268.45)
doi:10.37614/2949-1185.2024.3.3.003

КОМПОНЕНТЫ МИКРОБНОЙ ПИЩЕВОЙ СЕТИ В ПЕЛАГИАЛИ ФЬОРДОВ О. ЗАПАДНЫЙ ШПИЦБЕРГЕН В СОВРЕМЕННЫХ КЛИМАТИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

**Марина Павловна Венгер¹, Татьяна Ивановна Ширококолобова¹,
Татьяна Михайловна Максимовская^{1,2,3}, Марина Александровна Болтенкова¹,
Анастасия Владимировна Ващенко¹**

¹Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия
venger@mmbi.info

²Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, г. Москва, Россия

³Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

Аннотация

Изучена пространственная изменчивость количественных показателей прокариот и вирусоподобных частиц в акваториях трех арктических фьордов с учетом структуры их водных масс в летний период. Установлено, что средняя численность и биомасса прокариот в мезотрофных поверхностных водах (соответственно, 0.60 млн кл/мл и 28.64 мг/м³) превосходила значения в расположенных глубже олиготрофных водах – промежуточных (0.33 млн кл/мл и 16.82 мг/м³) и зимних (0.32 млн кл/мл и 19.72 мг/м³). Обилие вирусоподобных частиц в разных трофических условиях положительно коррелирует с параметрами сообществ прокариот и в выделенных водных массах в среднем составляет 1.01 млн, 0.09 млн и 1.31 млн в 1 мл соответственно. Рассмотрены факторы, определяющие распределение наиболее массовых представителей микробной пищевой сети и характер их взаимодействия.

Ключевые слова:

вирусные частицы, прокариоты, гидрологические условия, Шпицберген

Original article

THE COMPONENTS OF THE MICROBIAL FOOD WEB IN THE FJORD PELAGIC ZONE OF THE ISLAND OF WESTERN SPITSBERGEN IN MODERN CLIMATIC CONDITIONS

**Marina P. Venger¹, Tatyana I. Shirokolobova¹, Tatyana M. Maksimovskaya^{1,2,3},
Marina A. Boltenkova¹, Anastasiya V. Vashchenko¹**

¹Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia
venger@mmbi.info

²P. P. Shirshov Institute of Oceanology RAS, Moscow, Russia

³St. Petersburg University, St. Petersburg, Russia

Abstract

The spatial variability of quantitative indicators of prokaryotes and virus-like particles in the waters of three Arctic fjords was studied in connection with the structure of their dominant water masses in the summer. A comparison of the abundance and biomass of prokaryotes showed that their average value in mesotrophic surface waters (0.60 million cells/ml and 28.64 mg/m³, respectively) exceeded the values in deeper oligotrophic waters – intermediate (0.33 million cells/ml and 16.82 mg/m³) and winter (0.32 million cells/ml and 19.72 mg/m³). The abundance of virus-like particles in different trophic conditions positively correlated with the parameters of prokaryotic communities and in the isolated water masses averaged 1.01 million, 0.09 million and 1.31 million per ml respectively. The factors determining the distribution of the most abundant representatives of the microbial food web and the nature of their interaction are considered.

Keywords:

virus-like particles, prokaryotes, hydrological conditions, Spitsbergen

Введение

Климатические изменения двух последних десятилетий характеризуются глобальными масштабами и крайней интенсивностью. Темпы повышения температуры приземного воздуха в Арктике примерно в два раза превосходят средний мировой показатель (Darkening ..., 2021) и напрямую связаны

с уменьшением площади многолетних льдов Арктического бассейна (Polyakov et al., 2012). Быстрое сокращение ледяного покрова – одно из самых ярких проявлений потепления, при котором одновременно с уменьшением его площади и толщины продлевается и период ледотаяния.

Значительное воздействие на переход к доминированию сезонных льдов над многолетними оказывает адвекция тепла течениями. Большая часть Западной Арктики находится под влиянием Северо-Атлантического течения, воды которого несут в Гренландское и Баренцево моря большие запасы тепла и соли.

Наиболее выраженное уменьшение количества льда в зимние месяцы наблюдается в северных областях Баренцева моря и в районе архипелага Шпицберген (Seasonal ..., 2018). Приток атлантических вод с Западно-Шпицбергенским течением в фьорды архипелага на протяжении года оказывает воздействие на местные ледовые условия, вызывая не только значительное сокращение припайного льда, но и практически полное его отсутствие зимой (Sea ..., 2016). В летние месяцы, начиная с 2011 г., заток атлантических вод вглубь фьордов стал более регулярным в сравнении с предыдущим десятилетием (Блошкина и др., 2018).

Происходящие в гидрологическом режиме изменения в значительной мере затрагивают морские экосистемы, формируя различные типы абиотических и биотических взаимодействий в пелагиали фьордов. Однако оценить масштабы воздействия и эффективность адаптации к ним водных биоценозов не позволяют имеющиеся объемы информации. О пробелах в знаниях свидетельствуют скудные сведения о важнейших биологических показателях (первичная продукция, скорость ее потребления, оценка биомассы продуцентов) и представителях микрогетеротрофов (бактерии и протозоопланктон) (Phytoplankton ..., 2019).

Гетеротрофные прокариоты (бактерии и археи) – основной компонент микробных пищевых сетей и часто доминирующая часть сообщества арктического планктона, играют ключевую роль в биогеохимических циклах и потоках энергии в морских экосистемах (Bacterial ..., 2008). Наравне с прокариотами особого внимания заслуживают представители вириопланктона, исследования которого в заливах Западного Шпицбергена единичны (Changes ..., 2011). Вирусоподобные частицы, значительно превышая обилием своих потенциальных хозяев (бактерии, археи и микроводоросли), регулируют посредством лизиса не только качественный и количественный состав их популяций, но и величину производимой ими продукции (Wommack, Colwell, 2000).

Цель нашей работы – определение количественных характеристик наиболее массовых компонентов планктона и анализ особенностей их распределения в трех арктических фьордах о. Западный Шпицберген в летний период.

Материал и методы

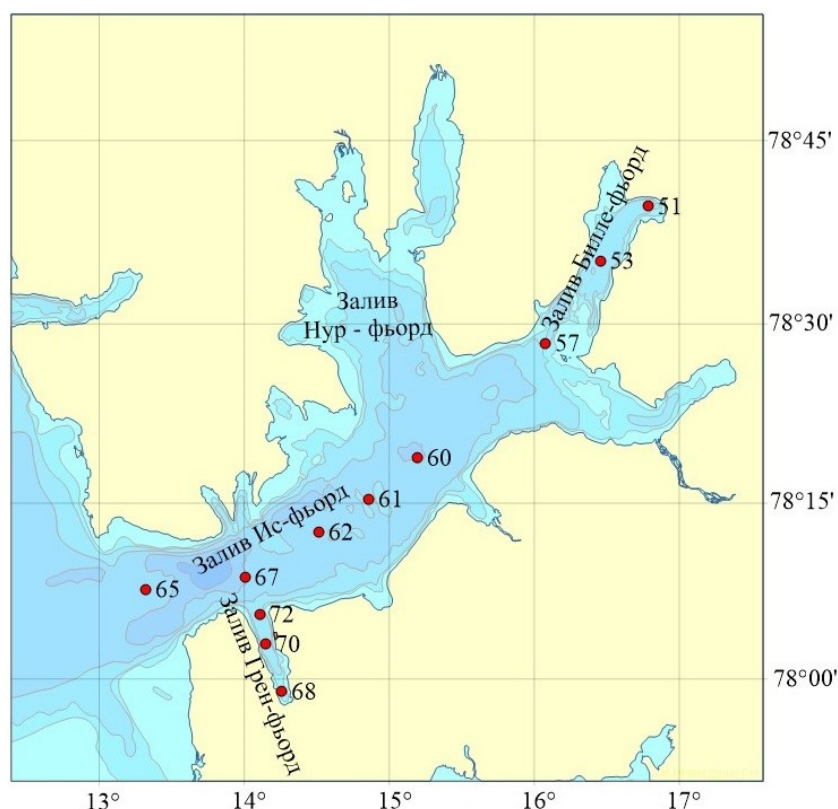
Исследования в заливах Ис-фьорд (Isfjorden), Грён-фьорд (Grønfjorden) и Билле-фьорд (Billefjorden) проводили с 22 по 25 июля 2017 г. с борта НИС «Дальние Зеленцы» (рисунок).

Пробы воды для анализа отбирали со стандартных горизонтов пластиковыми батометрами Нискина, установленными на кассетном пробоотборнике Hydro-Bios MWS 12 системе Rozett. Для измерения термохалинных характеристик вод использовали СТД-профилограф SEACAT SBE 19 plus.

Подсчет прокариот и вирусоподобных частиц осуществляли стандартным методом эпифлуоресцентной микроскопии. Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX 53 при ув. 1000 в свете ультрафиолетовых лучей.

Численность и размеры прокариот определяли с помощью флуорохрома DAPI (Porter, Feig, 1980). В работе использовали фильтры ОИЯИ (г. Дубна) с диаметром пор 0.2 мкм. Окрашенные DAPI бактериальные и архейные клетки именовали бактериями. Численность вирусоподобных частиц (далее – вирусов) устанавливали с помощью флуорохрома SYBR Green I и фильтров Anodisc («Wathman») с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998).

При статистической обработке материала использовали метод ранговой корреляции Спирмена для расчета коэффициента r_s и U -критерий Манна-Уитни. Достоверными считали различия при $p \leq 0.05$.



Карта-схема района работ в водах заливов о. Западный Шпицберген в июле 2017 г.
Map of stations carried out in July 2017 in the waters of the fjords of the Island of Western Spitsbergen

Результаты

По оценкам теплового состояния Шпицбергенского течения летне-осенний период в 2009–2017 гг. соответствовал категории теплых и аномально теплых лет (Балякин и др., 2018). STD-профилирование водной толщи в ходе наших исследований показало, что поверхностный слой изучаемых заливов занимали относительно прогретые и распресненные воды, отделяемые от нижележащих холодных и соленых вод устойчивым пикноклином с глубиной залегания от 10 до 40 м. Атлантические воды с более низким теплосодержанием доминировали на входе в залив Ис-фьорд в слое 80–140 м. В Грэн-фьорде эта водная масса прослеживалась в слое 100–130 м. В Билле-фьорд поступление атлантических вод из Ис-фьорда отсекал двойной подводный порог между ними.

В Ис-фьорде, ориентированном по оси с запада на восток, наибольшей амплитудой значений температуры и солености характеризовались воды на станции восточного участка, наименьшей – западного участка. Анализ термохалинных условий позволил определить состав водных масс (табл. 1), две из которых (поверхностная и промежуточная) доминировали на станциях по объему.

Численность и биомасса бактериопланктона имели минимальные значения на ст. 65 (соответственно, 0.13 млн кл/мл у поверхности и 3.55 мг/м³ на глубине 100 м) и максимальные – на ст. 60 (соответственно, 1.40 млн кл/мл и 55.15 мг/м³ на глубине 25 м). В водной толще усредненные величины возрастали с запада на восток: численность – от 0.26 млн до 0.85 млн кл/мл, биомасса – от 12.45 до 16.26 мг/м³. Диапазон количественных показателей и их средние значения в слое поверхностной водной массы превосходили таковые в промежуточной и атлантической (табл. 2).

Связь солености с численностью и биомассой бактерий в акватории залива характеризовали коэффициенты корреляции $r_s = -0.53$ и $r_s = -0.44$ соответственно, связь температуры воды и численности – $r_s = 0.38$.

Таблица 1

Характеристика станций отбора проб воды, выполненных в Ис-фьорде в июле 2017 г.

Table 1

Characteristics of water sampling stations carried out in Isfjord in July 2017

Номер станции	Координаты		Глубина, м	Горизонт, м	Температура, °C	Соленость, епс	Водная масса
	с. ш.	в. д.					
60	78°19'	15°12'	276	0	6.56	33.16	Поверхностная
				10	6.36	33.06	Поверхностная
				25	5.18	33.84	Поверхностная
				50	1.77	34.55	Промежуточная
				100	1.18	34.68	Трансформированная атлантическая
61	78°15'	14°52'	228	Дно	0.33	34.85	Локальная
				0	6.46	33.26	Поверхностная
				10	6.44	33.26	Поверхностная
				25	5.97	33.45	Поверхностная
				50	2.70	34.38	Промежуточная
62	78°13'	14°31'	222	100	1.14	34.59	Промежуточная
				Дно	1.00	34.76	Промежуточная
				0	6.57	33.22	Поверхностная
				10	5.48	33.70	Поверхностная
				25	4.56	34.07	Поверхностная
67	78°09'	14°00'	293	50	3.17	34.41	Промежуточная
				100	1.22	34.57	Промежуточная
				Дно	0.96	34.79	Промежуточная
				0	5.58	33.69	Поверхностная
				10	5.52	33.69	Поверхностная
65	78°08'	13°19'	267	25	5.26	33.82	Поверхностная
				50	3.77	34.30	Промежуточная
				100	1.32	34.58	Промежуточная
				Дно	1.15	34.82	Промежуточная
				0	6.13	34.45	Поверхностная
				10	6.11	34.46	Поверхностная
				25	5.79	34.46	Поверхностная
				50	2.89	34.65	Промежуточная
				100	4.57	35.04	Атлантическая
				Дно	1.60	34.82	Трансформированная атлантическая

Таблица 2

Параметры бактерио- и вириопланктона в водных массах в Ис-фьорде в июле 2017 г.

Table 2

The parameters of bacterio- and virioplankton in the water masses of Isfjord in July 2017

Водная масса	N_{bac} , млн кл/мл	B_{bac} , мг/м ³	V_{bac} , мкм ³	N_{vir} , млн частиц/мл	$N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$
Поверхностная	0.13–1.40	5.47–55.15	0.023–0.069	0.02–0.15	0.1–0.6
	0.51	22.08	0.046	0.10	0.4
Промежуточная	0.17–0.71	7.05–41.60	0.032–0.076	0.06–0.16	0.2–0.7
	0.29	14.54	0.050	0.12	0.5
Атлантическая и трансформированная атлантическая	0.13–0.68	3.55–27.14	0.027–0.061	0.06–0.09	0.2–0.7
	0.38	16.68	0.043	0.08	0.5

ПРИМЕЧАНИЕ. Здесь и в таблицах 4, 6: N_{bac} – численность бактерий; B_{bac} – биомасса бактерий; V_{bac} – средний бактериальный объем; N_{vir} – численность вирусов; $N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$ – соотношение численности вирусов и бактерий.

В промежуточных и поверхностных водах количественные показатели бактериопланктона достоверно различались. Состав его сообществ формировали мелкие клетки размером до 2 мкм, их доля в общей численности достигала 94.5–99.5 % в поверхностной водной массе и 98.5–99.6 % – в промежуточной, доля клеток на детрите соответствовала 0.1–4.9 % и 0.2–0.9 %.

Обилие вирусоподобных частиц, определенное в пробах станций 67 и 65, изменялось от 0.02 млн до 0.16 млн частиц/мл, среднее значение в водной толще не превышало 0.10 млн частиц/мл. Косвенный показатель соотношения количества вирусных частиц и бактериальных клеток ($N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$), используемый при оценке вирусного взаимодействия со своими потенциальными хозяевами, практически совпадал по величине в выделенных водных массах на станциях (табл. 2).

В Грён-фьорде, ориентированном по оси с юга на север и имеющем свободный водообмен с Ис-фьордом, максимальная амплитуда температуры и солености наблюдалась на ст. 70. Из трех выделенных водных масс по объему доминировали поверхностная и промежуточная (табл. 3).

Таблица 3

Характеристика станций отбора проб воды, выполненных в Грён-фьорде в июле 2017 г.

Table 3

Characteristics of water sampling stations carried out in Grønfjord in July 2017

Номер станции	Координаты		Глубина, м	Горизонт, м	Температура, °C	Соленость, епс	Водная масса
	с. ш.	в. д.					
72	78°06'	14°06'	134	0	6.18	33.34	Поверхностная
				10	5.62	33.49	Поверхностная
				25	5.44	33.67	Поверхностная
				50	4.53	34.18	Промежуточная
				Дно	3.39	34.92	Атлантическая
70	78°03'	14°09'	149	0	6.55	32.83	Поверхностная
				10	5.75	33.57	Поверхностная
				25	5.34	33.80	Поверхностная
				50	4.68	34.01	Промежуточная
				Дно	3.22	34.91	Атлантическая
68	77°60'	14°16'	85	0	6.27	33.27	Поверхностная
				10	6.11	33.45	Поверхностная
				25	5.35	33.78	Поверхностная
				50	3.94	34.27	Промежуточная
				Дно	3.36	34.78	Промежуточная

Самая низкая численность (0.15 млн кл/мл) и биомасса (6.14 мг/м³) бактериопланктона выявлены у дна на ст. 70, самая высокая – у поверхности на ст. 72 (соответственно, 0.53 млн кл/мл и 38.82 мг/м³). Средние величины показателей бактериопланктона в водной толще возрастали от кутовой части залива (численность – 0.35 млн кл/мл, биомасса – 17.39 мг/м³) до выхода из Грён-фьорда (соответственно, 0.39 млн кл/мл и 20.72 мг/м³). В слое поверхностной водной массы амплитуда и средние значения численности и биомассы превышали таковые в слоях, занятых промежуточной и атлантической (табл. 4).

Бактериоценозы в доминирующих водных массах достоверно различались по численности и не различались по биомассе. Значения количественных показателей в акватории залива положительно коррелировали с температурой (для численности – $r_s = 0.84$, для биомассы – $r_s = 0.81$) и отрицательно – с соленостью (для численности – $r_s = -0.83$, для биомассы – $r_s = -0.81$). Состав бактериопланктона определяли клетки мелких размеров: 99.0–99.6 % – поверхностная водная масса, 99.0–99.4 % – промежуточная, при этом доля клеток на детрите варьировала, соответственно, от 0.1 до 0.8 % и от 0.3 до 0.6 %.

Концентрация вирусоподобных частиц (0.03–0.27 млн в 1 мл) в среднем составляла 0.08 млн в 1 мл. Величина $N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$ в трех водных массах имела сходные значения (табл. 4).

Таблица 4

Параметры бактерио- и вириопланктона в водных массах в Грён-фьорде в июле 2017 г.

Table 4

The parameters of bacterio- and virioplankton in the water masses of Grøn fjord in July 2017

Водная масса	N_{bac} , млн кл/мл	B_{bac} , мг/м ³	V_{bac} , мкм ³	N_{vir} , млн частиц/мл	$N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$
Поверхностная	<u>0.33–0.53</u>	<u>14.47–38.82</u>	<u>0.035–0.073</u>	<u>0.06–0.27</u>	<u>0.1–0.6</u>
	0.44	21.78	0.049	0.07	0.3
Промежуточная	<u>0.21–0.36</u>	<u>11.73–19.77</u>	<u>0.048–0.057</u>	<u>0.03–0.08</u>	<u>0.1–0.2</u>
	0.32	16.88	0.054	0.05	0.2
Атлантическая	<u>0.15–0.25</u>	<u>6.14–8.62</u>	<u>0.035–0.040</u>	<u>0.04–0.09</u>	<u>0.2–0.6</u>
	0.20	7.38	0.038	0.06	0.4

В Билле-фьорде, являющимся продолжением залива Ис-фьорд, особенности рельефа дна определяют круглогодичное существование придонных зимних вод с отрицательными температурами и высокой соленостью. В период наблюдений акваторию залива представляли четыре водные массы, из которых основной объем на станциях занимали поверхностная и зимняя. Диапазон термохалинных характеристик в кутовой части, куда поступают пресные воды от приливного ледника, превышал таковой на выходе из залива (табл. 5).

Таблица 5

Характеристика станций отбора проб воды, выполненных в Билле-фьорде в июле 2017 г.

Table 5

Characteristics of water sampling stations carried out in Billfjord in July 2017

Номер станции	Координаты		Глубина, м	Горизонт, м	Температура, °С	Соленость, епс	Водная масса
	с. ш.	в. д.					
51	78°40'	16°47'	171	0	7.71	27.72	Поверхностная
				10	7.52	31.57	Поверхностная
				25	4.51	33.75	Поверхностная
				50	0.06	34.57	Локальная
				100	–1.71	34.90	Зимняя
				Дно	–1.80	34.91	Зимняя
53	78°35'	16°27'	142	0	7.66	31.18	Поверхностная
				10	6.97	32.49	Локальная
				25	4.11	33.93	Поверхностная
				50	0.51	34.63	Локальная
				100	–1.73	34.90	Зимняя
				Дно	–1.80	34.91	Зимняя
57	78°28'	16°05'	64	0	6.94	32.58	Поверхностная
				10	6.91	32.60	Поверхностная
				25	5.85	33.78	Поверхностная
				Дно	2.26	34.46	Промежуточная

Наибольшие величины численности (1.6 млн кл/мл) и биомассы (76.24 мг/м³) бактериопланктона отмечены у поверхности на ст. 53, наименьшие (соответственно, 0.2 млн кл/мл и 12.21 мг/м³) – на глубине 100 м на ст. 51. Отмечено повышение средних для водного столба значений от кута к выходу из залива: соответственно, от 0.52 млн до 0.90 млн кл/мл – численность, от 29.51 до 43.38 мг/м³ – биомасса. Средние объемы бактериальных клеток в слое зимних вод превышали таковые в слое поверхностных и локальных вод. Сообщества бактерий поверхностных водных масс, в отличие от зимних и локальных, характеризовали максимальная амплитуда количественных показателей и их более высокие средние значения (табл. 6).

Таблица 6

Параметры бактерио- и вириопланктона в водных массах в Билле-фьорде в июле 2017 г.

Table 6

The parameters of bacterio- and virioplankton in the water masses of Billefjord in July 2017

Водная масса	N_{bac} , млн кл/мл	B_{bac} , мг/м ³	V_{bac} , мкм ³	N_{vir} , млн частиц/мл	$N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$
Поверхностная	<u>0.53–1.59</u> 0.97	<u>26.82–76.24</u> 48.67	<u>0.032–0.062</u> 0.050	<u>0.83–5.56</u> 1.88	<u>0.7–6.7</u> 2.9
Локальная	<u>0.42–0.82</u> 0.56	<u>26.39–32.81</u> 28.58	<u>0.040–0.063</u> 0.054	<u>0.05–0.37</u> 0.21	<u>0.1–0.8</u> 0.5
Зимняя	<u>0.23–0.44</u> 0.32	<u>12.21–25.78</u> 19.72	<u>0.053–0.070</u> 0.061	<u>0.79–1.87</u> 1.31	<u>2.9–5.1</u> 4.1

В преобладающих по объему водных массах структурные характеристики бактериальных сообществ достоверно различались. Их численность и биомасса в пелагиали залива положительно коррелировали с температурой (для численности – $r_s = 0.84$, для биомассы – $r_s = 0.87$) и отрицательно – с соленостью (для численности – $r_s = -0.83$, для биомассы – $r_s = -0.88$).

Доля клеток мелких размеров в поверхностных водах составляла 90.9–99.3 %, в зимних водах – 97.2–99.1 %. В первом случае наблюдалось повышенное содержание клеток на детрите (0.5–12.9 %), во втором – пониженное (1.5–1.9 %).

Численность вирусоподобных частиц изменялась от 0.05 млн до 5.56 млн в 1 мл (среднее – 1.80 млн в 1 мл). Минимум средних значений отмечен в слое локальной водной массы, максимум – в слое поверхностной, где соотношение $N_{\text{vir}}/N_{\text{bac}}$ наиболее варьировало. Его средние значения в зимних водах превышали таковые в поверхностных и локальных водах (табл. 6).

Обсуждение

В заливах Шпицбергена максимальный прогрев воды обычно приходится на конец июля–начало августа (Effects ..., 2017). К этому периоду приурочен и пик поступления талых ледниковых вод (Darlington, 2015), увеличивающих количество взвеси и органического вещества в акватории фьордов (Venkatachalam et al., 2023).

Сравнение результатов гидрологических съемок, выполненных в третьей декаде июля в Ис- и Грён-фьорде, выявило сопоставимые диапазоны изменения термохалинных характеристик при практически одинаковых средних значениях солености (соответственно, 33.71 и 33.47 епс) и температуры (соответственно, 5.86 и 5.85 °C) их поверхностных вод, образующихся под влиянием радиационного прогрева и пресного стока поздней весной и летом (Современное ..., 2020). В залегающих ниже промежуточных водах, сформированных смешением поверхностных водных масс с атлантическими и трансформированными атлантическими (Современное ..., 2020), соленость также имела сравнимые интервалы и средние значения (соответственно, 34.61 и 34.31 епс) на фоне существенной разницы в амплитуде температуры и ее средних величинах, составивших 1.93 °C в Ис-фьорде и 4.13 °C в Грён-фьорде. В Билле-фьорде диапазон и средние значения гидрологических параметров (соленость – 32.14 епс, температура – 6.40 °C) слоя поверхностных вод отличались от таковых в двух других фьордах и в слое придонных зимних вод (соленость – 34.91 епс, температура – –1.76 °C), сформированных на поверхности в период минимального ледникового стока и постепенно заполнивших глубинные слои (Ильин и др., 2018).

Летний прогрев создавал благоприятные условия для развития автотрофных микрорукриот – главных продуцентов растворенного органического вещества, потребляемого сообществами арктического прокариотного планктона. Хлорофилл – основной пигмент микроводорослей, аккумулировался в верхней части водной толщи. Его содержание снижалось к выходу из заливов, и в слое 0–25 м на разрезе через Билле- и Ис-фьорд составило 1.12 ± 0.53 мг/м³ с максимумами (2.99 мг/м³) у поверхности кутовой части первого из них и на глубине 10 м (1.67 мг/м³) в предустьевой части второго (Водопьянова и др., 2018). Количество пигмента уменьшалось с глубиной и в расположенных ниже слоях (от 50 м до дна)

не превышало 0.27 ± 0.17 мг/м³. В Грён-фьорде на аналогичных глубинах величина показателя составила 0.28 ± 0.26 мг/м³, в слое 0–25 м – 1.15 ± 0.39 мг/м³ с максимумом у поверхности в кутовой части залива (1.56 мг/м³).

По классификации В. И. Ведерникова (1975), трофический статус поверхностной водной массы (0–25 м) в трех заливах соответствовал мезотрофному уровню. Воды кутовой части Билле-фьорда имели евтрофный статус, что обусловлено развитием цветения в приледниковой зоне. Более глубокие водные слои в Ис-, Грён- и Билле-фьорде относились к олиготрофной категории.

В том же июле 2017 г. при локальном цветении во внутренней части Конгс-фьорда концентрация хлорофилла *a* составила 2.8 мг/м³ (1.3 – 7.4 мг/м³) (Tidewater ..., 2019), что значительно превосходит полученные нами величины. В Адвент-фьорде – южном ответвлении Ис-фьорда, с конца июня до конца августа 2012 г в слое 0–25 м значения варьировали от 2 до 3 мг/м³, а глубже 25 м – не превышали 2 мг/м³. Сообщество фотосинтетиков в этот период представляли жгутиковые и нанофлагелляты размером 3–7 мкм (The annual ..., 2017).

Горизонтальное распределение основного пигмента, совпадающее с данными В. В. Водопьяновой с соавторами (2018), наблюдалось в августе 2016 г. в двух северных фьордах, где низкая флуоресценция хлорофилла характеризовала их внешние участки, более высокая – внутренние участки (Particles ..., 2020). Содержание хлорофилла в первом случае определялось развитием пикозукариот размером < 2 мкм (криптофиты и динофлагелляты), во втором случае, по-видимому, оно связано с диатомовыми водорослями, чью вегетацию могли усиливать значительные концентрации растворенного кремния, поступающего в фьорд с ледниковым стоком (Tidewater ..., 2019).

Свидетельства количественного доминирования в июле 2007 г. криптофитовых и динофлагеллят при весьма низкой общей биомассе фототрофов (0.025 – 0.105 г/м³) в Грён-фьорде приводятся в работе Л. Л. Капустиной с соавторами (2018). Исследователи также отмечают, что и в июне 2008 г. биомассу микроводорослей (0.005 – 0.450 г/м³) практически полностью определяли представители динофлагеллят и значительная численность флагеллят.

Самые высокие концентрации хлорофилла, как правило, приурочены к весеннему цветению, в ходе которого в экосистемах высокоширотных фьордов создается большая часть годовой первичной продукции (Impact ..., 2018). Например, в конце мая 2012 г. во внутренней части Конгс-фьорда количество хлорофилла достигало 15.5 мкг/л (или в пересчете 15.5 мг/м³) при активной вегетации крупных диатомей (Effects ..., 2017). Их замещение летом на более мелкие водоросли и флагеллят делает экосистему пелагиали менее продуктивной (Comparison..., 2009).

Относительно низкий уровень трофности вод в наших исследованиях также, вероятно, определялся функционированием сообществ фототрофных пикозукариот, активно развивающихся во внутренних водах Шпицбергена летом (The annual ..., 2017).

В арктических микробных пищевых сетях продуцируемое микрофотосинтетиками растворенное органическое вещество и температуру воды считают основными факторами, регулирующими развитие бактериопланктона по типу «восходящего контроля» (Kirchman et al., 2009). Результаты наших определений свидетельствуют о приуроченности повышенных значений численности и биомассы бактерий к поверхностной водной массе, что подтверждается ее мезотрофным статусом и выявленной тесной и умеренной связью микробиологических параметров с гидрологическими характеристиками. В отсутствие статистически значимых различий в теплосодержании поверхностных вод трех акваторий количественные показатели их бактериальных сообществ в Билле-фьорде достоверно превышали значения в Ис- и Грён-фьорде (от 1.9 до 2.2 раза). В первом из заливов доля входящих в состав сообществ мелких клеток (в среднем 95.3 %) и клеток, прикрепленных к детриту (в среднем 4.3 %), отличалась от аналогичных показателей в Ис- (соответственно, 98.7 % и 0.9 %) и Грён-фьорде (соответственно, 99.4 % и 0.4 %).

Вирусы имели сходный характер распределения со своими потенциальными хозяевами. Для поверхностной водной массы установлена высокой и средней силы корреляционная связь бактериальной численности ($r_s = 0.71$) и биомассы ($r_s = 0.56$) с концентрацией вирусных частиц.

Выявленные различия в качественном и количественном составе бактериопланктона могут быть связаны с более ранней вегетацией микроводорослей в Билле-фьорде по сравнению с Ис- и Грэн-фьордом, чему соответствует степень развития их микробных сообществ как реакция на разницу в продолжительности поступления в среду лабильного растворенного органического вещества. Дополнительным аргументом в пользу выдвинутого предположения служат показатели соотношения N_{vir}/N_{bac} с меньшими на порядок значениями в зонах с поздними сроками активизации микрофотосинтетиков. На фоне их более длительного периода функционирования в Билле-фьорде состав его вириопланктона, который на один-два порядка превышал обилие в двух других заливах, мог включать и альгофаги.

Глубже залегающие и доминирующие по объему водные массы характеризовали не только пониженная температура и концентрация хлорофилла, но и более низкий уровень развития бактериоценозов. Средняя численность (0.60 млн кл/мл) и биомасса (28.64 мг/м³) их представителей в поверхностной водной массе почти в 2 раза превышала величины в олиготрофных водах – промежуточной (соответственно, 0.33 млн кл/мл, 16.82 мг/м³) и зимней (соответственно, 0.32 млн кл/мл, 19.72 мг/м³). Снижение обилия с глубиной вызвано, с большой долей вероятности, как минимальными темпами роста из-за ограничения субстрата, так и возможным прессом выедания или вирусного лизиса.

В промежуточной и зимней водных массах, контрастирующих величиной термохалинных характеристик, значения численности и биомассы бактериопланктона достоверных различий не имели. В структуре сообществ преобладали одиночные мелкие клетки (99.1 % – промежуточная водная масса, 97.9 % – зимняя водная масса), гораздо меньшую долю составляли клетки на детрите (соответственно, 0.5 и 1.7 %).

Обилие вирусов в олиготрофных водах коррелировало с бактериальной биомассой ($r_s = 0.60$) и в зимней водной массе в среднем в 4 раза превышало величину обилия в промежуточной водной массе. Данный факт указывал на преобладание в зимней водной массе вирулентных литических фагов, заражающих и лизирующих клетки хозяев с последующим массовым выходом новых вирусных частиц. Отмеченные при этом относительно высокие значения соотношения N_{vir}/N_{bac} частично мог определять фактор вязкости воды, замедляющий деградацию вирусов и тем способствуя увеличению их концентрации в среде с отрицательными температурами и повышенной соленостью.

По-видимому, в промежуточной водной массе фаги пребывали в лизогенном состоянии и практически не влияли на жизнедеятельность бактерий, что подтверждают значения соотношения N_{vir}/N_{bac} меньше единицы. Существует мнение, что лизогения является наиболее оптимальным способом вирусной репликации в среде с низкой численностью и активностью хозяев в отличие от среды с более высокими значениями этих параметров, где преобладает литическая инфекция (Weinbauer, Suttle, 1996; Paul, Weinbauer, 2010). В зимних водах продуктивное взаимодействие литического типа осуществлялось на фоне низкой численности потенциальных хозяев-бактерий. Как одну из версий такого несоответствия можно считать изначально повышенную активность части сообщества бактерий, населявших детрит, где их рост уже в ходе литической инфекции поддерживался преимущественно за счет лизатов.

Выбор одной из двух жизненных стратегий у вирусных сообществ полностью зависит от экологических условий, которые в нашем случае определял, скорее всего, весьма замедленный водообмен в Билле-фьорде (Ильин и др., 2018) по сравнению с Грэн- и Ис-фьордом. Крайне ограниченная информация о факторах среды, влияющих на вирусы в пелагиали фьордов, не позволяет провести более полный анализ имеющихся данных.

Немногочисленные исследования сообщества прокариот, выполненные преимущественно в весенне-летний сезон, указывают на значительную изменчивость их количественных характеристик. Так диапазон и средняя численность (1117 ± 150 тыс. кл/мл) в фотическом слое Ис-фьорда в августе 2009 г. (Летний ..., 2012) превышали полученные нами величины в поверхностной водной массе, тогда как в придонном слое средняя численность (375 ± 96 тыс. кл/мл) соответствовала уровню, установленному для промежуточных и зимних вод. Более высокие, по сравнению с нашими, значения

диапазона отмечены в поверхностных водах летом 2007–2010 гг. с максимумом в июне в Грён-фьорде (1.00–3.50 млн кл/мл) и минимумом в августе в Грён- (0.82–1.60 млн кл/мл) и Билле-фьорде (0.70–1.40 млн кл/мл) (Капустина и др., 2018). Аналогично развивались события и Конгс-фьорде, где с июня по август 2012 г. показатели снижались, варьируя в пределах сотен тысяч клеток в 1 мл (Spatio-temporal ..., 2016). Сопоставимые величины здесь наблюдались с июля по август 2013 г.: средняя численность – $1.8 \cdot 10^5$ кл/см³ ($1.16 \cdot 10^5$ – $4.26 \cdot 10^5$ кл/см³) (Kalinowska et al., 2015). Установлено, что в мае 2016 г. количество бактерий в 1 мл воды в Конгс-фьорде составляло 1 млн (Microbial ..., 2020). Методом проточной цитометрии показан рост числа бактерий в 4 раза и вирусов в 2–3 раза с июня по июль 2008 г. в слое 0–100 м (Changes ..., 2011).

Начало весеннего цветения в пелагиали фьордов варьирует по срокам и приходится на апрель–май. Тесно связанные с этим процессом численность и активность бактериопланктона обычно возрастают с задержкой на недели (Bird, Karl, 1999), что хорошо иллюстрируют данные исследователей (Changes ..., 2011; Капустина и др., 2018). В дальнейшем физиологическое состояние бактериальных клеток и состав их сообществ могут способствовать более быстрой реакции на последующее летнее развитие микророссинтетиков (Dynamic ..., 2001). Подобный отклик на вегетацию, очевидно, имел место в августе 2009 г. (Летний ..., 2012) и июле 2017 г. в слое поверхностной водной массы Билле-фьорда и восточного участка Ис-фьорда.

О слабо выраженном весеннем развитии фитопланктона в этом же слое в Грён-фьорде и западном участке Ис-фьорда свидетельствовали два факта: 1) уровень развития бактериопланктона в поверхностной водной массе, характерный для вод олигомезотрофной категории; 2) значения соотношения N_{vir}/N_{bac} менее единицы, определяемые недостаточной бактериальной активностью (в отсутствие лабильного растворенного органического вещества от весеннего цветения) для поддержания повышенной вирусной продукции.

Результаты выполненного нами исследования являются лишь «моментальным снимком» распределения бактерий, на численность и биомассу которых в поверхностных водах значительно влияли продолжительность развития альгоценозов и сроки его начала, формирующие условия локального повышения трофности вод. Вопрос о факторах, стимулирующих количественное развитие бактериопланктона в малотрофных более глубоких водных слоях, за исключением акватории с замедленным водообменом, остается открытым. Тем не менее, полученный материал позволяет расширить существующие представления о характере сезонных изменений в структуре микробных сообществ и дополнить создаваемую базу данных. Ее использование в дальнейшем мониторинге послужит ключом к пониманию воздействий изменения климата на структуру планктонных бактериоценозов заливов Шпицбергена.

Работа выполнена по теме «Многодисциплинарные исследования морских и наземных экосистем в районе архипелага Шпицберген» (№ госрегистрации 124060300006-0) в рамках государственного задания ММБИ РАН.

Список литературы

1. Балякин Г. Г., Губаницев М. А., Ившин В. А. Особенности океанографических условий и промысла трески в районе архипелага Шпицберген в 2009–2017 годах // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Тез. докл. XIV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (г. Мурманск, 30 октября–2 ноября 2018 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2018. С. 12–13. DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
2. Блошкина Е. В., Фильчук К. В., Рыжов В. И. Современное состояние вод фьордов Западного Шпицбергена // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Тез. докл. XIV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (г. Мурманск, 30 октября–2 ноября 2018 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2018. С. 17–18. DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
3. Ведерников В. И. Зависимость ассимиляционного числа и концентрации хлорофилла *a* от продуктивности вод в различных температурных областях Мирового океана // Океанология. 1975. Т. 15, вып. 4. С. 703–707.

4. *Водопьянова В. В., Ващенко П. С., Калинка О. П.* Концентрация хлорофилла в пелагиали прибрежья и фьордов архипелага Шпицберген в летний период // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Тез. докл. XIV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (г. Мурманск, 30 октября–2 ноября 2018 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2018. С. 23–24. DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
5. *Ильин Г. В., Усягина И. С., Валуцкая Д. А.* Влияние ледников на радиоэкологическое состояние морской среды во фьордах Шпицбергена // Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа: Тез. докл. XIV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (г. Мурманск, 30 октября–2 ноября 2018 г.). Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2018. С. 46–47. DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
6. *Капустина Л. Л., Павлова О. А., Родионова Н. В.* Планктонные сообщества двух фьордов о. Западный Шпицберген // Тр. КарНЦ РАН. 2018. № 1. Сер. Биogeография. С. 51–66. DOI: 10.17076/bg625
7. *Летний бактерио- и зоопланктон прибрежных вод архипелага Шпицберген / В. Г. Дворецкий, М. П. Венгер, П. Р. Макаревич, Д. В. Моисеев // Биол. моря. 2012. Т. 38, № 1. С. 82–85.*
8. *Современное состояние природной среды архипелага Шпицберген / Под общ. ред. Л. М. Саватюгина. СПб.: Изд-во ААНИИ, 2020. 304 с.*
9. *Bacterial carbon processing by generalist species in the coastal ocean / X. Z. Mou, S. L. Sun, R. A. Edward, R. E. Hodson, M. A. Moran // Nature. 2008. Vol. 451. P. 708–711. URL: <https://doi.org/10.1038/nature06513>*
10. *Bird D. F., Karl D. M.* Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. Vol. 19. P. 13–27.
11. *Changes in viral and bacterial communities during the ice-melting season in the coastal Arctic (Kongsfjorden, Ny-Alesund / D. De Corte, E. Sintes, T. Yokokawa, G. J. Herndl // Environ. Microbiol. 2011. Vol. 13, iss. 7. P. 1827–1841. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2011.02497.x*
12. *Comparison of productivity and phytoplankton in a warm (Kongsfjorden) and a cold (Hornsund) Spitsbergen fjord in mid-summer / K. Piwosz, W. Walkusz, R. Hapter, P. Wiczorek, H. Hop, J. Wiktor // Polar Biol. 2009. Vol. 32. P. 549–559. DOI: 10.1007/s00300-008-0549-2*
13. *Effects of increase glacier discharge on phytoplankton bloom dynamics and pelagic geochemistry in a high Arctic ford / M. L. Calleja, P. Kerherve, S. Bourgeois, M. Kędra, A. Leynaert, E. Devred, M. Babin, N. Morata // Prog. Oceanogr. 2017. Vol. 159. P. 195–210. DOI: 10.1016/j.pocean.2017.07.005*
14. *Darkening of the Svalbard fjords waters observed with satellite ocean color imagery in 1997–2019 / M. Konik, M. Darecki, A.K. Pavlov, S. Sagan, P. Kowalczyk // Front. Mar. Sci. 2021. Vol. 8. DOI: 10.3389/fmars.2021.699318*
15. *Darlington E. F.* Meltwater delivery from the tidewater glacier Kronebreen to Kongsfjorden, Svalbard; insights from in-situ and remote-sensing analyses of sediment plumes: PhD Thesis. Loughborough University, 2015. URL: <https://hdl.handle.net/2134/19399>
16. *Dynamic bacterial and viral response to an algal bloom at subzero temperature / P.L. Yager, T.L. Connely, B. Mortazavi, K. E. Wommack, N. Bano, J. E. Bauer, S. Opsahl, J. T. Hollibaugh // Limnol. Oceanogr. 2001. Vol. 46, iss. 4. P. 790–801. DOI: 10.4319/lo.2001.46.4.0790*
17. *Impact of glacial meltwater on spatiotemporal distribution of copepods and their grazing impact in Young Sound NE, Greenland / A. B. Middelbo, M. K. Sejr, K. E. Arendt, E. F. Møller // Limnol. Oceanogr. 2018. Vol. 63. P. 322–336. DOI: 10.1002/lno.10633*
18. *Kalinowska A., Ameryk A., Jankowska K.* Microbiological survey in two Arctic fjords: total bacterial number and biomass comparison of Hornsund and Kongsfjorden // *GeoPlanet: Earth and Planetary Sciences*. 2015. Vol. 22. P. 115–126. DOI: 10.1007/978-3-319-14283-8_9
19. *Kirchman D. L., Moran X. A. G., Ducklow H.* Microbial growth in the polar oceans: role of temperature and potential impact of climate change // *Nat. Rev. Microbiol.* 2009. Vol. 7. P. 451–459. DOI: 10.1038/nrmicro2115

20. *Microbial* abundance and enzyme activity patterns: response to changing environmental characteristics along a transect in Kongsfjorden (Svalbard Islands) / G. Caruso, A. Madonia, S. Bonamano, S. Misericchi, F. Giglio, G. Maimone, F. Azzaro, F. Decembrini, R. La Ferla, V. Piermattei, D. Piazzoolla, M. Marcelli, M. Azzaro // *J. Mar. Sci. Eng.*, 2020. Vol. 8(10). P. 824. DOI: 10.3390/jmse8100824
21. *Noble R. T., Fuhrman J. A.* Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria // *Aquat. Microb. Ecol.* 1998. Vol. 14, № 2. P. 113–118. URL: <https://doi.org/10.3354/ame014113>
22. *Particles, protists and zooplankton in glacier-influenced coastal Svalbard waters* / E. Trudnowska, A.M. Dabrowska, R. Boehnke, M. Zajęczkowski, K. Blachowiak-Samolyk // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2020. Vol. 242(313). Article 106842. DOI: 10.1016/j.ecss.2020.106842
23. *Paul J. H., Weinbauer M. G.* Detection of lysogeny in marine environments // *MAVE*. 2010. Vol. 4. P. 30–33. DOI: 10.4319/mave.2010.978-0-9845591-0-7.30
24. *Phytoplankton* seasonal dynamics in Kongsfjorden, Svalbard and the adjacent shelf / E. N. Hegseth, P. Assmy, J. M. Wiktor, J. W. Jr, S. Kristiansen, E. Leu, V. Tverberg, T. M. Gabrielsen, R. Skogseth, F. Cottier // *The Ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard*. Springer, 2019. P. 173–227. DOI: 10.1007/978-3-319-46425-1_6
25. *Polyakov I. V., Walsh J. E., Kwok R.* Recent changes of arctic multiyear sea ice coverage and the likely causes // *Bull. Amer. Meteorol. Soc.* 2012. Vol. 93(2). P. 145–151. DOI: 10.1175/BAMS-D-11-00070.1
26. *Porter K. G., Feig Y. S.* The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25. P. 943–948. URL: <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>
27. *Sea ice cover in Isfjorden and Hornsund, Svalbard (2000–2014) from remote sensing data* / S. Muckenhuber, F. Nilsen, A. Korosov, S. Sandven // *Cryosphere*. 2016. Vol. 10, iss. 1. P. 149–158. DOI: 10.5194/tc-10-149-2016
28. *Seasonal and regional manifestation of arctic sea ice loss* / I.H. Onarheim, T. Eldevik, L.H. Smedsrud, J. C. Stroeve // *J. Climate*. 2018. Vol. 31. P. 4917–4932. DOI: 10.1175/JCLI-D-17-0427.1
29. *Spatio-temporal monitoring and ecological significance of retrievable pelagic heterotrophic bacteria in Kongsfjorden, an arctic fjord* / R. K. Sinha, K. P. Krishnan, S. Kerkar, N. D. Divya // *Indian J. Microbiol.* 2016. Vol. 57(1). P. 116–120. DOI: 10.1007/s12088-016-0621-5
30. *The annual planktonic protist community structure in an ice-free high arctic fjord (Adventfjorden, West Spitsbergen)* / A. M. Kubiszyn, J. M. Wiktor, J. M. Wiktor-Jr., C. Griffiths, S. Kristiansen, T. M. Gabrielsen // *J. Mar. Syst.* 2017. Vol. 169. P. 61–72. URL: <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.013>
31. *Tidewater glaciers and bedrock characteristics control the phytoplankton growth environment in an arctic fjord* / L. Halbach, M. Vihtakari, P. Duarte, A. Everett, M. A. Granskog, H. Hop, H. M. Kauko, S. Kristiansen, P. I. Myhre, A. K. Pavlov, A. Pramanik, A. Tatarek, T. Torsvik, J. M. Wiktor, A. Wold, A. Wulff, H. Steen, P. Assmy // *Front. Mar. Sci.* 2019. Vol. 6. P. 254. URL: <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00254>
32. *Venkatachalam S., Gopinath A., Krishnan K. P.* Fjords of the western and northern regions of Svalbard harbour distinct bacterioplankton community structures // *World J. Microbiol. Biotechnol.* 2023. Vol. 39, № 2. Article 57. DOI: 10.1007/s11274-022-03493-0.
33. *Weinbauer M. G., Suttle C. A.* Potential significance of lysogeny to bacteriophage production and bacterial mortality in coastal waters of the Gulf of Mexico // *Aquat. Microb. Ecol.* 1996. Vol. 62. P. 4374–4380. DOI: 10.1128/AEM.62.12.4374-4380.1996
34. *Wommack K. E., Colwell R. R.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Molec. Biol. Rev.* 2000. Vol. 64(1). P. 69–114. DOI: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000
35. *Zhuravskiy D., Ivanov B., Pavlov A.* Ice conditions at Grønfjorden Bay, Svalbard, from 1974 to 2008 // *Polar Geogr.* 2012. Vol. 35, № 2. P. 169–176. URL: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/?term=%22Microbiol+Mol+Biol+Rev%22%5Bjour%5D&sort=date&sort_order=desc

Reference

1. Balyakin G. G., Gubanishchev M. A., Ivshin V. A. Osobennosti okeanograficheskikh usloviy i promysla treski v rayone arhipelaga Shpitsbergen v 2009–2017 godakh [Features of oceanographic conditions and cod fishing near the Spitsbergen archipelago in 2009–2017]. *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena i prilegayushchego shelfa: Tezisy dokladov XIV Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem* (Murmansk, 30 oktyabrya–2 noyabrya 2018 g.) [Complex investigations of Spitsbergen and offshore nature: Proceedings of the XIV scientific conference with international participation (Murmansk, 30 October–2 November, 2018)]. Apatity, Publ. KSC RAS, 2018, pp. 12–13 (In Russ.). DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
2. Bloshkina E. V., Filchuk K. V., Ryzhov I. V. Sovremennoe sostoyanie vod f'ordov Zapadnogo Shpitsbergena [The present water masses conditions of West Spitsbergen fjords]. *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena i prilegayushchego shelfa: Tezisy dokladov XIV Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem* (Murmansk, 30 oktyabrya–2 noyabrya 2018 g.) [Complex investigations and offshore nature: Proceedings of the XIV scientific conference with international participation (Murmansk, 30 October–2 November, 2018)]. Apatity, Publ. KSC RAS, 2018, pp. 17–18 (In Russ.). DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
3. Vedernikov V. I. Zavisimost' assilyatsionnogo chisla i kontsentratsii khlorofilla *a* ot produktivnosti vod v razlichnykh temperaturnykh oblastyakh Mirovogo okeana [Dependence of the assimilation number and concentration of chlorophyll *a* on water productivity in different temperature regions of the World Ocean]. *Okeanologiya* [Oceanology], 1975, Vol. 15, No. 4, pp. 703–707 (In Russ.).
4. Vodop'yanova V. V., Vashchenko P. S., Kalinka O. P. Kontsentratsiya khlorofilla v pelagiali pribrezh'ya i f'ordov arhipelaga Shpitsbergen v letniy period [Chlorophyll concentration in the pelagic zone of the coast and fjords of the Spitsbergen archipelago in summer]. *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena i prilegayushchego shelfa: Tezisy dokladov XIV Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem* (Murmansk, 30 oktyabrya–2 noyabrya 2018 g.) [Complex investigations of Spitsbergen and offshore nature: Proceedings of the XIV scientific conference with international participation (Murmansk, 30 October–2 November, 2018)]. Apatity, Publ. KSC RAS, 2018, pp. 23–24 (In Russ.). DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
5. Il'in G. V., Usyagina I. S., Valyiskaya D. A. Vliyanie lednikov na radioekologicheskoe sostoyanie morskoy sredy vo f'ordakh Shpitsbergena [The influence of glaciers on the radioecological state of the marine environment in the fjords of Spitsbergen]. *Kompleksnye issledovaniya prirody Shpitsbergena i prilegayushchego shelfa: Tezisy dokladov XIV Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem* (Murmansk, 30 oktyabrya–2 noyabrya 2018 g.) [Complex investigations of Spitsbergen and offshore nature: Proceedings of the XIV scientific conference with international participation (Murmansk, 30 October–2 November, 2018)]. Apatity, Publ. KSC RAS, 2018, pp. 46–47 (In Russ.). DOI: 10.25702/KSC.978.5.91137.374.0
6. Kapustina L. L., Pavlova O. A., Rodionova N. V. Planktonnye soobshchestva dvukh f'ordov o. Zapadnyy Shpitsbergen [Plankton communities in two fjords of Western Spitsbergen]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN. Seriya: Biogeografiya* [Transactions of Karelian Research Centre of RAS. Series: Biogeography], 2018, No. 1, pp. 51–66 (In Russ.). DOI: 10.17076/bg625
7. Dvoretzkiy V. G., Venger M. P., Makarevich P. R., Moiseev D. V. Letniy bakterio- i zooplankton pribrezhnykh vod arhipelaga Shpitsbergen [Summer bacterio- and zooplankton of Spitsbergen coastal waters]. *Biologiya morya* [Russian J. Mar. Biol.], 2012, Vol. 38, No. 1, pp. 82–85 (In Russ.).
8. *Sovremennoe sostoyanie prirodnoy sredy arhipelaga Shpitsbergen* [The current state of the natural environment on Spitzbergen archipelago] / Pod obshchey redaktsiey L. M. Savatyugina. Saint Petersburg, Publ. Arctic and Antarctic Research Institute, 2020. 304 p. (In Russ.).
9. Mou X. Z., Sun S. L., Edward R. A., Hodson R. E., Moran M. A. Bacterial carbon processing by generalist species in the coastal ocean. *Nature*, 2008, Vol. 451, pp. 708–711. Available at: <https://doi.org/10.1038/nature06513>

10. Bird D. F., Karl D. M. Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlache Strait, Antarctic Peninsula. *Aquat. Microb. Ecol.*, 1999, Vol. 19, pp. 13–27.
11. De Corte D., Sintes E., Yokokawa T., Herndl G. J. Changes in viral and bacterial communities during the ice-melting season in the coastal Arctic (Kongsfjorden, Ny-Alesund. *Environ. Microbiol.*, 2011, Vol. 13, iss. 7. pp. 1827–1841. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2011.02497.x
12. Piwosz K., Walkusz W., Hapter R., Wieczorek P., Hop H., Wiktor J. Comparison of productivity and phytoplankton in a warm (Kongsfjorden) and a cold (Hornsund) Spitsbergen fjord in mid-summer. *Polar Biol.*, 2009, Vol. 32, pp. 549–559. DOI: 10.1007/s00300-008-0549-2
13. Calleja M. L., Kerherve P., Bourgeois S., Kędra M., Leynaert A., Devred E., Babin M., Morata N. Effects of increase glacier discharge on phytoplankton bloom dynamics and pelagic geochemistry in a high Arctic ford. *Prog. Oceanogr.*, 2017, Vol. 159, pp. 195–210. DOI: 10.1016/j.pocean.2017.07.005
14. Konik M., Darecki M., Pavlov A.K., Sagan S., Kowalczyk P. Darkening of the Svalbard fjords waters observed with satellite ocean color imagery in 1997–2019. *Front. Mar. Sci.*, 2021, Vol. 8. DOI: 10.3389/fmars.2021.699318
15. Darlington E. F. Meltwater delivery from the tidewater glacier Kronebreen to Kongsfjorden, Svalbard; insights from in-situ and remote-sensing analyses of sediment plumes: PhD Thesis. Loughborough University, 2015. Available at: <https://hdl.handle.net/2134/19399>
16. Yager P. L., Connely T. L., Mortazavi B., Wommack K. E., Bano N., Bauer J. E., Opsahl S., Hollibaugh J. T. Dynamic bacterial and viral response to an algal bloom at subzero temperature. *Limnol. Oceanogr.*, 2001, Vol. 46, iss. 4, pp. 790–801. DOI: 10.4319/lo.2001.46.4.0790
17. Middelbo A. B., Sejr M. K., Arendt K. E., Møller E. F. Impact of glacial meltwater on spatiotemporal distribution of copepods and their grazing impact in Young Sound NE, Greenland. *Limnol. Oceanogr.*, 2018, Vol. 63, pp. 322–336. DOI: 10.1002/lno.10633
18. Kalinowska A., Ameryk A., Jankowska K. Microbiological Survey in two Arctic Fjords: total bacterial number and biomass comparison of Hornsund and Kongsfjorden. *GeoPlanet: Earth and Planetary Sciences*, 2015, Vol. 22, pp. 115–126. DOI: 10.1007/978-3-319-14283-8_9
19. Kirchman D. L., Moran X. A. G., Ducklow H. Microbial growth in the polar oceans: role of temperature and potential impact of climate change. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2009, Vol. 7, pp. 451–459. DOI: 10.1038/nrmicro2115
20. Caruso G., Madonia A., Bonamano S., Misericchi S., Giglio F., Maimone G., Azzaro F., Decembrini F., La Ferla R., Piermattei V., Piazzolla D., Marcelli M., Azzaro M. Microbial abundance and enzyme activity patterns: response to changing environmental characteristics along a transect in Kongsfjorden (Svalbard Islands). *J. Mar. Sci. Eng.*, 2020, Vol. 8(10), pp. 824. DOI: 10.3390/jmse8100824
21. Noble R. T., Fuhrman J. A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.*, 1998, Vol. 14, No. 2, pp. 113–118. Available at: <https://doi.org/10.3354/ame014113>
22. Trudnowska E., Dabrowska A. M., Boehnke R., Zajączkowski M., Blachowiak-Samolyk K. Particles, protists and zooplankton in glacier-influenced coastal Svalbard waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2020, Vol. 242(313), Article 106842. DOI: 10.1016/j.ecss.2020.106842
23. Paul J. H., Weinbauer M. G. Detection of lysogeny in marine environments. *MAVE*, 2010, Vol. 4, pp. 30–33. DOI: 10.4319/mave.2010.978-0-9845591-0-7.30
24. Hegseth E. N., Assmy P., Wiktor J. M., Jr J. W., Kristiansen S., Leu E., Tverberg V., Gabrielsen T. M., Skogseth R., Cottier F. Phytoplankton seasonal dynamics in Kongsfjorden, Svalbard and the adjacent shelf. *The Ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard*. Springer, 2019, pp. 173–227. DOI: 10.1007/978-3-319-46425-1_6
25. Polyakov I. V., Walsh J. E., Kwok R. Recent changes of arctic multiyear sea ice coverage and the likely causes. *Bull. Amer. Meteorol. Soc.*, 2012, Vol. 93(2), pp. 145–151. DOI: 10.1175/BAMS-D-11-00070.1
26. Porter K. G., Feig Y. S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora. *Limnol. Oceanogr.*, 1980, Vol. 25, pp. 943–948. Available at: <https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.5.0943>

27. Muckenhuber S., Nilsen F., Korosov A., Sandven S. Sea ice cover in Isfjorden and Hornsund, Svalbard (2000–2014) from remote sensing data. *Cryosphere*, 2016, Vol. 10, iss. 1, pp. 149–158. DOI: 10.5194/tc-10-149-2016
28. Onarheim I. H., Eldevik T., Smedsrud L.H., Stroeve J. C. Seasonal and regional manifestation of arctic sea ice loss. *J. Climate*, 2018, Vol. 31, pp. 4917–4932. DOI: 10.1175/JCLI-D-17-0427.1
29. Sinha R. K., Krishnan K. P., Kerkar S., Divya N. D. Spatio-temporal monitoring and ecological significance of retrievable pelagic heterotrophic bacteria in Konsfjorden, an arctic fjord. *Indian J. Microbiol.*, 2016, Vol. 57(1), pp. 116–120. DOI: 10.1007/s12088-016-0621-5
30. Kubiszyn A. M., Wiktor J. M., Wiktor-Jr. J. M., Griffiths C., Kristiansen S., Gabrielsen T. M. The annual planktonic protist community structure in an ice-free high arctic fjord (Adventfjorden, West Spitsbergen). *J. Mar. Syst.*, 2017, Vol. 169, pp. 61–72. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2017.01.013>
31. Halbach L., Vihtakari M., Duarte P., Everett A., Granskog M. A., Hop H., Kauko H. M., Kristiansen S., Myhre P. I., Pavlov A. K., Pramanik A., Tatarek A., Torsvik T., Wiktor J. M., Wold A., Wulff A., Steen H., Assmy P. Tidewater glaciers and bedrock characteristics control the phytoplankton growth environment in an arctic fjord. *Front. Mar. Sci.*, 2019, Vol. 6, pp. 254. Available at: <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00254>
32. Venkatachalam S., Gopinath A., Krishnan K. P. Fjords of the western and northern regions of Svalbard harbour distinct bacterioplankton community structures. *World J. Microbiol. Biotechnol.*, 2023, Vol. 39, No. 2, Article 57. DOI: 10.1007/s11274-022-03493-0.
33. Weinbauer M. G., Suttle C. A. Potential significance of lysogeny to bacteriophage production and bacterial mortality in coastal waters of the Gulf of Mexico. *Aquat. Microb. Ecol.*, 1996, Vol. 62, pp. 4374–4380. DOI: 10.1128/AEM.62.12.4374-4380.1996
34. Wommack K. E., Colwell R. R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Molec. Biol. Rev.*, 2000, Vol. 64(1), pp. 69–114. DOI: 10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000
35. Zhuravskiy D., Ivanov B., Pavlov A. Ice conditions at Grønfjorden Bay, Svalbard, from 1974 to 2008. *Polar Geogr.*, 2012, Vol. 35, No. 2, pp. 169–176. Available at: https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/?term=%22Microbiol+Mol+Biol+Rev%22%5Bjour%5D&sort=date&sort_order=desc

Информация об авторах

Марина Павловна Венгер – научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0002-4433-8965>

Татьяна Ивановна Широколова – кандидат биологических наук, ведущий инженер, <https://orcid.org/0009-0005-7280-5259>

Татьяна Михайловна Максимовская – младший научный сотрудник, <https://orcid.org/0000-0001-9136-6670>

Марина Александровна Болтенкова – младший научный сотрудник, <https://orcid.org/0009-0001-5094-0362>

Анастасия Владимировна Ващенко – стажер-исследователь, <https://orcid.org/0000-0003-0381-6147>

Information about the authors

Marina P. Venger – researcher, <https://orcid.org/0000-0002-4433-8965>

Tatyana I. Shirokolobova – PhD (Biology), leading engineer, <https://orcid.org/0009-0005-7280-5259>

Tatyana M. Maksimovskaya – junior researcher, <https://orcid.org/0000-0001-9136-6670>

Marina A. Boltenkova – junior researcher, <https://orcid.org/0009-0001-5094-0362>

Anastasya V. Vashchenko – trainee researcher, <https://orcid.org/0000-0003-0381-6147>

Статья поступила в редакцию 27.05.2024; одобрена после рецензирования 03.06.2024; принята к публикации 10.06.2024.
The article was submitted 27.05.2024; approved after reviewing 03.06.2024; accepted for publication 10.06.2024.