

ОБЗОРЫ

УДК 550.72:574.3:579.266.2(269)

**РОЛЬ РАЗНООБРАЗИЯ ПРИРОДНЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ
В ЦИКЛЕ УГЛЕРОДА В ВОДАХ ЮЖНОГО ОКЕАНА****¹Пономарева А.Л., ^{1,2}Бакунина М.С., ^{1,2}Еськова А.И., ^{1,2}Дубовчук С.С.,
¹Шакиров Р.Б., ¹Обжиров А.И.**¹*Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева ДВО РАН,
Владивосток, e-mail: giston@list.ru;*²*Дальневосточный федеральный университет, Владивосток*

На Южный океан приходится ~ 30% мирового поглощения CO₂ океаном, несмотря на то, что он занимает около 10% от общей площади поверхности Мирового океана. Углеродный цикл в Южном океане оказывает огромное влияние на изменения климата. Южный океан представляет собой гетерогенную систему, характеризующуюся сильной сезонностью, обусловленной продолжительной темной зимой. Особенностью Южного океана и Антарктики является то, что микроорганизмы доминируют в генетическом пуле и биомассе в экологических нишах и играют ключевую роль в поддержании надлежащего функционирования экосистемы и регулировании цикла углерода. Изучение биоразнообразия микробных сообществ может являться ключом к пониманию функционирования биогеохимической системы Южного океана. В верхних слоях водной толщи Южного океана наибольшую геоэкологическую роль играют *Alphaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Flavobacteria* и *I Crenarchaeota*, а на больших глубинах только *Flavobacteria* и *I Crenarchaeota*. Выводы из начальных исследований геномики как на культивируемых бактериях, так и на уровне геномов, к которым получают доступ с помощью клонирования и метагеномных методов, говорят о том, что есть много уникальных особенностей этих организмов, которые способствуют выживанию в условиях колебаний освещенности и пониженных температур. Первоначальные исследования разнообразия бактериопланктона предполагают, что оно, кажется, соперничает с другими океаническими системами, имеют ярко выраженный биогеографический характер. Эта информация важна, если мы хотим понять специфические приспособления организмов к жизни в экстремальных условиях, описать эволюционную историю и, что важно, предсказать последствия изменения климата, такие как уменьшение морского льда и влияние микробиоты на круговорот углерода в полярных океанах.

Ключевые слова: цикл углерода, Южный океан, разнообразие микробиоты, геномика морских микроорганизмов, бактериопланктон

**THE ROLE OF DIVERSITY OF NATURAL MICROBIAL COMMUNITIES
IN THE CARBON CYCLE IN THE SOUTHERN OCEAN****¹Ponomareva A.L., ^{1,2}Bakunina M.S., ^{1,2}Eskova A.I., ^{1,2}Dubovchuk S.S.,
¹Shakirov R.B., ¹Obzhirov A.I.**¹*V.I. Ilichev Pacific Oceanological Institute FEB RAS, Vladivostok, e-mail: giston@list.ru;*²*Far Eastern Federal University, Vladivostok*

The Southern Ocean accounts for ~ 30% of the world's total CO₂ absorption, it occupies about 10% of the total surface area of the global ocean. The carbon cycle in the Southern Ocean has a huge impact on climate change. The Southern ocean is a heterogeneous system, characterized by strong seasonality, due to the long dark winter. A feature of the Southern Ocean and Antarctic is that microorganisms dominate the genetic pool and biomass in ecological niches and play a key role in maintaining the proper functioning of the ecosystem and regulating the carbon cycle. Studying the biodiversity of microbial communities may be the key to understanding the functioning of the biogeochemical systems of the Southern Ocean. In the upper layers of the water column of the Southern Ocean, the largest geoecological role is played by *Alphaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Flavobacteria*, and *I Crenarchaeota*, and at great depths only *Flavobacteria* and *I Crenarchaeota*. Findings from the initial studies of genomics both on cultivated bacteria and at the genome level, which are accessed using cloning and metagenomic methods, suggest that there are many unique features of these organisms that contribute to survival under fluctuating light conditions and low temperatures. Initial studies of the diversity of bacterioplankton suggest that it seems to compete with other oceanic systems and have a pronounced biogeographic character. This information is important if we want to understand the specific adaptations of organisms to life in extreme conditions, describe evolutionary history, and, importantly, predict the effects of climate change, such as a decrease in sea ice and the influence of microbiota on the carbon cycle in the polar oceans.

Keywords: carbon cycle, Southern Ocean, microbiota diversity, genomics of marine microorganisms, bacterioplankton

Полярная морская среда уникальна, она предоставляет холодную соленую воду для питания термохалинной циркуляции и переноса неорганического и органического углерода в глубокий океан. Температура вод Южного океана никогда не превыша-

ет 4 °C [1]. Однако, в отличие от глубокого океана, полярная морская среда подвергается экстремальным сезонным колебаниям, которые связаны с морским ледяным покровом, освещенностью и продолжительностью дня (рис. 1).

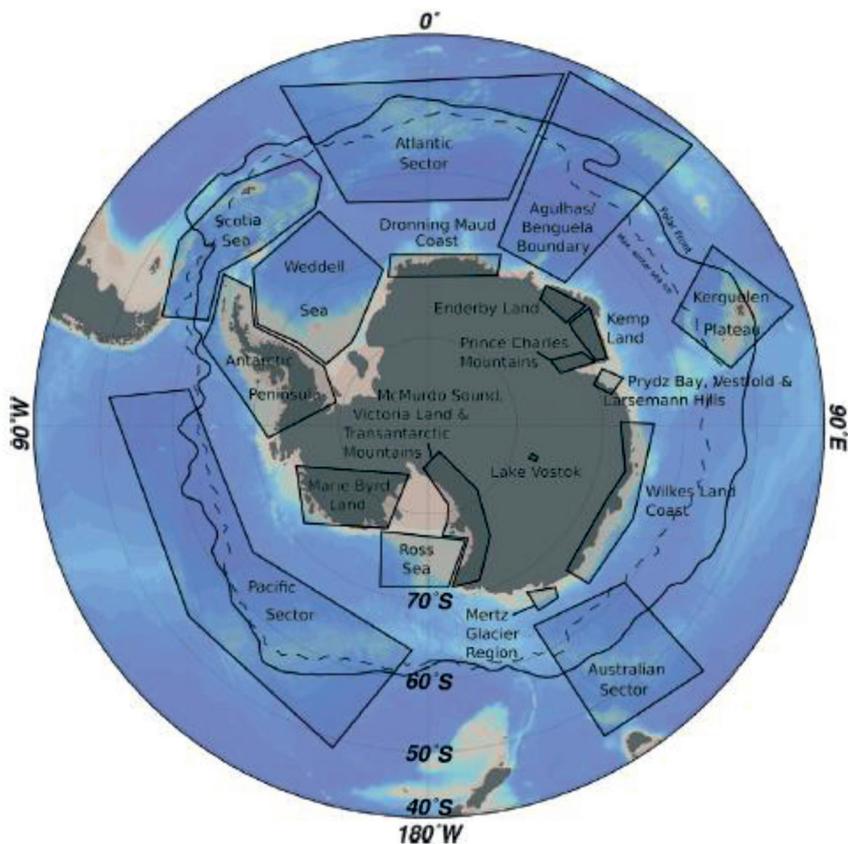


Рис. 1. Антарктида и Южный океан. Полярный фронт (циркумполярный – сплошная линия); максимальная протяженность морского льда (циркумполярная – пунктирная линия). Регионы Антарктиды показаны с озерами [2]

Южный океан играет решающую роль в глобальном круговороте углерода, осуществляя контроль концентрации CO_2 в атмосфере, отсюда возникает необходимость понимания роли биоты в регуляции углеродного цикла. Оценка вертикального распределения растворенного метана в водах Южного океана, показала, что поверхностный слой гораздо насыщенней, чем расположенный ниже слой, богатый хлорофиллом, что позволяет предположить, что существует связь между концентрацией CH_4 и динамикой роста и развития планктона [3]. Считается, что как алифатические, так и ароматические углеводороды, присутствующие в Южном океане, прежде всего, имеют биогенную природу и могут рассматриваться как часть естественного фона. Южный океан – большая и гетерогенная биогеохимическая система [4]. В прибрежных районах в весенний и летний периоды происходит интенсивное цветение фитопланктона, который является начальным звеном пищевой цепи. Напротив, открытый

океан – это наибольший район с высоким содержанием питательных веществ и низким содержанием хлорофилла, характеризующаяся минимальной первичной продукцией, в основном ограниченной низким содержанием железа в водах Южного океана [2]. Пространственное распределение бактериопланктона и дегградация органических веществ в основном связаны с гидрологическими и трофическими условиями. Благодаря скорости метаболизма микроорганизмы проявляли себя в качестве регуляторов переноса органического углерода в Южном океане и оказывали влияние на биогеохимические циклы Антарктики [5].

С точки зрения биомассы в открытом океане доминируют бактерии и археи. Они играют важную роль в регулировании, накоплении, экспорте, реминерализации и преобразовании крупнейшего в мире пула органического углерода [3]. Бактерии составляют до 90% клеточной ДНК, 40% углерода в планктоне, до 80% первичной продукции и способны окислять питатель-

ные вещества примерно в 100 раз быстрее, чем эукариотический фитопланктон.

Микробные пищевые цепи развиваются даже в тех районах Южного океана, где много крупных *Euphausiacea*. Эти трофические пути с множественными уровнями включают мелких многоклеточных, которые преобладают в северных открытых водах [6] (*Copepoda*, *Chaetognatha*, *Amphipoda*, *Myctophidae*, рыбы и птицы) в отличие от классической короткой цепочки: диатомеи – криль – позвоночные. Биоразнообразие морских прокариот зависит от времени, места и метода отбора проб. Экологические геномные исследования в Южном океане, направленные на выявление организмов и метаболических возможностей микробного сообщества, находятся в начальной стадии своего развития. Грзимски с соавторами (2012) обнаружили, что наиболее заметным изменением бактериопланктонного сообщества в прибрежных поверхностных водах Антарктического полуострова было присутствие хемолитоавтотрофных организмов зимой и их фактическое отсутствие летом, когда падающее солнечное излучение достигает максимума и показатели первичной продукции высоки. Если хемолитоавтотрофия широко распространена зимой в Южном океане, то этот процесс может быть ранее неизвестным стоком углерода [3, 7].

Исходя из этого, целью научного обзора литературы было описание молекулярно-генетического и функционального биоразнообразия бактерий и их роли в углеродном цикле в водах Южного океана.

Бактериопланктон играет жизненно важную роль в экологии и экосистемах Южного океана. Тем не менее филогенетическое разнообразие, геномный анализ функциональной структуры и метагеномные исследования антарктических вод является достаточно обрывочными. Структура и численность сообщества бактериопланктона существенно сдвигается в течение годового цикла по мере таяния морского льда и цветения фитопланктона. Филогенетические группы антарктического бактериопланктона, такие как морская группа *I Crenarchaeota*, *Alphaproteobacteria* (относящиеся к *Roseobacter* и кластеры SAR-11), *Gammaproteobacteria* (как культивируемые, так и некультивируемые) и *Bacteroidetes*-подобные бактерии в Южной океане являются общими с другими океаническими системами (рис. 2). Однако, кроме этого, встречается большое разнообразие видов уникальных для этого региона [8].

Alphaproteobacteria: SAR11

Pelagibacterales (SAR11) являются отделом *Alphaproteobacteria*. SAR11 неоппортунистическим олиготрофными микроорганизмами и с наибольшей интенсивностью разлагают растворенное органическое вещество в низких концентрациях. При увеличении содержания органики, например, при цветении фитопланктона, рост и развития этого типа бактерий угнетается. SAR11 доминирующая группа прокариот, широко распространенная не только в эпипелагической зоне, но и на глубине [9].

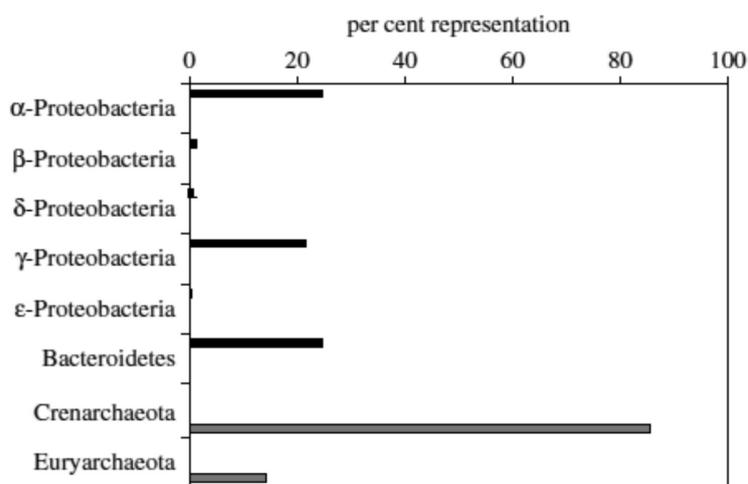


Рис. 2. Распределение бактериальных и архейных филогенетических групп на основе последовательностей рДНК SSU, полученной из морской воды в середине октября 2001 г.: бактерии (черные столбцы) и археи (серые столбцы) [7]

Интересной физиологической особенностью SAR11 является экспрессия ретинальсвязывающего пигмента протейородопсина, который функционирует в качестве протонного насоса при воздействии света и участвует в фотогетеротрофии, поэтому, несмотря на очень низкий уровень освещенности в водах Антарктики во время австралийской зимы, в метапротеоме протейородопсин фиксируется на протяжении всего годового цикла [10].

Alphaproteobacteria: Roseobacter

Roseobacter представлен в большинстве морских поверхностных вод и обладает широкой экологической пластичностью. *Roseobacter* способен к аэробной аноксигенной фототрофии, деградации диметилсульфониолпропионата по меньшей мере двумя путями, окислению монооксида углерода, использованию широкого спектра простых органических субстратов. Данные микроорганизмы могут быть как свободноживущими, так и симбионтами многоклеточных. Эти характеристики отражаются в широком разнообразии геномных черт, которые демонстрируются родственными членами группы *Roseobacter* [10].

Некоторые исследователи на основе генов 16S рРНК выделяют подгруппу *Roseobacter Clade Affiliated* (RCA), которая широко распространена как в поверхностных водах Южного океана, так и на глубине до 2200 м. RCA разделена на две основных группы: субантарктическую и антарктическую. Филотипы строго разделены полярным фронтом и сосуществуют только в полярной фронтальной зоне, где они могут превосходить по численности даже SAR11. Есть некоторые доказательства того, что филотип RCA происходит из антарктической зоны Северной Атлантики. В Южном океане вертикальные профили изобилия RCA имеют прочные экологические связи с фитопланктоном [11].

Численность RCA имеет сезонную динамику. Метагеномное исследование вод Южного океана около Западной Антарктиды позволило выявить, что гены 16S рРНК *Roseobacter* были более распространены летом, чем зимой [12].

Alphaproteobacteria: SAR116

Alphaproteobacteria SAR116 широко распространены по всему Мировому океану. В молекулярных исследованиях Южного океана, данный тип в наибольшей степени наблюдался в субантарктической зоне,

чем в антарктической [7]. Они участвуют в цикле углерода и способны фиксировать метан. Бактерии SAR116 в одинаковой степени были обнаружены как в летний, так и зимний период.

Betaproteobacteria

Betaproteobacteria – выполняют значительную экологическую функции, в частности участвуют в цикле азота и метана. Впервые они были обнаружены в поверхностных водах моря Росса [10]. Метагеномный и метапротеомный анализ поверхностных прибрежных вод Антарктического полуострова позволил выявить ведущую роль *Betaproteobacteria* в цикле Кальвина и окисление аммиака в зимний период [13, 14].

Betaproteobacteria: SAR86

SAR86 является наиболее часто встречающимся некультивируемым типом микроорганизмов в Южном океане [14]. Клетки SAR86 составляли от 8% до 18% от общей численности бактериопланктона поверхностных вод. Данный тип специализируется на утилизации липидов и углеводов. Эти функциональные различия предполагают минимальную конкуренцию между SAR86 и SAR11, поэтому оба типа характеризуются высокой численностью в водах субантарктической зоны [15].

Gammaaproteobacteria: GSO-EOSA-1

GSO-EOSA-1 – это группа сульфатредуцирующих микроорганизмов, которая включает в себя некультивируемые линии ARCTIC96BD-19 и SUP05 и культивируемых хемоавтотрофных симбионтов моллюсков, которые были обнаружены в мезопелагических водах и зоне минимума кислорода. GSO-EOSA-1, по-видимому, филогенетически связан с *Thiotrichales* [16]. SUP05 способны участвовать в фиксации углерода с использованием цикла Кальвина и в окислении серы даже в хорошо насыщенных кислородом водах.

Различные другие группы прокариот, относящиеся к *Gammaaproteobacteria* (например, *Oceanospirillales*, *Alteromonadales*) были обнаружены в водах Южного океана, в том числе *Neptuniibacter caesariensis*, *Marinomonas* spp., *Marinobacter aquaeolei*, *Colwellia psychrerythraea* и *Pseudoalteromonas haloplanktis* [16, 17]. Это подвижные хемоорганотрофы, которые способны использовать в качестве источника углерода простые сахара, аминокислоты, органические кислоты или (в случае *M. aquaeolei*) углеводороды [18, 19].

Deltaproteobacteria: SAR324

Deltaproteobacteria в основном распространены на глубинах около 3000 м. SAR324 участвует в фиксации углерода через цикл Кальвина и окисления серы, а также способен к разложению метилированных соединений [20].

CFB (Cytophaga-Flavibacterium-Bacteroides)

Группа CFB является космополитической и широко распространенной в мировом океане. *Flavobacteria* часто образуют основную фракцию планктона в Южном океане [21]. Они играют важную роль в реминерализации первичной продукции. *Flavobacteria* в Южном океане имеют ярко выраженное биогеографическое распределение. Разнообразие *Flavobacteria*, к югу от полярного фронта, значительно выше, чем в субантарктике [22]. Крупномасштабный метагеномный анализ, который определил полярный фронт как основную биогеографическую границу, обнаружил, что CFB обладала большей численностью к югу от него. Эта разница в численности может быть в значительной степени обусловлена доступностью железа [23].

Другие филогенетические группы бактерий, обнаруженные в Южном океане

Verrucomicrobia – недавно описанный бактериальный тип, повсеместно распространенный в морской среде и, по-видимому, состоит из нескольких физиологически различных групп. Небольшое количество представителей данного типа *Verrucomicrobia* были обнаружены в Южном океане. Наибольшее количество OTU для *Verrucomicrobium Coraliomargarita akajimensis* было обнаружено в антарктической зоне, по сравнению с водами субантарктики [24].

Существуют единичные случаи наблюдения бактерий типа *Planctomycetes* и *Actinobacteria* в глубинных и прибрежных водах Южного океана [25]. *Planctomycetes* участвуют в анаэробном окислении аммиака [26].

Archaea

Большинство бактерий, относящихся к археям и обитающих в антарктических водах, были связаны с морской группой *I Crenarchaeota* (MGI; также называется *Thaumarchaeota*), в то время как остальная часть представляла группу *II Euryarchaeota* [27, 28]. Последующие анализы рРНК подтвердили, что MGI являются наиболее распространенной группой

архей, встречающихся в поверхностных водах Южного океана и прибрежных водах Антарктиды, за ней по численности следует группа *II Euryarchaeota*. Дальнейшие исследования продемонстрировали широкое распространение морских архей в продольном и северном и южном направлениях полярного фронта [7]. *Archaea* включая MGI, также были обнаружены в донных отложениях и на побережье Антарктики. В Южном океане численность архей снижается в течение весны и лета и отрицательно коррелирует с концентрацией хлорофилла. Аммиакоксиляющие MGI были особенно чувствительными к фотоингибированию. Морская группа *II Euryarchaeota* была обнаружена в большей степени в поверхностных водах, чем на глубине [29].

Заключение

В бактериопланктоне в поверхностных водах Южного океана, который окружает Антарктиду, доминирует *Alphaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, *Flavobacteria*, и MGI. *Alphaproteobacteria* состоят в основном из SAR11 и *Roseobacter*. SAR11 являются олиготрофами и разлагают простые органические субстраты. В то время как *Flavobacteria* специализируется на сложных субстратах. *Gammaproteobacteria* обладают разнообразными метаболическими возможностями. В их состав входит группа GSO-EOSA-1, которая играет важную роль в темновой фиксации углерода. Распространение и роль аммиакоксилирующей группы архей MGI связывают с длительными периодами минимальной освещенности в течение долгой полярной зимы, также они вносят основной вклад в углеродную фиксацию в этот сезон. Многие таксоны, присутствующие в Южном океане, встречается в умеренных или тропических водах, при этом накопление данных метагенома позволяет выделить различия внутри филума SAR11. Метагеномика также позволяет выявить биогеографические различия между зонами Южного океана, например таких как полярный фронт. Объединенный метагеном / метапротеом анализ показывает, как абиотические и биотические факторы (например, фитопланктон цветение и сезонные изменения) влияют на состав и функции сообществ. В связи с применением функциональных омических подходов (метагеномика, метапротеомика, метатранскриптомика), в следующие 10 лет будут достигнуты новые успехи в изучении микробных сообществ Южного океана.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы «Комплексные исследования окружающей среды Южного океана», рег. номер FWMM-2019-0007.

Список литературы / References

1. Van Opzeeland I.C., Miksis-Olds J.L. Acoustic ecology of pinnipeds in polar habitats. In: Aquatic Animals: Biology, Habitats and Threats. 2012. P. 10–62.
2. Wilkins D., Yau S., Williams T.J., Allen M.A., Brown M.V., DeMaere M.Z., Lauro F.M., Cavicchioli R. Key microbial drivers in Antarctic aquatic environments. *FEMS Microbiol Rev.* 2013. vol. 37. no. 3. P. 303–335. DOI: 10.1111/1574-6976.12007.
3. Adler V., di Rosamarina A., Hucke-Gaete M., Mozzetti R., Quartino R., Raya Rey M., Schejter A., Vecchione L., Marschoff E. Southern Ocean. In book: First Global Marine Assessment. Chapter: 36H. Publisher: Oceans and Law of the Sea. United Nations. 2016. P. 101–142.
4. Smith W.O., Peloquin J.A., Karl D.M. Antarctic Continental Margins. In: Liu K.-K., Atkinson L., Quiñones R., Talue-McManus L. (eds.). Carbon and Nutrient Fluxes in Continental Margins. Springer-Verlag. The IGBP Series. 2010. P. 318–330.
5. Azzaro M., Packard T. T., Monticelli L. S., Maimone G., Rappazzo A. C., Azzaro F., Grilli F., Crisafi E., La Ferla R. Microbial metabolic rates in the Ross Sea: the abioclear project. *Nature Conservation.* 2019. vol. 34. P. 441–475. DOI: 10.3897/natureconservation.34.30631.
6. Atkinson A., Ward P., Hunt B.P.V., Pakhomov E.A., Hsieh, G.W. An Overview of Southern Ocean Zooplankton Data: Abundance, Biomass, Feeding and Functional Relationships. 2012. *CCAMLR Science.* 2012. vol. 19. P. 171–218.
7. Grzymalski J.J., Riesenfeld C.S., Williams T.J., Dussaq A.M., Ducklow H., Erickson M., Cavicchioli R., Murray A.E. A metagenomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctica Peninsula coastal surface waters. *J. ISME.* 2012. vol. 6. P. 1901–1915. DOI: 10.1038/ismej.2012.31.
8. Buitenhuis E.T., Li W.K.W., Lomas M.W., Karl D.M., Landry M.R., Jacquet S. Picoheterotroph (Bacteria and Archaea) biomass distribution in the global ocean. *Earth Syst. Sci. Data.* 2012. vol. 4. P. 101–106. DOI: 10.5194/essd-4-101-2012.
9. Giebel H.-A., Brinkhoff T., Zwisler W., Selje N., Simon M. Distribution of *Roseobacter* RCA and SAR11 lineages and distinct bacterial communities from the subtropics to the Southern Ocean. *Environ Microbiol.* 2009. vol. 11. P. 2164–2178. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2009.01942.x.
10. Wilkins D., Lauro F.M., Williams T.J., Demaere M.Z., Brown M.V., Hoffman J. M., Andrews-Pfannkoch C., McQuaid J.B., Riddle M.J., Rintoul S.R., Cavicchioli R. Biogeographic partitioning of Southern Ocean microorganisms revealed by metagenomics. *Environ. Microbiol.* 2013. vol. 15. no. 5. P. 1318–1333.
11. Lauro F.M., McDougald D., Thomas T., Williams T.J., Egan S., Rice S., DeMaere M.Z., Ting L., Ertan H., Johnson J., Ferreira S., Lapidus A., Anderson I., Kyrpidis N., Munk A.C., Detter C., Han C.S., Brown M.V., Robb F.T., Kjelleberg S., Cavicchioli R. The genomic basis of trophic strategy in marine bacteria. *P Natl. Acad. Sci. USA.* 2009. vol. 106. P.15527–15533. DOI: 10.1073/pnas.0903507106.
12. Obernosterer I., Catala P., Lebaron P., West N. J. Distinct bacterial groups contribute to carbon cycling during a naturally iron fertilized phytoplankton bloom in the Southern Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 2011. vol. 56. P. 2391–2401. DOI: 10.4319/lo.2011.56.6.2391.
13. Zou H., Huang J., Fang F., Guo J. Polygenic analysis of ammonia-oxidizing bacteria for completely autotrophic nitrogen removal. *African Journal of Microbiology Research.* 2013. vol. 7. no. 18. P.1794–1801. DOI: 10.5897/AJMR12.1437.
14. Williams T.J., Long E., Evans F., Demaere M.Z., Lauro F.M., Raftery M.J., Ducklow H., Grzymalski J.J., Murray A.E., Cavicchioli R. A metaproteomic assessment of winter and summer bacterioplankton from Antarctic Peninsula coastal surface waters. *J. ISME.* 2012. vol. 6. P. 1883–1900. DOI: 10.1038/ismej.2012.28.
15. Dupont C.L., Rusch D.B., Yooshep S., Lombardo M.J., Richter R.A., Valas R., Novotny M., Yee-Greenbaum J., Selengut J.D., Haft D.H., Halpern A.L., Lasken R.S., Nealson K., Friedman R., Venter J.C. Genomic insights to SAR86, an abundant and uncultivated marine bacterial lineage. *J. ISME.* 2012. vol. 6. P. 1186–1199. DOI: 10.1038/ismej.2011.189.
16. Williams K.P., Gillespie J.J., Sobral B.W., Nordberg E.K., Snyder E.E., Shallom J.M., Dickerman A.W. Phylogeny of Gammaproteobacteria. *J. Bacteriol.* 2010. vol. 192. P. 2305–2314. DOI: 10.1128/JB.01480-09.
17. Cowie R.O.M., Maas E.W., Ryan K.G. Archaeal diversity revealed in Antarctic sea ice. *Antarctic Science.* 2011. vol. 23. no. 6. P. 531–536. DOI: 10.1017/S0954102011000368.
18. Signori C.N., François T., Enrich-Prast F.A., Pollery R.C.G., Sievert S.M. Microbial diversity and community structure across environmental gradients in Bransfield Strait, Western Antarctic Peninsula. *Frontiers in Microbiology.* 2014. vol. 5. P. 645–655. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00647.
19. Singer E., Webb E.A., Nelson W.C., Heidelberg J.F., Ivanova N., Pati A., Edwards K.J. Genomic potential of *Mariobacter aquaeolei*, a biogeochemical «opportunotroph». *Appl Environ Microbiol.* 2011. vol. 77. P. 2763–2771. DOI: 10.1128/AEM.01866-10.
20. Swan B.K., Martinez-Garcia M., Preston C.M. Potential for chemolithoautotrophy among ubiquitous bacteria lineages in the dark ocean. 2011. *Science.* vol. 333. P. 1296–1300. DOI: 10.1126/science.1203690.
21. Green D.H., Shenoy D.M., Hart M.C., Hatton A.D. Coupling of dimethylsulfide oxidation to biomass production by a marine *Flavobacterium*. *Applied and Environmental Microbiology.* 2011. vol. 77. no. 9. P. 3137–3140. DOI: 10.1128/AEM.02675-10.
22. Tada Y., Makabe R., Kasamatsu-Takazawa N., Taniguchi A., Hamasaki K. Growth and distribution patterns of *Roseobacter/Rhodobacter*, SAR11, and *Bacteroidetes* lineages in the Southern Ocean. *Polar Biol.* 2013. vol. 36. Is. 5. P. 691–704. DOI: 10.1007/s00300-013-1294-8.
23. Ducklow H.W., Schofield O., Vernet M., Stammerjohn S., Erickson M. Multiscale control of bacterial production by phytoplankton dynamics and sea ice along the western Antarctic Peninsula: a regional and decadal investigation. *J. Mar. Syst.* 2012. vol. 98–99. P. 26–39. DOI: 10.1016/j.jmarsys.2012.03.003.
24. Freitas S., Hatosy S., Fuhrman J.A., Huse S.M., Mark Welch D.B., Sogin M.L., Martiny A.C. Global distribution and diversity of marine *Verrucomicrobia*. *J. ISME.* 2012. vol. 6. P. 1499–1505. DOI: 10.1038/ismej.2012.3.
25. Jamieson R.E., Rogers A.D., Billett D.S.M., Smale D.A., Pearce D.A. Patterns of marine bacterioplankton biodiversity in the surface waters of the Scotia Arc, Southern Ocean. *FEMS Microbiol Ecol.* 2012. vol. 80. P. 452–468. DOI:10.1111/j.1574-6941.2012.01313.x.
26. Fuerst J.A., Sagulenko E. Beyond the bacterium: planctomycetes challenge our concepts of microbial structure and function. *Nature Reviews Microbiology.* 2011. vol. 9. P. 403–413. DOI: 10.1038/nrmicro2578.
27. Merbt S.N., Stahl D.A., Casamayor E.O., Martí E, Nicol G.W., Prosser J.I. Differential photoinhibition of bacterial and archaeal ammonia oxidation. *FEMS Microbiol Lett.* 2012. vol. 327. P. 41–46. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2011.02457.x.
28. Guillén-Navarro K., Herrera-López D., López-Chávez M.Y., Cancino-Gómez M., Reyes-Reyes A.L. Assessment of methods to recover DNA from bacteria, fungi and archaea in complex environmental samples. *Folia Microbiologica.* 2015. vol. 60. no. 6. P. 551–558. DOI: 10.1007/s12223-015-0403-1.
29. Ducklow H.W., Fraser W.R., Meredith M.P., Stammerjohn S.E., Doney S.C., Martinson D.G., Sallie S.F., Schofield O.M., Steinberg D.K., Venables H.J., Amsler C.D. West Antarctic Peninsula: An ice-dependent coastal marine ecosystem in transition. *Oceanography.* 2013. vol. 26. P. 190–203. DOI: 10.5670/oceanog.2013.62.