

На правах рукописи

Стройнов Ярослав Витальевич

**ВИРИОПЛАНКТОН В РАЗНЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ:  
РОЛЬ ВИРУСОВ В СМЕРТНОСТИ ГЕТЕРОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ**

03.02.10 – гидробиология

Автореферат на соискание учёной степени кандидата  
биологических наук

Борок – 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН в лаборатории микробиологии

**Научный руководитель:** доктор биологических наук  
**Копылов Александр Иванович**

**Официальные оппоненты:** **Вайнштейн Михаил Борисович**  
доктор биологических наук, профессор, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, заместитель директора по науке

**Сажин Андрей Фёдорович**  
кандидат биологических наук, Федеральное Государственное Бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, старший научный сотрудник

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего профессионального образования Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Биологический факультет

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2014 г. в \_\_ час. на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская обл., Некоузский район, п. Борок

Тел./факс: (48547) 24042

e-mail: dissovet@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН и на сайте ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru>), с авторефератом – в сети Интернет на сайтах ВАК РФ (<http://vak.ed.gov.ru>) и ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru>).

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2014 г.

Учёный секретарь

диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### **Введение. Актуальность темы.**

Вирусы – мельчайшие существа-иждивенцы с простой биологической структурой, состоящей из одной или нескольких молекул РНК или ДНК, заключенных в защитную белковую оболочку (капсид). Присутствие вирусов в водных объектах известно с середины прошлого века (Крисс, 1959; Spencer, 1955). Однако активные исследования их экологического значения в водных экосистемах начались только с работы Берга с соавторами (Bergh et al., 1989), которые обнаружили очень высокую концентрацию водных вирусов (до  $10^8$  частиц/мл), в основном классифицируемых как бактериофаги. В водной среде вирусы существуют в двух фазах: внеклеточной и внутриклеточной. Продуктивное размножение вирусов происходит только внутри живых клеток и, в случае литической инфекции, заканчивается гибелью (лизисом) клетки. Последующие исследования (Proctor, Fuhrman, 1990; Suttle et al., 1990; Nara et al., 1991) подтвердили очень высокую численность вирусов в различных водных местообитаниях и установили, что вирусы могут инфицировать большое количество гетеротрофных бактерий и, в конечном итоге, вызывать высокую смертность бактериопланктона. В результате вирусного лизиса бактерий значительное количество органического вещества не поступает на более высокие трофические уровни планктонной пищевой сети, а вновь используется бактериальным сообществом (Thingstad et al., 1993; Bratbak, Heldal, 2000).

В настоящее время общепризнано, что вирусы являются важной и неотъемлемой частью биологических сообществ водных экосистем. Они влияют на численность, видовой состав и разнообразие планктонных микроорганизмов, а также изменяют потоки вещества и энергии в микробных сообществах (Fuhrman, 1999; Noble et al., 1999; Bratbak, Heldal, 2000; Thingstad, 2000). Кроме того, вирусы являются посредниками генетического обмена внутри вида и между видами через трансдукцию (Jiang, Paul, 1998).

Закономерности распределения и функционирования водных вирусов сложны и до сих пор недостаточно изучены. В связи с этим необходимость исследований роли вирусов-бактериофагов в функционировании микробных сообществ в разнотипных водных экосистемах очевидна. Имеющие в литературе заключения о значении вирусов как компонента планктонных сообществ основаны, главным образом, на результатах исследований вириопланктона в морях и озерах и, в меньшей степени, в водохранилищах и реках (Wommack, Colwell, 2000; Weinbauer, 2004).

Исследования вириопланктона в пресноводных экосистемах России начались сравнительно недавно и пока весьма немногочисленны (Сироткин и др., 2001; Дрюккер, Дутова, 2009; Копылов и др., 2007, 2011). В тоже время сведения о количестве и активности

вирусов необходимы для адекватной оценки структуры и функционирования планктонных сообществ водоёмов и водотоков.

### **Цель и задачи исследований.**

Цель работы – оценить роль вирусов в структуре и функционировании планктонных микробных сообществ в разнотипных водных экосистемах (водохранилища, реки, озеро).

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Определить общую численность, биомассу и продукцию бактерий – основных хозяев планктонных вирусов.
2. Определить общую численность вириопланктона, в том числе: свободноплавающих вирусов; вирусов, прикреплённых к клеткам бактерий; вирусов-бактериофагов, находящихся внутри бактериальных клеток.
3. Определить количество видимых инфицированных клеток бактерий, количество всех инфицированных клеток бактерий и их доли в общей численности бактериопланктона. Выяснить долю разных морфотипов бактерий в общем количестве инфицированных бактериальных клеток.
4. Определить вирус индуцированную смертность бактериопланктона и оценить поступление органического углерода в окружающую водную среду в результате вирусного лизиса.
5. Определить продукцию вириопланктона и время оборота общей численности вирусов.
6. Выяснить вклад вириопланктона в суммарную биомассу планктонных микробных сообществ в разных водных экосистемах. Сравнить гибель бактерий в результате вирусного лизиса с их потреблением простейшими. Оценить выедание вирусных частиц простейшими.

### **Научная новизна и теоретическая значимость работы.**

Результаты диссертационной работы существенно дополняют и расширяют имеющиеся в литературе сведения об обилии и активности планктонных вирусов в пресноводных экосистемах. Впервые в исследованиях экологии пресноводных вирусов определены: количество бактериофагов, прикрепленных к бактериальным клеткам, доли бактерий разных морфотипов в общем количестве инфицированных клеток, вклад вирусов в общую биомассу планктонных микробных сообществ. Полученные данные вносят существенные изменения в общепринятую схему потоков органического вещества и энергии в планктонных системах.

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

Вириопланктон является важнейшим структурно-функциональным компонентом планктонных микробных сообществ водоёмов и водотоков. Вирусы инфицируют и вызывают гибель значительного количества планктонных гетеротрофных бактерий.

### **Практическая значимость.**

Выявленные закономерности распространения и активности планктонных вирусов в водоёмах и водотоках могут использоваться для разработки методов управления функционированием водных экосистем, при моделировании и прогнозировании процессов трансформации вещества и энергии в реках, озерах и водохранилищах разного трофического статуса, а также при обосновании и разработке системы мониторинга качества их вод.

Выявленная зависимость численности вирусов от трофического статуса пресноводной экосистемы (первичной продукции фитопланктона) может быть в дальнейшем использована в качестве индикатора экологического благополучия водоёмов и водотоков.

### **Апробация результатов диссертации.**

Материалы диссертации доложены и обсуждены на конференции «Молодая наука в классическом университете: секция биология» (Иваново, 2008), на XIV Школе-конференции молодых учёных с иностранным участием (Борок, 2010), международном III Байкальском микробиологическом симпозиуме (Иркутск, 2011), всероссийской конференции «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ» (Борок, 2012).

### **Публикации.**

По теме публикации опубликовано 8 работ. Из них 4 – в профильных научных журналах перечня ВАК РФ.

### **Благодарности.**

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н. А. И. Копылову за помощь на всех этапах проведения работы. Выражает глубокую благодарность Д.Б. Косолапову за помощь в сборе и анализу материалов из оз. Севан, глубокую признательность Е.А. Заботкиной за помощь и советы при проведении электронно-микроскопических исследований, а так же оформлении автореферата и диссертации, Т.С. Масленниковой за любезно предоставленные данные по первичной продукции фитопланктона, Тихоненкову Д. В. и Романенко А.В. за любезно предоставленные данные, а так же всех участников экспедиций по отбору проб для данной работы.

### **Структура и объём работы.**

Диссертация состоит из введения, обзора литературы (глава 1), описания объектов и методов исследования (глава 2), изложения полученных результатов и их обсуждения (главы 3-5), заключения, выводов и списка литературы, который включает 141 источник, в том числе 128 на иностранном языке. Материалы диссертации изложены на 116 страницах машинописного текста и иллюстрированы 58 таблицами и 17 рисунками.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе приводятся сведения об истории развития водной микробиологии и применяемых в ней методов, а также данные по экологии бактериофагов и их роли в планктонных сообществах. Приводятся известные на данный момент факторы, влияющие на водные вирусы.

### ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования на р. Ильд (притоке Рыбинского водохранилища) проводили в июле 2008 г. на 11 станциях. В оз. Севан апреле-августе 2009 г. изучали сезонную динамику вириопланктона в прибрежном мелководье открытого типа в Малом Севане. В этом же году исследовали вертикальное распределение вирусов на четырех глубоководных станциях, расположенных в Малом Севане, Большом Севане, а также на соединяющем их перешейке.

В ходе работ комплексной экспедиции ИБВВ РАН во время рейса НЭС «Академик Топчиев» в июле 2010 г. был собран материал на 17 станциях в Чебоксарском водохранилище, 3 станциях в р. Ока и на 12 станциях в Горьковском водохранилище. Материал по Рыбинскому водохранилищу был собран в ходе стандартных рейсов НЭС «Академик Топчиев» на 6 станциях в августе 2010 г.

Определение количества вирусов и бактерий осуществляли в интегрированных образцах воды, которые получали смешиванием проб, отобранных через каждый метр от поверхности до дна. Сразу после отбора пробу воды фиксировали глутаральдегидом до конечной концентрации 2%, хранили в темноте при температуре 4°C.

Планктонные вирусные частицы учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителя SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc (“Wathman”) с диаметром пор 0.02 мкм (Noble, Fuhrman, 1998). Гетеротрофные бактерии и нанофлагелляты определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителей (DAPI и примулин) и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0.2 мкм (Porter, Feig, 1980; Caron, 1983). Препараты просматривали при увеличении x1000 под эпифлуоресцентным микроскопом Olympus BX51 (Япония) с системой анализа изображений. Содержание углерода в 1 вирусной частице принимали равным  $10^{-10}$  мкг С (Gonzalez, Suttle, 1993). Содержание органического углерода в сырой биомассе бактерий рассчитывали согласно уравнению, связывающему объем клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>) и содержание углерода в клетке бактерии (Norland, 1993). Допуская, что гетеротрофный жгутиконосец в час освещает объем воды равный  $10^5$  объема его тела (Fenchel, 1982), ориентировочно рассчитывали скорость потребления бактерий природными популяциями гетеротрофных жгутиконосцев.

Для определения частоты отчетливо видимых инфицированных вирусами гетеротрофных бактерий (Frequency of visibly infected cells (FVIC), % от общего количества бактерий) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (Burst size (BS), частиц/кл) использовали метод просвечивающей электронной микроскопии. Вирусы и бактерии осаждали центрифугированием при 100000 g (35000 об./мин) в течение часа с использованием ультрацентрифуги ОПТИМА L-90k ("Beckman Coulter", США) на никелевые сеточки плотностью 400 мешей, покрытые пленкой из пиолоформа с углеродным напылением. Сеточки просматривали в электронном микроскопе JEM 100C и JEM 1100 ("JEOL", Япония) при увеличении в 20000-150000 раз. Для расчета доли всех инфицированных клеток от общей численности гетеротрофных бактерий (Frequency of infected cells (FIC), %) использовали уравнение  $FIC = 7.1 \times FVIC - 22.5 \times FVIC^2$  (Binder, 1999). Гибель бактериопланктона, вызванную вирусным лизисом (Viral-mediated mortality of bacteria (VMB), %), определяли по формуле  $VMB = (FIC + 0.6 \times FIC^2)/(1 - 1.2 \times FIC)$  (Binder, 1999). Скорость вирус-индуцированной смертности бактерий (Virus-induced mortality (VIM), кл/(мл × сут) или мг C/(м<sup>3</sup> × сут) рассчитывали с использованием уравнения  $VIM = VMB \times P_B$ , где  $P_B$  – продукция бактериопланктона. Продукцию вириопланктона ( $P_V$ ) определяли как произведение BS и VIM (Simek et al., 2001). Время оборота численности вирусов получали делением их численности на продукцию. Скорость поступления в окружающую водную среду легкоусвояемого органического вещества в результате вирусного лизиса бактериальных клеток находили по разнице VIM (в мг C/(м<sup>3</sup> × сут) и  $P_V$  (в мг C/(м<sup>3</sup> × сут)).

Первичную продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом (Романенко, Кузнецов, 1974). Удельную скорость роста бактерий определяли методом разбавления (Landry, Hassett, 1982) или оценивали по частоте делящихся клеток (FDC) по формуле:  $\ln \mu = 0.299 \times FDC - 4.961$  (Newell, Christian, 1981). Продукцию бактериопланктона определяли как произведение удельной скорости роста и биомассы.

Статистический анализ данных проводили с использованием программы Statistica 6.0. При установлении корреляционных зависимостей между параметрами использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена для уровня значимости 0.05.

## **ГЛАВА 3. ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА**

### **3.1. Водохранилища.**

В исследованный период во всех трех водохранилищах были зарегистрированы высокие величины продукции фитопланктона ( $P_{PH}$ ) (табл. 1). Максимальные значения обнаружены в Чебоксарском водохранилище. Величины  $P_{PH}$ , рассчитанные в среднем для

водохранилища или участка водохранилища, оказались значительно выше в Чебоксарском водохранилище и озерной части Горьковского водохранилища, чем в Рыбинском водохранилище и речной части Горьковского водохранилища.

Таблица 1. Первичная продукция фитопланктона ( $\Sigma P_{PH}$ , мг С/(м<sup>2</sup> × сут)), общая численность бактериопланктона ( $N_B$ , 10<sup>6</sup> кл./мл), средний объём бактериальной клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>), биомасса ( $B_B$ , мгС/м<sup>3</sup>), удельная скорость роста ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) и продукция ( $P_B$ ) бактериопланктона в водохранилищах

Параметры	Водоохранилища			
	Рыбинское	Горьковское		Чебоксарское
		Речной участок	Озёрный участок	
$\Sigma P_{PH}$	<u>1554±206*</u> 434-2700	<u>929±284</u> 246-1962	<u>2132±499</u> 705-2922	<u>2711±520</u> 740-8395
$N_B$	<u>6.92 ±0.41</u> 4.95-9.21	<u>8.94±0.64</u> 6.34-11.27	<u>16.21±1.29</u> 12.56-18.54	<u>15.73±0.77</u> 11.54-20.78
$V$	<u>0.074±0.021</u> 0.057-0.087	<u>0.079 ±0.01</u> 0.06-0.137	<u>0.077±0.004</u> 0.067-0.086	<u>0.098±0.005</u> 0.065-0.142
$B_B$	<u>125 ±9</u> 79-179	<u>167±9</u> 145-198	<u>306±24</u> 242-355	<u>348±16</u> 265-475
$\mu$	<u>0.05 ±0.008</u> (0.011-0.101)	<u>0.033±0.008</u> 0.017-0.064	0.031±0.007 0.017-0.047	<u>0.033 ±0.003</u> 0.012-0.052
$P_B$ , 10 <sup>6</sup> кл./(м <sup>3</sup> × сут)	<u>7.62±1.08</u> 2.43-15.37	<u>7.28 ±1.84</u> 2.56-16.09	<u>12.4±3.1</u> 5.03-18.59	<u>12.55±1.55</u> 4.13-26.14
$P_B$ , мг С/(м <sup>3</sup> × сут)	<u>134±17</u> 45-231	<u>130±28</u> 70-257	<u>237±63</u> 97-349	<u>269±32</u> 122-574

\* Здесь и далее над чертой – среднее ± ошибка среднего, под чертой минимальное и максимальное значения

Численность ( $N_B$ ), биомасса ( $B_B$ ) и продукция ( $P_B$ ) бактериопланктона оказались также высокими (табл. 1). Максимальные значения обнаружены в Чебоксарском водохранилище. Средние величины  $N_B$ ,  $B_B$ ,  $P_B$  в Чебоксарском водохранилище и озерной части Горьковского водохранилища превышали таковые в Рыбинском водохранилище и речной части Горьковского водохранилища, соответственно, в 1.4 – 2.3, в 1.8 – 2.7 и 1.8 – 2.1 раз. Во всех трёх водохранилищах между интегральной первичной и бактериальной продукцией обнаружена слабая положительная взаимосвязь ( $R = 0.34$  для Рыбинского водохранилища,  $R = 0.41$  для Горьковского и  $R = 0.55$  для Чебоксарского). Очень высокий уровень развития как фитопланктона, так и бактериопланктона, зарегистрированный в период исследования, по



видимому, в значительной степени связан с аномально высокой температурой воды в водохранилищах летом 2010 г.

### 3.2 Реки

В малой реке Ильд на большинстве станций обнаружены низкие величины первичной продукции фитопланктона (табл. 2). В тоже время, в реке были зарегистрированы высокие численность и биомасса бактериопланктона. По-видимому, важными дополнительными источниками питания для гетеротрофных бактерий являются поступающее в малую реку аллохтонное органическое вещество и растворенное органическое вещество, продуцируемое многочисленными макрофитами. В р. Ильд получены низкие величины удельной скорости роста бактерий, и, соответственно, суточная продукция бактериопланктона оказалась невысокой.

Таблица 2. Первичная продукция фитопланктона ( $\sum P_{PH}$ , мг С/(м<sup>2</sup> × сут)), общая численность бактериопланктона ( $N_B$ , 10<sup>6</sup> кл./мл), средний объём бактериальной клетки ( $V$ , мкм<sup>3</sup>), биомасса ( $B_B$ , мг С/м<sup>3</sup>), удельная скорость роста ( $\mu$ , ч<sup>-1</sup>) и продукция ( $P_B$ ) бактериопланктона в реках и оз. Севан

Параметры	р. Ильд	р. Ока	оз. Севан
$\sum P_{PH}$	<u>264±59</u> 26-900	<u>1212±23</u> 1189-1234	_*
$N_B$	<u>8.27±0.84</u> 3.34-19.62	<u>13.2±3.99</u> 7.59-20.92	<u>6.53±0.3</u> 3.7-12.46
$V$	<u>0.131±0.014</u> 0.07-0.328	<u>0.074±0.01</u> 0.062-0.093	<u>0.122±0.005</u> 0.054-0.223
$B_B$	<u>210±23</u> 111-511	<u>232±55</u> 166-341	<u>162±7</u> 88-321
$\mu$	<u>0.01±0.0004</u> 0.008-0.014	<u>0.034±0.004</u> 0.026-0.04	<u>0.0120±0.0004</u> 0.008-0.022
$P_B, 10^6$ кл./ (м <sup>3</sup> × сут)	<u>1.89±0.17</u> 1.01-3.63	<u>11.24±4.32</u> 6.85-19.89	<u>1.83±0.08</u> 1.02-3.05
$P_B$ мг С/ (м <sup>3</sup> × сут)	<u>48±4</u> 24-94	<u>197±64</u> 119-324	<u>46±2</u> 22-94

\* - определения не проводились.

В устьевом участке р. Ока первичная продукция фитопланктона была значительно выше, чем в малой реке (табл. 2). В тоже время величина численности бактериопланктона, в среднем, была больше таковой в р. Ильд в 1.6 раз, а биомасса – лишь в 1.1 раз, поскольку средний объём бактериальной клетки в малой реке был выше в 1.8 раз. Однако, удельная скорость и продукция планктонных бактерий были существенно выше (табл. 2).

### 3.3 Озеро Севан

Численность и биомасса бактериопланктона в высокогорном оз. Севан достигали высоких значений (табл. 2). Величины  $N_B$  и  $V_B$ , в среднем для озера, оказались близкими к таковым в мезотрофно-эвтрофном Рыбинском водохранилище. Высокое количество планктонных бактерий в озере, по-видимому, связано с сильной антропогенной нагрузкой на оз. Севан, однако, в исследованный период величины удельной скорости роста и продукции бактериопланктона в большинстве случаев были ниже, чем в Рыбинском водохранилище (табл. 2).

## ГЛАВА 4. ЧИСЛЕННОСТЬ И ПРОДУКЦИЯ ВИРУСОВ В РАЗНЫХ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ. ВИРУС-ИНДУЦИРОВАННАЯ СМЕРТНОСТЬ ГЕТЕРОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ

### 4.1. Вириопланктон водохранилищ

В волжских водохранилищах выявлена очень высокая численность вириопланктона, превышающая общее количество бактериопланктона в 3-11 раз (табл. 3). Величины общей численности планктонных вирусов были выше в более продуктивных Чебоксарском водохранилище и озерном участке Горьковского водохранилища, чем в Рыбинском водохранилище и речной части Горьковского водохранилища. В Рыбинском и Чебоксарском водохранилищах между численностью вириопланктона и бактериопланктона была обнаружена умеренная положительная связь ( $R = 0.39$  и  $0.47$  соответственно).

Таблица 3. Общая численность свободных вирусов ( $N_V$ ,  $10^6$  ч./мл), отношение количества вирусов к общей численности бактериопланктона ( $N_V/N_B$ ), отношение количества бактерий с прикрепленными к ним вирусами к общей численности бактериопланктона ( $N_{IB}/N_B$ ), численность вирусов, прикрепленных к клеткам бактерий ( $N_{AV}$ ,  $10^6$  фагов/мл) и их соотношение с численностью свободных вирусов ( $N_{AV}/N_V$ , %) в водохранилищах

Параметры	Водохранилища			
	Рыбинское	Горьковское		Чебоксарское
		Речной участок	Озёрный участок	
$N_V$	<u>43±3.9</u> 16.5-60.9	<u>41±4</u> 24.2-50.2	<u>62.3±26.1</u> 19.6-140	<u>56.3±2.7</u> 38.2-77.1
$N_V/N_B$	<u>6.3±0.6</u> 3.2-10	<u>4.9±0.7</u> 2.3-7.9	<u>4.4±2.3</u> 1.6-11.1	<u>3.9±0.2</u> 2.6-6.6
$N_{IB}/N_B$	<u>27±3</u> 15-43	<u>24±3</u> 12-31	<u>32±4</u> 21-40	<u>25±2</u> 14-45
$N_{AV}$	<u>3.1±1.7</u> 1.1-22.2	<u>3.4±0.5</u> 2.07-5.43	<u>3.7±0.3</u> 2.93-4.24	<u>6.9±0.6</u> 3-12.3
$N_{AV}/N_V$	<u>10±6</u> 2-79	<u>8±1</u> 4-10	<u>9±2</u> 3-13	<u>12±1</u> 6-16

В водной толще водохранилищ обнаружено большое количество бактерий с прикрепленными к их поверхности вирусами-бактериофагами (табл. 3). На одной бактериальной клетке находилось до 32 вирусов. В планктоне водохранилищ численность бактериофагов, ассоциированных с поверхностью бактериальных клеток, в среднем составляло 10% от численности свободных вирусов. Таким образом, большое количество вирусов может поступать на более высокие трофические уровни планктонной пищевой сети при потреблении бактерий с прикрепленными к ним бактериофагами простейшими, коловратками, ракообразными.

Количество потенциальных контактов между вирусами и бактериями ( $R$  варьировало от 397 до 5355 контактов/(кл.  $\times$  сут)) в Чебоксарском водохранилище и озерной части Горьковского  $R$  составило, соответственно,  $2892 \pm 219$  и  $2892 \pm 657$  контактов/(кл.  $\times$  сут), в Рыбинском -  $790 \pm 84$  контактов/(кл.  $\times$  сут), в речной части Горьковского водохранилища -  $1059 \pm 77$  контактов/(кл.  $\times$  сут).

Количество видимых инфицированных вирусами клеток бактерий (FVIC) в воде волжских водохранилищ достигало 5% от общей численности бактериопланктона (табл. 4). В Рыбинском водохранилище вирусы в среднем инфицировали в 2-3 раза меньше бактерий, чем Горьковском и Чебоксарском водохранилищах. В итоге численность всех инфицированных вирусами бактериальных клеток колебалась от 2.3 до 29.9 % от общей численности бактериопланктона. Содержание бактериофагов внутри инфицированных бактерий (BS) значительно колебалось, достигая в более трофных условиях 123 фагов/кл., хотя значимых различий между водными экосистемами не обнаружено (табл. 4).

В Горьковском и Чебоксарском водохранилищах существовали положительные зависимости между  $R$  и FVIC (соответственно,  $r = 0.62$  и  $r = 0.20$ ,  $p < 0.05$ ), а также между  $N_{IV}$  и FVIC (соответственно,  $r = 0.39$  и  $r = 0.41$ ,  $p < 0.05$ ),

В водохранилищах вирусы в разной степени инфицировали гетеротрофных бактерий различной морфологии. Общее количество инфицированных клеток бактерий было представлено в среднем по водоему в Рыбинском водохранилище:  $59.4 \pm 7.8\%$  - палочками,  $26.3 \pm 5.4\%$  - вибрионами,  $12.2 \pm 4.4\%$  кокками и  $2.1 \pm 2.1\%$  - нитями. В Горьковском водохранилище:  $47.4 \pm 3.1\%$  - палочками,  $28.3 \pm 5.2\%$  - вибрионами,  $17.7 \pm 4.4\%$  кокками и  $6.6 \pm 2.9\%$  - нитями. В Чебоксарском водохранилище:  $45.6 \pm 5.9\%$  - палочками,  $22.4 \pm 4.6\%$  - вибрионами,  $25.2 \pm 4.8\%$  кокками и  $6.8 \pm 3.1\%$  - нитями.

В водохранилищах выявлена высокая смертность гетеротрофных бактерий, вызванная вирусным лизисом (VMB). В эвтрофных Горьковском и Чебоксарском водохранилищах VMB достигала половины суточной продукции бактериопланктона. В мезотрофно-эвтрофном Рыбинском водохранилище вирус-индуцированная смертность бактерий была существенно

ниже (табл. 4). Точно также, количество бактерий, отмирающих в результате вирусного лизиса (VIM), в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах существенно превышало таковое в Рыбинском водохранилище (табл. 4). Вирусный лизис большего количества бактерий в более трофных водохранилищах способствовал поступлению значительно большего количества зрелых вирусов во внешнюю среду (т.е. более высокой продукции вирусов), чем в менее трофных. Время оборота численности планктонных вирусов в более продуктивных водохранилищах было существенно ниже (табл. 4).

Таблица 4. Частота видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC, %), частота инфицированных клеток бактерий (FIC, %), количество фагов внутри бактериальной клетки (BS, фагов/кл.), вирус-индуцированная смертность бактерий (VMB, % от  $P_B$ ), гибель бактерий в результате вирусной инфекции (VIM), продукция вирусов ( $P_V$ ), время оборота общей численности вирусов ( $T_V$ , сут), количество органического углерода, поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса бактерий (DOC, мг C/( $m^3 \times$  сут)), в водохранилищах

Параметры	Водохранилища			
	Рыбинское	Горьковское		Чебоксарское
		Речной участок	Озёрный участок	
FVIC	<u>1.1±0.2</u> 0.3-2.1	<u>2.3±0.5</u> 1.3-5	<u>3.7±0.4</u> 2.8-4.5	<u>2.4±0.2</u> 0.8-5
FIC	<u>7.3±1.3</u> 2.3-14.4	<u>14.7±2.7</u> 8.9-29.9	<u>23.3±1.9</u> 18.1-27.4	<u>15.8±1.4</u> 5.5-29.9
BS	<u>26±5</u> 5-58	<u>27±8</u> 6-61	<u>16±7</u> 7-38	<u>28±8</u> 5-123
VMB	<u>8.8±1.8</u> 2.4-18.9	<u>21.1±5.8</u> 10.5-55	<u>37.3±4.5</u> 25.6-47.5	<u>22.4±2.7</u> 6.1-55
VIM, $10^6$ кл./( $m^3 \times$ сут)	<u>0.7±0.2</u> 0.1-2.2	<u>2±1.1</u> 0.4-8.9	<u>4.3±0.9</u> 2.4-6.4	<u>2.6±0.3</u> 0.7-4.7
VIM, мг C/( $m^3 \times$ сут)	<u>11.3±2.6</u> 1.1-30.1	<u>34.7±18.1</u> 9-141.1	<u>82.1±19</u> 46-132	<u>56.2±7</u> 15.2-105
$P_V$ , $10^6$ частиц/( $m^3 \times$ сут)	<u>18.5±6.3</u> 0.9-71.1	<u>80±52</u> 2.7-389.4	<u>64.7±25</u> 16.7-133.6	<u>54.5±18</u> 3.4-300.6
$P_V$ , мг C/( $m^3 \times$ сут)	<u>1.9±0.6</u> 0.09-7.1	<u>8±5.3</u> 0.3-38.9	<u>6.5±2.5</u> 1.7-13.4	<u>5.4±1.8</u> 0.3-30.1
$T_V$	<u>12.2±6.8</u> 0.5-70.8	<u>4.5±1.6</u> 0.1-10.2	<u>2.5±2</u> 0.2-8.4	<u>2.7±0.8</u> 0.2-14.8
DOC	<u>7.7±1.6</u> 1-19.5	<u>26.7±12.9</u> 8.7-102.2	<u>75.6±19.4</u> 44.3-127.2	<u>50.9±6.7</u> 14.9-101.6

В результате вирусного лизиса зараженных бактерий в водную среду попадают как зрелые фаговые частицы, так и продукты распада самих бактериальных клеток. Органическое вещество лизированных бактерий активно поглощается неинфицированными бактериями. Таким образом, в результате вирус-индуцированной гибели бактерий образуется дополнительный источник питательных веществ для гетеротрофных бактерий. Расчеты показали, что в исследованный период после распада инфицированных бактерий в водную толщу водохранилищ поступало существенное количество легкоусвояемого органического вещества (DOC) (табл. 4). Величина DOC составила в Рыбинском водохранилище  $6.8 \pm 2.4\%$ , в речной и озерной частях Горьковского водохранилища –  $14.9 \pm 4.8\%$  и  $35.7 \pm 17.9\%$ , в Чебоксарском водохранилище –  $18.7 \pm 3.9\%$  от суточной продукции фитопланктона под единицей ( $m^2$ ) площади водоёма.

#### 4.2. Вириопланктон рек

Количество планктонных вирусов на исследованных участках р. Ильд было в 2 раза ниже, чем в р. Ока, отношение  $N_V/N_B$  отличалось в меньшей степени (табл. 5). В малой реке между общей численностью бактериопланктона и количеством вириопланктона наблюдалась умеренная положительная связь ( $r = 0.44$ ).

Доли видимых инфицированных и всех инфицированных клеток бактерий в р. Ильд, по сравнению с таковыми в р. Ока, оказались невысокими (табл. 5). В малой реке зараженные бактерии содержали внутри клеток меньшее число зрелых фагов, чем в р. Ока (табл. 5).

Количество возможных контактов ( $R$ ) между вирусами и бактериями в р. Ильд ( $736 \pm 132$  контактов/(кл.  $\times$  сут)) было в среднем в три раза ниже, чем в р. Ока ( $2131 \pm 698$  контактов/(кл.  $\times$  сут)).

Смертность бактерий в результате вирусного лизиса (VMB) на исследованных станциях в малой реке не превышала 8% от суточной бактериальной продукции. Величина VMB и количество лизированных за сутки бактерий (VIM) в р. Ильд оказались, соответственно, в 6.8 и 34.9 раза ниже, чем в р. Ока. Время оборота численности вириопланктона и продукция бактериофагов в реках отличались на порядок (табл. 5).

В результате вирусного лизиса планктонных бактерий в водную среду в р. Ильд поступало небольшое количество органических веществ (табл.5). Отношение DOC к суточной продукции фитопланктона под единицей ( $m^2$ ) площади водотока составляло  $4.9 \pm 2.1\%$ . В р. Ока в результате лизиса вирусами в воду поступало в 20 раз больше органического вещества, чем в р. Ильд, что составляло  $28.1 \pm 24.3\%$  от суточной продукции фитопланктона под единицей ( $m^2$ ) площади водотока.

Таблица 5. Общая численность свободных вирусов ( $N_V$ ,  $10^6$  ч./мл), отношение количества вирусов к общей численности бактериопланктона ( $N_V/N_B$ ), частота видимых инфицированных клеток бактерий (FVIC, %), частота инфицированных клеток бактерий (FIC, %), количество фагов внутри бактериальной клетки (BS, фагов/кл.), вирус-индуцированная смертность бактерий (VMB, % от  $P_V$ ), гибель бактерий в результате вирусной инфекции (VIM), продукция вирусов ( $P_V$ ), время оборота общей численности вирусов ( $T_V$ , сут), количество органического углерода, поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса бактерий (DOC, мг C/( $m^3 \times$  сут)), в реках и оз. Севан

Параметры	р. Ильд	р. Ока	оз. Севан
$N_V$	<u>26.2±4</u> 2.2-67	<u>53.9±2.8</u> 48.3-57.3	<u>29.3±2.4</u> 10.5-75.9
$N_V/N_B$	<u>3.6±0.7</u> 0.4-11	<u>4.7±1.1</u> 2.7-6.4	<u>4.5±0.3</u> 2.0-11.2
FVIC	<u>0.5±0.1</u> 0.2-1	<u>2.8±0.3</u> 2.3-3.3	<u>0.7±0.1</u> 0.2-2.2
FIC	<u>3.4±0.6</u> 1.1-6.9	<u>17.9±1.7</u> 15.1-21	<u>4.7±0.5</u> 1.1-14.6
BS	<u>15±4</u> 5-45	<u>47±24</u> 7-90	<u>15±1</u> 5-38
VMB	<u>3.7±0.7</u> 1.1-7.8	<u>25.4±3.4</u> 20.1-31.6	<u>5.3±0.7</u> 1.2-19.3
VIM, $10^6$ кл./( $m^3 \times$ сут)	<u>0.09±0.03</u> 0.02-0.3	<u>3.12±1.58</u> 1.4-6.28	<u>0.11±0.02</u> 0.02-0.59
VIM, мг C/( $m^3 \times$ сут)	<u>2.3±0.7</u> 0.4-7.3	<u>54.3±24.3</u> 23.8-102.4	<u>2.6±0.5</u> 0.6-15.2
$P_V$ , $10^6$ фаг/(мл $\times$ сут)	<u>1.3±0.5</u> 0.1-4.6	<u>85±33</u> 44-151	<u>1.8±0.4</u> 0.2-10.8
$P_V$ , мг C/( $m^3 \times$ сут)	<u>0.26±0.09</u> 0.02-0.93	<u>17±6.7</u> 8.8-30.2	<u>0.2±0.04</u> 0.02-1.08
$T_V$ , сут	<u>20.4±4.7</u> 5.4-44.8	<u>1.8±0.7</u> 0.9-3.2	<u>39.1±5.3</u> 3.2-139.9
DOC	<u>1.9±0.6</u> 0.4-6.7	<u>37.3±28.2</u> 6.4-93.6	<u>2.3±0.4</u> 0.5-13.1

#### 4.3 Вириопланктон озера Севан

В апреле-августе 2009г. в прибрежье Малого Севана численность вириопланктона изменялась от  $21.4 \times 10^6$  ч./мл (27.05.2009) до  $75.9 \times 10^6$  ч./мл (01.07.2009), составляя в среднем  $44.3 \times 10^6$  ч./мл. Отношение  $N_V/N_B$  находилось в пределах 3.2-12.9, в среднем 7.1. Количество контактов между вирусами и бактериями изменялось от 288 (29.04.2009) до 1290 контактов/(кл.  $\times$  сут) (в июле) составляя, в среднем,  $719 \pm 76$  контактов/(кл.  $\times$  сут).

Доля видимых инфицированных клеток бактерий в общей численности бактериопланктона колебалась от 0.2% до 2.2% (в среднем  $1.0 \pm 0.2\%$ ), достигая максимальных значений в начале мая и в конце августа. Количество всех инфицированных бактериальных клеток находилось в пределах 1.2-14.6% (в среднем 6.6%) общего количества бактериопланктона. В клетках инфицированных бактерий находилось, в среднем, от 6 (24.06.2009) до 36 (13.05.2009) зрелых фаговых частиц. Величины вирус-индуцированной смертности бактерий изменялись от 1.2% до 19.3% от  $P_B$ , в среднем  $7.8 \pm 1.5\%$  от  $P_B$ . В процессе лизиса бактериальных клеток в воду поступало органическое вещество в количестве от 1.8 до 59.9 (в среднем  $15.2 \pm 4.4$ ) мг C/(м<sup>3</sup>×сут).

На глубоководных участках оз. Севан в период изучения температура воды на поверхности и в придонном слое отличалась лишь на 3-5°C. В разных участках озера характер вертикального распределения вириопланктона различался. Минимальные и максимальные величины численности вириопланктона в толще воды в Малом Севане отличались в 2.7 раза, в Большом Севане – в 1.3 – 1.5 раз, а на перешейке между ними – в 2.5 раза. Наибольшие значения  $N_V$  на станциях в Малом Севане и на перешейке обнаружены на глубинах 15 и 25 м, а на станциях в части озера Большой Севан – в поверхностных водах. Самые низкие значения зарегистрированы в зоне холодного купола в Большом Севане, где температура воды была на 1-3 °C ниже, чем в других районах озера. Величины  $N_V$ , рассчитанные в среднем для столба воды, находились в пределах  $20.9-23.9 \times 10^6$  ч./мл. В водной толще озера количество планктонных вирусных частиц превышало общую численность бактериопланктона в 2.2-5.8 раз. В Малом Севане наблюдалась умеренная положительная зависимость между вертикальным распределением численности бактериопланктона и вириопланктона ( $r = 0.54$ ).

В глубоководных районах оз. Севан выявлена невысокая степень зараженности гетеротрофных бактерий вирусами. В толще воды озера величины FVIC и FIC не превышали 1.5% и 10% от общей численности бактерий. Соответственно, значение VMB находилось в пределах 12% от суточной  $P_B$ . В тоже время значения этих параметров на разных глубинах отличались в 3-5 раз. В итоге большое количество бактерий лизировалось вирусами как в поверхностных горизонтах (2.0-4.4 мг C/(м<sup>3</sup>×сут), так и на глубинах 15-20 м (2.0-5.4 мг C/(м<sup>3</sup>×сут) (рис. 1). Количество контактов между вирусами и бактериями находилось в пределах 249-345 контактов/(кл. × сут).

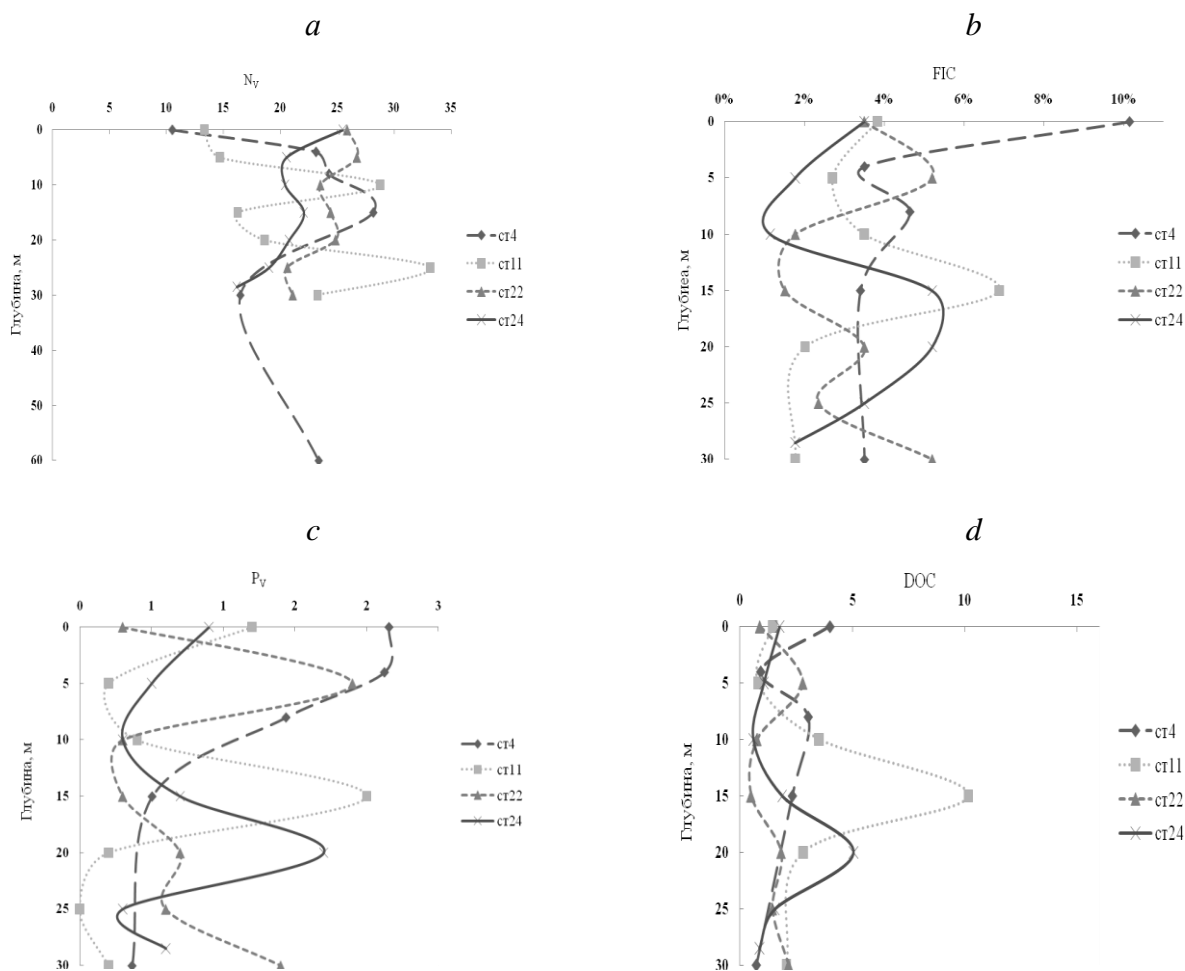


Рисунок 1. Глубинные профили распределения общей численности вириопланктона,  $10^6$  кл/мл (a); частота инфицированных клеток бактерий (FIC, %) (b); продукция вирусов ( $P_v$ ,  $10^6$  фаг/(мл  $\times$  сут)) (c); количество органического углерода поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса бактерий DOC, мг С /( $m^3 \times$  сут) (d).

Продукция вирусов была невелика и составляла от 0.7 до  $1.3 \times 10^6$  частиц/(мл  $\times$  сут). Значения продукции отличались на разных глубинах в 6-12 раз. Единых закономерностей в распределении продукции вириопланктона не наблюдалось.

В целом, в высокогорном оз. Севан величины численности вириопланктона, частоты видимых инфицированных клеток бактерий и вирус-индуцированной смертности бактерий оказались невысокими и были существенно ниже таковых в более продуктивных волжских водохранилищах (табл. 5).



## ГЛАВА 5. ОЦЕНКА ЗНАЧИМОСТИ ВИРУСОВ В СТРУКТУРНО- ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПЛАНКТОННЫХ МИКРОБНЫХ СООБЩЕСТВ

Несмотря на свои малые размеры, вирусы, благодаря высокой численности, могут вносить существенный вклад в суммарную биомассу планктонного микробного сообщества ( $V_{mc}$ ), сравнимый с простейшими (табл. 6). В оз. Севан доля вирусов в  $V_{mc}$  была особенно велика. В водных экосистемах с более высоким уровнем первичной продукции фитопланктона (более высокого трофического статуса) доля вирусов в общей биомассе микробного сообщества была ниже в 2-4 раза (табл. 6).

Таблица 6. Вклад (%) вирусов и разных групп микроорганизмов в формирование суммарной биомассы планктонных микробных сообществ ( $V_{mc}$ , мг С/м<sup>3</sup>) в разных водных экосистемах

Водоём	$V_{mc}$	Доля (%) в суммарной биомассе микробного сообщества				
		Бактерии	Вирусы	АПП <sup>1</sup>	ГНФ	Инфузории
Рыбинское	181.9	68.8	2.4	15.4	10.7	2.7
Горьковское	276.7	78.7	1.7	4.1	11	4.5
Чебоксарское	425.6	81.7	1.3	4.1	11	1.9
р. Ока	333.3	69.6	1.6	9	16.5	3.3
о. Севан	74.8	69.4	5.3	11.6	9.6 <sup>2</sup>	4 <sup>3</sup>

Примечание: <sup>1</sup> – данные А.В. Романенко (2010), <sup>2</sup> – данные Н.Г Косолаповой (2010), <sup>3</sup> – данные Жарикова В.В (2010). АПП – автотрофный пикопланктон, ГНФ – гетеротрофные нанофлагелляты.

Сравнительная оценка значения вирусов-бактериофагов, бактериального питания гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий в гибели планктонных бактерий в водохранилищах Верхней и Средней Волги показала, что в исследуемый период основными потребителями бактериопланктона оказались бесцветные жгутиконосцы (рис. 2), а вирусы-бактериофаги были вторыми по значимости в контроле численности и продукции планктонных бактерий (рис. 2). Общая смертность бактериопланктона ( $G$ ) возрастала с увеличением продуктивности водной экосистемы. Вклад разных компонентов планктонного микробного сообщества в общую смертность бактериопланктона, в среднем для трех водохранилищ, составил: ГНФ – 64.6%, вирусы – 30.4%, инфузории – 5%.

В устье р. Ока G была представлена: ГНФ – 80.0%, вирусы – 15.9%, инфузории – 4.1%. В высокогорном оз. Севан вирус-индуцированная гибель бактерий была сравнима с потреблением инфузориями и значительно ниже выедания жгутиконосцами (рис. 2).

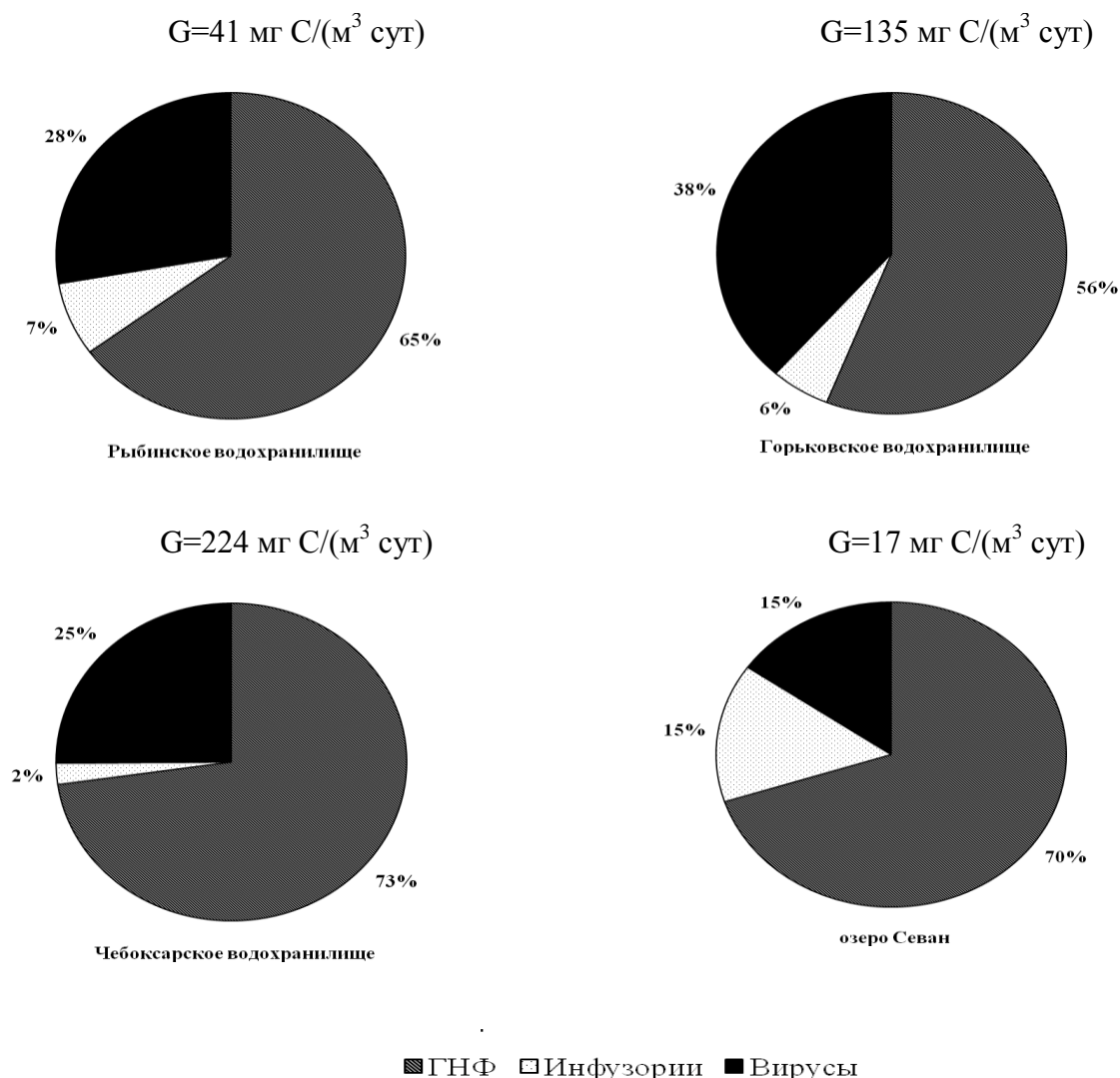


Рисунок 2. Вклад (%) вирусов и простейших в общее количество бактериопланктона потребленного вирусами и простейшими ( $G$ , мг C/(м³ × сут) в разных водных экосистемах.

Известно, что планктонные вирусные частицы могут вовлекаться в планктонную пищевую сеть через трофическое звено вирусы – гетеротрофные нанофлагелляты. Однако скорость потребления свободных вирусов бесцветными жгутиконосцами (от 1.9 до 3.3 вирусов/(жгутиконосец × час)) невысокая (Suttle, Chen, 1992; Gonzalez, Suttle, 1993; Bettarel et al., 2003). В тоже время, вирусы могут попадать на более высокие трофические уровни, будучи прикрепленными к бактериальным клеткам, при их потреблении простейшими и тонкими фильтраторами.

Расчеты показали, что в волжских водохранилищах гетеротрофные нанофлагелляты, питаясь бактериопланктоном, потребляли значительно большее количество прикрепленных

вирусных частиц, чем свободных (табл. 7). Общее количество поглощенных вирусов, в среднем для водохранилищ, составляло 14% от суточной продукции вирусов. Таким образом, в исследованных водных экосистемах в трофическую планктонную сеть может вовлекаться значительное количество вирусных частиц.

Таблица 7. Потребление природными популяциями планктонных гетеротрофных нанофлагеллят свободных вирусов ( $G_1$ ,  $10^3$  частиц/(мл  $\times$  сут)) и вирусов, прикрепленных к клеткам бактерий ( $G_2$ ,  $10^3$  частиц/(мл  $\times$  сут)), в водных экосистемах

Водоём	$G_1$	$G_2$	$G_1 + G_2$	$G_1 + G_2/P_V$ , %
Рыбинское водохранилище	<u>1.9 – 16.1</u> $8.6 \pm 1.3$	<u>215 – 5885</u> $1095.2 \pm 453.8$	<u>221 – 5895</u> $1104 \pm 454$	<u>1.0 – 110.3</u> $19.3 \pm 9.6$
Горьковское водохранилище	<u>6.5 – 20.9</u> $14.6 \pm 2.6$	<u>608 – 1862</u> $1157.6 \pm 138.5$	<u>332 – 1877</u> $1172 \pm 138$	<u>0.2 – 39.5</u> $11.4 \pm 4.4$
Чебоксарское водохранилище	<u>5.6 – 35.3</u> $18.1 \pm 1.5$	<u>691 – 9054</u> $3732.2 \pm 616.0$	<u>705 – 9080</u> $3750 \pm 616$	<u>1.8 – 25.7</u> $11.0 \pm 1.6$

В итоге, проведенное исследование свидетельствует, что вирусы являются важным структурно-функциональным компонентом планктонных микробных трофических сетей.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования вирусов в разнотипных пресноводных экосистемах выявили их важную роль в структуре и функционировании микробных планктонных сообществ. Вирусы являются наиболее многочисленным компонентом планктона водохранилищ, рек и озер. Их численность значительно превышает численность бактериопланктона. До 90-х годов прошлого века считалось, что основными потребителями бактериопланктона в водных экосистемах являются простейшие, в основном гетеротрофные нанофлагелляты. Проведенные исследования показали, что вирусы-бактериофаги также играют большую роль в смертности планктонных гетеротрофных бактерий, гибель которых в результате вирусного лизиса может быть сопоставима с потреблением бактериопланктона простейшими.

В результате лизиса бактериальных клеток вместе со зрелыми вирусными частицами в окружающую водную среду поступают легкоусвояемые органические соединения, которые активно используются гетеротрофными бактериями. Таким образом, влияние этих двух факторов гибели бактерий (вирусный лизис и потребление консументами) на планктонные пищевые сети существенно различается: выедание планктонными организмами приводит к переносу углерода и других биогенных элементов на более высокие трофические уровни, в то время как лизис вирусами приводит к рециклингу биогенных элементов в пределах

микробной пищевой сети. Однако существенное количество вирусных частиц (свободных и прикрепленных к бактериальным клеткам) может вовлекаться в планктонную пищевую сеть при их потреблении бактериоядными простейшими и многоклеточными организмами.

Полученные в настоящей работе результаты свидетельствуют о необходимости внесения существенных поправок в схемы структуры и функционирования планктонных микробных сообществ пресноводных экосистем. Количественный учет вирусов и определение вирус-индуцированной гибели микроорганизмов должны учитываться при изучении потоков вещества и энергии в водных экосистемах.

## ВЫВОДЫ

1. Вирусы являются наиболее многочисленным компонентом планктонных сообществ исследованных всех исследованных пресноводных экосистем. Количество вириопланктона превышает численность бактериопланктона в 3.6 - 6.3 раз. Количество вирусов выше в водах с более высоким уровнем первичной продукции фитопланктона и большей численностью бактериопланктона. Они вносят заметный вклад (1.3 - 5.3%) в формирование общей биомассы планктонных микробных сообществ.
2. В планктоне численность вирусов, прикрепленных к бактериальным клеткам, составляет 9 – 13% от численности свободных вирусов. Благодаря этому, вирусы могут поступать на более высокие трофические уровни вместе с бактериальными клетками, потребляемыми простейшими, коловратками и ракообразными.
3. Количество инфицированных вирусами клеток бактерий варьирует от 1 до 30% от общей численности бактериопланктона, достигая максимальных значений в наиболее продуктивных водах. Количество зрелых бактериофагов, обнаруженных внутри бактериальных клеток, изменяется от 5 до 123 частиц на бактерию. Максимальные величины были зарегистрированы в эвтрофных водохранилищах.
4. В результате вирусного лизиса погибает в среднем 0.1-4.3 млн. клеток бактерий / (мл × сут), что составляло 3.7-37.3% суточной бактериальной продукции. Смертность бактерий, вызванная лизисом вирусов, оказалась соизмеримой с потреблением бактериопланктона простейшими. В эвтрофных водах вирус-индуцированная смертность бактерий достигает 55% от суточной продукции бактериопланктона, в менее трофных – не более 19.3%.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Публикации в изданиях перечня ВАК РФ

1. *Стройнов Я.В., Романенко А.В., Масленникова Т.С., Копылов А.И.* Вирио- и бактериопланктон малой реки: влияние вирусов на смертность гетеротрофных бактерий // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 22-29.
2. *Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Масленникова Т.С., Стройнов Я.В.* Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. // ДАН. 2012. Т. 442, № 1. С. 133-135.
3. *Копылов А.И., Стройнов Я.В., Заботкина Е.А., Романенко А.В., Масленникова Т.С.* Гетеротрофные микроорганизмы и вирусы в реке Оке и Чебоксарском водохранилище в аномально жаркое лето 2010 года // Известия РАН. Серия биологическая. 2013. № 3. С. 377-382.
4. *Копылов А.И., Стройнов Я. В., Заботкина Е.А., Романенко А.В., Масленникова Т.С.* Влияние аномально высокой температуры воды и «цветения» воды цианобактериями на функционирование гетеротрофных микроорганизмов и вирусов в Горьковском водохранилище летом 2010 года // Биология внутр. вод. 2013. № 2. С. 16-24.

### Публикации в прочих изданиях

5. *Стройнов Я.В.* Количественный состав вирусов-бактериофагов и их влияние на смертность гетеротрофного бактериопланктона в различных водоёмах // Вестник молодых учёных ИвГУ. 2008. Вып.8. С. 25-29.
6. *Стройнов Я.В., Косолапов Д.Б., Копылов А.И.* Вирусы в планктоне озера Севан // Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005-2009 гг.). Махачкала: Наука ДНЦ. 2010. С. 115-123.
7. *Стройнов Я.В., Копылов А.И.* Бактериопланктон в водохранилищах Средней волги в период аномально высокой температуры (лето 2010 года) // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Сб. мат-лов докладов участников Всероссийской конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22-26 октября 2012 г. – Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 291-294.

8. *Стройнов Я.В., Копылов А.И.* Структурно-функциональные характеристики бактериопланктона водохранилищ Средней Волги в период аномально высокой температуры воды 2010 года: Мат-лы 4-го Байкальского Микробиологического Симпозиума с междунар. участием. Иркутск, 2011. – Иркутск: Издательство Института географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2011 С. 124-125.



