

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; Hara 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 , мкм³) 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/(м³ × 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/(м³ × сут) и P_V (в мг C/(м³ × 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 (ΣP_{PH} , мг С/(м² × сут)), общая численность бактериопланктона (N_B , 10⁶ кл./мл), средний объём бактериальной клетки (V , мкм³), биомасса (B_B , мгС/м³), удельная скорость роста (μ , ч⁻¹) и продукция (P_B) бактериопланктона в водохранилищах

Параметры	Водоохранилища			
	Рыбинское	Горьковское		Чебоксарское
		Речной участок	Озёрный участок	
ΣP_{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
μ	<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 ⁶ кл./(м ³ × 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 ³ × 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/(м² × сут)), общая численность бактериопланктона (N_B , 10⁶ кл./мл), средний объём бактериальной клетки (V , мкм³), биомасса (B_B , мг С/м³), удельная скорость роста (μ , ч⁻¹) 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
μ	<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 ³ × 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 ³ × 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 ± 219 и 2892 ± 657 контактов/(кл. \times сут), в Рыбинском - 790 ± 84 контактов/(кл. \times сут), в речной части Горьковского водохранилища - 1059 ± 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/(м³ × 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./мл × 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/(м ³ × 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/(мл × 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/(м ³ × 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 ± 132 контактов/(кл. \times сут)) было в среднем в три раза ниже, чем в р. Ока (2131 ± 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_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 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./($мл \times$ 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 21.4×10^6 ч./мл (27.05.2009) до 75.9×10^6 ч./мл (01.07.2009), составляя в среднем 44.3×10^6 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 ± 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 ± 4.4) мг C/(м³×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/(м³×сут), так и на глубинах 15-20 м (2.0-5.4 мг C/(м³×сут) (рис. 1). Количество контактов между вирусами и бактериями находилось в пределах 249-345 контактов/(кл. × сут).

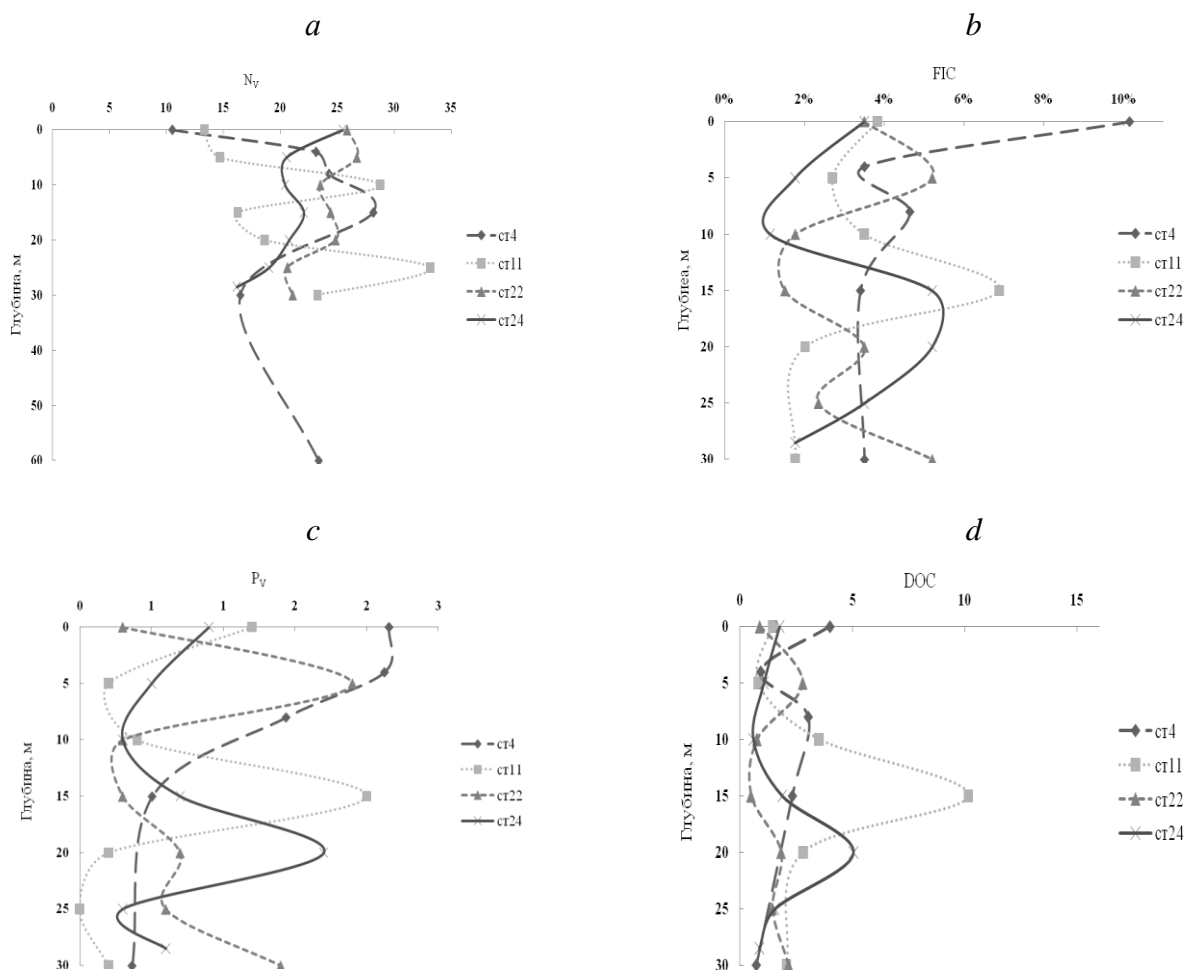


Рисунок 1. Глубинные профили распределения общей численности вириопланктона, 10^6 кл/мл (a); частота инфицированных клеток бактерий (FIC, %) (b); продукция вирусов (P_v , 10^6 фаг/(мл \times сут)) (c); количество органического углерода поступающего в водную среду в результате вирусного лизиса бактерий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

Продукция вирусов была невелика и составляла от 0.7 до 1.3×10^6 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/м³) в разных водных экосистемах

Водоём	V_{mc}	Доля (%) в суммарной биомассе микробного сообщества				
		Бактерии	Вирусы	АПП ¹	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 ²	4 ³

Примечание: ¹ – данные А.В. Романенко (2010), ² – данные Н.Г Косолаповой (2010), ³ – 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).

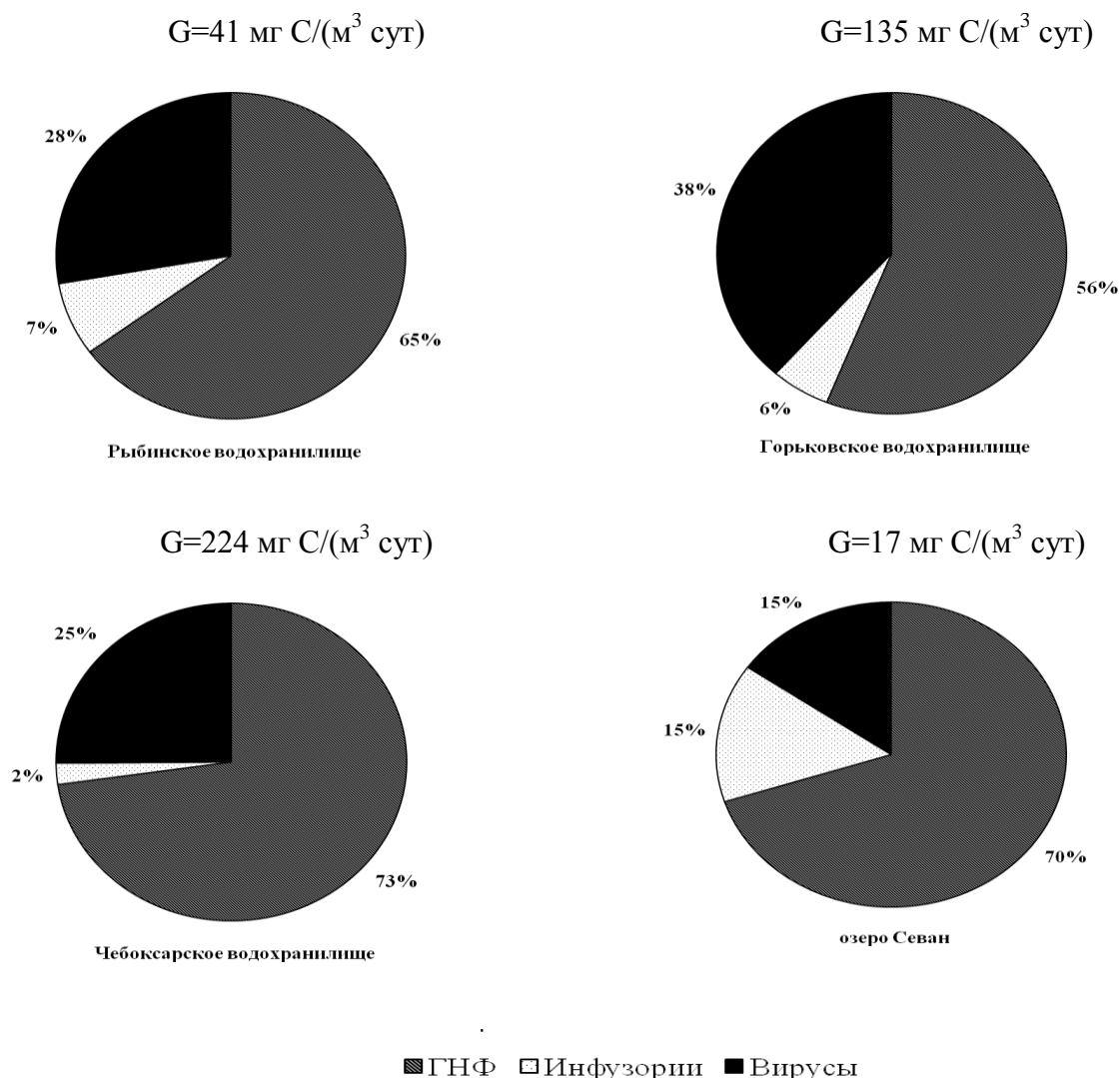


Рисунок 2. Вклад (%) вирусов и простейших в общее количество бактериопланктона потребленного вирусами и простейшими (G , мг C/(м³ × сут) в разных водных экосистемах.

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 × сут)) и вирусов, прикрепленных к клеткам бактерий (G_2 , 10^3 частиц/(мл × 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 ± 1.3	<u>215 – 5885</u> 1095.2 ± 453.8	<u>221 – 5895</u> 1104 ± 454	<u>1.0 – 110.3</u> 19.3 ± 9.6
Горьковское водохранилище	<u>6.5 – 20.9</u> 14.6 ± 2.6	<u>608 – 1862</u> 1157.6 ± 138.5	<u>332 – 1877</u> 1172 ± 138	<u>0.2 – 39.5</u> 11.4 ± 4.4
Чебоксарское водохранилище	<u>5.6 – 35.3</u> 18.1 ± 1.5	<u>691 – 9054</u> 3732.2 ± 616.0	<u>705 – 9080</u> 3750 ± 616	<u>1.8 – 25.7</u> 11.0 ± 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.

