

УДК (578.23:574.58)574.68

Г. Н. Олейник, В. И. Юришинец, Е. В. Старосила

**ВИРУСЫ В ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ:
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ
(ОБЗОР)**

Представлены анализ и обобщение литературных данных о численности и продукции вириопланктона и вириобентоса в различных по трофическому статусу водоемах, взаимодействии вирусов с гидробионтами и биотических эффектах их влияния на гидробионтов.

Ключевые слова: вириопланктон, вириобентос, бактериофаги, простейшие, пищевые цепи.

В последнее десятилетие собрано много новых данных, свидетельствующих о широком распространении вирусов, их значительном разнообразии, важной роли, которую они играют в глобальных геохимических циклах [9, 10, 16, 19, 31, 32, 39, 43—47, 54]. Биогеохимическая и экологическая роль вирусов определяется их влиянием на циклы биогенных элементов, потребление кислорода, размерное распределение биотических составляющих, разнообразие бактерий и фитопланктона, «цветение» водорослей, процессы образования сероводорода и переноса генетической информации [15].

До недавнего времени считали, что численность вирусов в водных экосистемах невысока — ниже минимального количества бактерий, необходимого для репликации бактериофагов. Исследованиями методом прямого счета в трансмиссионном электронном микроскопе установлено, что содержание вирусов в воде превышает 10^8 частиц/см³. Во всем мировом океане общая численность вирусоподобных частиц составляет $4 \cdot 10^{30}$. Продукция вирусов положительно связана с численностью и продукцией прокариот (бактерий, архей), и чем больше количество бактерий, тем сильнее их поражают бактериофаги. В океане вклад вирусной инфекции в общую элиминацию бактерий в прибрежных зонах составляет 16%, на глубинах 160—1000 м — 60%, а в глубоководных районах (глубина > 1000 м) — в среднем 89% [8, 11, 14, 18, 35, 56, 57]. Следует отметить недостаточную изученность пресноводного вириопланктона и вириобентоса по сравнению с вирусами морских экосистем [55].

© Олейник Г. Н., Юришинец В. И., Старосила Е. В., 2012

Распространение и численность вирусов в водных экосистемах

Вирусы — многочисленные и важные представители биоты водных экосистем — обитают в толще воды, перифитоне, донных отложениях [30].

Voga. Трофический статус водного объекта и количество вирусов связаны положительно [20, 29, 35, 36, 53, 54, 56]. В гипертрофном, евтрофном и мезотрофном участках озера Донгу высокая численность вирусов в воде (от $5,48 \cdot 10^8$ до $2,04 \cdot 10^9$ частиц/см³) и ее значительные сезонные колебания были обусловлены трофическим статусом водоема. Среднегодовое количество вириопланктона в воде гипертрофного участка озера составляло $1,23 \cdot 10^9$, евтрофного — $1,19 \cdot 10^9$, мезотрофного — $1,02 \cdot 10^9$ частиц/см³. Численность вирусов и соотношение количества вирусов и бактерий, по-видимому, определялись высокой плотностью фитопланктона, в том числе интенсивным развитием цианобактерий [26]. В воде олиго-мезотрофного озера Павин и евтрофного озера Аудат (Франция) отмечена положительная корреляция между количеством вирусов и гетеротрофных бактерий, однако не установлена зависимость между численностью вирусов и простейших. Количество вириопланктона и обилие таксонов микроорганизмов были связаны с уровнем продуктивности водной экосистемы [6]. В мелком евтрофном озере Лосдrecht численность вириопланктона колебалась от $5,5 \cdot 10^7$ до $1,3 \cdot 10^8$ частиц/см³. Обнаружена достоверная положительная корреляция между количеством вирусов и содержанием хлорофилла и его предшественников, а также изменение численности бактерий, обусловленное влиянием вирусов [48].

Трофность водного объекта отражалась на инфицировании бактериопланктона вирусами и бактериофагами, в частности в водоемах, создаваемых человеком. Установлено, что в семи водохранилищах Волго-Балтийского бассейна численность вириопланктона ($9,4 \cdot 10^6$ — $12,0 \cdot 10^7$ частиц/см³) превышала количество бактериопланктона в 2,5—9,0 раза; максимальные величины численности и продукции вирио- и бактериопланктона зарегистрированы в наиболее продуктивном [3]. В евтрофном Иваньковском водохранилище 8—22% планктонных бактерий были инфицированы бактериофагами. Гибель бактерий, инфицированных вирусами, составляла 11—35% (в среднем 19%) суточной бактериальной продукции. В мезотрофном Угличском водохранилище фагами было инфицировано 9—34% микроорганизмов, а вызванная ими смертность бактерий составляла 14—40% (в среднем 23%) суточной бактериальной продукции [23]. В некоторых тропических пресноводных водоемах (Шри-Ланка) численность вирусов и частота инфицирования ими бактериальных клеток были положительно связаны с численностью и продукцией бактерий, содержанием органического азота и фосфора. В результате лизиса бактериальных клеток из них освобождалось 13—46% питательных веществ; продукция бактериофагов составляла от $10 \cdot 10^9$ до $98 \cdot 10^9$ частиц/дм³·сут [37].

Вирусы являются важным компонентом биоценозов водоемов с экстремальными условиями. В крайне соленых антарктических озерах численность вирусов и бактериофагов выше, чем бактерий [27].

Донные отложения. В донных отложениях создаются оптимальные условия для развития вирусов [13]. Вириобентос весьма разнообразен и отличается от вириопланктона. В верхнем слое морских и пресноводных донных отложений численность вириобентоса составляет 10^7 — 10^{10} частиц/г сухого осадка, или $1,0$ — $28,7 \cdot 10^{28}$ частиц/м². Исследователи считают, что в донных отложениях экологическая роль вирусов определяется вызываемой ими смертностью прокариот [12]. Существует мнение, что высокая продукция бактерий на дне океана в значительной мере поддерживается пищевыми ресурсами, которые образуются в результате деятельности вирусов [11]. Несмотря на ограниченность литературных данных, исследование активного ила подтверждает многочисленность и разнообразие сообществ микроорганизмов и вирусов и их взаимосвязь в иловых осадках [34].

Экологическая роль вирусов

В водных экосистемах роль вирусов обусловлена реализацией их жизненных циклов.

I. Взаимодействие вирусов с гидробионтами, приводящее к гибели последних. Элиминация гидробионтов-хозяев различных таксономических групп (от микроорганизмов до позвоночных) приводит к утрате их структурно-функциональной роли — выведению организмов из «пастбищных» пищевых цепей, запуску «детритных» пищевых цепей и/или разложению взвешенных (накопленных в организмах гидробионтов) органических веществ, превращению их в растворенные и минерализации.

Лизис бактериальных клеток, индуцированный вирусами, является важным компонентом микробной пищевой цепи, сопровождаемый высвобождением питательных веществ, вновь используемых бактериями, водорослями и грибами. Круговорот веществ и энергии в системе «бактерии — вирусы» получил название «вирусного шунта», который рассматривается как важнейший регулирующий элемент микробиальной «петли». Вызванный вирусами распад бактериальных клеток может быть главным путем поступления питательных веществ, имеющих важное трофическое значение для продукции бактерий [15]. В пресноводных равнинных водохранилищах различного трофического статуса инфицированные вирусами клетки бактерий составляли 5,5—33,5%, в результате деятельности бактериофагов лизировалось от 6,1 до 40,6% (в среднем 20,2%) суточной продукции бактериопланктона водохранилищ [3].

Вирусный паразитизм способен вызвать изменения структуры сообщества путем элиминации таксонов, наиболее чувствительных к их воздействию, а также индуцирования развития устойчивости к вирусным инфекциям [15]. Последние играют важную роль в формировании состава и разнообразия бактерий в водных экосистемах, хотя механизмы этого взаимодействия еще не до конца изучены. Установлено, что вирусы могут влиять на доминирование тех или иных штаммов бактерий, но очень мало информации о том, как вирусы могут вызвать уменьшение количества таксонов, составляющих зачастую большую часть общего разнообразия бактерий [7, 21, 22, 41]. Пресноводные вирусы, обитающие в реках, оказывали существенное

влияние на прибрежное бактериальное сообщество морской бухты, значительно уменьшая чистый прирост биомассы бактериопланктона, а также изменяя его состав [5]. Вследствие жизнедеятельности цианофагов и вирусов может изменяться видовая структура сообществ микроводорослей [25, 49, 52]. Обнаружена конкуренция между хищниками и вирусами за элиминацию бактерий. Выедание простейшими может усилить вирусную инфекцию, что свидетельствует о синергизме хищник- и вирус-индуцированной смертности [40]. Изучение взаимодействий в системе «*Acanthamoeba* — мимивирус» (один из крупнейших ДНК-вирусов) показало, что в последней может присутствовать более мелкая вирусная частица — вирион «спутник», определяющая патогенность мимивируса для клеток амёбы. Таким образом, множественная вирусная инфекция приводит к различной смертности хозяев-амёб в зависимости от состава внутриклеточного вирусного сообщества [24].

Исследования вирусов, патогенных для водных животных, проводили в первую очередь для имеющих хозяйственную ценность гидробионтов (рыбы, моллюски, ракообразные). В настоящее время известно около 250 вирусов, патогенных для представителей водной фауны (около половины из них патогенны для пресноводных организмов). Эти вирусы относятся к различным систематическим группам: аденовирусы, герпесвирусы, иридовирусы, рабдовирусы, реовирусы [1]. Наибольший ущерб аквакультуре приносят такие вирусные заболевания рыб, как инфекционный некроз гемопоэтической ткани (IHN), весенняя виремия карпов (SVC), вирусная геморрагическая септицемия форели (VHS), инфекционный некроз поджелудочной железы (IPN), рабдовирусная болезнь мальков щуки (PFR), вирусная болезнь канального сома (CCVD), лимфоцитис, оспа рыб и др. [2].

II. Взаимодействие вирусов с гидробионтами, приводящее к гибели вирусов. Вирусы могут быть трофическими объектами для нанофлагеллят, что было установлено в морских и пресноводных экосистемах [17, 28]. Доказана способность некоторых инфузорий инактивировать бактериофаги [38]. В составе вирусного сообщества амёб обнаружен вирион «спутник», получивший также название «вириофага» (по аналогии с бактериофагами, фитофагами), который заражает мимивирусы, на 70% снижая их способность к размножению и в 3 раза уменьшая смертность среди зараженных амёб [24].

III. Нелетальные взаимодействия вирусов с гидробионтами: трансдукция, персистенция вирусов наземных экосистем в организме гидробионтов. Модифицирующая роль вирусов заключается в переносе генов (трансдукция). Вирус инкорпорирует в свой геном часть генетического материала клетки-хозяина, мультиплицирует эти генетические элементы совместно со своим геномом и транспортирует их в инфицируемые клетки, которые включают в свой геном получаемые новые последовательности [51]. Трансдукция отличается от других механизмов генетического обмена, поскольку она обусловлена потенциально смертоносными средствами внешних доноров и клеток-реципиентов. Обобщенная трансдукция (каждый отрезок генома донора имеет равные шансы быть переданным клетке-реципиенту) и специализированная трансдукция (определенный геном донора переносится с более высокой частотой, чем другие) были обнаружены в пресноводных

экосистемах у различных бактерий. Эти генетические изменения обмена происходят с частотой, которая колеблется в широких пределах — от 10^{-2} до 10^{-10} трансдуктантов в месяц, в зависимости от влияния различных физических, химических и биотических факторов окружающей среды на результаты встречи фаг — хозяин [33]. Установлена контаминация черноморских гидробионтов наземными вирусами, что предполагает возможное освоение последними новых видов хозяев [4]. Известны факты персистенции возбудителей болезней человека у гидробионтов. Так, у морских и пресноводных моллюсков различных таксономических групп обнаружены энтеровирусы, вирусы гепатита и гриппа [42, 50].

Заключение

Вирусы широко распространены в толще воды и донных осадках морских и континентальных водоемов. Лизис вирусами клеток микроорганизмов приводит к изменению потоков вещества и энергии в водных экосистемах. Несомненно значение вирусов как возбудителей заболеваний эукариотических гидробионтов. Взаимодействие вирусов с хозяевами различных таксономических групп обуславливает изменение и регулирование структуры сообществ гидробионтов. Известны факты персистенции вирусных возбудителей болезней человека у гидробионтов.

**

Наведено аналіз та узагальнення літературних даних щодо чисельності та продукції віріопланктону і віріобентосу у різноманітних за профічним статусом водоймах, їх взаємодію з гідробіонтами та біотичні ефекти впливу вірусів на гідробіонтів.

**

The analysis and synthesis of published data concerning number and production of virioplankton and viriobenthos in the water bodies of different trophic status, interactions of viruses with hydrobionts and results of these interactions were presented.

**

1. Гасвська А.В. Паразитологія та патологія риб. Енциклопедичний словник-довідник. — К.: Наук. думка, 2004. — 368 с.
2. Давыдов О.Н., Темниханов Ю.Д. Болезни пресноводных рыб. — Киев: Ветинформ, 2003. — 544 с.
3. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Влияние вирусов на гетеротрофный бактериопланктон водохранилищ // Микробиология. — 2011. — Т. 80, № 2. — С. 241—250.
4. Степанова О.А. Вирусы в Крымском регионе Черного моря (результаты 1994—2010 гг.) // Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біологія. — 2010. — Т. 3. — С. 272—275.
5. Auguet J.C., Montanié H., Hartmann H. J. et al. Potential effect of freshwater virus on the structure and activity of bacterial communities in the Marennes-Oléron Bay (France) // Microbial Ecology. — 2009. — Vol. 57, N 2. — P. 295—306.

6. Bettarel Y., Sime-Ngando T., Amblard C. et al. Virioplankton and microbial communities in aquatic systems: a seasonal study in two lakes of differing trophicity // *Freshwater Biology*. — 2003. — Vol. 48, N 5. — P. 810—822.
7. Bouvier T., del Giorgio P. A. Key role of selective viral-induced mortality in determining marine bacterial community composition // *Environ. Microbiol.* — 2007. — Vol. 9, N 2. — P. 287—297.
8. Bratbak G., Heldal M. Total count of viruses in aquatic environments // *Handbook of methods in aquatic microbial ecology* / Ed. by P.F. Kemp, B.F. Sherr, E.B. Sherr, J.J. Cole. — Boca Raton: Lewis publ., 1993. — P. 135—138.
9. Bratbak G., Heldal M., Norland S., Thingstad F. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1990. — Vol. 56, N 5. — P. 1400—1405.
10. Cottrell M.T., Suttle C.A. Wide-spread occurrence and clonal variations in viruses which cause lysis of a cosmopolitan, eukaryotic marine phytoplankton *Micromonas pusilla* // *Mar. Ecology Progress Series*. — 1991. — Vol. 78. — P. 1—9.
11. Danovaro R., Dell'Anno A., Corinaldesi C. et al. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems // *Nature*. — 2008. — Vol. 454. — P. 1084—1087.
12. Danovaro R., Corinaldesi C., Filippini M. et al. Viriobenthos in freshwater and marine sediments: a review // *Freshwater Biology*. — 2008. — Vol. 53, N 6. — P. 1186—1213.
13. Dell'Anno A., Corinaldesi C., Magagnoli M., Danovaro R. Determination of viral production in aquatic sediments using the dilution-based approach // *Nature*. — 2009. — N 4. — P. 1013—1022.
14. Demuth J., Neve H., Witzel K.P. Morphological diversity of bacteriophage populations in lake Plufisee, studied by direct electron microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1993. — Vol. 59, N 10. — P. 3378—3384.
15. Fuhrman J.A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological affects // *Nature*. — 1999. — Vol. 399. — P. 541—548.
16. Garza R.D., Suttle C.A. Large double-stranded DNA viruses which cause the lysis of a marine heterotrophic nanoflagellate (*Bodo* sp.) occur in natural marine viral communities // *Aquatic Microbial Ecology*. — 1995. — Vol. 9. — P. 203—210.
17. Gonzalez J.M., Suttle C.A. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-sized particles: ingestion and digestion // *Mar. Ecology Progress Series*. — 1993. — Vol. 94. — P. 1—10.
18. Górniak D., Świątecki A. Temporal and spatial diversity of virioplankton in the water of Great Mazurian Lake complex // *Limnol. papers*. — 2007. — Vol. 2. — P. 111—120.
19. Hennes K.P., Simon M. Significance of bacteriophages for controlling bacterioplankton growth in a mesotrophic lake // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1995. — Vol. 61, N 1. — P. 333—340.
20. Hennes K.P., Suttle C.A. Direct counts of viruses in natural waters and laboratory cultures by epifluorescence microscopy // *Limnol. Oceanogr.* — 1995. — Vol. 40. — P. 1050—1055.

21. Hennes K.P., Suttle C.A., Chan A.M. Fluorescently labeled virus probes show that natural virus populations can control the structure of marine microbial communities // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1995. — Vol. 61, N 10. — P. 3623—3627.
22. Koenraad K., Van der Gucht K., Vloemans N. et al. Relationship between bacterial community composition and bottom-up versus top-down variables in four eutrophic shallow Lakes // *Ibid.* — 2002. — Vol. 68, N 10. — P. 4740—4750.
23. Kopylov A.I., Kosolapov D.B., Zobotkina E.A. Distribution of viruses and their impact on bacterioplankton in mesotrophic and eutrophic reservoirs // *Inland Water Biology.* — 2008. — Vol. 1, N 1. — P. 46—53.
24. La Scola B., Desnues C., Pagnier I. et al. The virophage as a unique parasite of the giant mimivirus // *Nature.* — 2008. — Vol. 455. — P. 100—104.
25. Limor-Waisberg K., Carmi A., Scherz A. et al. Specialization versus adaptation: two strategies employed by cyanophages to enhance their translation efficiencies // *Nucleic Acids Research.* — 2011. — P. 1—13.
26. Liu Y.-M., Zhang Q.-Y., Yuan X.-P. et al. Seasonal variation of viroplankton in a eutrophic shallow lake // *Hydrobiologia.* — 2006. — Vol. 560, N 1. — P. 323—334.
27. Madan N.J., Marshall W.A., Laybourn-Parry J. Virus and microbial loop dynamics over an annual cycle in three contrasting Antarctic lakes // *Freshwater Biology.* — 2005. — Vol. 50, N 8. — P. 1291—1300.
28. Manage P.M., Kawabata Z., Nakano S., Nishibe Y. Effect of heterotrophic nanoflagellates on the loss of virus-like particles in pond water // *Ecol. Res.* — 2002. — Vol. 17, N 4. — P. 473—479.
29. Maranger R., Bird D.F. Viral abundance in aquatic systems: a comparison between marine and fresh waters // *Mar. Ecology Progress Series.* — 1995. — Vol. 121. — P. 217—226.
30. Middelboe M., Jacquet S., Weinbauer M. Viruses in freshwater ecosystems: an introduction to the exploration of viruses in new aquatic habitats // *Freshwater Biology.* — 2008. — Vol. 53, N 6. — P. 1069—1075.
31. Nagasaki K., Ando M., Imai I. et al. Virus-like particles in an apochlorotic flagellate in Hiroshima Bay, Japan // *Mar. Ecology Progress Series.* — 1993. — Vol. 96. — P. 307—310.
32. Nagasaki K., Ando M., Itakura S. et al. Viral mortality in the final stages of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide // *J. Plankton Research.* — 1994. — Vol. 16. — P. 1595—1599.
33. Ogunseitan O.A. Genetic transduction in freshwater ecosystems // *Freshwater Biology.* — 2008. — Vol. 53, N 6. — P. 1228—1239
34. Otawa K., Lee S.H., Yamazoe A. et al. *Microbial. Ecol.* — 2007. — Vol. 53, N 1. — P. 143—152.
35. Paul J.H. The advances and limitations of methodology // *Aquatic Microbiology* / Ed. by T.E. Ford. — Oxford: Blackwell Sci. publ., 1993. — P. 15—46.
36. Paul J.H., Jiang S.C., Rose J.B. Concentration of viruses and dissolved DNA from aquatic environments by vortex flow filtration // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1991. — Vol. 57, N 8. — P. 2197—2204.

37. Peduzzi P., Schiemer F. Bacteria and viruses in the water column of tropical freshwater reservoirs // *Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 6, N 7. — P. 707—715.
38. Pinheiro M., Power M., Butler B. et al. Inactivation of the bacteriophage MS2 by the ciliated protozoan, *tetrahymena thermophila* // *Water Qual. Res. J. Can.* — 2008. — Vol. 43, N 1. — P. 69—76.
39. Proctor L.M., Fuhrman F.A. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria // *Nature.* — 1990. — Vol. 343. — P. 60—62.
40. Šimek K., Pernthaler J., Weinbauer M. et al. Changes in bacterial community composition, dynamics and viral mortality rates associated with enhanced flagellate grazing in a meso-eutrophic reservoir // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2001. — Vol. 67, N 6. — P. 1723—1733.
41. Simon M., Bunte C., Schulz M. et al. Bacterioplankton dynamics in Lake Constance (Bodensee): Substrate utilization, growth control, and long-term trends // *Archiv Hydrobiol. Special Issues Advances Limnol.* — 1998. — Vol. 53. — P. 195—221.
42. Stampf P., Failing K., Papp T. et al. Accumulation of a low pathogenic avian influenza virus in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) // *Avian Diseases.* — 2010. — Vol. 54. — P. 1183—1190.
43. Suttle C.A., Chan A.M. Dynamics and distribution of cyanophages and their effect on marine *Synechococcus* spp. // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1994. — Vol. 60, N 9. — P. 3167—3174.
44. Suttle C.A., Chan A.M. Marine cyanophages infecting oceanic and coastal strains of *Synechococcus*: abundance, morphology, cross-affectivity and growth characteristics // *Mar. Ecology Progress Series.* — 1993. — Vol. 92. — P. 99—109.
45. Suttle C.A., Chan A.M., Cottrell M.T. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity // *Nature.* — 1990. — Vol. 347. — P. 467—469.
46. Suttle C.A., Chan A.M., Cottrell M.T. Use of ultrafiltration to isolate viruses from seawater which are the pathogens of marine phytoplankton // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1991. — Vol. 57, N 3. — P. 721—726.
47. *The lakes handbook «Limnology and limnetic ecology»* / Ed. by P.E. O'Sullivan, C.S. Reynolds. — USA: Blackwell publ., 2004. — Vol. 1. — P. 417—460.
48. Tijdens M., Hoogveld H.L., Kamst-van Agterveld M.P. et al. Population dynamics and diversity of viruses, bacteria and phytoplankton in a shallow eutrophic lake // *Microbial Ecology.* — 2008. — Vol. 56, N 1. — P. 29—42.
49. Van Etten J.L., Meints R.H. Giant viruses infecting algae // *Ann. Rev. of Microbiology.* — 1999. — Vol. 53. — P. 447—494.
50. Vilariño M.L., Le Guyader F.S., Polo D. et al. Assessment of human enteric viruses in cultured and wild bivalve mollusks // *Intern. Microbiol.* — 2009. — Vol. 12. — P. 145—151.
51. Waldor M.K., Mekalanos J.J. Lysogenic conversion by a filamentous phage encoding cholera toxin // *Science.* — 1996. — Vol. 272. — P. 1910—1914.
52. Wang K., Chen F. Prevalence of highly host-specific cyanophages in the estuarine environment // *Environ. Microbiol.* — 2008. — Vol. 10. — P. 300—312.

53. *Weinbauer M.G., Fuks D., Peduzzi P.* Distribution of viruses and dissolved DNA along a coastal trophic gradient in the northern Adriatic Sea // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1993. — Vol. 59, N 12. — P. 4047—4082.
54. *Weinbauer M.G., Suttle C.A.* Potential significance of lysogeny to bacteriophage production and bacterial mortality in coastal waters of the Gulf of Mexico // *Ibid.* — 1996. — Vol. 62, N 12. — P. 4374—4380.
55. *Wilhelm S.W., Matteson A.R.* Freshwater and marine viroplankton: a brief overview of commonalities and differences // *Freshwater Biology.* — 2008. — Vol. 53. — P. 1076—1089.
56. *Witzel K-R., Demuth J., Schutt C.* Viruses // *Microbial. Ecology* / Ed. by J. Overbeck, R.J. Chróst. — New York: Springer-Verlag, 1994. — P. 270—286.
57. *Wommack K.E, Colwell R.R.* Viroplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* — 2000. — Vol. 64. — P. 69—114.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 18.04.12