

УДК 579.68(578.24+571.81):578.82/.83

**Е. В. Старосила, Г. Н. Олейник, Т. В. Головки,
В. И. Юришинец**

ВИРУСЫ В МИКРОБИАЛЬНОЙ «ПЕТЛЕ» В ГИДРОЭКОСИСТЕМАХ (ОБЗОР)

Представленная статья является продолжением цикла публикаций, освещающих функционирование вириоценоза в водных объектах [8]. В данной работе обобщены и проанализированы литературные данные о роли вирусов в пищевых сетях различных водных объектов. Рассматриваются связи вирусов с биотическими компонентами (бактериями и простейшими) в водных экосистемах. Обсуждается функционирование микробиальной «петли» и «вирусного шунта», а также необходимость изучения вириоценоза в пресноводных, солоноватоводных и морских водных объектах.

Ключевые слова: вирусы, вириопланктон, «вирусный шунт», бактерии, микробиальная «петля», простейшие, пищевые цепи, водные объекты.

В последние годы большое внимание ученые уделяют самым массовым формам жизни на планете — внутриклеточным паразитам (вирусам и фагам). Бактериофаги — вирусы бактерий, некоторые из которых не разрушают клетки микроорганизмов после созревания новых вирусных частиц, а некоторые, содержащие ДНК, способны путем трансдукции вызывать у бактерий генетические рекомбинации. Известны бактериофаги для всех культивируемых бактерий.

В водных объектах пищевые сети состоят из гетеротрофных бактерий, автотрофного пикопланктона (размеры 0,2—2,0 мкм), авто- и гетеротрофных простейших: нанопланктона (2—20 мкм), микропланктона (20—200 мкм), мезозоопланктона (200—2000 мкм). Гетеротрофные нанопротисты рассматриваются как основные потребители прокариот в пресноводных и морских сообществах [13, 55, 69]. Вирусы, находящиеся в водной толще, функционально относятся к планктонной пищевой цепи, поскольку они взаимодействуют преимущественно с бактериями, цианопрокариотами, фитопланктоном и гетеротрофными простейшими. Большинство вирусов относится к фемтопланктону (0,02—0,2 мкм) [63].

Микробиальная «петля» в гидроэкосистемах. Популяции в биоценозе связаны между собой системой взаимодействий, важнейшие из которых имеют трофическую природу, то есть определяются выеданием. От всех звеньев кормовой сети органические вещества поступают к бактериям и

© Е. В. Старосила, Г. Н. Олейник, Т. В. Головки, В. И. Юришинец, 2013

грибам, выполняющим роль деструкторов. Путь трансформации вещества и энергии через бактериопланктон получил название микробиальной «петли» (*microbial loop*).

В последние два десятилетия интенсивно изучается роль микробиальной «петли» в функционировании водных экосистем: в механизмах и темпах деструкции, в биотрансформации и переносе на высшие трофические уровни органического вещества. Микробиальная «петля» в трофической пирамиде регулируется «снизу» («*bottom-up*», детритная цепь или субстратное лимитирование) и «сверху» («*top-down*», пастбищная цепь или пресс простейших, зоопланктона и бактериофагов). Четкую границу между детритной и пастбищной цепью очертить трудно, в водоемах различного типа преобладает тот или иной вид трофической сети [1, 4, 61—63].

В водных объектах, где органическое вещество представлено фитогенным материалом (фитопланктон, высшая водная растительность, листовая опад и т. п.) преобладает детритная пищевая цепь. Принимается, что в таких водоемах в пищевой сети большая часть материи переносится через звено микроорганизмов и микробиальная «петля» может быть главной направляющей процессов трансформации материи и потока энергии [6, 9, 18, 37, 62].

В евтрофных водоемах, в которых органические и минеральные вещества не являются лимитирующим фактором, увеличивается пресс хищников на бактерии, что служит эффективным механизмом контроля их численности, морфологии, биоразнообразия и функционирования. В водных объектах с хорошо развитым зоопланктоном бактерии и пикофитопланктон становятся кормом для гетеротрофных простейших, которые, в свою очередь, выедаются зоопланктоном [37, 62, 63].

Основными компонентами микробиальной «петли» принято считать бактерий и простейших. Бактерии потребляют в качестве источника энергии растворенное органическое вещество, содержание которого недостаточно для эффективного использования водными животными. Концентрируя его в пригодной для них форме, бактериопланктон тем самым принимает участие в создании пищевых ресурсов, экологически неотличимых от первичной продукции. Причем продукция бактериопланктона может составлять значительную ее долю (20—60%). Исследования с использованием различных методических подходов показали, что в водных объектах при наличии в каждом конкретном случае тех или иных факторов, влияющих на выедание бактерий, участие простейших в утилизации бактериопланктона могло достигать 100% его суточной продукции. Величины показателей изменяются как по сезонам, так и по участкам водоемов в зависимости от обилия простейших и обеспеченности их альтернативной пищей — мелкоклеточными водорослями [2—4, 14, 20, 30, 32, 39, 57, 68].

Из-за специфических механизмов поглощения частиц и их обработки протисты-хищники не могут потреблять микроорганизмы всех размеров с одинаковой эффективностью, то есть обладают селективным питанием. Активный отбор утилизируемых микроорганизмов определяется целым рядом факторов. Он может быть выгоден только при высокой концентрации бак-

терий. При низком их содержании избирательность захвата жгутиконосцами пищи заметно уменьшается, так как энергетически более эффективно питаться не только микроорганизмами, но и всеми частицами, морфологически пригодными к употреблению. Для многих животных селективность поглощения может зависеть от состояния потребителя: популяция «сытых» жгутиконосцев легко выбирает между бактериями и таким же количеством бусин латекса, «голодная» популяция одного вида сделать этого не может. Возможна значительная межвидовая и внутривидовая изменчивость объема потребления бактериальной пищи в зависимости от функционального состояния и жизненного цикла микроорганизмов. Отдельные жгутиконосцы могут перестать потреблять бактерии при делении их клеток [15, 34]. Утилизация микроорганизмов, которые были захвачены в пищевые вакуоли, может зависеть от вида бактерий. Гораздо больше времени требуется для усвоения грамположительных, чем грамотрицательных бактериальных клеток [24].

Преимущественное потребление микробных клеток длиной 1—3 мкм, отмечаемое у многих планктонных нанофлагеллят и инфузорий, определяется тем, что по гидродинамическим условиям частота встречи жгутиконосца и бактерий минимальна при диаметре бактериальной клетки $< 0,5$ мкм [24, 48, 56, 59]. Нитчатые бактерии, размеры которых превышают объекты, которыми может питаться большинство бактериотрофных простейших, потребляются в меньшем объеме, чем более мелкие микроорганизмы [26, 72]. В периоды интенсивного питания гетеротрофных нанофлагеллят нитчатые бактерии составляют более 40% общей биомассы бактериопланктона. Изменение морфологии бактерий может быть вызвано сигналом химических веществ, выделяемых хищниками [50, 51]. При этом, увеличение численности устойчивых к выеданию микроорганизмов может полностью компенсировать общие потери бактериальной биомассы вследствие выедания [52, 60].

Некоторые фенотипические признаки водных бактерий (формирование нитей, высокоскоростная подвижность, секреция экзополимеров, продукция токсинов) интерпретируются как способность микроорганизмов избегать выедания простейшими [16, 43, 44].

Водные бактерии обладают способностью к выработке широкого спектра внеклеточных полимерных веществ, специальных нитей полисахаридов, скрепляющих их клетки в микроколонии, что значительно повышает их устойчивость к интенсивному выеданию [44]. Защита от выедания простейшими может быть обусловлена также свойствами клеточной стенки бактерий зарядом клеточной поверхности и гидрофобностью [45, 47]. Некоторые бактерии, например *Chromobacterium violaceum*, вырабатывают токсичное вещество виолацин, который отравляет хищников при попадании в их организм [24].

Значение подвижности бактерий для их выживания играет двоякую роль. При наличии подвижности микроорганизмов увеличивается вероятность их случайных контактов с хищниками и потребление бактерий простейшими может быть более интенсивным. Вместе с тем, эффективность захвата жгутиконосцами быстроплавающих микроорганизмов (> 25 мкм/с)

уменьшается по сравнению с менее быстрыми, что снижает их выедание [43].

Опосредованное влияние на размерную структуру и морфологию бактериопланктона оказывают уровень развития и видовой состав консументов [27, 35, 36, 54, 58]. При активном прессе на протистофауну зоопланктона изменяются взаимосвязи в микробиологической трофической сети. При доминировании крупных дафний, способных выесть бактериопланктон преимущественно с размером клеток более 0,5 мкм, активный пресс зоопланктона на простейших способствует увеличению в бактериальной популяции доли мелких клеток [36, 38]. Напротив, ослабление контроля «сверху» («*top-down*») простейших приводит к изменению морфологической структуры бактериопланктона к увеличению доли нитевидных форм и прикрепленных бактерий, к образованию бактериальных агрегатов и микроколоний [33].

Выедание простейшими и зоопланктоном бактериопланктона стимулирует развитие и обновление популяции бактерий. Известно, что при сильном прессе хищников бактериопланктон способен удерживать численность, не ниже пула, характерного для водного объекта определенного трофического статуса. Выедание бактериальных клеток способствует увеличению количества делящихся клеток и омолаживанию популяции бактериопланктона [10, 12, 36].

Многолетние исследования Каневского водохранилища выявили существенное влияние потребления планктонных бактерий на их репродуктивную активность. Между показателем степени утилизации бактериальных пищевых ресурсов и интенсивностью размножения бактериопланктона (K , сут⁻¹) отмечена положительная связь, как в пространственном, так и во временном аспектах. Коэффициенты корреляции при высоком уровне значимости ($p = 0,01$) составили соответственно 0,92 и 0,85. Однако для каждого водоема существует свой пороговый уровень степени выедания бактериопланктона: в Днепровско-Бугском лимане он составлял 30%, в Каневском водохранилище в разные годы колебался от 30—40 до 50% [2, 5]. Таким образом, потребление бактериопланктона, снижая его численность, может стимулировать его размножение, увеличивая роль микроорганизмов в процессах круговорота веществ.

Микробная «петля» может быть ловушкой углерода и связующим звеном с многоклеточными. Простейшие, потребляя микроорганизмы, поставляют 40—70% углерода, необходимого мезозоопланктону [22, 49, 68]. В мезотрофном Киевском водохранилище суточное выедание бактериопланктона естественным сообществом ракообразных составляло летом — 0,36, а в среднем за вегетационный период \bar{I} 0,18 мг С/м³. Это обеспечивало соответственно 59 и 24% рациона фильтрующего зоопланктона [3].

«Вирусный шунт» в микробной «петле». Исследователи предлагают использовать термин «вирусный шунт» («*viral shunt*») при изучении «обходного пути», упрощающего и ускоряющего в водоеме процесс трофодинамики растворенного органического вещества. Принцип работы «вирусного

шунта» заключается в следующем: в результате лизиса инфицированных вирусами бактерий содержимое их клеток пополняет пул растворенного органического вещества, который снова становится субстратом для развития микроорганизмов. В микробиальной «петле» влияние «вирусного шунта» (или вирусной «петли») является переменной величиной, однако может сказаться как на экологических, так и на эволюционных процессах [40].

Вирусы оказывают существенное влияние как на численность и состав бактериального сообщества, так и на путь трансформации растворенного и взвешенного органического вещества в водных экосистемах. В морских донных отложениях за счет «вирусного шунта», по примерным оценкам, образуется 6—26% растворенного органического вещества, в том числе 3—15% вследствие лизиса гетеротрофных прокариот, 2—10% первичных продуцентов. Поступающее при разрушении микроорганизмов вирусами растворенное органическое вещество не может быть использовано организмами более высоких трофических уровней (гетеротрофными нанофлагеллятами и другими бактериальными хищниками), даже если они испытывают острую нехватку пищи [21, 70].

В пищевой цепи «вирусный шунт» является коротким замыканием утилизации продукции бактерий [7, 19, 63, 64]. Независимо от конкретных условий, в которых осуществляется микробиальная «петля», «вирусный шунт» способствует повышению утилизации бактериями органического углерода, но при этом уменьшается переход углерода на более высокие трофические уровни. Обнаружено, что индуцированная вирусами специфическая смертность хозяина уменьшает явную конкуренцию между хищниками и сообществом микроорганизмов за использование различных источников углерода (органического вещества водорослей, метана, ксенобиотиков). Это может способствовать преобразованию органического вещества в двуокись углерода и расширяет ранее известную роль вирусов в микробиальных пищевых цепях [47]. Вместе с тем, некоторые авторы считают вклад «вирусного шунта» в пул растворенной ДНК незначительным [31].

Взаимодействие вирусов с гидробионтами. Бактериофаги и простейшие являются основными причинами элиминации бактерий. Такие факторы элиминации микроорганизмов, как лизис вирусами, выедание простейшими и зоопланктоном, отличаются по своему воздействию на пищевую цепь, поэтому при изучении динамики структурных и функциональных показателей микроорганизмов в водоемах их важно учитывать. В литературе имеются данные как о конкуренции между хищниками и вирусами, так и о синергизме между простейшими и вирусами, вызывающими смертность бактерий [42, 57].

Оценка роли простейших и вирусов в снижении численности бактерий проводилась в различных водных объектах. Известно, что доля продукции бактерий, утилизируемая вирусами при разрушении микроорганизмов, может быть выше, чем при выедании их простейшими [23, 25]. В металимнионе альпийского озера, где численность вирио- и бактериопланктона была в среднем выше, чем в эпилимнионе, элиминация бактерий вследствие выедания жгутиконосцами достигала соответственно 97 и 115% продукции микро-

организмов. Суммарная смертность бактерий в результате лизиса вирусами и выедания колебалась в металимнионе от 10 до 104% и в эпилимнионе от 5 до 126%. Лизис вирусами и выедание жгутиконосцами, наряду с другими потенциальными потребителями (инфузориями и кладоцерами), контролировали бóльшую часть продукции бактерий [29]. В мелком эвтрофном озере в зимний период 84—97% продукции нитчатых цианобактерий и до 101% гетеротрофных бактерий подвергалось лизису вирусами. Весной микрозоопланктоном выедалось 90—99% продукции одноклеточных цианобактерий и до 46% гетеротрофных микроорганизмов [65]. Результаты экспериментов *in situ* в озере в весенне-летний период показали, что лизис бактерий вирусами и выедание флагаеллятами зависели от сезона: ежедневно вирусы лизировали в марте 60%, в мае — 35 и в августе — 52% общей численности гетеротрофных бактерий; жгутиконосцы (миксотрофные, гетеротрофные) выедали соответственно 56, 63 и 18% [30]. По данным других исследователей, в пресных водоемах вирусы и жгутиконосцы примерно одинаково определяли элиминацию бактерий, конструируя 55% продукции микроорганизмов. В начале весны превалировал лизис бактерий фагами, а в конце лета хищничество простейшими [53]. В равнинных водохранилищах Волги инфицирование бактериофагами гетеротрофных бактерий колебалось от 6,1 до 40,6% суточной продукции бактериопланктона. Скорость вирусного лизиса гетеротрофных бактерий составляла 7,1—29,1 мг С/м³·сут (в среднем 15,51 мг С/м³·сут), а в одной инфицированной бактериальной клетке могло находиться более 400 фагов (в среднем для пробы — около 100 частиц/кл) [7].

Пресноводные вирусы, обитающие в реках, оказывают существенное воздействие на прибрежное бактериальное сообщество бухты, влияя на его состав и значительно уменьшая чистый прирост биомассы бактериопланктона [11]. Плотность вирусов и вирусные инфекции в солоноватой воде были в 2 раза выше, чем в морской, поскольку на развитие бактериопланктона вдоль градиента солености влияют биологические факторы, баланс которых в морской и солоноватой зонах различен. Средние величины потери продукции бактерий за счет хищничества в морской и солоноватой водах схожи [71]. В морских водах вызванный фагами лизис бактерий — величина переменная, может колебаться от 0,1 до 100% [28, 67]. В олиготрофных прибрежных водах Средиземного моря вирусы и простейшие были ответственны за потери в сутки 50,6% численности бактерий и 59,7% их продукции. В 37% всех изученных случаев потери продукции бактерий определяли вирусы, а не простейшие. Лизис бактерий вирусами доминировал в течение двух лет исследований [17]. В крайне соленых озерах вирусы и бактериофаги основные компоненты микробных сообществ, о чем свидетельствует их значительная численность и высокое значение соотношения вирусов и бактерий [41].

Заключение

Вирусы широко распространены в толще воды, перифитоне, донных отложениях в морских и континентальных водоемах. Вирусные инфекции играют важную роль в формировании состава и разнообразия сообщества бактерий в водных экосистемах, но сила этого взаимодействия и механизмы, лежащие в основе этого явления, до конца не изучены. Лизис вирусами клеток микроорганизмов спо-

способствует изменению потоков органического вещества и переносу энергии в водных экосистемах. Часть бактериальной продукции, которая разрушается вирусами, не является доступной для гетеротрофных нанофлагеллят и других бактериальных хищников. В пищевой цепи «вирусный шунт» является коротким замыканием продукции бактерий. Функционирование вирусов и бактериофагов обуславливает изменение и регулирование структуры сообществ гидробионтов.

**

Узагальнено та проаналізовано літературні дані щодо ролі вірусів у харчовому ланцюгу у різних водних об'єктах. Розглянуто зв'язки вірусів з біотичними компонентами (бактеріями, найпростішими) у водних екосистемах. Порушується питання функціонування мікробіальної «петлі» та «вірусного шунта». Обговорюється необхідність вивчення віріоценозу у прісноводних, солонуватоводних та морській водних об'єктах.

**

Data about role to food web of viruses in different water objects have been generalized and analyzed. The communication viruses with components of biotic (bacteria, protozoan) in different water ecosystems has been considered. The question of the function microbial «loop» and «viral shunt» has been mentioned. Need of the study viruses in freshwater and salty water ecosystems has been discussed

**

1. Бульон В.В. Структура и функция микробальной «петли» в планктоне озерных экосистем // Биол. внутренних вод. — 2002. — № 2. — С. 5—14.
2. Головка Т.В. Бактериопланктон Днепровско-Бугского лимана в условиях зарегулированного стока // Гидробиол. журн. — 1995. — Т. 31, № 3. — С. 59—65.
3. Головка Т.В. Бактериопланктон и его трофическая роль в мезотрофном водоеме (на примере Киевского водохранилища): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — Киев, 1984. — 25 с.
4. Головка Т.В., Якушин В.М., Тронько Н.И. Бактериопланктон Каневского водохранилища и его продукционные характеристики // Гидробиол. журн. — 2003. — Т. 39, № 4. — С. 58—71.
5. Головка Т.В., Якушин В.М., Тронько Н.И. Особенности функционирования бактериопланктона верхнего участка Каневского водохранилища на современном этапе его существования // Там же. — 2010. — Т.46, № 5. — С. 90—101.
6. Гурняк Д., Олейник Г.Н., Дунальска Ю. и др. Бактериопланктон и содержание органического углерода в меромектическом озере // Там же. — 2006. — Т. 42, № 5. — С. 66—79.
7. Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Заботкина Е.А. Влияние вирусов на гетеротрофный бактериопланктон водохранилищ // Микробиология. — 2011. — Т. 80, № 2. — С. 241—250.
8. Олейник Г.Н., Юришинец В.И., Старосила Е.В. Вирусы в водных экосистемах: распространение и экологическая роль (обзор) // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 3. — С. 73—81.

9. Старосила Е.В. Деструкция органического вещества в воде прудов, загрязненных минеральным азотом // Там же. — 2008. — Т. 44, № 1. — С. 60—69.
10. Старосила Е.В., Олейник Г.Н. Метаболически активные клетки бактериопланктона, определенные *in situ* методами // Наук. зап. Терноп. ун-ту. Серия: Биология. — 2011. — Т. 2, № 47. — С. 47—50.
11. 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 Ecol.* — 2009. — Vol. 57, N 2. — P. 295—306.
12. Berman T., Kaplan B., Chava S. *et al.* Metabolically active bacteria in Lake Kinneret // *Aquatic Microbiol. Ecol.* — 2001. — Vol. 23. — P. 213—224.
13. Berninger U.-G., Finlay B.J., Kuoppo-Leinikki P. Protozoan control of bacterial abundances in freshwater // *Limnol. Oceanogr.* — 1991. — Vol. 36. — P. 139—147.
14. Bettarel Y., Amblard C., Sime-Ngando T. *et al.* Viral lysis, flagellate grazing potential, and bacterial production in Lake Pavin // *Microbial Ecol.* — 2003. — Vol. 45, N 2. — P. 119—127.
15. Boenigk J., Matz C., Jürgens K. *et al.* Food concentration-dependent regulation of food selectivity of interception-feeding bacterivorous nanoflagellates // *Aquatic Microbiol. Ecol.* — 2002. — Vol. 27. — P. 195—202.
16. Boenigk J., Stadler P., Wiedlroither A. *et al.* Strain-specific differences in the grazing sensitivities of closely related ultramicrobacteria affiliated with the *Polynucleobacter* cluster // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 70, N 10. — P. 5787—5793.
17. Boras J.A., Sala M.M., Vázquez-Domínguez E. *et al.* Annual changes of bacterial mortality due to viruses and protists in an oligotrophic coastal environment (NW Mediterranean) // *Environ. Microbiol.* — 2009. — Vol. 11, N 5. — P. 1181—1193.
18. Bouvy M., Arfi R., Cecchi P. *et al.* Trophic coupling between bacterial and phytoplanktonic compartment in shallow tropical reservoirs (Ivory Coast, West Africa) // *Aquatic Microbiol. Ecol.* — 1998. — Vol. 1. — P. 25—37.
19. Bratbak G., Heldal M., Norland S. *et al.* Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1990. — Vol. 56, N 5. — P. 1400—1405.
20. Cole J.J., Findlay S., Pace M.L. Bacterial production in fresh and saltwater ecosystems: a cross-system overview // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1988. — Vol. 43. — P. 1—10.
21. 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.
22. Fasham M.J.R. Flow analysis of materials in the marine euphotic zone (Ecosystem theory for biological oceanography) / Ed. by R. E. Ulanowicz, T. Platt. — *Canad. Bull. Fish. Aquat. Sci.* — 1985. — Vol. 213. — P. 138—162.

23. Fuhrman J. A., Noble R. T. Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater // *Limnol. Oceanogr.* — 1995. — Vol. 40. — P. 1236—1242.
24. González J.M., Sherr E.B., Sherr B.F. Size selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1990 — Vol. 56, N 3. — P. 583—589.
25. Guixa-Boixareu N. Viral lysis and bacterivory as prokaryotic loss factors along a salinity gradient // *Aquatic Microbial Ecol.* — 1996. — Vol. 11. — P. 215—227.
26. Hahn M.W., Höfle M.G. Grazing pressure by a bacterivorous flagellate reverses the relative abundance of *Comamonas acidovorans* PX54 and *Vibrio* strain CB5 in chemostat cocultures // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1998. — Vol. 64, N 5. — P. 1910—1918.
27. Hahn M.W., Moore E.R.B., Höfle M.G. Bacterial filament formation, a defense mechanism against flagellate grazing, is growth rate controlled in bacteria of different phyla // *Ibid.* — 1999. — Vol. 65, N 1. — P. 25—35.
28. 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.
29. Höfer J.S., Sommagura R. Seasonal dynamics of viruses in an alpine lake: importance of filamentous forms // *Aquatic Microbial Ecol.* — 2002. — Vol. 26. — P. 1—11.
30. Jacquet S., Domaizon I., Personnic S. et al. Estimates of protozoan- and viral-mediated mortality of bacterioplankton in Lake Bourget (France) // *Freshwater Biol.* — 2005. — Vol. 50, N 4. — P. 627—645.
31. Jiang S.C., Paul J.H. Viral contribution to dissolved DNA in the marine environment as determined by differential centrifugation and kingdom probing // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1995. — Vol. 61, N 1. — P. 317—325.
32. Jugnia L.B., Tadonleke R.D., Sime-Ngando T. et al. The microbial food in the recently flooded sep reservoir: diel fluctuation in bacterial biomass and metabolic activity in relation to phytoplankton and flagellate grazers // *Microbial Ecol.* — 2000. — Vol. 40, N 4. — P. 317—329.
33. Jürgens K., Arndt H., Rothhaupt K.O. Zooplankton-mediated change of bacterial community structure // *Ibid.* — 1994. — Vol. 27, N 1. — P. 27—42.
34. Jürgens K., DeMott W.D. Behavioural flexibility in prey detection by bacterivorous flagellates // *Limnol. Oceanogr.* — 1995. — Vol. 40. — P. 1503—1507.
35. Jürgens K., Guede H. The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems // *Marine ecology progress series: Amelinghausen*, 1994. — Vol. 112, N 1—2. — P. 169—188.
36. Koton-Czarnecka M., Chróst R.J. Measurement of protozoan grazing on bacteria by means of (3H-thymidine)-labeled natural assemblages of lake bacteria // *Polish J. Environ. Stud.* — 2002. — Vol. 11. — P. 385—393.
37. Lampert W., Sommer U. *Ekologia wód śródlądowych* // Warszawa: PWN, 2001. — 416 s.

38. *Lampert W., Sommer U.* Limnokologie. — N.Y.: Gerog Thieme Verlag. Stuttgart, 1999. — P. 288—292.
39. *Lavrentyev P.J., McCarthy M.J., Klarer D.M. et al.* Estuarine microbial food web patterns in a Lake Erie coastal wetland // *Microbial Ecol.* — 2004. — Vol. 48, N 4. — P. 567—577.
40. *Lennon J.T., Martiny J.B.H.* Rapid evolution buffers ecosystem impacts of viruses in a microbial food web // *Ecol. Letters.* — 2008. — Vol. 11, N 11. — P. 1178—1188.
41. *Madan N.J., Marshall W.A., Laybourn-Parry J.* Virus and microbial loop dynamics over an annual cycle in three contrasting Antarctic lakes // *Freshwater Biol.* — 2005. — Vol. 50, N 8. — P. 1291—1300.
42. *Manage P.M., Kawabata Z., Nakano S. et al.* Effect of heterotrophic nanoflagellates on the loss of virus-like particles in pond water // *Ecol. Res.* — 2002. — Vol. 17, N 4. — P. 473—479.
43. *Matz C., Jürgens K.* High motility reduces grazing mortality of planktonic bacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2005. — Vol. 71, N 2. — P. 921—929.
44. *Matz C., Bergfeld T., Rice S.A. et al.* Microcolonies, quorum sensing and cytotoxicity determine the survival of *Pseudomonas aeruginosa* biofilms exposed to protozoan grazing // *Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 6. — P. 218—226.
45. *Matz C., Jürgens K.* Effects of hydrophobic and electrostatic cell surface properties of bacteria on feeding rates of heterotrophic nanoflagellates // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2001. — Vol. 67, N 2. — P. 814—820.
46. *Miki T., Nakazawa T., Yokokawa T. et al.* Functional consequences of viral impacts on bacterial communities: a food-web model analysis // *Freshwater Biol.* — 2008. — Vol. 53, N 6. — P. 1142—1153.
47. *Monger B. C., Landry M.R., Brown S. L.* Feeding selection of heterotrophic marine nanoflagellates based on the surface hydrophobicity of their picoplankton prey // *Limnol. Oceanogr.* — 1999. — Vol. 44. — P. 1917—1927.
48. *Monger B.C., Landry M.R.* Prey size dependency of grazing by freeliving marine flagellates // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1991. — Vol. 74. — P. 239—248.
49. *Pace M.L., Glasser J.E., Pomeroy L.R.* A simulation analysis of continental shelf food webs // *Mar. Biol.* — 1984. — Vol. 82. — P. 47—63.
50. *Pernthaler J.* Predation on prokaryotes in the water column and its ecological implications // *Nature Rev. Microbiol.* — 2005. — Vol. 3, N 7. — P. 537—546.
51. *Pernthaler J., Zöllner E., Warnecke, F. et al.* Blooms of filamentous bacteria in a mesotrophic lake: identity and potential controlling mechanisms // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 70, N 10. — P. 6272—6281.
52. *Posch T., Simek K., Vrba J. et al.* Predator-induced changes of bacterial size-structure and productivity studied on an experimental microbial community // *Aquatic Microbial Ecol.* — 1999. — Vol. 18. — P. 235—246.
53. *Pradeep Ram A.S., Boucher D., Sime-Ngando T. et al.* Phage bacteriolysis, protistan bacterivory potential, and bacterial production in a freshwater reservoir: coupling with temperature // *Microbial Ecol.* — 2005. — Vol. 50, N 1. — P. 64—72.

54. *Samuelsson K., Andersson A.* Predation limitation in the pelagic microbial food web in an oligotrophic aquatic system // *Aquatic Microbial Ecol.* — 2003. — Vol. 30. — P. 239—250.
55. *Sanders R.W., Porter K.G., Bennett S.J. et al.* Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers, and cladocerans in a freshwater planktonic community // *Limnol. Oceanogr.* — 1989. — Vol. 34. — P. 673—687.
56. *Shimeta J.* Diffusional encounter of submicrometer particles and small cells by suspension feeders // *Limnol. Oceanogr.* — 1993. — Vol. 38. — P. 456—465.
57. *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 4. — P. 1723—1733.
58. *Šimek K., Chrzanowski T.H.* Direct and indirect evidence of size-selective grazing on pelagic bacteria by freshwater nanoflagellates // *Ibid.* — 1992. — Vol. 58, N 11. — P. 3715—3720.
59. *Šimek K., Vrba J., Hartman P.* Size-selective feeding by *Cyclidium* sp. on bacterioplankton and various sizes of cultured bacteria // *FEMS Microbiol. Ecol.* — 1994. — Vol. 14. — P. 157—167.
60. *Šimek K., Vrba J., Pernthaler J. et al.* Morphological and compositional shifts in an experimental bacterial community influenced by protists with contrasting feeding modes // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1997. — Vol. 63, N 2. — P. 587—595.
61. *Stone L., Weisburd R.S.J.* Positive feedback in aquatic ecosystems // *Trends in Ecology and Evolution.* — 1992. — Vol. 7, N 8. — P. 263—267.
62. *Świątdecki A.* Microbial loop — dialectic of ideas and perspective of future studies // *Acta Universitatis N. Copernici, Prace Limnologiczne XXIII — Nauki Matematyczno-Przyrodnicze* — Toruń, 2003. — Zeszyt 100. — S. 3—9.
63. *The lakes handbook «Limnology and limnetic ecology»* / Ed. by P. E. O'Sullivan, C. S. Reynolds. — USA: Blackwell Publishing, 2004. — Vol. 1. — P. 417—460.
64. *Thingstad F., Heldal M., Bratbak G. et al.* Are viruses important partners in pelagic food webs? // *Trends in Ecology and Evolution.* — 1993. — Vol. 8. — P. 209—213.
65. *Tijdens M., Dedmer B., De Waal V. et al.* Estimates of bacterial and phytoplankton mortality caused by viral lysis and microzooplankton grazing in a shallow eutrophic lake // *Freshwater Biology.* — 2008. — Vol. 53, N 6. — P. 1126—1141.
66. *Veziina A.F., Platt T.* Food web dynamics in the ocean (I. Best estimate of flow networks using inverse methods) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1988. — Vol. 42. — P. 269—287.
67. *Weinbauer M.G., Suttle C.A.* Potential significance of lysogeny to bacteriophage production and bacterial mortality in coastal waters of the Gulf of Mexico // *Appl. Environ. Microbiol.* — 1996. — Vol. 62, N 12. — P. 4374—4380.
68. *Weitere M., Scherwass A., Sieben K. T. et al.* Planktonic food web structure and potential carbon flow in the lower river Rhine with a focus on the role of

- protozoans. River research and application // *River Res. Applic.* 2005. — Vol. 21. — P. 535—549.
69. *Wikner J., Rassoulzadegan F., Hagström A.* Periodic bacterivore activity balances bacterial growth in the marine environment // *Limnol. Oceanogr.* — 1990. — Vol. 35. — P. 313—324.
70. *Wilhelm S.W., Suttle C.A.* Viruses and nutrient cycling in the sea // *Bioscience.* — 1999. — Vol. 49. — P. 781—788.
71. *Wommack K.E., Colwell R.R.* Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* — 2000. — Vol. 64. — P. 69—114.
72. *Wu O.L.L., Boenigk J., Hahn M.W.* Successful predation of filamentous bacteria by a nanoflagellate challenges current models of flagellate bacterivory // *Appl. Environ. Microbiol.* — 2004. — Vol. 70. — P. 332—339.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 25.04.13