



УДК 578. 81 (282. 256. 341)

## О новом трофическом звене в водных экосистемах\*

В. В. Дрюккер ([drucker@lin.irk.ru](mailto:drucker@lin.irk.ru)), Н. В. Дутова

**Аннотация.** 20 лет назад была установлена высокая численность вирусов в морях и океанах, достигающая величин до  $10^8$  мл<sup>-1</sup>. Вирусы морских микроорганизмов – автохтонные вирусы, входящие в состав и планктона и бентоса, оказались самыми многочисленными компонентами водных сообществ. Установлено, что они играют ключевую роль в контроле численности и видового многообразия своих хозяев и вызывают 20 % ежедневную гибель гетеротрофных бактерий и 3–5 % гибель фитопланктонных клеток. Эти новые знания о роли вирусов в циркуляции органического углерода в Мировом океане перевернули сложившиеся ранее представления о структуре и функционировании «микробной пищевой петли» в водных экосистемах.

**Ключевые слова:** водные вирусы, бактериофаги, численность и соотношение бактерий/вирусы, морфология фагов, «микробная пищевая петля».

### Введение

Существенный прогресс в изучении экологии водных вирусов в последние 20 лет во многом изменил наши представления о структуре и функционировании «микробной пищевой петли» в водных экосистемах [6]. Интенсивное изучение водных вирусов началось со времени применения для этих целей новых методов фильтрации, центрифугирования и электронной микроскопии. Ранее для выявления вирусов в водоемах проводилась их изоляция при помощи индикаторных культур бактерий или водорослей с последующим исследованием в лабораторных условиях. Применение метода электронной микроскопии позволило получить результаты по численности вирусных частиц в несколько раз выше [28]. В результате многочисленных исследований была установлена высокая численность вирусов в различных водоемах. Оказалось, что вириопланктон является самым многочисленным классом среди планктонных сообществ [10, 20, 29, 33, 40].

### Численность и морфология водных вирусов

Водная вирусология, занимающаяся в первую очередь исследованием вирусов морских микроорганизмов – бактерий и водорослей, пока яв-

---

\* Выражаем благодарность н. с. А. С. Ковадло за помощь в оформлении рисунков.

ляется «младенческой дисциплиной» (не говоря уже об исследованиях пресных вод), на которую часто устремлены все еще неоднозначные взгляды ученых [23]. В 2000 г. был опубликован литературный обзор Wommack K. E., Colwell R. R. [42], а в 2004 г. – Weinbauer M. G. [40], которые представляют анализ около 400 и 500, соответственно, литературных источников по данному направлению исследований учеными всего мира. В этих работах установлено, что численность вирусных частиц достигает в прибрежной морской воде  $10^7$ – $10^8$  мл<sup>-1</sup>, а в океанической –  $10^6$ – $10^7$  мл<sup>-1</sup>. Соотношение численности вирус/бактерия в прибрежной воде составляет 20, а в океанической – 3–5, что предполагает рассматривать морские вирусы как фактор, влияющий на бактериальную биомассу в океане. Играя ключевую роль в контроле численности и видового многообразия своих хозяев, вирусы морских микроорганизмов вызывают 20 % ежедневную гибель гетеротрофных бактерий и 3–5 % гибель фитопланктонных клеток. Через вирусный лизис происходит отклонение части потока органического вещества от направления вверх по пищевым цепям к основанию пищевой пирамиды, что способствует увеличению продукции органической материи основными производителями органического углерода. Эти полученные новые знания о роли вирусов в циркуляции органического углерода в Мировом океане перевернули сложившиеся ранее наши представления о структуре и функционировании «микробной пищевой петли».

Большинство морских вирусов имеют хвостовой отросток, что характерно для бактериофагов, которые играют важную роль в контроле динамики численности морских бактерий [8, 39]. В настоящее время метод трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ) является основным методом изучения экологии водных вирусных частиц. Он позволяет проводить прямой подсчет вирусов в воде, изучать их роль в гибели микроорганизмов, морфологию вирусов, процессы взаимодействия вируса и клетки хозяина и другие аспекты биологии водных вирусов. Этот метод является сложным и дорогостоящим, требует специального оборудования и высококвалифицированного персонала. Поэтому, как более доступный метод исследования, применяется эпифлуоресцентная микроскопия (ЭФМ) с использованием флуорохромных красителей для окраски ДНК. Особенности использования ЭФМ для прямого подсчета бактерий и вирусов, требования к размерам пор фильтров, описания разнообразных флуорохромов подробно изложены в различных публикациях [22, 35, 38, 42]. Определяемая методом ТЭМ численность вириопланктона в различных водоемах наиболее достоверна и дает четкие результаты в очень широком диапазоне – от значений  $(0,003 \pm 0,0015) \cdot 10^6$  мл<sup>-1</sup> в Саргассовом море до  $(460 \pm 28,6) \cdot 10^6$  мл<sup>-1</sup> в Гольфстриме.

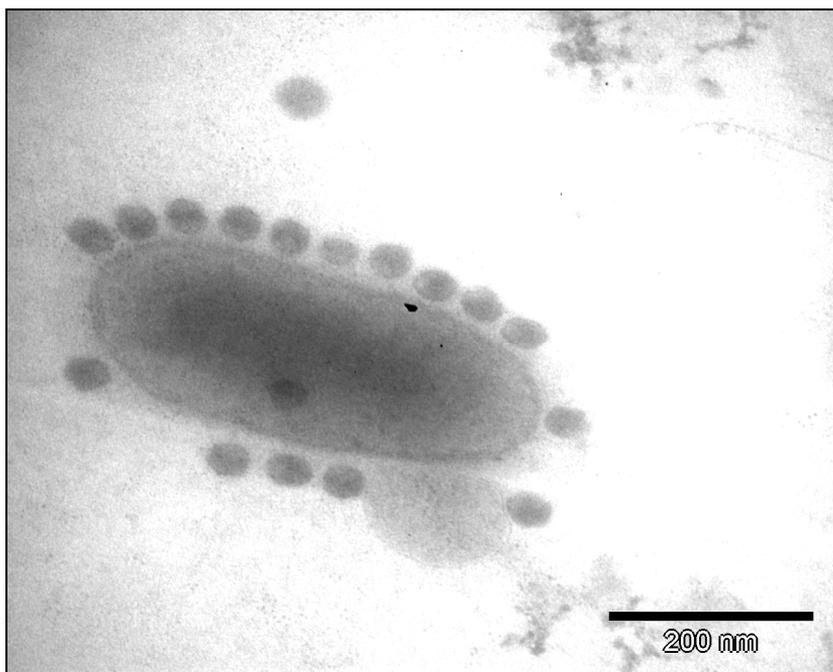
В морской воде методом ТЭМ обнаруживаются различные вирусы, имеющие полигональные головки диаметром 30–160 нм, многие из них имеют хвостовые отростки длиной 50–200 нм. Необычно большие вирусоподобные частицы с диаметром капсида 340–400 нм были обнаружены в прибрежных водах Норвегии и Дании [11]. До 7 % гетеротрофных бакте-

рий и 5 % цианобактерий содержат внутри зрелые фаговые частицы, подобные свободным вирионам. Инфицированные фагом гетеротрофные бактерии содержат 10–100 зрелых частиц, тогда как цианобактерии обычно содержат большее число частиц. В проведенных исследованиях авторами указывается на возможную роль вирусиндуцированного лизиса бактерий, как ассоциированных с органическими частицами, так и свободноживущих, в распаде органического углерода, и тем самым – на роль вирусиндуцированного лизиса в цикличности вещества и энергии в океане [32, 33, 34].

Много исследований проведено по изучению численности морских вирусов и бактерио- и фитопланктона в связи с гидрологическими особенностями водоемов. Однако были получены довольно противоречивые результаты, которые необходимо уточнять [7, 15]. Изучение экологического состояния различных водных объектов показало, что свободным вирусам, при многообразии морфологических форм и видов бактерий, трудно встретить своего видоспецифического хозяина. Такая ситуация должна сопровождаться высоким значением соотношения вирус/бактерия. Взаимозависимость между обилием бактерий и вирусов в водоемах очевидна и подтверждается многочисленными сообщениями, однако причинно-следственные механизмы еще в полной мере не изучены, и по поводу их ведутся оживленные дискуссии [16, 42]. В микробентосных сообществах условия существования организмов более стабильны в сравнении с микропланктонными, и потому этот показатель в донных осадках более информативен, чем в планктоне.

Исследований вириопланктона пресных вод в настоящее время выполнено немного, а в России они проведены на Ладожском озере [5], Рыбинском [3], Иваньковском и Угличском водохранилищах [4] р. Волги. В этих работах было установлено, что водные вирусы так же, как и в морях, являются наиболее многочисленным компонентом планктонного сообщества и, в частности, в волжских водохранилищах в 2,5–7,0 раз превышали численность бактериопланктона, оказывая существенное влияние на состояние экосистем в целом.

Начиная с 2003 г. нами методом ТЭМ изучаются бактериофаги оз. Байкал [1, 2]. Обнаружено большое морфологическое разнообразие планктонных бактериофагов, относящихся к семействам: *Siphoviridae* (морфотипы В1, В2, В3) – с длинным несократимым хвостовым отростком, *Podoviridae* (морфотипы С1, С2) – с укороченным хвостовым отростком, *Myoviridae* (морфотипы А1, А2) – с сократимым хвостовым отростком. Подавляющее большинство фагов в оз. Байкал – 76 % относятся к порядку *Caudovirales* (хвостатые фаги). Найдены и редкие бактериофаги, отличающиеся своеобразными морфологическими особенностями. На рис. 1 и рис. 2 представлено взаимодействие бактериальных клеток с бактериофагами и последующим лизисом бактерий.

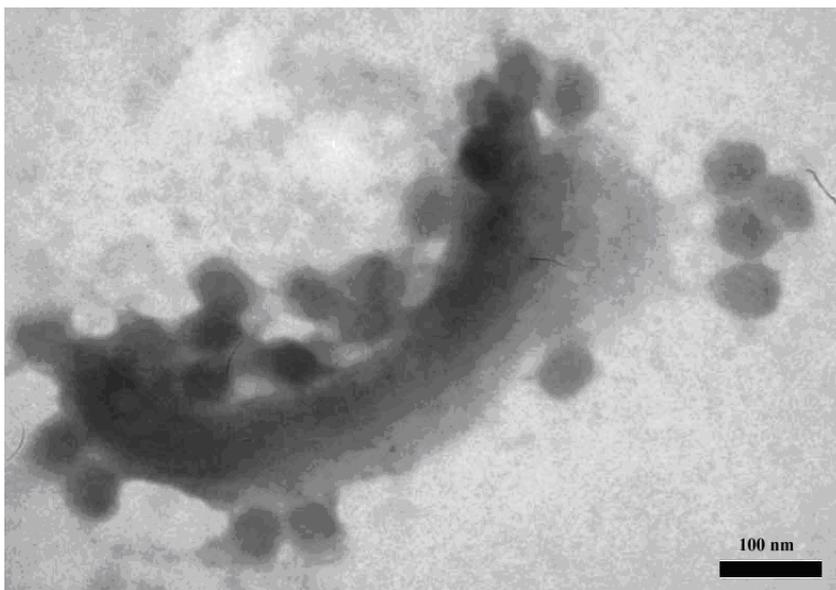
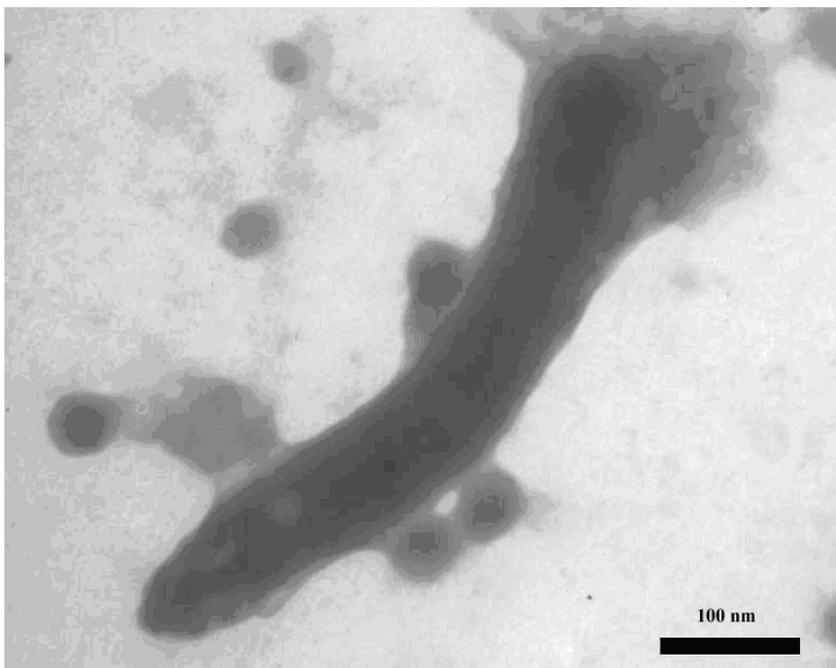


*Рис. 1.* Бактериальная клетка, окруженная бактериофагами (трансмиссионная электронная микроскопия, проба воды из оз. Байкал)

### **Водные вирусы в «микробной пищевой петле»**

Водоросли и водные бактерии, лежащие в основе пищевой пирамиды водных экосистем – основные производители первичной продукции в водных пищевых цепях. Естественно, что изменения численности таких важных продуцентов органического вещества неизменно влекут за собой нарушения во многих звеньях пищевой цепи водоемов. С развитием нового направления исследований – водной вирусологии учеными были получены совершенно новые результаты и они пришли к выводу, что вирусы могут радикально изменять баланс жизни в Мировом океане, прерывая многие звенья пищевых цепей, которые поддерживаются высшими трофическими уровнями [17, 23, 41].

Было показано, что в морской воде есть большое количество вирусов размером до 200 нм, которые угнетают первичную продукцию фитопланктона [36]. Установлено, что смертность представителей фито- и бактериопланктона, связанная с вирусным лизисом, играет важную роль в изменении структуры сообществ, их разнообразии и продукции в морской среде [11, 18, 27, 31, 37]. В частности, присутствие концентрированной вирусной фракции усиливало первичную продукцию фитопланктона. Таким образом, водные вирусы можно рассматривать как фактор гибели бактерио- и фитопланктона, так и как фактор, потенцирующий рост и развитие своих хозяев.

*a**б*

*Рис. 2.* Бактериальная клетка, подвергающаяся воздействию байкальских бактериофагов (а), с последующим лизисом бактерии (б) (трансмиссионная электронная микроскопия)

Метод электронной микроскопии позволил изучить роль вирусов и вирусной инфекции в патологии и смертности бактерио- и фитопланктона. В некоторых исследованиях наблюдаемые инфицированные клетки из олиготрофной морской зоны не превышали 0,3 % [19], что крайне затрудняло изучение их инфицированности вирусом. Использование максимального конвертируемого фактора по приведению полученных результатов визуально наблюдаемых инфицированных клеток в бактериальную смертность позволило установить, что вирусы могут быть ответственны за более чем 21,5 % общей бактериальной смертности. В Северном море в летний период до 50 % клеток в момент разрушающей фазы цветения водорослей были инфицированы вирусами [14]. Результаты электронно-микроскопического исследования показали, что в природных экосистемах вирусы могут быть значительным фактором фитопланктонной смертности, влияющей на динамику цветения фитопланктона и «микробную пищевую петлю» [9, 11, 12].

В некоторых работах отмечается, что наличие вирусов и вирусная инфекция стимулируют рост и размножение хозяина, по сравнению с контрольными образцами, где вирусов не было [24, 25, 30]. Такое стимулирование может увеличить долю хозяина в микросообществе и помочь ему в конкурентной борьбе за пищевые ресурсы. Созданная модель бактериальной продукции внутри микросообщества, содержащего вирусы, выявила, что с высоким уровнем активности бактериофагов продукция зоопланктона в основном повышается на 5–15 % [26]. Описано влияние вирусов и на микробную и водорослевую динамику в бентосе [21]. В результате лизиса бактерий происходит высвобождение органического углерода и минеральных веществ, что положительно влияет на питание бентосных микроводорослей.

Экспериментальные исследования и математическое моделирование процессов взаимодействия вирус/хозяин в водных экосистемах, проведенные в последние годы, показали, что бактериофаги могут значительно влиять на продукцию мезозoopланктона и иную продукцию в морях. Также вирусный лизис способствует удержанию необходимых пищевых веществ внутри бактериопланктона, препятствуя их переходу на более высокие трофические уровни [25]. Вирусный лизис увеличивает поток бактериальных биомасс и поток связанного с фотосинтезом углерода в общую растворимую органическую массу [13, 42, 43]. Эффект вирусного лизиса, так называемое «вирусное шунтирование», заключается в отклонении органического углерода, фиксированного как фитопланктонными, так и бактериальными биомассами, назад от мезозoopланктонных потребителей в растворимую органическую материю. Фаговый лизис бактериопланктона создает источник, богатый питательными и ростовыми веществами для бактериальной продукции, что приводит к быстрому рециклированию органического углерода между бактериальной биомассой и растворимым органическим материалом.

Объяснения тому, что вирусный лизис в морских экосистемах, вызывая ежедневную гибель 20 % гетеротрофного бактериопланктона и 3–5 % фитопланктона, тем не менее, играет важную экологическую роль в отклонении органического углерода из верхних трофических уровней в основание «пищевой пирамиды», чем поддерживает («кормит») своих же хозяев, создавая для них более выгодные условия существования, были даны в концептуальной модели Wommack K. E., Colwell R. R. [42], Wommack K. E. [43]. Схематическое изображение потока органического углерода и роли вирусного лизиса в этом потоке представлено на рис. 3, взятом из этих работ.

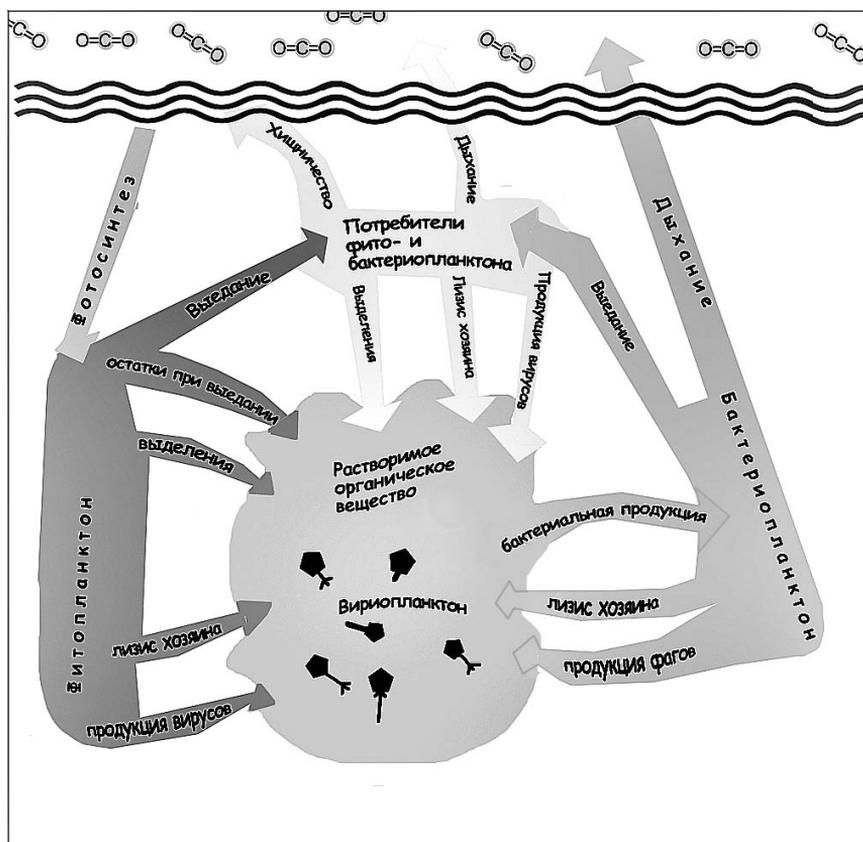


Рис. 3. Схема потока органического углерода и роли вириопланктона в «микробной пищевой петле» [42]

Эта модель отвечает на те вопросы, которые выяснялись исследователями на протяжении длительного периода времени, и в результате необъяснимые факты и эффекты стали понятны. Она показала, что воздействие вирусной инфекции (бактериофагия, в частности) на гибель популяции хозяев служит важной цели поддержания структуры бактериальных, а также фитопланктонных сообществ.

## Заключение

До 90-х гг. прошлого века считалось, что основными потребителями бактериопланктона в водных экосистемах являются простейшие. Однако последующие исследования показали, что планктонные вирусы в морях и пресных водах почти на порядок выше численности бактериопланктона и составляют до  $10^8$  мл<sup>-1</sup>. В результате вирусного лизиса гибель бактерий может достигать 60–100 % суточной бактериальной продукции и превышать темпы их выедания простейшими. Следовательно, в настоящее время наши представления о структурно-функциональной организации «микробной пищевой петли» в водных экосистемах во многом изменились. Стало понятно, что регулирующая роль вирусного лизиса проявляется в селективной наведенной гибели видов хозяев, наиболее обильных и многочисленных, что дает возможность выживать менее многочисленным видам микроорганизмов. Таким образом, наиболее экологически значимая роль вирусов в водных экосистемах – это поддержание разнообразия своих хозяев (бактерий и других представителей трофических звеньев) и регуляция численности их популяций.

## Список литературы

1. Дрюккер В. В. Фаги озера Байкал / В. В. Дрюккер, Н. В. Дутова // Микроорганизмы в экосистемах озер, рек и водохранилищ : материалы науч. конф. (Иркутск, 8–13 сент. 2003 г.). – Иркутск, 2003. – С. 35–36.
2. Дрюккер В. В. Изучение морфологического разнообразия бактериофагов озера Байкал / В. В. Дрюккер, Н. В. Дутова // Докл. РАН. Сер. биол. – 2006. – Т. 410, № 6. – С. 847–849.
3. Копылов А. И. Вирусы в планктоне Рыбинского водохранилища / А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов, Е. А. Заботкина // Микробиология. – 2007. – Т. 76, № 6. – С. 1–9.
4. Копылов А. И. Распределение вирусов и их влияние на бактериопланктон в эвтрофном и мезотрофном водохранилищах / А. И. Копылов, Д. Б. Косолапов, Е. А. Заботкина // Биология внутренних вод. – 2008. – № 1. – С. 49–57.
5. Вирусы в планктоне Ладожского озера / А. К. Сироткин [и др.] // Докл. РАН. сер. биол. – 2001. – Т. 378, № 3. – С. 427–429.
6. High abundance of viruses found in aquatic environments / O. Bergh [et al.] // Nature. – 1989. – Vol. 340, N 6233. – P. 467–468.
7. Viruses, bacterioplankton and phytoplankton in the southeastern Gulf of Mexico: Distribution and contribution to oceanic DNA pools / J. Boehme [et al.] // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1993. – Vol. 97, N 1. – P. 1–10.
8. Borsheim K. Enumeration and biomass estimation of planktonic bacteria and viruses by transmission electron microscopy / K. Borsheim, G. Bratbak, M. Heldal // Appl. And Environ Microbiol. – 1990. – Vol. 56, N 2. – P. 352–356.
9. Bratbak G. Viral mortality of the marine alga *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algae blooms / G. Bratbak, J. Egge, M. Heldal // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1993. – Vol. 93, N 1–2. – P. 39–48.
10. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics / G. Bratbak [et al.] // Appl. Environ. Microbiol. – 1990. – Vol. 56, N 5. – P. 1400–1405.

11. Incorporation of viruses into the budget of microbial C-transfer. A first approach / G. Bratbak [et al.] // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1992. – Vol. 83, N 2–3. – P. 273–280.
12. *Bratbak G.* Viral control of *Emiliana huxleyi* blooms? / G. Bratbak, W. Wilson, M. Heldal // *J. Mar. Syst.* – 1996. – Vol. 9, N 1–2. – P. 75–81.
13. *Brussard C. P.* Role of viruses in controlling phytoplankton blooms // *Ecology of marine viruses (Banyuls-sur-mer, 19–22 March 2003)*. – Monaco, 2003. – P. 67–73. – (CIESM Workshop Monographs N 21).
14. Virus-like particles in summer bloom of *Emiliana huxleyi* in the North Sea / C. Brussard [et al.] // *Aqua. Microb. Ecol.* – 1996. – Vol. 10, N 2. – P. 105–113.
15. Spatial distribution of viruses, bacteria and chlorophyll *a* in neritic oceanic and estuarine environments / W. Cochlan [et al.] // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1993. – Vol. 92, N 1–2. – P. 77–87.
16. *Danovaro R.* Impact of pollution on marine viruses, benthic viral production and lysogeny // *Ecology of marine viruses (Banyuls-sur-mer, 19–22 March 2003)*. – Monaco, 2003. – P. 45–46. – (CIESM Workshop Monographs N 21).
17. *Fuhrman J. A.* Bacteriophage roles in marine food webs // *Proc. 8th Congr. Immunol. (Budapest, 1992)*. – Budapest, 1992. – P. 33.
18. *Gonzales J. M.* Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-size particles: ingestion and digestion / J. M. Gonzales, C. A. Suttle // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1993. – Vol. 94, N 1. – P. 1–10.
19. Distribution of viruses and their potential effect on bacterioplankton in an oligotrophic marine system / N. Guixa-Boixareu [et al.] // *Aqua. Microb. Ecol.* – 1999. – Vol. 19, N 3. – P. 205–213.
20. *Hara S.* Abundance of bacterial phage in the ocean / S. Hara, J. Koike // *Abstr. 5th Int. Symp. Microb. Ecol. (Kyoto, August 27 – September 1, 1989)*. – Kyoto, 1990. – P. 161.
21. Effects of concentrated viral communities on photosynthesis and community composition of cooccurring benthic microalgae and phytoplankton / I. Hewson [et al.] // *Aqua. Microb. Ecol.* – 2001. – Vol. 25, N 1. – P. 1–10.
22. *Hobbie J. H.* Use of Nucleopor filters for counting bacteria by fluorescence microscopy / J. H. Hobbie, R. R. Daley, S. Tasper // *Appl. and Environ. Microbiol.* – 1977. – Vol. 33, N 9. – P. 1225–1228.
23. *Holmes R.* Who rules the waves? // *New Sci.* – 1996. – Vol. 152, N 2054 Suppl. – P. 8–9.
24. *Lammers W. T.* Stimulation of bacterial cytokinesis by bacteriophage predation // *Sediment water interaction* / eds. B. T. Hart, P. G. Sly. – 1992. – Vol. 235–236. – P. 261–265.
25. *Middelboe M.* Effects of viruses on nutrient turnover and growth efficiency of non infected marine bacterioplankton / M. Middelboe, N. O. Jorgensen, N. Kroer // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1996. – Vol. 62, N 6. – P. 1991–1997.
26. *Murray A. G.* Marine viral ecology. Incomparation of bacteriophage into the microbial planktonic food web paradigm / A. G. Murray, P. M. Eldridge // *J. Plankton Res.* – 1994. – Vol. 16, N 6. – P. 627–641.
27. Virus-like particles in aphlorotic flagellate in Nirosshima Bay, Japan / K. Nagasaki [et al.] // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1993. – Vol. 96, N 3. – P. 307–310.
28. *O'Carrol K.* Viruses in natural waters // *Mar. Pollut. Bull.* – 1989. – Vol. 20, N 10. – P. 483.

29. *Paul J. H.* Concentration of viruses and dissolved DNA from aquatic environments by vortex flow filtration / J. H. Paul, S. C. Jiang, J. B. Ros // *Appl. Environ. Microbiol.* – 1991. – Vol. 57, N 8. – P. 2197–2204.
30. *Peduzzi P.* Effect of concentration the virus-rich 2–200 nm size fraction of seawater on the formation of algae flocs (marine snow) / P. Peduzzi, M. G. Weinbauer // *Limnol. Oceanogr.* – 1993. – Vol. 38, N 7. – P. 1562–1565.
31. *Pesan B. F.* Signification of the virus-rich 2–200 nm size fraction of seawater for heterotrophic flagellates: 1. Impact on growth / B. F. Pesan, M. G. Weinbauer, P. Peduzzi // *Mar. Ecol.* – 1994. – Vol. 15, N 3–4. – P. 281–290.
32. *Proctor L. M.* Bacteriophage infected bacteria in the sea / L. M. Proctor, J. A. Fuhrman // *Abstr. 5th Int. Symp. Microb. Ecol. (Kyoto, August 27 – September 1, 1989).* – Kyoto, 1990. – P. 161.
33. *Proctor L. M.* Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria / L. M. Proctor, J. A. Fuhrman // *Nature.* – 1990. – Vol. 343, N 6253. – P. 60–62.
34. *Proctor L. M.* Roles of viral infection in organic particles flux / L. M. Proctor, J. A. Fuhrman // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1991. – Vol. 69, N 1–2. – P. 133–142.
35. *Stockner J. G.* Leaky filters: a warning to aquatic ecologists / J. G. Stockner, M. E. Klut, W. P. Cochlan // *Can. J. Fish. and Aquat. Sci.* – 1990. – Vol. 47, N 1. – P. 16–23.
36. *Suttle C. A.* Inhibition of photosynthesis in phytoplankton by the submicron size fraction concentrated from sea water // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1992. – Vol. 87, N 1–2. – P. 105–112.
37. *Suttle C. A.* Viruses as biological control agents for blooms of marine phytoplankton // *Proceedings of the brown tide summit / ed. A. Mcerloy, Brown Tide Summit (NY (USA), 20–21 Oct., 1995).* – N. Y., 1996. – P. 71–76.
38. *Suzuki M.* DAPI direct counting underestimation bacterial abundance and average cell size compared to AO direct counting / M. Suzuki, E. B. Sherr, B. F. Sherr // *Limnol. and Oceanogr.* – 1993. – Vol. 38, N 7. – P. 1366–1370.
39. *Waterbury J. B.* Viruses of marine bacteria // *Oceanus.* – 1992. – Vol. 35, N 3. – P. 107–108.
40. *Weinbauer M. G.* Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiology Reviews.* – 2004. – N 28. – P. 127–181.
41. *Wilhelm S. W.* Viruses and nutrient cycles in the sea / S. W. Wilhelm, C. A. Suttle // *Bioscience.* – 1999. – N 49. – P. 781–788.
42. *Wommack K. E.* Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems / K. E. Wommack, R. R. Colwell // *Microbiol. and Molec. Biol. Reviews.* – 2000. – Vol. 64, N 1. – P. 69–114.
43. *Wommack K. E.* Virioplankton and the biological paradigms of the sea // *Ecology of marine viruses (Banyuls-sur-mer, 19–22 March, 2003).* – Monaco, 2003. – P. 21–25. – (CIESM Workshop Monographs N 21).

*Работа выполнена при финансовой поддержке Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 09-05-00725а).*

*Работа выполнена при поддержке гранта ФЦП 2009-1.1-154-069-005 «Проведение научных исследований коллективами научно-образовательных центров в области географии и гидрологии суши».*

## On novel trophic link in aquatic ecosystems

V. V. Drucker, N. V. Dutova

**Abstract.** Unexpectedly high abundance of viruses in seas and oceans was been recorded 20 years ago reaching up to 10<sup>8</sup> particles/ml. Viruses of marine microorganisms – autochthonous viruses of plankton and benthos appeared to be the most numerous components of aquatic communities. They play a key role in control of abundance and species diversity of their hosts and cause 20 % mortality of heterotrophic bacteria and 3–5 % mortality of phytoplankton cells every day. This novel knowledge on the role of viruses in circulation of organic carbon in the World Ocean radically changed the ideas existing earlier on structure and functioning of “microbial food loop” in aquatic ecosystems.

**Key words:** aquatic viruses, bacteriophages, abundance and ratio bacteria/viruses, morphology of phages, “microbial food loop”.

*Дрюккер Валентин Валерьянович  
доктор биологических наук, профессор  
Лимнологический институт СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3  
главный научный сотрудник  
тел.: (3952) 42-54-15*

*Дутова Наталья Викторовна  
кандидат биологических наук  
Лимнологический институт СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3  
научный сотрудник  
тел.: (3952) 42-54-15*