

## Пересечение границ биомов фемтопланктоном

В. С. МУХАНОВ<sup>1</sup>, О. А. РЫЛЬКОВА<sup>1</sup>, Е. Г. САХОНЬ<sup>1</sup>, Т. В. БУТИНА<sup>2</sup>, О. И. БЕЛЫХ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН  
299011, Севастополь, просп. Нахимова, 2  
E-mail: v.s.mukhanov@gmail.com*

<sup>2</sup> *Лимнологический институт СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3*

Статья поступила 30.06.15

Принята к печати 17.09.15

### АННОТАЦИЯ

В свете проблем преодоления микроорганизмами границ между биомами обобщены результаты экологических и филогенетических исследований фемтопланктона – мельчайшей размерной фракции планктона, которая образована вирусами и фильтрующимися бактериями (ультрамикробактериями). Показана приуроченность отдельных филогенетических линий вирусов и ультрамикробактерий к тому или иному биому, что свидетельствует о пересечении ими границ биомов как относительно редком явлении. Рассмотрение альтернативной гипотезы о широком распространении транс-биомных инвазий микроорганизмов требует более глубокого анализа факторов, формирующих барьер между биомами и отвечающих за адаптацию микроорганизмов к новым условиям.

**Ключевые слова:** фемтопланктон, виропланктон, ультрамикробактерии, фильтрующиеся бактерии, SAR11, LD12, филогенетическое разнообразие, биом, соленость, осморегуляция.

Фемтопланктон – мельчайшая (размером < 0,2 мкм) и наименее изученная размерная фракция планктона, включающая вирусы и фильтрующиеся бактерии (ультрамикробактерии). Способность этих форм проходить через фильтры, традиционно применяемые для фракционирования взвешенного (ВОВ) и растворенного органического вещества (РОВ), позволяет формально отнести их к РОВ. Как оказалось, “живое РОВ” играет одну из ключевых ролей в контроле глобальных биогеохимических циклов. Рост понимания значимости фемтопланктона в функционировании водных экосистем сопряжен с развитием кон-

цепций микробной “петли” и, позднее, вирусной “петли” [Nagata, Kirchman, 1992], которую иногда именуют вирусным “шунтом”, поскольку этот термин точнее отражает суть вирусного контроля потоков вещества и энергии в водных экосистемах.

Вирусы сравнительно недавно стали рассматриваться в качестве обязательного элемента структуры водной экосистемы и ее материальных потоков. В соответствии с современными представлениями, их важнейшая экологическая функция заключается в перенаправлении материальных потоков из микробной петли в пулы РОВ и ВОВ в ре-

зультате индуцируемого ими лизиса планктонных микроорганизмов. Таким образом, вирусный шунт “работает” против микробной петли, приводя к “короткому замыканию” в структуре потоков вещества и энергии. Контролируемая вирусами рециркуляция веществ сопровождается значительными потерями энергии (тепловой диссипацией), поскольку метаболизм организмов-хозяев обеспечивает новую продукцию вирусов в столбе воды (опять же, пополняя пул РОВ). Этот процесс, казалось бы вредный для водных экосистем, как выяснилось, исключительно полезен для поддержания и увеличения их биоразнообразия. Вирусы способны интенсифицировать метаболизм, иммунитет и адаптационные способности хозяев, влиять на их распространение и эволюцию [Rohver, Thurber, 2009], контролировать видовое разнообразие [Martiny et al., 2014].

Генетическое разнообразие самих вирусов впечатляет: в соответствии с результатами метагеномного анализа, 3–7 тыс. вирусных геномов могут одновременно присутствовать в 200 л воды [Breitbart et al., 2004]. Хотя интенсивные исследования этого феномена начаты только в последние годы, растет уверенность, что ключ к его пониманию лежит в сопоставлении генетического разнообразия и экологических особенностей виروпланктона из разных биомов – почв, морских и пресных водоемов.

**Вирусы.** Вооруженные новейшими методами детекции и количественной оценки обилия вирусных частиц исследователи накопили за короткий период времени значительный массив данных о вирусных сообществах в разных биомах и местообитаниях, включая океанические глубины, солнечные солеварни с соленостью вод, превышающей океаническую в десятки раз, кислотные горячие источники, щелочные (рН 10), полярные озера, грунтовые воды на глубинах более 2000 м под землей [Anderson et al., 2013]. Предварительная оценка опубликованных данных, включая филогенетический анализ, позволила сделать следующие, в некоторых случаях противоречащие друг другу обобщения: 1) обилие вирусов в отдельных водных системах, по-видимому, не зависит от солености, но связано с количественными пока-

зателями развития первичных и вторичных продуцентов (т. е. с трофностью вод), а также с сезонными циклами [Wommack, Colwell, 2000]; 2) роль пресноводного виропланктона в регуляции потоков углерода и биогенов, а также структуры микробных сообществ исследована в значительно меньшей степени, но имеющихся данных достаточно для утверждения, что общие положения концепции вирусного “шунта”, разработанные для морских систем, верны и для пресных водоемов; 3) смертность микроорганизмов в результате инфицирования вирусами и выедания консументами исследована в большей степени в морских системах; 4) детализация описания генетического разнообразия морских вирусов значительно превышает таковую для пресных вод [Short, Suttle, 2005]; 5) имеющийся объем филогенетической информации о водных вирусах позволяет предположить, что вирусы близкородственных микроорганизмов из пресных и морских биомов могут быть генетически обособлены; 6) близкородственные микроорганизмы-хозяева и инфицирующие их фаги широко распространены в разных биомах, горизонтальный перенос генов происходит между сообществами фагов из разных биомов [Short, Suttle, 2005]; 7) морские и пресноводные микроорганизмы (и вирусы) обычно не являются генетически близкими, часто группируются в обособленные морские и пресноводные филогенетические кластеры по аналогии с макроорганизмами.

Перечисленные обобщения противоречивы и оставляют много неясностей и вопросов, в первую очередь, о факторах, которые обеспечивают барьеры между морским и пресным биомами, а также способствуют специфической к среде дивергенции и адаптации. Сравнительный анализ сообществ из биотопов в градиенте “гиперсолёный – морской – распреснённый – пресный” мог бы оказаться перспективным в решении данной исследовательской задачи.

**Ультрамикробактерии.** Прокариотная составляющая фемтопланктона, представленная в основном УМБ, долго оставалась *terra incognita* из-за методологических трудностей ее исследования и недооценки ее значимости в биогеохимических циклах морей и пре-

сных водоемов (мала суммарная биомасса сообщества). Работы в этом направлении интенсифицировались только в последние годы благодаря возможности применения молекулярных методов исследования к некультивируемым бактериям. Если особенности метаболизма УМБ и связанный с ними характер распределения этих бактериальных форм в биотопах уже проясняются [Williams et al., 2011], то вопросы участия УМБ в микробной “петле” и их восприимчивости к вирусным инфекциям (т. е. вовлеченность в вирусный “шунт”) по-прежнему вызывают много споров. В ряде работ показано, что малые размеры клеток позволяют УМБ избегать пресса выедания со стороны фаготрофных простейших [Yooseph et al., 2010], что может быть положено в основу гипотезы об исключении УМБ из микробной “петли”. Напрашивается и иная гипотеза, в соответствии с которой прокариотный фемтопланктон устойчив к вирусной инфекции, поскольку большая его часть – предположительно покоящиеся клетки с низким уровнем метаболизма [Gazol et al., 1995]. Эти два защитных механизма УМБ могут вести к значительному снижению смертности УМБ, т. е. к образованию некоторого “депо выживания” бактериопланктона. Гипотезу о существовании подобного “депо” еще предстоит проверить, однако уже получены опровергающие ее экспериментальные свидетельства того, что по крайней мере часть сообщества УМБ представлена физиологически активными клетками [Mukhanov, Kemp, 2005; Mukhanov et al., 2007].

Загадочность природы мельчайших прокариотных форм обусловлена тем, что объемы их клеток соответствуют или даже меньше (как у так называемых нанобактерий) гипотетического предела, обеспечивающего минимальную “укомплектованность” клетки органеллами и другим содержимым, необходимым для ее нормального функционирования и воспроизводства [Velimirov, 2001]. Существование способных к кальцификации нанобактерий, которые первоначально были открыты в геологических материалах [Folk, 1999], а потом определены как опасные патогены человека [Kajander, Ciftcioglu, 1998], подвергается большому сомнению [Urbano P., Urbano F., 2007], что тем не менее не пре-

пятствует буму клинических микробиологических исследований этих форм в последний десяток лет [Alenazy, Mosadomi, 2014; и др.]. Если нанобактерии действительно являются прокариотными (или иными) клетками, они непременно должны встречаться и в водной среде, подобно любым микробным патогенам, попадающим в прибрежные воды с хозяйственно-бытовыми стоками. В этом случае, нанобактерии должны входить в прокариотный состав фемтопланктона наряду с покоящимися формами патогенов. Этот вопрос пока не ставился ни в одном из исследований. Поскольку изыскания каждой из этих и иных мельчайших форм (например, “ультрамикроархей”, “наноархей”, “нанобов” и др.), как правило, ведутся обособленно специалистами из разных областей общей и клинической микробиологии, применение той или иной терминологии в приложении к прокариотному фемтопланктону затруднительно [Duda et al., 2012].

Хотя термин “ультрамикробактерии” достаточно универсален, им чаще описывают широко распространенные во всех водных экосистемах автохтонные бактерии с экстремально малыми размерами клеток (с объемом  $< 0,1 \text{ мкм}^3$ ) и генома (3,2–0,58 Мб), относящиеся к Alphaproteobacteria, Gammaproteobacteria и Bacteroidetes. Эти фильтрующиеся формы включают, в том числе, и многочисленные покоящиеся формы бактерий, способные к возобновлению активного роста и увеличению размеров клеток при наступлении благоприятных условий (именуемые некоторыми авторами “ультрамикроклетками” – ultramicrocells).

В соответствии с более узким определением термина “ультрамикробактерии”, которое начинает возобладать в последнее десятилетие в водной микробиологии, УМБ предпочитают олиготрофные воды с низким содержанием биогенов и ОВ. При малой суммарной биомассе (и сравнительно высокой численности) воспроизводство этих прокариотов требует меньшего количества питательных веществ. Кроме того, как указывалось ранее, смертность УМБ может быть ниже, чем у “традиционного” бактериопланктона.

Как всякие мельчайшие бактерии, морские УМБ составляют значительную часть

клады SAR11-бактерий (или Pelagibacteraeae). Они предпочитают олиготрофные условия обитания и широко распространены в морях и океанах – их вклад в общую численность прокариот составляет от 25 до 50 % [Morris et al., 2002]. SAR11-бактерии классифицированы как альфапротеобактерии, и включают *Pelagibacter ubique* [Rappé et al., 2002], один из массовых морских бактериальных видов. В качестве субстрата они используют растворенный органический углерод и азот [Morris et al., 2002], не способны фиксировать углерод или азот, но синтезируют все аминокислоты за исключением глицина [Tripp et al., 2009] и некоторых кофакторов [Giovannoni et al., 2005]. Одна из загадок метаболизма SAR11 – их потребность в восстановленной сере [Tripp et al., 2008]. Кроме того, *P. ubique* содержит протородопсин, необходимый для синтеза АТФ, хотя эти бактерии и не являются фототрофами.

Альфапротеобактерии – обычный компонент сообщества морского бактериопланктона, который, как ранее предполагалось, достаточно редок в озерах. Тем не менее некультивируемые пресноводные альфапротеобактерии линии LD12, как оказалось, образуют близкородственную SAR11-бактериям монофилетическую группу. Молекулярно-генетический анализ выявил их высокое обилие и повсеместное распространение в пресноводном биоме [Salcher et al., 2011]. LD12-бактерии, по-видимому, предпочитают олиготрофные условия с низкими концентрациями биогенов, однако в летние месяцы их численность в эпилимнионе может достигать более  $5 \times 10^8$  кл. л<sup>-1</sup>, что сравнимо с обилием УМБ в морях [Salcher et al., 2011]. По своим фенотипическим свойствам и особенностям метаболизма LD12-бактерии схожи с *Pelagibacter* [Rappé et al., 2002] и занимают схожие экологические ниши в пресноводных водоемах. Вместе эти группы образуют одну из редких монофилетических линий УМБ, которая успешно преодолела барьер между морскими и пресноводными местообитаниями.

В ряде публикаций высказано предположение, что столь выраженное доминирование бактерий кластера SAR11 (или, как их еще называют, “пелагобактерий”) в морских экосистемах может быть следствием необыч-

ной устойчивости SAR11-УМБ к фаговой инфекции за счет малых размеров клеток (“cryptic escape”, [Yooseph et al., 2010]) и/или защитной специализации К-стратегов [Suttle, 2007]. Альтернативная гипотеза заключается в том, что в процессе эволюции увеличение удельной поверхности клеток при их мельчании и уменьшение размеров их генома обеспечили появление необычайно эффективных метаболических процессов окисления РОВ. Это, в свою очередь, позволило мельчайшим прокариотам поддерживать достаточно высокие численности даже при их восприимчивости к бактериофагам. Эта гипотеза обсуждалась в одной из работ, опубликованных недавно в журнале “Nature” [Zhao et al., 2013]. Авторы получили ее косвенное подтверждение, обнаружив в морских водах высокое обилие SAR11-вирусов, которых они, соответственно, назвали “пелагофагами”. Оказалось, что геномы пелагофагов широко представлены в морских вирусных метабеномах, что указывает на их значимость в морских экосистемах. Один из найденных фагов, HTVC010P, присутствовал во всех наборах данных и был отнесен к новому подсемейству подовирусов, которое смело можно считать одним из самых многочисленных подсемейств вирусов в биосфере. Это открытие можно рассматривать в качестве опровержения гипотезы об иммунитете SAR11-бактерий (и УМБ) к фагам и, соответственно, подтверждения идеи о преимуществах этих форм в конкурентной борьбе за ресурсы. Однако вопрос остается открытым, поскольку физиология и биоэнергетика УМБ (особенно после их инфицирования) почти не изучены. Поскольку большая часть пула УМБ в фемтофракции планктона может быть представлена покоящимися клетками с низкой удельной скоростью метаболических процессов, возможность их успешного инфицирования фагами вызывает большие сомнения. Не ясна ситуация и с пресноводными УМБ линии LD12 – можно ли ожидать открытия специфичных им LD12-фагов? В дальнейшем предстоит найти ответы на эти вопросы.

**Способны ли микроорганизмы легко преодолевать барьеры между биомами?** В отличие от большинства макроорганизмов, размеры популяций микробов существенно боль-

ше, они могут переноситься на большие расстояния, т. е. обладают огромным потенциалом пассивного распространения [Falkowski et al., 2008]. Скорость воспроизводства их популяций несравненно выше [Weisse, 2008]. Наконец, ошеломляющее генетическое разнообразие [Rusch et al., 2007] существенно увеличивает их адаптационный потенциал. Все эти свойства, казалось бы, должны указывать на возможность и способность микроорганизмов легко пересекать границы биомов и колонизировать новые биотопы. Действительно, существует убеждение, что морские и пресные воды были колонизированы одними и теми же таксонами микроорганизмов [Hahn, 2006]. Это предположение, однако, до сих пор остается только гипотезой, которая требует проверки.

Граница между морским и пресноводным биомом, которая характеризуется значительным скачком солености, представляется одним из самых сложных для преодоления барьеров. Градиенты осмотического давления и концентрации ионов – важнейшие факторы, ограничивающие процессы кросс-колонизации морских и пресноводных биомов животными и растениями. Освоение нового биома предполагает, в первую очередь, значительный рост энергетических затрат организма на осморегуляцию [Oren, 2001]. Однако кроме отличий в солености, большое значение может иметь присутствие в осваиваемом биоме конкурентов и хищников [Vermeij, Dudley, 2000].

При освоении новых условий существования микроорганизмы сталкиваются с теми же проблемами физиологического или энергетического характера. Присутствие хорошо адаптированного к среде аборигенного сообщества также может значительно затруднять микробную колонизацию [De Meester et al., 2002]. Тем не менее пока до конца не ясно, насколько легко микробы могут пересекать барьер солености.

Многочисленные филогенетические исследования разнообразных групп микроорганизмов (бактерий, архей, микроэукариот, вирусов) указывают на то, что граница между морским и пресноводным биомом представляет для них серьезный барьер. Если до широкого применения молекулярных методов

считалось, что пресноводные и морские микроорганизмы отличаются незначительно, по крайней мере по их таксономии и функциональным характеристикам, то новые результаты филогенетического анализа на основе 16S рРНК (для прокариот) и 18S рРНК (для микроэукариот) изменили этот взгляд. Становится ясно, что морской и пресноводный биомы населены эволюционно обособленными сообществами прокариот. Хотя данных по археям накоплено немного, отличие их морских и пресноводных штаммов не вызывало сомнений уже давно. Позднее эти предположения подтверждались результатами полевых исследований сообществ архей рек, озер и прибрежных морских вод Арктики [Galand et al., 2008]. Однако некоторые филогенетические линии архей, например, *Crenarchaeota*, оказались способны легко пересекать границы биомов [Galand et al., 2008].

Увеличивающиеся в числе филогенетические исследования указывают на существование хорошо отличимых филогенетических линий пресноводных бактерий во всем спектре известных таксонов [Hahn, 2006]. Бактериальные штаммы различного географического происхождения, иногда из очень удаленных местообитаний, оказываются в одном и том же кластере, объединяющем микрофлору из одного биома. Одна широко распространенная в морском биоме группа микроорганизмов, для которой впервые показана такая закономерность, – SAR11 ( $\alpha$ -протеобактерии). В пределах SAR11 последовательности пресноводных видов объединяются в кластер или подгруппу, известную как LD12 [Zwart et al., 2002; Kan et al., 2008]. Первые представители LD12 обнаружены в оз. Тулик на Аляске. Далее эти бактерии найдены в пресных водах по всему миру [Zwart et al., 2002], что может указывать на колонизацию ими пресноводного биома и последующую эволюционную дивергенцию вследствие расширения географии их местообитаний. Недавние филогенетические исследования также подтвердили существование кластера в группе SAR11, который связан с распресненными водами [Kan et al., 2008]. Такая “структурированность” SAR11 вызывает изумление, поскольку эти микроорганизмы составляют основу бактериопланктона поверхно-



стных океанических вод, их общая численность в Мировом океане огромна, оценивается в  $2,4 \times 10^{28}$  клеток [Morris et al., 2002].

Разделение между морскими и пресноводными таксонами показано и для других групп бактерий. Например, для пресных вод выделено 34 филогенетических кластера [Zwart et al., 2002], которые распределялись по подгруппам  $\alpha$ -,  $\beta$ - и  $\gamma$ -Proteobacteria, Bacteroidetes, Cyanobacteria, Actinobacteria, Verrucomicrobia, несерных зеленых бактерий и некультивируемых бактерий группы OP10. В употребление введен термин “типичные пресноводные бактерии”, который подразумевает малую вероятность транс-биомных бактериальных инвазий.

Аналогичное филогенетическое сравнение вирусов из разных биомов затруднено из-за дисбаланса в количестве накопленных данных – пресноводные вирусы исследованы слабо. Однако новые результаты указывают на значительное генетическое различие вирусных сообществ, населяющих пресные и соленые воды. В частности, в ряде исследований генов цианофагов *g20* и *psbA*, кодирующих структурный белок и белок D1 соответственно, участвующий в оксигенном фотосинтезе, показано, что эти гены распределяются исключительно в пресноводный и морской кластеры [Short, Suttle, 2005]. Похожая закономерность наблюдалась у подовирусов (подобных T7 бактериофагам) [Breitbart et al., 2004] и пикоднавирусов, инфицирующих одноклеточный эукариотный фитопланктон [Short S. M., Short C. M., 2008]. Таким образом, и в случае с вирусами прослеживается выраженная приуроченность их отдельных филогенетических линий к тому или иному биому, что, в свою очередь, свидетельствует о том, что пересечение границ биомов относится к редким явлениям. Это вполне ожидаемый результат, учитывая тот факт, что вирусы полностью зависят от своих хозяев и предпочитаемых ими местообитаний. Вместе с тем и иные факторы могут играть роль, поскольку иммиграция вирусов в биом оказывает огромное влияние на структуру вирусных сообществ [Snyder et al., 2007]. Вирусы из пресных вод могут успешно реплицироваться в морских системах [Sano et al., 2004]. Это означает, что по крайней мере

некоторые из них могут иметь широкий спектр хозяев, распространенных в разных биомов.

Несмотря на хорошую обоснованность и концептуальную оформленность, идея об изолированности микробиоты разных биомов имеет своих оппонентов. В частности, альтернативная точка зрения озвучена в обзорной работе М. Брейтбарт и Ф. Ровера [Breitbart, Rohwer, 2005], которая озаглавлена “Here a virus, there a virus, everywhere the same virus?” (Здесь вирус, там вирус, везде один и тот же вирус?). Авторы предполагают, что в условиях активной “миграции” вирусов из биома в биом локальное разнообразие вирусного сообщества в любом месте оказалось бы довольно велико, тогда как глобальное – относительно низким. И наоборот, при изолированности биомов каждый из локальных биотопов был бы населен уникальными, эндемичными популяциями вирусов, а на основе данных метагеномики глобальный геном вирусов оценивался бы в 100 млн уникальных генотипов [Rohwer, 2003]. Выбор верной гипотезы, по мнению авторов, можно сделать, например, если получить ответ на вопрос, присутствуют ли в разных биомов идентичные или почти идентичные последовательности консервативных генов бактериофагов [Breitbart et al., 2004; Short, Suttle, 2005]. Одна из фаговых последовательностей ДНК-полимеразы, именуемая HECTOR, обнаружена в морской воде, жидкости рубца крупного рогатого скота, на поверхности кораллов и в воде солнечных солевых озер [Breitbart et al., 2004], что может указывать на то, что она пересекала границы биомов относительно недавно (в масштабах эволюции). Если принять средний выход фага и период полураспада вирусных частиц равными соответственно 25 частиц и 48 ч [Wommack, Colwell, 2000], то для воспроизводства популяции фага, содержащий последовательность HECTOR, реплицировался бы один раз в 10 дней (т. е. в течение пяти периодов полураспада), производя 36 поколений в год. Скорость мутации фагов можно принять равной  $10^{-7}$ – $10^{-8}$  на пару оснований ДНК в расчете на одно поколение [Sniegowski et al., 2000]. Следовательно, можно ожидать одно изменение HECTOR в паре оснований приблизительно каждые

525 лет. Поскольку последовательность в 533 пары никогда не менялась более чем на 3 пары, можно утверждать, что НЕСТОР пересекала границы биома(ов) в последние 1–2 тыс. лет.

Неизвестно, переносился ли весь НЕСТОР-несущий фаг целиком или только фрагмент ДНК. По крайней мере, известно, что вирусы способны находить хозяев в чужеродных для них биомах [Sano et al., 2004], что можно объяснить присутствием одних и тех же микроорганизмов-хозяев в разных биомах и/или способностью вирусов атаковать широкий спектр хозяев в каждом из биомов [Sullivan et al., 2003].

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хотя гипотеза об изолированности биомов и малой вероятности преодоления микроорганизмами барьеров между морским и пресноводным биомами представляется более обоснованной, вопрос по-прежнему остается открытым и требует дальнейших исследований. В первую очередь, интерес представляют факторы, формирующие барьер между биомами, а также отвечающие за дивергенцию и адаптацию микроорганизмов к новым условиям. Сравнительные исследования микробного сообщества в морях и соленых озерах позволили бы исключить соленость из перечня факторов, формирующих барьер между биомами, перенеся фокус на барьеры экологической природы. Не менее перспективные модельные системы – осолоненные озера, которые эволюционировали от пресноводных к соленым, сравнение генетического разнообразия их микрофлоры на разных стадиях осолонения, а также – с микробными сообществами сопредельных пресноводных озер и морских вод. Подобные исследования могут дать новую информацию о физико-химических и экологических механизмах формирования барьера между морским и пресноводным биомами, тем более что гиперсоленые и распресненные водоемы пока остаются вне пристального внимания молекулярных микробиологов.

Другим, не менее перспективным направлением исследований феномена преодоления микроорганизмами барьеров между морскими

и пресноводными биомами, мог бы оказаться анализ экспрессии генов, отвечающих за осморегуляцию у близкородственных штаммов из разных биомов. Филогенетические исследования на основе этих генов могут дать более точные оценки числа и продолжительности пересечения границ биомов отдельными таксонами, а также позволили бы достичь лучшего понимания роли солености в генетической дивергенции и адаптации микроорганизмов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научных проектов № 14-04-90421 и № 14-44-04158 p\_сибирь\_a.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Alenazy M. S., Mosadomi H. A. Clinical implications of calcifying nanoparticles in dental diseases: a critical review // *Int. Journ. Nanomedicine*. 2014. Vol. 9. P. 27–31.
- Anderson R. E., Brazelton W. J., Baross J. A. The deep virosphere: assessing the viral impact on microbial community dynamics in the deep subsurface // *Rev. in Mineralogy and Geochemistry*. 2013. Vol. 75, N 1. P. 649–675.
- Breitbart M., Miyake J. H., Rohwer F. Global distribution of nearly identical phage-encoded DNA sequences // *FEMS Microbiol. Lett.* 2004. Vol. 236. P. 249–256.
- Breitbart M., Rohwer F. Here a virus, there a virus, everywhere the same virus? // *Trends in Microbiology*. 2005. Vol. 13, N 6. P. 278–284.
- De Meester L., Gomez A., Okamura B., Schwenk K. The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms // *Acta Oecol. J. Ecol.* 2002. Vol. 23. P. 121–135.
- Duda V. I., Suzina N. E., Polivtseva V. N., Boronin A. M. Ultramicrobacteria: formation of the concept and contribution of ultramicrobacteria to biology // *Microbiology*. 2012. Vol. 81, N 4. P. 379–390.
- Falkowski P. G., Fenchel T., Delong E. F. The microbial engines that drive Earth's biogeochemical cycles // *Science*. 2008. Vol. 320. P. 1034–1039.
- Folk R. L. Nanobacteria and the precipitation of carbonate in unusual environments // *Sediment Geology*. 1999. Vol. 126. P. 47–55.
- Galand P. E., Lovejoy C., Pouliot J., Garneau M. E., Vincent W. F. Microbial community diversity and heterotrophic production in a coastal Arctic ecosystem: a stamukhi lake and its source waters // *Limnol. Oceanogr.* 2008. Vol. 53. P. 813–823.
- Gazol J. M., del Giorgio P. A., Massana R., Duarte C. M. Active versus inactive bacteria: size-dependence in a coastal marine plankton community // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. Vol. 128. P. 91–97.
- Giovannoni S. J., Bibbs L., Cho J. C., Stapels, M. D., Desiderio R., Vergin K. L., Rappé M. S., Laney S., Wilhelm L. J., Tripp H. J., Mathur E. J., Barofsky D. F. Proteorhodopsin in the ubiquitous marine bacterium

- SAR11 // *Nature*. 2005. Vol. 438, N 7064. P. 82–85.
- Hahn M. W. The microbial diversity of inland waters // *Curr. Opin. Biotechnol.* 2006. Vol. 17. P. 256–261.
- Kan J., Evans S. E., Chen F., Suzuki M. T. Novel estuarine bacterioplankton in rRNA operon libraries from the Chesapeake Bay // *Aquat. Microb. Ecol.* 2008. Vol. 51. P. 55–66.
- Kajander E. O., Ciftcioglu N. Nanobacteria: an alternative mechanism for pathogenic intra- and extracellular calcification and stone formation // *Proc. of the National Acad. Sci.* 1998. Vol. 95, N 14. P. 8274–8279.
- Kunz C., Rudloff S., Baier W., Klein S. Oligosaccharides in human milk: structural, functional, and metabolic aspects // *Ann. Rev. Nutrition.* 2000. Vol. 20, N 1. P. 699–722.
- Martiny J. B., Riemann L., Marston M. F., Middelboe M. Antagonistic coevolution of marine planktonic viruses and their hosts // *Ann. Rev. Marine Sci.* 2014. Vol. 6. P. 393–414.
- Morris R. M., Rappé M. S., Connon S. A., Vergin K. L., Siebold W. A., Carlson C. A., Giovannoni S. J. SAR11 clade dominates ocean surface bacterioplankton communities // *Nature*. 2002. Vol. 420, N 6917. P. 806–810.
- Mukhanov V. S., Kemp R. B. Microcalorimetry of the smallest plankton fraction: In search for the sources of heat dissipation // *Mar. Ecol. Journ.* 2005. Spec. Vol. 1. P. 84–98.
- Mukhanov V. S., Naidanova, O. G., Lopukhina O. A., Kemp R. B. Cell-, biovolume- and biosurface-specific energy fluxes through marine picoplankton as a function of the assemblage size structure // *Thermochimica Acta*. 2007. Vol. 458, N 1. P. 23–33.
- Nagata T., Kirchman D. L. Release of dissolved organic matter by heterotrophic protozoa: implications for microbial food webs // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1992. Vol. 35. P. 99–109.
- Oren A. The bioenergetic basis for the decrease in metabolic diversity at increasing salt concentrations: implications for the functioning of salt lake ecosystems // *Hydrobiologia*. 2001. Vol. 466. P. 61–72.
- Rappé M. S., Connon S. A., Vergin K. L., Giovannoni S. J. Cultivation of the ubiquitous SAR11 marine bacterioplankton clade // *Nature*. 2002. Vol. 418, N 6898. P. 630–633.
- Rohwer F. Global phage diversity // *Cell*. 2003. Vol. 113, N 2. P. 141.
- Rohwer F., Thurber R. V. Viruses manipulate the marine environment // *Nature*. 2009. Vol. 459, N 7244. P. 207–212.
- Rusch D. B., Halpern A. L., Sutton G., Heidelberg K. B., Williamson S., Yooshep S., Wu D. Y., Eisen J. A., Hoffman J. M., Remington K., Beeson K., Tran B., Smith H., Baden-Tillson H., Stewart C., Thorpe J., Freeman J., Andrews-Pfannkoch C., Venter J. E., Li K., Kravitz S., Heidelberg J. F., Utterback T., Rogers Y. H., Falcon L. I., Souza V., Bonilla-Rosso G., Eguarte L. E., Karl D. M., Sathyendranath S., Platt T., Bermingham E., Gallardo V., Tamayo-Castillo G., Ferrari M. R., Strausberg R. L., Neelson K., Friedman R., Frazier M., Venter J. C. The Sorcerer II Global Ocean Sampling expedition: northwest Atlantic through eastern tropical Pacific // *PLoS Biology*. 2007. Vol. 5, N 3. P. 398–431.
- Salcher M. M., Pernthaler J., Frater N., Posch T. Vertical and longitudinal distribution patterns of different bacterioplankton populations in a canyon-shaped, deep prealpine lake // *Limnology and Oceanography*. 2011. Vol. 56, N 6. P. 2027–2039.
- Sano E., Carlson S., Wegley L., Rohwer F. Movement of viruses between Biomes // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. Vol. 70. P. 5842–5846.
- Short C. M., Suttle C. A. Nearly identical bacteriophage structural gene sequences are widely distributed in both marine and freshwater environments // *Ibid.* 2005. Vol. 71. P. 480–486.
- Short S. M., Short C. M. Diversity of algal viruses in various North American freshwater environments // *Aquat. Microb. Ecol.* 2008. Vol. 51. P. 13–21.
- Sniegowski P. D., Gerrish P. J., Johnson T., Shaver A. The evolution of mutation rates: separating causes from consequences // *Bioessays*. 2000. Vol. 22, N 12. P. 1057–1066.
- Snyder J. C., Wiedenheft B., Lavin M., Roberto F. F., Spuhler J., Ortmann A. C., Douglas T., Young M. Virus movement maintains local virus population diversity // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2007. Vol. 104. P. 19102–19107.
- Sullivan M. B., Waterbury J. B., Chisholm S. W. Cyanophages infecting the oceanic cyanobacterium *Prochlorococcus* // *Nature*. 2003. Vol. 424, N 6952. P. 1047–1051.
- Suttle C. A. Marine viruses—major players in the global ecosystem // *Nat. Rev. Microbiol.* 2007. Vol. 5. P. 801–812.
- Tripp H. J., Kitner J. B., Schwabach M. S., Dacey J. W. H., Wilhelm L. J., Giovannoni S. J. SAR11 marine bacteria require exogenous reduced sulfur for growth // *Nature*. 2008. Vol. 452, N 7188. P. 741–744.
- Tripp H. J., Schwabach M. S., Meyer M. M., Kitner J. B., Breaker R. R., Giovannoni S. J. Unique glycine-activated riboswitch linked to glycine-serine auxotrophy in SAR11 // *Environ. Microbiol.* 2009. Vol. 11, N 1. P. 230–238.
- Urbano P., Urbano F. Nanobacteria: facts or fancies? // *PLoS Pathogens*. 2007. Vol. 3, N 5. P. e55.
- Velimirov B. Nanobacteria, ultramicrobacteria and starvation forms: a search for the smallest metabolizing bacterium // *Microbes and Environ.* 2001. Vol. 16, N 2. P. 67–77.
- Vermeij G. J., Dudley R. Why are there so few evolutionary transitions between aquatic and terrestrial ecosystems? // *Biol. Journ. Linn. Soc.* 2000. Vol. 70. P. 541–554.
- Weisse T. Distribution and diversity of aquatic protists: an evolutionary and ecological perspective // *Biodivers. Conserv.* 2008. Vol. 17. P. 243–259.
- Williams T. J., Joux F., Lauro F. M., Matallana-Surget S., Cavicchioli R. Physiology of marine oligotrophic ultramicrobacteria // *Extremophiles Handbook*. 2011. P. 1179–1199.
- Wommack K. E., Colwell R. R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microbiol. and Molec. Biol. Rev.* 2000. Vol. 64, N 1. P. 69–114.
- Yooshep S., Neelson K. H., Rusch D. B., McCrow J. P., Dupont C. L., Kim M., Johnson J., Montgomery R., Ferreira S., Beeson K., Williamson S. J., Tovchigrechko A., Allen A. E., Zeigler L. A., Sutton G.,



- Eisenstadt E., Rogers Y. H. Friedman R., Frazier M., Venter J. C. Genomic and functional adaptation in surface ocean planktonic prokaryotes // *Nature*. 2010. Vol. 468, N 7320. P. 60–66.
- Zhao Y., Temperton B., Thrash J. C., Schwalbach M. S., Vergin K. L., Landry Z. C., Deerinck T., Sullivan M. B., Giovannoni S. J. Abundant SAR11 viruses in the ocean // *Ibid.* 2013. Vol. 494, N 7437. P. 357–360.
- Zwart G., Crump B. C., Kamst-van Agterveld M. P., Hagen F., Han S. K. Typical freshwater bacteria: an analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers// *Aquat. Microb. Ecol.* 2002. Vol. 28. P. 141–155.

## Trans-Biome Invasions of Femtoplankton

V. S. MUHANOV<sup>1</sup>, O. A. RYLKOVA<sup>1</sup>, E. G. SAKHON<sup>1</sup>, T. V. BUTINA<sup>2</sup> O. I. BELYKH<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS  
299011, Sevastopol, Nakhimova ave., 2  
E-mail: v.s.mukhanov@gmail.com*

<sup>2</sup> *Limnological Institute, SB RAS  
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 3*

To shed light on the problem of trans-biome invasions by microbes, the results of ecological and phylogenetic studies of femtoplankton, the smallest size fraction of plankton formed by viruses and ultramicrobacteria (UMB), were overviewed. Phylogenetic lineages of viruses and UMB were shown to be associated with particular biomes, thus, indicating infrequent trans-biome transitions in the microbial world. Consideration of an alternative hypothesis of widespread cross-colonizations is believed to require a deeper analysis of the factors that form the barrier between biomes and are responsible for the adaptation of microorganisms to different environments.

**Key words:** femtoplankton, virioplankton, ultramicrobacteria, filterable bacteria, SAR11, LD12, phylogenetic diversity, biome, salinity, osmoregulation.