

Mini-Review 小型综述

微生物学报 *Acta Microbiologica Sinica*
49(5): 551 - 559; 4 May 2009
ISSN 0001 - 6209; CN 11 - 1995/Q
<http://journals.im.ac.cn/actamicrocn>

海洋病毒——海洋生态系统结构与功能的重要调控者

王慧^{1,2}, 柏仕杰^{1,2}, 蔡雯蔚^{1,2}, 郑天凌^{1,2*}

⁽¹⁾ 厦门大学滨海湿地生态系统教育部重点实验室, 厦门大学生命科学院, 厦门 361005)

⁽²⁾ 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 厦门 361005)

摘要: 作为海洋生态系统中的重要成员, 海洋病毒在调节海洋生态系统中的群落结构、种群数量、物质循环、生物间遗传物质的转移以及气候变化等方面起着重要的作用。本文概述了近年来对海洋病毒的研究进展, 讨论了海洋病毒对海洋生态系统结构和功能的重要调控作用, 并对海洋病毒的研究前景进行了展望。

关键词: 海洋病毒; 生态系统; 调控作用

中图分类号: Q938.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0001-6209 (2009) 05-0551-09

20 世纪 80 年代以来, 随着透射电镜 (transmission electron microscopy, TEM)、表面荧光显微镜 (epifluorescence microscopy, EFM) 以及流式细胞仪 (flow cytometry, FCM) 先后应用于海洋病毒的计数, 取代原有的空斑计数 (plaque assays, Pas) 和最大可能计数 (most-probable-number assays, MPNs), 人们发现海洋病毒是海洋生态系统中数量最多的物种。一系列的研究成果使人们对海洋病毒在生态环境方面的重要性有了重新认识, 同时也激发了人们对海洋病毒的密切关注。虽然关于海洋病毒的研究还处于初级阶段, 但现有的研究已经表明海洋病毒不仅在调节海洋生物的种群大小和多样性方面具有显著的作用, 而且在物质的生物地球化学循环、生物间遗传物质的转移、以及气候变化等方面起着重要的作用。本文将综述关于海洋病毒的研究进展, 从而阐明海洋病毒在海洋物质循环、能量流动及生态系统维系中重要的调控作用。

1 海洋病毒参与海洋生态系统内种群大小和群落结构的调节

病毒被认为是海洋水体中数量最多的生物体和

地球上仅次于原核生物的第二大生物量组分^[1]。海洋病毒的数量一般通过病毒类似颗粒数 (virus-like particles, VLPs) 进行表征, 研究表明^[2-4], 海水表层病毒数量高达 10^{10} VLPs/L, 在贫营养海域可能会降低到 10^9 VLPs/L, 但病毒数量总体上是细菌数量的 5~25 倍。另外, 由于海洋生物的多样性及病毒侵染的专一性, 造就了海洋病毒的多样性, 根据其宿主的不同可以划分为海洋动物病毒、海洋植物病毒、真核藻类病毒 (藻病毒, Algal virus)、原核藻类病毒 (噬藻体, Cyanophage)、噬菌体 (Bacteriophage) 等。海洋病毒侵染宿主后利用宿主体内的物质和能量合成自身物质, 并完成装配、增殖等生命活动, 进而裂解宿主细胞, 释放子代病毒颗粒。海洋病毒庞大的数量、广泛的宿主范围及其对宿主的裂解特性使其在调节海洋生态系统中种群的大小和多样性方面起着非常重要的作用。

1.1 海洋病毒是海洋生物种群大小的重要调节因子

海洋生态系统中浮游植物、浮游动物以及细菌的动态变化是由其增殖和消亡的不平衡所造成的, 这里指的消亡包括捕食作用、沉降作用以及自然消

基金项目: 国家自然科学基金 (40876061); 国家“863 计划”(2008AA09Z408); 长江学者和创新团队发展计划项目 (40821063)

*通信作者。Tel: +86-592-2183217; E-mail: microzh@xmu.edu.cn

作者简介: 王慧 (1982 -), 男, 山东肥城人, 博士研究生, 主要研究方向为环境微生物学。E-mail: wh911024@xmu.edu.cn

收稿日期: 2009-03-25

亡。近年来,随着微生物在海洋生态系统中的作用被逐渐认识,病毒作为海洋浮游生物的致死因子的作用也逐渐被揭示出来^[5]。研究海洋病毒的原因之一就是细菌生物量出现大规模的减少,而海洋病毒被视为造成这种消亡的主要原因之一^[2]。新的病毒种类的不断发现及研究方法的改进,使人们对病毒在调节海洋生物种群方面的作用的认识得到了长足的发展。病毒通过侵染造成宿主的疾病(多细胞生物)和死亡(单细胞生物)来调节生物种群的大小。

海洋病毒对海洋微食物环中各环节的生物种群的数量都具有显著的影响。噬菌体是浮游病毒的重要类群。一般认为,病毒对表层水体异养细菌的致死率为10%~50%,这与原生动物的捕食作用一样是海域中原核生物衰亡的主要原因之一^[6]。而对诸如含氧量低的水域等环境中的异养细菌致死率则可达50%~100%^[2,7];对大西洋深海海域的病毒-细菌侵染率(virus-to-bacteria ratios, VBR)的研究表明,大约10%~40%的细菌被病毒侵染^[8]。Moebus等^[9-11]对分离得到的900株可培养海洋细菌进行了研究,发现超过1/3的细菌体内至少含有一株裂解性的噬菌体,这些噬菌体造成宿主的裂解且其对宿主的侵染是专一的。

噬藻体对蓝藻的致死率并不是很高,只有5%~15%^[6],Proctor等^[12]的研究发现,海洋中能够观察到有病毒存在的聚球藻细胞占0.8%-2.8%(平均值为1.5%)。由于在整个病毒的世代当中,只有大约50%的病毒是可见的^[13],所以认为海域中被病毒感染聚球藻大约为3%。由于蓝细菌易于培养且能够在固体培养基上生长,故相对于真核藻类更易研究,Waterbury^[13],Lu^[14],Chen^[15]等均在特定海域分离出大量噬藻体,并对噬藻体的生理生化特征进行了研究,根据所得到的基因信息进行分型,进而对噬藻体的杀藻机制进行了研究。Hewson等^[16]对澳大利亚Moreton湾巨大鞘丝藻(*Lyngbya majuscula*)引起赤潮的发生与消亡过程的研究发现,噬藻体在赤潮迅速消亡(7天内赤潮发生区域从8 km²降低到1 km²)的过程中起着重要的作用。噬藻体通过降低巨大鞘丝藻的透光度、光化学作用速率以及电导率来影响其活性。随着一些生物技术如TRFLP (terminal-restriction fragment length polymorphism)^[17]、PCR-DGGE (polymerase chain reaction-denaturing gradient gel electrophoresis)^[18-19]等应用于海洋噬藻体的研究,研究人员已经不再仅仅停留在对已分离噬藻体的研究,还致力于研究原位环境中噬藻体的多

样性。继Fuller^[20]等首次合成能够扩增165bp噬藻体基因组DNA的引物CPS1、CPS2后,研究人员先后合成了CPS4^[21]、CPS8^[21]、G20-2^[22]等可用于扩增噬藻体保守序列g20基因的引物,用于噬藻体基因的PCR扩增和DGGE分析,为噬藻体的多样性分析提供了技术方法。

病毒对真核藻类的致死率大约在25%~100%之间,大多数情况下,病毒与真核藻类的关系是相对稳定的,但当真核藻类数量大爆发时,大规模裂解事件的发生会造成赤潮的消亡。目前的研究表明,微型藻类(picoalgae)、微型藻类(nanoalgae)以及微藻(microalgae)都会被病毒侵染^[23],已分离到的真核藻类病毒既包括双链DNA病毒(dsDNA),双链RNA病毒(dsRNA),也包括单链RNA病毒(ssRNA)。真核藻类DNA病毒与蓝藻病毒有很大差异,是一类比蓝藻病毒大得多的dsDNA病毒,其基因组为158~560 kb,分类学上属于“藻类病毒科(Phycodnaviridae)”,由4个属组成:绿藻病毒属(*Chlorovirus*)、寄生藻病毒属(*Prasinivirus*)、金藻病毒属(*Prymnesiovirus*)、褐藻病毒属(*Phaeovirus*)^[24]。Tarutani等^[25]在日本近海发生甲藻赤潮的海域首次分离到了能够裂解产生贝类毒素的圆鳞异囊藻(*Heterocapsa circularisquama*)的双链DNA病毒(dsDNA)HcV,研究表明,HcV能够裂解用于实验的所有18株圆鳞异囊藻,而对其它24种真核藻类没有裂解作用。在对引起有害赤潮的单细胞真核赤潮藻种球形棕囊藻(*Phaeocystis globosa*)的研究过程中,Baudoux等^[26]分离到12株能够裂解这种金藻的病毒PgV,对其基因组学、表型及结构蛋白的研究发现,这些病毒均属于dsDNA病毒,并聚为两类(PgV Group I and)。最近的研究中,双链RNA病毒(dsRNA)和单链RNA病毒(ssRNA)也相继被发现。Brussaard等^[27]在对瑞士沿海小微单胞藻(*Micromonas pusilla*)引发的赤潮的研究过程中,首次分离得到一株双链RNA病毒(dsRNA病毒)MpRNAV-01B,并对其裂解*M. pusilla*的过程及其生理生化特性进行了研究。已知的对真核藻类具有裂解作用的ssRNA病毒其基因组一般比较小,在几kb至十几kb之间。Nagasaki等^[28]分离到了能够侵染并裂解引起藻华的硅藻刚毛根管藻(*Rhizosolenia setigera*)的病毒RsRNAV,研究表明,该种病毒的核酸为ssRNA,片段大小为11.2 kb,具有高度的特异性,只侵染实验株刚毛根管藻,对其它种甚至同种不同株系的藻类都不具有侵染性。Lawrence等^[29]在加拿

大不列颠哥伦比亚省海域发现的一株病毒,能够侵染并裂解赤潮异湾藻 (*Heterosigma akashiwo*),该病毒与其它裂解赤潮异湾藻及其他赤潮藻类的病毒区别在于其基因组是由单链的 RNA 组成。

笔者所在课题组多年来致力于有害赤潮微生物调控的研究,从海洋不同生境进行了杀藻、溶藻微生物资源的挖掘与研究^[30-31],先后发现了浮游细菌^[32-33]、化感物质^[34-36]以及细菌胞内产物(未发表)在调控赤潮消亡过程中的重要作用。目前,本课题组还采用“以病毒治藻”的新思路,致力于研究海洋病毒、浮游细菌及微型藻类三者之间丰度和群落结构的变化与原因,查明其与赤潮生消的内在关联;探讨利用病毒进行赤潮防治的可能性、有效性、安全性与实施方案等。

1.2 海洋病毒调控海洋生态系统生物群落的演替

病毒的裂解作用不仅显著影响宿主的丰度,而且使种群结构发生改变,导致生物群落的演替。宿主的专一性,通常是株系的专一性,以及病毒的侵染本性使病毒成为调控种群组成强有力的工具^[37, 38]。病毒对某一特定宿主的侵染,不会对该区域总体生物群落的大小产生影响,只会通过影响其宿主数量间接影响其它种群的数量和群落的结构。研究表明,病毒的浓度降低到与宿主低的接触率时,劣势种群大量增殖,而优势种群数量大量减少。这表明初始数量上占多数的种群在竞争中处于劣势,这是因为它们对于病毒的侵染更敏感^[39]。Mühling 等^[40]对红海亚喀巴湾 (Gulf of Aqaba) 海域一年内聚球藻 (*Synechococcus*) 种群结构与其共生病毒之间的关系进行了研究,研究发现该海域内不同种聚球藻的演替与噬菌体数量和多样性的演替具有相关性,说明聚球藻的种群演替与噬菌体的侵染和裂解有关。对

圆鳞异囊藻 (*H. circularisquama*) 赤潮爆发动力学的研究表明^[41],由于病毒具有宿主株的特异性,病毒对宿主的侵染裂解使该藻种的其他亚种成为优势种,从而实现了种群的演替。利用脉冲场凝胶电泳 (Pulsed-Field Gel Electrophoresis, PFGE) 和 DGGE 指纹图谱对病毒裂解宿主后病毒及其宿主种群结构的变化进行研究^[38, 42-43],结果证实了病毒能够调节浮游植物的多样性。在对病毒调节种群演替和群落结构的过程中,研究人员致力于用某种理论模型的形式来揭示这种现象。Thingstad 和 Lignell^[44]建立的理论模型 (Killing the Winner Population) 以及 Wommack 和 Colwell^[37]建立的理论模型形象地描述了病毒颗粒与其宿主的共生关系 (图 1, 2):当某种宿主生物由于理化等条件适宜而大量增殖时,其病毒也会大量增殖,侵染并裂解宿主生物使其种群数量降低,其它生物的种群数量增长,而群落的总生物量不会发生明显的变化。病毒对宿主侵染和裂解的特异性为病毒在调节浮游植物种群结构方面提供了条件。

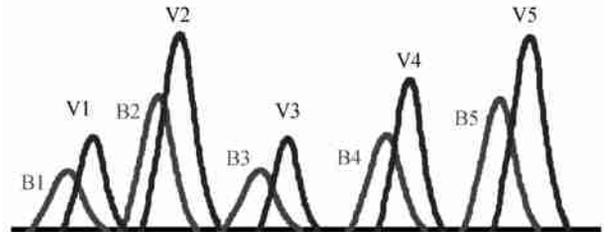


图 1 浮游病毒对宿主生物的“Killing the Winner Population”模型

Fig.1 “Killing the Winner Population” model of viroplankton control of host community population.

病毒可以以直接或间接的方式影响微生物群落的结构。最显著的直接影响是通过选择性杀灭种群

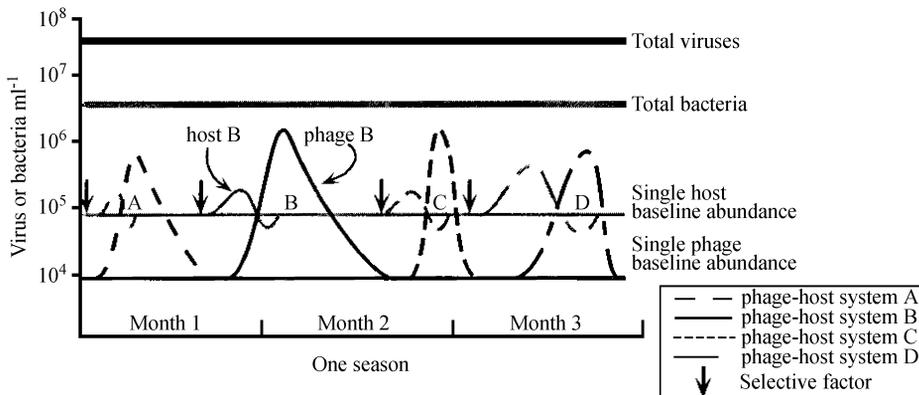


图 2 浮游病毒对宿主种群多样性的调控

Fig.2 Model of viroplankton control of host community diversity.

中最具活性和竞争优势的种类;另一种直接影响是通过基因的横向转移从而引入新的特征起到自然选择的作用。间接影响主要包括通过裂解捕食者缓解捕食压力和影响有机物的循环来改变群落中种群的增长^[45]。病毒因此成为调节种间竞争及演替的重要生态因素。因此,病毒除了在数量上对生物种群进行调整,更能通过保持基因和理化性质的多样性对种群质量产生影响。

2 海洋病毒调控海洋微食物环的物质循环

海洋病毒介导海洋环境中的物质循环和能量流动是通过微食物环(microbial loop)来完成的。微食物环是海洋食物链的有机组成部分,具有相对独立、生态效率独特和营养物质更新速率快等特点。长期以来,水生生物之间的捕食关系一般被认为是网采浮游植物、桡足类动物、鱼类,直到上世纪八十年代,随着细菌的二次生产(bacterial secondary production)即异养细菌摄取大量溶解有机物(dissolved organic

matter, DOM)而使本身种群生物量得到增长的现象的发现, Azam 等将异养细菌引入到海洋环境的物质循环中,并提出了微食物环的概念,即溶解有机物被异养浮游细菌摄取进行微生物二次生产,形成异养浮游细菌、原生动、桡足类动物的微型生物食物环^[46-48]。微食物环是经典食物链的重要补充,为海域生态系统的能量流动提供新的途径,从而提高了总的生态效率;微食物环的存在,一方面加速了有机碎屑的分解,有利于将营养物质保持在真光层中,另一方面又大大提高了有机碎屑的营养价值,使得真光层以下的食碎屑动物对有机碎屑的利用率大大提高,从而促进能量由碎屑向高营养层次的生物转移。近 20 年来,随着海洋浮游病毒被不断发现,病毒的研究被介入到微食物环中,微食物环的概念得到了极大的丰富。病毒裂解浮游植物和异养细菌使颗粒性有机物质(particulate organic matter, POM)转化为溶解性有机物质(DOM),从而影响海洋生态系统中的物质循环。

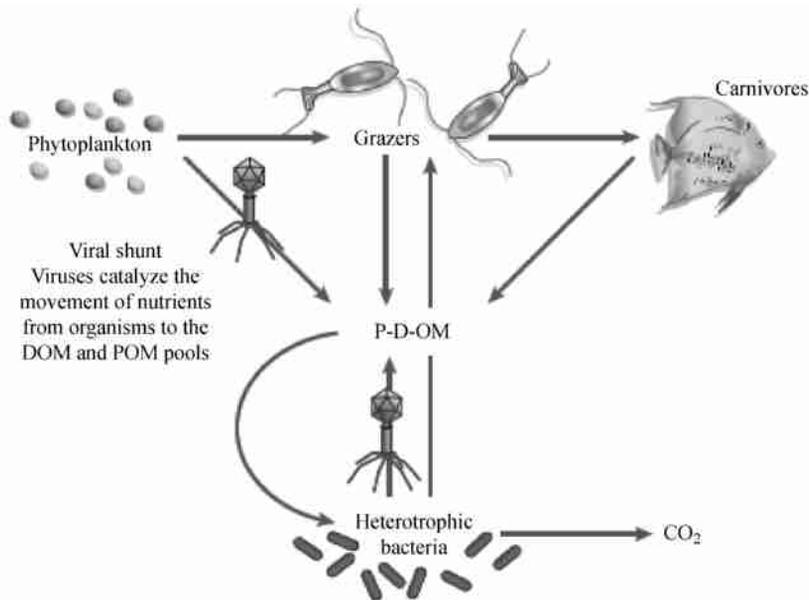


图3 病毒介导微食物环的生物地球化学循环^[11]

Fig. 3 Viruses are catalysts for biogeochemical cycling in the microbial loop.

浮游植物光合作用所产生的光合产物占海洋总光合产物的绝大部分和地球光合产物的一半。海洋中的有机碳一般被分为溶解性有机碳和颗粒性有机碳。溶解性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)一般被定义为能透过 0.2 μm 或 0.4 μm 的微孔滤膜的有机碳,大多数的 DOC 不向更高的营养级转移,而在微食物环的生物种群间循环。颗粒性有机碳(particulate organic carbon, POC)通常指能够被截留在

0.2 μm 或 0.4 μm 滤膜上的异养细菌、浮游动植物及其他颗粒性物质,大多数的 POC 都会通过捕食作用向更高营养级转移。DOC 在微食物环中的快速流动往往使异养细菌(POC)的增殖和生长受到限制,最终导致海洋生态系统中有机碳的收支不平衡。因此,不同形式有机碳的相互转化对于海洋生态系统十分重要。病毒介导的细胞裂解加速了有机碳以 POC 形式转化为 DOC 的形式。病毒对自养和异养

微生物的裂解除了释放出子代病毒,同时还释放出大量的细胞质和结构物质。据估计,由于病毒的裂解作用,每个细菌世代可以释放出大约 $1 \mu\text{g/L}$ 的 DOC,其中包括大约 8.3 ng/L 的核酸物质, 26.6 ng/L 的蛋白质以及其他细胞组分。病毒裂解对 DOC 最重要的影响发生在浮游植物大爆发时,Gobler 等^[49] 的研究表明,实验室条件下,病毒介导的金藻 *Aureococcus anophagefferen* 裂解造成 DOC 浓度增加了约 $40 \mu\text{M}$ (大约 20%),DOC 的增加又导致培养液中细菌数量增加了 10 倍,这些数据表明,病毒对浮游植物的裂解使有机碳从浮游植物(POC)以 DOC 的形式转移到异养细菌(POC)。

病毒裂解对海洋生态系统中 DOC 的贡献率受到空间结构的影响。Wilhelm 等^[50] 研究表明,在外海海域,病毒对细菌的裂解导致 $0.1 \sim 0.6 \mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{d})$ DOC 的释放,而在近海海域,释放量可以达到 $0.7 \sim 5.2 \mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{d})$ 。Weinbauer 等^[51] 的研究则表明了病毒裂解释放 DOC 与海水深度之间的关系,表层水体的 DOC 释放率为 $0.36 \mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{d})$,在变温层该数值为 $5.92 \mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{d})$,而深水的缺氧层 DOC 释放率达到 $8.08 \mu\text{g}/(\text{L} \cdot \text{d})$ 。海洋病毒裂解产生的 DOC 大部分又通过微食物环的作用被异养细菌固定转化为 POC 的形式,而另外一部分(近海 $8\% \sim 42\%$,外海 $6.8\% \sim 25\%$)则保留在海洋生态系统的 DOC 库中^[52]。尽管病毒每天裂解释放的 POC 和 DOC 只占整个海洋生态系统 POC 和 DOC 库的一小部分,但对加快碳的循环具有重要作用。

作为控制初级生产力的重要元素,N 和 P 的循环对海洋生态系统的作用十分重要。虽然病毒裂解在 N 和 P 的循环中的作用已经被广泛认识^[12,53],但关于这方面的研究还非常有限。病毒裂解宿主细胞后,N 和 P 一部分以病毒颗粒、不完整宿主细胞(细胞壁、细胞器)的形式存在,另一部分则以溶解态存在;另外,裂解宿主细胞所产生的核酸和氨基酸物质也含有大量的有机氮和有机磷^[52]。海水中大约 12% 的溶解性 DNA 存在于病毒体内^[54],因此病毒 DNA 仅占海水中总有机磷的 1%,但是由于海水中 DNA 的转化速率很快,所以病毒 DNA 在有机磷的循环中仍起着重要的作用。另外其他两种病毒裂解产生的有机或无机磷的存在,使病毒在海洋生态系统中磷循环中的作用更为突出。Gobler 等^[49] 对病毒介导的赤潮消亡过程中颗粒性有机氮(particulate organic nitrogen, PON)进行了监测,发现随着赤海藻数量的减少和细菌数量的增加,PON 的浓度的也出现了增长,从而说明了病毒的裂解促使有机氮自藻

细胞向细菌细胞快速转移。

病毒对宿主的裂解还可以提供有机复合铁(organically complexed iron),这类铁在大多数海域中都影响初级生产力的形成。病毒介导的蓝细菌和异养生物的裂解,释放宿主细胞的铁,这种形式的铁比无机铁和 EDTA-Fe 更易吸收,生物利用率更高,可以满足高营养、低叶绿素(high-nutrient low-chlorophyll, HNLC)海域初级生产力 90% 的需求^[55]。Mioni 等^[56] 以恶臭假单胞菌(*Pseudomonas putida* FeLux)作为研究对象,利用同位素示踪技术监测⁵⁵Fe 的被细菌利用的情况,结果表明,恶臭假单胞菌对病毒裂解所产生有机铁的利用率比对无机的三价铁(Fe^{3+})的利用率高约 1000 倍。Gobler 等^[49] 在研究病毒裂解金藻 *A. anophagefferens* 时发现,C 和 Se 更容易转化为溶解态,而 N、P、Fe、Zn 等仍保持颗粒态;光化学降解可以将残留在细胞裂解碎片中的 Se 和 Fe 变为溶解态,并加速 Se 的生物利用率。

3 海洋病毒介导的生物间遗传物质的转移及共进化

在长期的相互作用过程中,病毒与宿主之间建立起一套互惠的基因进化机制。Jiang 等^[57] 对 Tampa Bay Estuary 水域的研究发现,在此海域中一年内发生的由病毒介导的转导事件达 1.4×10^{14} 次之多。一方面,病毒裂解宿主,由于错误剪切使病毒携带有部分宿主基因,病毒基因组由于获得了宿主基因而得到很大的修正,这些携带有宿主基因的病毒再去感染其他宿主时,就产生了转导现象;另一方面,裂解过程释放大量的宿主基因,这些自由的基因片段游离于水体中,转化进入另一宿主并改变其遗传物质的组成。同时,由于病毒侵染的压力及病毒的诱导,宿主自身也会利用某种机制改变自身基因,以应对病毒的侵染。这样,宿主基因在某种程度上被改变。

研究人员发现^[58],侵染海洋蓝细菌 MED4 的噬菌体 P-SSP7 基因组中有 4 个与细菌代谢有关的基因 psbA、hli、talC、nrd。虽然它们在结构上是分开的,但它们共同组成一个功能簇,并与噬菌体的其他基因共同转录。在贫瘠的海域当宿主合成的能量和核酸物质不能满足病毒的增殖时,该基因簇表达为病毒自身的增殖提供能量和核酸物质。该研究还发现,在侵染过程中宿主细胞也出现了大量的不规则的基因,这些基因定位在特定的区域—基因岛(genome islands)上,并与噬菌体有较高的同源性。这可能是宿主对噬菌体压力的一种反应,也可能是

由噬菌体诱导产生。Chen 等^[15]首次对噬藻体 P60 的基因组进行了全基因组测序,其基因组信息说明,其中几个阅读框的编码蛋白与聚球藻及原绿藻的蛋白酶序列“惊人的相似”,从某种程度上反映了 P60 与聚球藻和原绿藻的进化过程中的关系。研究人员在蓝细菌的噬藻体 S-PM2 基因组中发现了与光合作用中心(PS II)的关键蛋白 D1、D2 的表达相吻合的基因^[59, 60]。Mann 等^[59, 60]认为这类病毒可以阻止宿主细胞内的光合抑制现象的产生,从而保证光合作用的继续并为病毒增殖提供所需的能量。

海洋病毒介导的生物间遗传物质的转移及共进化在海洋环境中基因的横向转移与进化中起着重要的作用。虽然已经取得了诸如上述的进展,但对此过程的研究仍被视为海洋病毒研究中最薄弱的环节^[2]。关于基因转移及进化的机制、宿主适应性与遗传物质转移的关系、对种群基因的影响等方面还有待进一步的研究。

4 海洋病毒参与全球气候的调控

二甲基硫(DMS)是海洋中最丰富的挥发性硫化物,在海洋挥发性硫化物中占主导地位,占全球天然硫排放总量的 50% 以上^[61]。DMS 不仅与酸雨、酸雾的形成有关,而且还可以进一步形成云凝结核(cloud condensation nuclei, CCN),增加对太阳的反射,因此对气候的调节起重要作用。DMS 的是由其前体二甲基硫丙酸(Dimethylsulfoniopropionate, DMSP)降解而得到的,许多海洋藻类具有合成与积累 DMSP 的能力,DMSP 降解为 DMS 一般有以下 3 种途径:(1)藻细胞自身产生的 DMSP 降解酶降解 DMSP 释放出少量的 DMS^[62-64];(2)病毒裂解藻细胞或藻细胞自身衰亡将溶解性的 DMSP 释放至水体中,再由细菌产生的 DMSP 降解酶降解产生 DMS^[62, 65-67],通过此途径产生 DMS 是 DMSP 降解的主要途径,对于局部甚至整个海域环境都会产生很大的影响;(3)DMSP 在水体中被降解为 3-巯基丙酸异戊酯,并被进一步降解生成 3-巯基丙酸正丙酯或甲烷^[68-69]。由于病毒能够促使 DMS 释放入大气层而使其在参与全球气候调节中扮演十分重要的角色。Wilson 等^[70]的研究结果表明当鞭毛藻(主要是球石藻 *Emiliania huxleyi*)和硅藻引起的赤潮消亡时,DMS 的浓度和病毒的数量大量增加;另外其研究还发现了病毒裂解棕囊藻(*Phaeocystis pouchetii*)的过程中,DMS 的浓度升高。但是,海洋病毒的裂解作用是否与 DMS 的产生存在着必然的关系还存在着一定的疑问,有待于进一步的研究证明。Bratbak

等^[71]证实病毒是导致 *E. huxleyi* 引起的赤潮消亡的重要原因,但是其结果同时也发现在病毒数量和溶解性 DMSP、DMS 的量之间并没有必然的联系,推测是由于小范围的 *E. huxleyi* 赤潮中病毒裂解产生的 DMSP 和 DMS 可以被细菌迅速降解,从而导致硫化物积累的减少。

5 展望

尽管近 20 年来对海洋病毒的研究已经取得了很大的进展,研究人员已经充分认识到病毒作为海洋生态环境的调控者在调控海洋生态系统中的群落结构、种群数量、物质循环、生物间的遗传物质转移以及气候变化等方面所起的重要作用,但是目前还只是对海洋病毒作用的初步研究,研究深度还十分有限。例如,虽然我们了解到病毒在介导海洋物质循环中起重要的作用,但远未对这种作用的各环节进行量化;虽然我们对病毒调节海洋生物种群大小和结构的作用已经有了初步的了解,但是这些数据都是基于实验室条件的,对原位环境中病毒的作用还缺乏实验数据证实,等等。

笔者认为,在未来的关于海洋病毒的研究过程中,研究人员应当从以下几个方面作为着眼点,进一步研究病毒在海洋生态系统中的作用:(1)利用最新的分子生物学与生态学手段,研究原位环境中病毒调节海洋生物种群大小和结构的作用;(2)对病毒介导的微食物环的物质循环中各环节病毒所起的作用进行量化研究,进而查明病毒介导的微食物环的能量流动中各环节的能量流失;(3)通过指纹图谱技术等手段,进一步探讨海洋病毒与其它环境中病毒的同源性及其与宿主的共进化关系;(4)确定 DMS 的产生与海洋病毒作用的关联性,揭示海洋病毒作为气候调控者的作用;(5)基于“以病毒治藻”的理念,以“病毒-赤潮生物-环境”的耦合互作为核心内容,研究并阐释海洋病毒在调控赤潮消亡过程中的作用机制。

参考文献

- [1] Suttle CA. Viruses in the sea. *Nature*, 2005, 437: 356 - 361.
- [2] Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399: 541 - 548.
- [3] 李娟,黄健,唐学玺. 病毒:海洋生态动力学和疾病学研究的创新点. 海洋湖沼通报 (*Transaction of Oceanology and Limno*), 2005, 2: 79 - 87.
- [4] Wolf A, Zheng TL, Witzel KP, et al. Impact of initial phage/host ratio and nutrient addition on coexistence in a phage - host system. *Aquatic Microbial Ecology*, 2004, 35: 131 - 139.

- [5] Brussaard CPD. Viral control of phytoplankton populations - a review. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2004, 51: 125 - 138.
- [6] Suttle CA. The Significance of Viruses to Mortality in Aquatic Microbial Communities. *Microbial Ecology*, 1994, 28: 237 - 243.
- [7] Noble RT, Fuhrman JA. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, 14: 113 - 118.
- [8] Parada V, Sintes E, van Aken HM, et al. Viral abundance, decay, and diversity in the meso- and bathypelagic waters of the North Atlantic. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73: 4429 - 4438.
- [9] Møebus K, Nattkemper H. Bacteriophage sensitivity patterns among bacteria isolated from marine waters. *Helgolander Meeresunters* 1991, 34: 375 - 385.
- [10] Møebus K. Further investigation on the concentration of marine bacteriophages in the water around Helgoland with reference to the phage-host systems encountered. *Helgolander Meeresunters*, 1992, 46: 275 - 292.
- [11] Paul JH, Sullivan MB, Segall AM, et al. Marine phage genomics. *Comparative Biochemistry and Physiology B - Biochemistry & Molecular Biology*, 2002, 133: 463 - 476.
- [12] Proctor LM, Fuhrman JA. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 1990, 343: 60 - 62.
- [13] Waterbury JB, Valois FW. Resistance to Co-Occurring Phages Enables Marine Synechococcus Communities To Coexist with Cyanophages Abundant in Seawater. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 1993: 3393 - 3399.
- [14] Lu J, Chen F, Hodson RE. Distribution, isolation, host specificity, and diversity of cyanophages infecting marine Synechococcus spp. in river estuaries. *Applied and Environmental Microbiology*, 2001, 67: 3285 - 3290.
- [15] Chen F, Lu JR. Genomic sequence and evolution of marine cyanophage P60: a new insight on lytic and lysogenic phages. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68: 2589 - 2594.
- [16] Hewson I, O'Neil JM, Dennison WC. Virus-like particles associated with *Lyngbya majuscula* (Cyanophyta; Oscillatoriaceae) bloom decline in Moreton Bay, Australia. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 25: 207 - 213.
- [17] Wang K, Chen F. Genetic diversity and population dynamics of cyanophage communities in the Chesapeake Bay. *Aquatic Microbial Ecology*, 2004, 34: 105 - 116.
- [18] Chen F, Suttle CA. Amplification of DNA Polymerase Gene Fragments from Viruses Infecting Microalgae. *Applied and Environmental Microbiology* 1995, 61: 1274 - 1278.
- [19] Short SM, Suttle CA. Sequence analysis of marine virus communities reveals that groups of related algal viruses are widely distributed in nature. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68: 1290 - 1296.
- [20] Fuller NJ, Wilson WH, Joint IR, et al. Occurrence of a sequence in marine cyanophages similar to that of T4 g20 and its application to PCR-based detection and quantification techniques. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64: 2051 - 2060.
- [21] Zhong Y, Chen F, Wilhelm SW, et al. Phylogenetic diversity of marine cyanophage isolates and natural virus communities as revealed by sequences of viral capsid assembly protein gene g20. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68: 1576 - 1584.
- [22] Short CM, Suttle CA. Nearly identical bacteriophage structural gene sequences are widely distributed in both marine and freshwater environments. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71: 480 - 486.
- [23] Proctor LM. Advances in the study of marine viruses. *Microscopy Research and Technique*, 1997, 37: 136 - 161.
- [24] Van Eten JL, Graves MV, Muller DG, et al. Phycodnaviridae-large DNA algal viruses. *Archives of Virology*, 2002, 147: 1479 - 1516.
- [25] Tarutani K, Nagasaki K, Itakura S, et al. Isolation of a virus infecting the novel shellfish-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 23: 103 - 111.
- [26] Baudoux AC, Brussaard CPD. Characterization of different viruses infecting the marine harmful algal bloom species *Phaeocystis globosa*. *Virology*, 2005, 341: 80 - 90.
- [27] Brussaard CPD, Noordeeloos AAM, Sandaa RA, et al. Discovery of a dsRNA virus infecting the marine photosynthetic protist *Micromonas pusilla*. *Virology*, 2004, 319: 280 - 291.
- [28] Nagasaki K, Tomaru Y, Katanzaka N, et al. Isolation and characterization of a novel single-stranded RNA virus infecting the bloom-forming diatom *Rhizosolenia setigera*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70: 704 - 711.
- [29] Lawrence JE, Chan AM, Suttle CA. A novel virus (HaNIV) causes lysis of the toxic bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Journal of Phycology*, 2001, 37: 216 - 222.
- [30] 曾胤新, 陈波, 邹扬, 等. 新天然药物的潜在来源. *微生物学报 (Acta Microbiologica Sinica)*, 2008, 48 (5): 695 - 700.
- [31] 蒋云霞, 郑天凌, 田蕴. 红树林土壤微生物的研究: 过去、现在、未来. *微生物学报 (Acta Microbiologica Sinica)*, 2006, 46(5): 77 - 83.

- [32] Su JQ, Yang XR, Zheng TL, et al. Isolation and characterization of a marine algicidal bacterium against the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*. *Harmful Algae*, 2007, 6: 799 - 810.
- [33] 杨小茹, 苏建强, 郑小伟, 等. 基于分子技术(RHLP)的一株产毒藻际细菌多样性分析. *环境科学学报* (*Environmental Sciences*), 2009, 30: 271 - 279.
- [34] 杨小茹, 苏建强, 郑天凌. 化感作用在赤潮调控中的意义及前景. *环境科学学报* (*Journal of Environmental Sciences*), 2008, 28(2): 219 - 226.
- [35] Zhou LH, Zheng TL, Chen XH, et al. The Inhibitory Effects of Garlic (*Allium sativum*) and Diallyl Trisulfide on *Alexandrium tamarense* and other Harmful Algal Species. *Journal of Applied Phycology*, 2008, 20: 349 - 358.
- [36] Zhou LH, Zheng TL, Wang X, et al. Effect of five chinese traditional medicines on the biological activity of a red-tide causing alga-*Alexandrium tamarense*. *Harmful Algae*, 2007, 6: 354 - 360.
- [37] Wommack KE and Colwell RR. Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64: 69 - 114.
- [38] Wommack KE, Ravel J, Hill RT, et al. Population dynamics of Chesapeake bay virioplankton: Total - community analysis by pulsed-field gel electrophoresis. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65: 231 - 240.
- [39] Bouvier T, del Gorgio PA. Key role of selective viral-induced mortality in determining marine bacterial community composition. *Environmental Microbiology*, 2007, 9: 287 - 297.
- [40] Muhling M, Fuller NJ, Millard A, et al. Genetic diversity of marine *Synechococcus* and co - occurring cyanophage communities: evidence for viral control of phytoplankton. *Environmental Microbiology*, 2005, 7: 499 - 508.
- [41] Tarutani K, Nagasaki K, Yamaguchi M. Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom-forming phytoplankton *Heterosigma akashiwo*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66: 4916 - .
- [42] Short SM, Suttle CA. Use of the polymerase chain reaction and denaturing gradient gel electrophoresis to study diversity in natural virus communities. *Hydrobiologia*, 1999, 401: 19 - 32.
- [43] Steward GF, Montiel JL, Azam F. Genome size distributions indicate variability and similarities among marine viral assemblages from diverse environments. *Limnology and Oceanography*, 2000, 45: 1697 - 1706.
- [44] Thingstad TF, Lignell R. Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquatic Microbial Ecology*, 1997, 13: 19 - 27.
- [45] Weinbauer MG. Ecology of prokaryotic viruses. *Fems Microbiology Reviews*, 2004, 28: 127 - 181.
- [46] 郑天凌, 王海黎, 洪华生. 微生物在碳的海洋生物地球化学循环中的作用. *生态学杂志* (*Chinese Journal of Ecology*), 1994, 13(4): 47 - 50.
- [47] 王斐, 郑天凌, 洪华生. 海洋病毒在微生物食物环中的重要作用. *海洋科学* (*Marine Sciences*), 1998, 4: 41 - 44.
- [48] 周玉航, 潘建明, 叶瑛, 等. 细菌、病毒与浮游植物相互关系及其对海洋地球化学循环的作用. *台湾海峡* (*Journal of Oceanography in Taiwan Strait*), 2001, 20(3): 340 - 345.
- [49] Gobler CJ, Hutchins DA, Fisher NS, et al. Release and bioavailability of C, N, P, Se, and Fe following viral lysis of a marine chrysophyte. *Limnology and Oceanography*, 1997, 42: 1492 - 1504.
- [50] Wilhelm SW, Weinbauer MG, Suttle CA, et al. The role of sunlight in the removal and repair of viruses in the sea. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43: 586 - 592.
- [51] Weinbauer MG, Hofle MG. Significance of viral lysis and flagellate grazing as factors controlling bacterioplankton production in a eutrophic lake. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64: 431 - 438.
- [52] Wilhelm SW, Suttle CA. Viruses and Nutrient Cycles in the Sea-Viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs. *Bioscience*, 1999, 49: 781 - 788.
- [53] Fuhrman JA, Suttle CA. Viruses in marine planktonic systems. *Oceanography*, 1993, 6: 51 - 63.
- [54] Paul JH, Jiang SC, Rose JB. Concentration of viruses and dissolved DNA from aquatic environments by vortex flow filtration. *Appl Environ Microbiol*, 1991, 57(8): 2197 - 2204.
- [55] Poorvin L, Rinta-Kanto JM, Hutchins DA, et al. Viral release of iron and its bioavailability to marine plankton. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49: 1734 - 1741.
- [56] Mioni CE, Poorvin L, Wilhelm SW. Virus and siderophore-mediated transfer of available Fe between heterotrophic bacteria: characterization using an Fe-specific bioreporter. *Aquatic Microbial Ecology*, 2005, 41: 233 - 245.
- [57] Jiang SC, Paul JH. Gene transfer by transduction in the marine environment. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64: 2780 - 2787.
- [58] Lindell D, Jaffe JD, Coleman ML, et al. Genome-wide expression dynamics of a marine virus and host reveal features of co-evolution. *Nature*, 2007, 449: 83 - 86.
- [59] Mann NH, Cook A, Millard A, et al. Bacterial photosynthesis genes in a virus. *Nature*, 2003, 424(6950): 741.

- [60] Millard A, Clokie M R, Shub DA, et al. Genetic organization of the psbAD region in phages infecting marine *Synechococcus* strains. *Proceedings-National Academy of Sciences USA*, 2004, 101: 11007 - 11012.
- [61] Malin G, Kirst GO. Algal production of dimethyl sulfide and its atmospheric role. *Journal of Phycology*, 1997, 33: 889 - 896.
- [62] Turner SM, Malin G, Liss PS. The seasonal variation of dimethyl sulfide and dimethylsulfoniopropionate concentrations in nearshore waters. *Limnology and Oceanography*, 1988, 33: 364 - 375.
- [63] Stefels J, W HMvB. Production of DMS from dissolved DMSP in axenic cultures of the marine phytoplankton species *Phaeocystis* sp. *Marine Ecology-Progress Series*, 1993, 97: 11 - 18.
- [64] Yoch DC. Dimethylsulfoniopropionate: Its sources, role in the marine food web, and biological degradation to dimethylsulfide. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68: 5804 - 5815.
- [65] Niki T, Kunugi M, Kohata K, et al. Annual monitoring of DMS-producing bacteria in Tokyo Bay, Japan, in relation to DMSP. *Marine Ecology-Progress Series*, 1997, 156: 17 - 24.
- [66] Taylor BF, Gilchrist DC. New Routes for Aerobic Biodegradation of Dimethylsulfoniopropionate *Applied and Environmental Microbiology*, 1991, 57: 3581 - 3584.
- [67] Hill RW, White BA, Cottrell MT, et al. Virus-mediated total release of dimethylsulfoniopropionate from marine phytoplankton: a potential climate process. *Aquatic Microbial Ecology*, 1998, 14: 1 - 6.
- [68] Cantin G, Levasseur M, Gosselin M, et al. Role of zooplankton in the mesoscale distribution of surface dimethylsulfide concentrations in the Gulf of St. Lawrence, Canada. *Marine Ecology-Progress Series*, 1996, 141: 103 - 117.
- [69] Kiene RP, Taylor BF. Demethylation of Dimethylsulfoniopropionate and Production of Thiols in Anoxic Marine Sediments *Applied and Environmental Microbiology*, 1988, 54: 2208 - 2212.
- [70] Wilson WH, Turner S, Mann NH. Population dynamics of phytoplankton and viruses in a phosphate-limited mesocosm and their effect on DMSP and DMS production. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 1998, 46: 49 - 59.
- [71] Bratbak G, Levasseur M, Michaud S, et al. Viral activity in relation to *Emiliania huxleyi* blooms: A mechanism of DMSP release? *Marine ecology progress series*, 1995, 128: 133 - 142.

Modulating marine ecosystem by marine viruses—A review

Hui Wang^{1,2}, Shijie Bai^{1,2}, Wenwei Cai^{1,2}, Tianling Zheng^{1,2*}

(¹Key Laboratory of Ministry of Education for Coast and Wetland Ecosystems, School of Life Sciences, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

(²State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361005, China)

Abstract: Marine viruses play great roles in the marine ecological system such as modulating the biodiversity and species population, regulating the nutrient cycling, intervening gene transfer and influencing climate changes. Recent research achievements on marine viruses were reviewed in this paper. We focused on the modulating role of marine viruses in marine ecosystem and discussed future research perspectives.

Key words: marine viruses; ecosystem; modulation

(本文责编:王晋芳)

Supported by the National Nature Science Foundation (40876061), the National High Technology Research and Development Program of China (2008AA09Z408) and the Program for Changjiang Scholars and Innovative Research Team in University (40821063)

* Corresponding author. Tel: +86-592-2183217; E-mail: microzh@xmu.edu.cn

Received: 25 March 2009