

海洋病毒——一种新的、潜力巨大的赤潮防治工具*

杨小茹¹ 郑天凌^{1,2*} 苏建强¹ 俞志明³ 宋秀贤³

(¹厦门大学生命科学院 福建厦门 361005)

(²近海海洋环境科学国家重点实验室 福建厦门 361005)

(³中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

摘要 概述了海洋病毒尤其是藻类病毒(包括原核藻类病毒和真核藻类病毒)的研究进展,以及赤潮发生的新态势和目前赤潮防治方法的不足,评析了海洋病毒与赤潮生物的关系,介绍了藻类病毒在赤潮控制方面所取得的一些成果,强调了海洋病毒在生态环境中的重要作用,提出了利用病毒防治赤潮的可能性及有效性,展望了以病毒调控赤潮的前景. 参 54

关键词 海洋病毒; 藻类病毒; 赤潮防治

CLC Q 178.53 □ X55

MARINE VIRUSES—A NEW AND PROMISING TOOL FOR RED-TIDE CONTROL*

YANG Xiaoru¹, ZHENG Tianling^{1,2*}, SU Jianqiang¹, YU Zhiming³ & SONG Xiuxian³

(¹School of Life Sciences Xiamen University, Xiamen 361005 Fujian, China)

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

(³Institute of Oceanology, Chinese Academy of Sciences, Qingdao 266071, Shandong, China)

Abstract The current development in research of marine viruses was reviewed in this paper. Algal viruses were focused, including the prokaryotic algal viruses and the eukaryotic algal viruses. The current status of harmful algal blooms in China and the deficiencies of common methods in red-tide control were summarized. Some achievements obtained by using viruses to control red-tide during the research in the interaction between alga and virus were introduced. And the ecological importance of marine viruses was also emphasized. Thus, viruses might be a new and promising tool for red-tide control. Ref 54

Keywords marine viruses; algal viruses; red-tide control

CLC Q 178.53 □ X55

直到上世纪 90 年代末,研究人员才发现病毒是水体中最丰富的生物,在海水表层的数量高达 $10^{10}/L^{[1]}$,这一重大发现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,同时也激发了对海洋病毒的强烈关注.海洋病毒是海洋生态系统中的活跃分子:在营养^[2]、生物地球化学循环^[1]中起重要作用,在某些情况下表现出对微食物环中的 C、N 流具有显著影响^[3,4],通过引起细胞溶解,它们将流向高营养级的有机物质转向,以颗粒有机物(POM)与溶解有机物(DOM)的形式返回到最低营养级;病毒通过动态演替^[5]和水平基因转移^[6]对微生物和浮游植物的多样性和结构产生影响;此外,海洋病毒还可以裂解浮游植物从而释放细胞中的二甲基硫化物(DMS),该物质在大气中的氧化产物与酸雨形成、全球气候变化等密切相关.病毒是浮游生物的主要成员,浮游植物是其重要的宿主,病毒对浮游植物的群落结构演替可能起着重要作用;病毒造成的藻细胞溶解可明显导致微藻群落的消亡,且病毒作为藻种群

显著的控制因素,可以调节其遗传基因库,保持溶解有机物的水平;此外,有些病毒还可用作转移致死基因的载体,特异性地杀死有害或者不需要的藻类.

自上个世纪下半叶以来,人类经济活动日益繁荣,各种生活污水和城市废水排入江河湖海,使得水体中氮磷含量过高而富营养化,从而藻类过度繁殖而形成“有害藻类水华”(harmful algal bloom, HAB),即通常说的赤潮(red-tide).赤潮已经成为当今全球最严重的环境灾害之一,在我国尤甚,且现在赤潮发生有频率渐高、时间渐长趋势.因此赤潮灾害的防治尤为重要.现有的赤潮治理方法有物理方法、化学方法和生物方法.由于现有藻类控制技术存在的固有缺陷,人们对新型高效、生态安全的藻类控制技术的探索一直没有停止.

藻类病毒一经分离报道就引起关注,人们寄希望于通过藻类病毒达到控制有害藻华的目的.在很多情况下,病毒粒子的数量超过细菌的 10 倍甚至更多^[7],因此用病毒来控制赤潮应该是一项更具发展潜力的研究.但这也将是一个漫长且艰巨的过程,因为关于病毒的生态学重要意义也只是在上世纪 90 年代后才得到认识,而后才发现其与有害水华的关系,从此藻类病毒研究进入了一个新的阶段.藻类病毒一般包括原核藻类病毒(即蓝藻病毒)、真核藻类病毒和一些尚未定性的病毒类似

收稿日期: 2005-02-03 接受日期: 2005-04-30

* 国家自然科学基金(No. 30370276)和国家重点基础研究发展规划项目(2001CB409710) Supported by the National Natural Science Foundation of China and the State Key Basic Research & Development Plan of China

* * 通讯作者 Corresponding author (E-mail: wshwzh@jingxian.xmu.edu.cn)

颗粒 (virus-like particles VLPs)。藻类病毒最早是在蓝藻中报道的。1963年, Saffernan和Morris首先报道了同时感染鞘丝藻属 (*Lynbya*)、席藻属 (*Phormidium*)和织线藻属 (*Plectonana*) 3个属的病毒,取这3个属的拉丁文第一个字母,这类病毒被命名为“LPP”型病毒^[8]。1971年, Lee等^[9]报道了真核藻类的病毒粒子,随后 Gibbs等^[10]最早对真核藻类病毒进行鉴定,他们发现这种病毒能特异性感染绿藻门的珊瑚轮藻 (*Chara corallina*), 将之取名为“CCV”。其实病毒类似颗粒 (VLPs) 这个名词最早是藻类学家们用来描述藻细胞中那些类似病毒的亚微颗粒,但严格来说又不是十分满足柯赫法则的,所以就称为VLPs^[11]。因为从微生物学角度看,病毒是指那些能够感染特异性宿主细胞并导致其死亡的而且能够被分离出来重新感染相同的宿主细胞的颗粒。判断一种物质是否具有感染性的标准是从柯赫法则中延伸出来的。但从生态学角度来看,要给一个类似病毒的颗粒指定一个特异的宿主好象比较困难甚至不可能,因为不管是病毒或者是宿主可能都是不可培养的。

随着越来越多的蓝藻病毒和真核藻类病毒的分离和鉴定,藻类病毒的研究也有了大量的积累。人们发现,这两类病毒无论从形态、结构,还是从生化性质、感染情况来看都很不相同。本文就蓝藻病毒、真核藻类病毒的研究情况作一介绍,并着重概述藻类病毒与赤潮的关系及藻类病毒用于赤潮防治的前景。

1 原核藻类病毒

蓝藻 (blue-green algae) 是一类原核生物,具有细菌的一些特性,因此常称为蓝细菌 (cyanobacterium),由于蓝藻病毒与噬菌体相似,因此通常称蓝藻病毒为“噬藻体” (cyanophage)^[12],其 dsDNA 基因组大小约 30~50 kb

继 Saffernan和Morris发现“LPP”病毒后,人们又陆续发现了其它的蓝藻病毒,其宿主从形态上来看分为丝状蓝藻和单细胞蓝藻。现在研究较多的有 LPP病毒、聚球藻病毒和念球藻病毒等。蓝藻病毒的命名是根据宿主的名称即取宿主拉丁文的第一个字母,如宿主为 *Anabaena* (鱼腥藻) 的病毒,简称“A”病毒,感染 *Nostoc* (念球藻) 的“N”病毒等。一般说来,作为专一性寄生生物,蓝藻病毒有其特异性宿主,它们只对特异的藻细胞起裂解作用,这也大大限制对病毒的利用。不过有的病毒能够感染“共专一宿主” (cospecific host),如上述的“LPP”病毒,能同时感染 *Anacystis* (组囊藻) 和 *Synechococcus* (聚球藻) 的病毒被命名为“AS”病毒,还有能同时侵染 *Synechococcus* 和 *Microcystis* (微囊藻) 的“SM”病毒;若有发现不同血清学亚型的,则在字母后加上阿拉伯数字来表示,如“LPP”系列、SM-1及 SM-2等。根据蓝藻病毒形态的不同,国际病毒学分类委员会 (ICTV) 细菌病毒分会参照噬菌体的分类方式,将蓝藻病毒分为3个科^[12]: (1) Myoviridae (肌病毒科),特征是还有一条中央管和能伸缩的尾巴,常见的有 AS-1、N-1、A-2等; (2) Siphoviridae (长尾病毒科),特征是含有长的、不能伸缩的尾巴,常见的有 S-1、S-2L、SM-2等; (3) Podoviridae (短尾病毒科),特点就是尾巴较短,常见的有 LPP-1、LPP-2、SM-1、AG-1等。蓝藻有丝状和单细胞两种基本形态,相应地蓝藻病毒通常也有两类,即丝状蓝藻病毒和单细胞蓝藻病毒,他们在蓝藻细胞中的感染和复制明显不同,这是因为两类蓝藻细胞的新陈代谢差异很大。病毒对丝状蓝藻的感染最明显的影响就是抑制宿主的 CO₂ 固定,感

染后,丝状宿主细胞中很快产生一种由类囊体内陷形成的所谓的“病毒生长基质空间” (virogenic stroma space),病毒在此繁殖。宿主 DNA 被降解,CO₂ 的固定也被彻底封锁,内含物渗出细胞;而单细胞蓝藻中,病毒的复制是在核质中完成的^[13]。此外,丝状病毒一般在 3~5 h 内完成感染并释放出大量的病毒粒子,而单细胞蓝藻病毒的复制时间要长得多^[14]。因此,在一般情况下,丝状病毒比单细胞病毒有更快的生产速度,其感染率也就更大。

自 1963年 Saffernan和Morris报道了第1株蓝藻病毒以来,淡水噬蓝藻体的研究工作已经进行得比较深入了,而海水中噬蓝藻体的研究相对比较有限。聚球藻 (*Synechococcus*) 是许多近海岸海域的主要初级生产者,因而其噬藻体的生态学意义显得尤为重要。聚球藻由 2~4 个单细胞组成,结构简单,易于培养,在淡水中可生长,海水中也有广泛分布,因此是研究病毒感染理想的宿主,对它的性质了解得较深入。自上个世纪 90年代以来,聚球藻病毒的研究已比较多。国外有 3 个实验室利用聚球藻先后从海水中分离到了蓝藻病毒,在 Myoviridae 等 3 个科中均有分布^[15,16,17]。此后,又有许多关于影响浮游病毒生态分布与数量变化的环境因素 (如光照、温度、营养条件和宿主状况等) 的研究。如在 Woods Hole 近海中,夏秋季节水温最高时聚球藻最丰富,此时感染性噬藻体的浓度也达到最高^[18],即聚球藻噬藻体同宿主呈现相似的动力学变化。Wolf Arite, Zheng Tianling等^[19]研究了 *Aeromonas* sp. 和它相应噬菌体的关系,发现最初的噬菌体/细菌比率 (phage/bacterium ratio PBR) 和添加营养盐对噬菌体/宿主系统 (phage-host system, PHS) 的影响很大,且该噬菌体/细菌系统的 PBR 范围与自然环境中的病毒/细菌比率 (virus to bacterium ratio VBR) 相符。最近对 Adriatic Sea 浮游病毒的空间分布进行了大规模调查发现,浮游病毒的含量与宿主细胞的状况密切相关^[20]。此外,也有研究发现病毒含量与细菌呈正相关,与叶绿素 a 也呈显著的正相关关系^[21]。还有人研究了光照对噬藻体种类和丰度的影响,发现海洋中噬藻体的主要损失过程来自太阳辐射的破坏^[22,23],确定太阳光 UV-B 的辐射是造成海水表层中噬藻体损伤的原因^[24]。流式细胞仪的应用发现了原绿藻 (*Prochlorococcus*)^[25],所以最近几年人们开始关注海洋中的原绿藻,发现它和聚球藻一起占海洋初级生产力的 75% 以上,而且发现以其为宿主的噬藻体起到主要调节作用^[26]。

2 真核藻类病毒

上个世纪 70 年代初, Lee^[9]首先报道了真核藻类的病毒粒子, Gibbs 等^[10]则是最早对真核藻类病毒进行分离和鉴定,他们发现一种特异性地感染绿藻门的珊瑚轮藻 (*Chara corallina*) 的病毒,将其命名为珊瑚轮藻病毒 (CCV)。真核藻类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,其基因组大小为 180~560 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*)^[27]。习惯上称为“藻病毒” (phycovirus)。国外文献中对真核藻细胞中具有病毒特征、尚未定性的活性粒子,一般用“病毒类似颗粒” (virus like particles VLPs)。除了近年来小球藻病毒 (*Chlorella viruses*) 和褐藻类的长囊水云

(*Ectocarpus siliiculosus*)及费氏藻(*Falkmannia* sp.)等病毒的研究比较详细之外,真核藻类病毒和病毒类似颗粒的性质以及感染宿主的情况,远不如蓝藻病毒那么清楚。真核藻类病毒和病毒类似颗粒(VLPs)绝大多数是多角体粒子(polyhedrals particles),只有个别是例外,如CCV是杆状。它们一般在宿主细胞中的部位不是固定的:有的病毒或者病毒类似颗粒出现在细胞核内,有的在细胞质中,有的在这两处同时出现。大多数藻细胞中含有1种病毒或者病毒类似颗粒,但少数的细胞含有2种或3种;藻类病毒和病毒类似颗粒对藻细胞的感染情况也不同于蓝藻病毒,绝大多数真核藻类的营养细胞不含有病毒或病毒类似颗粒,它们只存在于生殖细胞或由其萌发的植物幼体中,它们对宿主的感染大多数情况下只发生在藻的孢子时期,而且并非含有病毒或病毒类似颗粒的细胞都溶解,真正溶解的细胞只是极少数。现有证据表明,在两种海水褐藻中发现潜伏感染和溶源现象^[28]。

小球藻病毒是二十几年前在与一种水螅(*Hydra viridis*)^[29]和一种草履虫(*Paramecium bursaria*)^[30]营内共生(endosymbiotic)的所谓的“类小球藻”(Chlorella-like alga)中发现的,因此小球藻病毒分为两类:HVCV型和PBCV型。PBCV-1是目前研究最深入的真核藻类病毒,Van Etten等对它的化学组成、基因组结构、复制情况作了详细的阐述,并报道了PBCV-1的全序列;而Muller等研究者则在褐藻病毒的研究方面不断取得新的进展,现在已经报道了ESV-1的全序列基因组,是迄今为止已知的最大病毒^[31]。总的说来,绝大多数报道局限在藻和病毒或病毒类似颗粒的相互作用的电镜观察方面,只有很少的关于病毒的性质和感染机制的研究成果。这是由于真核藻类的病毒和病毒类似颗粒的研究受了很多方面的限制:虽然病毒广泛分布于大多数的真核藻纲中,但通常一个纲中只有一种或几种藻含有病毒或者病毒类似颗粒;其次,一般只在某一生活时期的藻细胞中含有病毒或者病毒类似颗粒,而且很多不具感染性,因此藻细胞通常不发生裂解;还有些不易培养,这些都限制了真核藻类病毒或者病毒类似颗粒的研究^[32]。

3 赤潮防治

3.1 赤潮灾害发生的新态势

赤潮是指在一定环境条件下,海水中某种浮游植物、原生动物或细菌在短时间内突发性繁殖或高度聚集而引发的一种生态异常现象,使海水变色并造成危害。由于经济发展和环境污染,加上全球气候变化,赤潮发生呈现出新的趋势^[33]:发生越来越频繁,影响的区域面积也越来越大,引发藻种越来越多,有毒赤潮种比例不断上升,以及有害赤潮危害程度日益增加,已严重威胁着沿海海洋经济的持续发展和社会的安定,不容忽视。寻找合理有效的赤潮治理方法越发显得迫切。

3.2 赤潮的治理方法

目前藻类控制技术主要有:物理方法、化学方法和生物方法。物理方法主要有隔离法、超声波法、微滤机除藻、活性炭吸附、气浮法等。物理法对低密度或底层藻类的灭杀效果不好,费用高,并且难于大面积使用,通常只是一种应急措施。化学方法是采用化学药品来杀除赤潮藻或者用凝聚剂来沉淀赤潮藻,虽然该方法具有操作简单、见效快等优点,但由于化学药品可能

带来的二次污染及对非赤潮生物也会有一定的不利影响,同时易在食物链中通过生物放大作用积累,给人类带来危害,这就需要进一步研究化学药品对海洋生态环境以及海洋生物的短期和长期影响,此外,大规模使用化学药品的成本将很高。因此,人们把更多的目光投向了生物方法。

生物方法是利用生物本身的一些特性来治理赤潮,因此是一种比较可行又不会给生态环境带来负面影响的途径。目前利用生物治理赤潮的方法有:利用培养的浮游动物桡足类或双壳贝类等摄食赤潮藻;利用微生物治理赤潮。前者是根据生态系中食物链的关系,引入赤潮生物天敌来治理赤潮,方法简单,适于在养殖水域使用。但当水体中藻密度过高时,水体溶解氧低,动物不能生长。同时由于食物链的累积作用,将对人类的健康存在潜在的危险,特别是一些有毒的赤潮藻。对于后者,已经有很多的相关综述和实验报道。细菌对藻类的影响主要体现在,一方面细菌吸收藻类产生的有机物质,并为藻类的生长提供营养盐和必要的生长因子,从而调节藻类的生长;另一方面,细菌也可以通过直接或间接的作用抑制藻类的生长,甚至裂解藻细胞,从而表现为杀藻效应。郑天凌等^[34]阐述了海洋微生物在赤潮生消中的作用,特别强调了细菌与赤潮的密切关系,提出了“以菌治藻”的策略;同时作者所在实验室在藻菌关系的实验研究方面也取得了可喜进展。从赤潮多发区、易发区厦门西海域分离筛选的几株对有毒赤潮藻类塔玛亚历山大藻(*Alexandrium tamarense*)就有明显抑制作用的海洋细菌^[34-35],讨论了病毒在赤潮消亡中的作用问题。王斐等^[4]之前就已经综述了海洋病毒在微生物食物环中的重要作用,指出了病毒对海洋初级生产者的影响,这也都说明藻类病毒可能是赤潮防治的一个很好的新途径。

3.3 藻类病毒与赤潮防治

早些时候,病毒在生态环境方面的作用并没有得到重视。随着技术手段的不断发展,尤其是透射电镜技术(TEM)和荧光技术的应用,人们对其有了新的认识。它们是海洋生态系统中的活跃分子,海洋浮游植物包括原核和真核都会受到病毒的感染^[36,37],而且第1株藻类病毒的分离给人们很大启发,利用病毒来治理赤潮应该是非常有发展潜力的。

要了解病毒与赤潮藻的关系,首先应了解病毒在微生物食物环中的生态作用,因此研究病毒的空间分布特征及其与浮游植物和细菌丰度的相关性是十分重要的。病毒在海水中的含量是动态变化的,会因其它生物参数的变化而快速变化,这与它们自身特性有关。由于病毒是严格专一寄生的,必须依赖于宿主细胞的繁殖,且只能在活的、正处在繁殖阶段的细胞中进行繁殖。Cochlan等^[38]的研究表明,在海洋真光层中病毒的数量较大,随深度的增加丰度逐渐减小,在接近海底的水层中有所回升;沿岸水中病毒丰度高于外海。这一分布特征与郑天凌的研究结论相近,他认为细菌在海洋中空间分布大致相同^[39]。Boedme等(1993)指出,病毒的丰度与海水中叶绿素a的含量及细菌的数量也有很好的相关性^[40],这是由病毒的专一寄生特性所决定的,而细菌和浮游植物又是它们最重要的宿主。在沿岸和开阔海区,当藻类生长旺盛时,藻类浓度增大,与病毒碰撞的几率增大,感染的机会也就增加,这样病毒含量升高。随着时间的推移,病毒含量越来越高,直至藻类生长开始衰退,病毒

含量才会随之减少。病毒同藻类和细菌的关系表明,病毒是由这些微型生物体产生的,同时,又能对细菌及浮游植物的数量产生特异性影响。

病毒的致死最近以来被认为是调节浮游植物群落结构及动态的一个重要因子。由于病毒感染的程度依赖于宿主的密度,因而在赤潮期间浮游植物(高细胞密度)死亡的数量很明显。Bartak等(1990)认为,赤潮发生前后,海区病毒的丰度也会随赤潮藻类的生物量变动而产生相应的变化^[41]。Agusti等通过测定海水中的酯酶活力来确定病毒对浮游植物细胞的溶解速度^[42],他们对地中海水体的研究表明,浮游植物溶解最快的区域为海水表面,在海水表面,病毒导致溶解所造成的浮游植物的损失约为全部损失的50%,且溶解速度随海水深度和叶绿素含量的增加而迅速减小,这与上述的病毒丰度特征是一致的。许多赤潮种对病毒都很敏感,如 *Aureococcus anophagefferens* *Heterosigma akashiwo*, *Emiliania huxleyi* 等。现在报道的与赤潮相关的病毒并不是很多。早在1988年,Seburth^[43]等发现,病毒能在引起“褐潮”的一种藻类 *Aureococcus anophagefferens* (Pelagophyceae 金藻) 中繁殖,暗示了病毒可能是引起 *A. anophagefferens* 基因转变以提高自己存活率的一个机制。他们接下来的实验表明,在宿主的衰亡过程中,病毒的数量确实增加了。Nikon^[44], Drewes^[45]等又相继做了感染该藻的病毒的相关研究。Bartak等的研究表明,病毒在由海洋藻类 *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) 引起的赤潮的消亡中起着重要作用^[46],他们在溶解细胞内和周围发现自由病毒颗粒和病毒类似颗粒存在,同时,赤潮在消退过程中伴随着病毒数量的增多,病毒的裂解导致了超过25%的藻细胞死亡,因此认为藻病毒是赤潮的主要控制因子。

Heterosigma akashiwo (异弯藻) 是一种最具代表性的赤潮藻类,它会引起温带及亚北极沿岸地区各种养殖鱼类死亡,给养殖业带来巨大的损失。Nagasaki等对 *H. akashiwo* 做了较多研究。他们先是在发生赤潮的 *H. akashiwo* 中发现了病毒类似颗粒(VLPs),这些颗粒呈多边形,位于核周围,并发现那些含有VLPs的宿主细胞表现出“垂死”状态^[47]。赤潮藻中VLPs的出现可能可以解释赤潮的迅速消退,尽管宿主细胞和VLPs的关系还很模糊。在他的另一篇文章中描述了病毒裂解在 *H. akashiwo* 赤潮消亡中可能扮演的角色^[48]。他们通过TEM观察到有一定比例的 *H. akashiwo* 细胞中含有VLPs,在赤潮结束前3d还没有检测到含VLPs的细胞,在最后2d检测到<1%细胞含有VLPs,而最后1d采集的样品在22℃持续孵育26h后,就有11.5%的细胞含有VLPs了。这些结果暗示了病毒的致死是短时间内发生的,它对 *H. akashiwo* 赤潮中藻细胞降解起重要的调节作用。此外,他们还还对HaV01作了一步生长试验、混合藻类培养液中杀藻试验和天然海水培养液中的杀藻活性的研究,初步探讨了利用HaV01来治理赤潮异弯藻的可能性^[49]。研究发现,HaV01比其他几种微型藻类病毒的潜伏期和裂解量都更长更大。混合培养液杀藻试验表明,HaV01专一性感染 *H. akashiwo* 因此不会对其他生物产生任何影响。因此该研究初步表明,从理论上来说,HaV01是控制赤潮异弯藻 *H. akashiwo* 的一个很有前景的微生态制剂,因为它满足了作为控制有害藻类的微生态制剂必须满足的3个条件^[50]。首先,它有高的生长速度,因此能应用于天然环境中,这满足了规模

上的需要;其次它的生产费用低;第三,它能够特异地感染引起赤潮的目标生物,不会对其他生物产生影响,因此有了安全性保证。此外,它是来源于自然沿海水域,是没有经过遗传操作和改变的自然形态。但是,HaV作为微生态制剂来控制赤潮异弯藻的最大障碍在于HaV的种内专一性。为了解决这个难题,首先要弄清楚是什么决定了HaV对赤潮异弯藻的感染专一性,另一个可行的办法是制备一种由不同感染专一性的HaV纯系组成的混合剂^[50]。当然,要把HaV真正应用到赤潮异弯藻的控制中,许多具体的问题还有待于深化和细致评估。

4 小结

目前,关于海洋环境中藻类病毒的存在、丰度、生态作用的研究工作已经开始向深度发展。藻类病毒的生态学研究将引起人们对水体中诸多生态学问题的重新思考和认识,比如由于病毒的介入,对传统的微食物环的理解受到了挑战,而且由于病毒的发现,需要重新认识赤潮的发生、发展和消失过程,也许能帮助解释赤潮在短时间内突然消失,为利用病毒来控制赤潮提供理论依据。

将藻类病毒很好地应用到赤潮控制中是非常迫切的,也是非常具有发展前景的,但这将是一个艰巨而漫长的过程。尽管国外已经有了不少藻类病毒感染赤潮藻的报道,但对于病毒如何调控赤潮藻,如何影响赤潮的消退还没有完全弄清楚。但是有一点可以肯定,藻类病毒确实是从该藻引起的赤潮的天然环境中分离得到的,所以现在的研究认为,它们之间应该存在非常紧密的相互作用关系,它们有着很强的生长能力,能够有效地感染藻细胞。因此这些基础研究将有助于很好地理解宿主-病毒系统(host-virus system, HVS)的生态意义,有助于把藻类病毒作为控制赤潮的有力工具。作者认为,要把藻类病毒真正地用到赤潮防治中,一定要看这些藻类病毒制剂是否已经满足上述3个条件(即规模、费用和安全性),这是最基本的。

国内关于藻类病毒的研究刚刚起步,赵以军等对淡水中噬藻体做了较多研究工作^[51,52],而真核藻类病毒方面,除了小球藻病毒的分离工作以外,未见更多的报道^[53,54],海洋中的藻类病毒研究更是一片空白。借鉴前人的研究经验,同时藻类学和病毒学的研究人员加强合作,一定能够用好藻类病毒这一赤潮防治的新工具。

References

- Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, **399**: 541~548
- 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
- Hong HS (洪华生), Xu L (徐立). Study of Contaminated Sediments in Hong Kong and Xianen Harbours. Xianer Xianen University Press, 1997, 165~170
- Wang F (王斐), Zheng TL (郑天凌), Hong HS (洪华生). The important role of marine viruses in microbial loop. *Marine Sci* (海洋科学), 1998 (4): 41~43
- Peduzzi P, Weinbauer MG. The submicron size fraction of seawater containing high numbers of virus particles as bioactive agent in unicellular plankton community successions. *J Plankton Res*, 1993, **15**: 1375

- ~ 1386
- 6 Chiura HX. Generalized gene transfer by virus-like particles from marine bacteria *Aquatic Microbiol Ecol* 1997, **13**: 75~ 83
 - 7 Bergh Q, Borsheim KY, Bratbak G, Heldal M. High abundance of viruses found in aquatic environment *Nature*, 1989, **340**: 467~ 468
 - 8 Saffran RS, Morris ME. Algal virus isolation *Nature*, 1963, **140**: 679~ 680
 - 9 Lee RE. Systemic viral material in the cells of the freshwater red alga *Sirodotia tenuissima* (Hoklen) Skuja *J Cell Sci* 1971, **8**: 623~ 631
 - 10 Gibbs AJ, Skotnicki AH, Gardiner JE, Walker ES, Hollings M. A tobacco virus of green algae *J Virol*, 1975, **64**: 571~ 574
 - 11 Proctor LM. Advances in the study of marine viruses *Microscopy Res & Technique* 1997, **37**: 136~ 161
 - 12 Saffran RS, Cannon RE, Desjardins PR, Grunov BV, Haselkom R, Sherman LA, Shih M. Classification and nomenclature of viruses of cyanobacteria *J Intervirology*, 1983, **19**: 61~ 66
 - 13 Sherman LA, Comely M. Isolation and characterization of cyanophage infecting unicellular blue-green algae *A. nidulans* and *S. calanum*. *J Virol*, 1976, **72**: 540~ 544
 - 14 Adolph KW, Haselkom R. Isolation and characterization of a virus infecting the blue-green alga of the genus *Synechococcus* *Virology*, 1973, **54**: 230~ 236
 - 15 Waterbury JB, Vabis FW. Resistance to co-occurring phages enables marine *Synechococcus* communities to coexist with cyanophages abundant in seawater *Appl Environ Microbiol* 1993, **59**: 3393~ 3399
 - 16 Suttle CA, Chan AM. Marine cyanophages infecting oceanic and coastal strains of *Synechococcus*: abundance, morphology, morphology, cross-infectivity and growth characteristics *Mar Ecol Progr Ser*, 1993, **92**: 99~ 109
 - 17 Wilson WH, Joint R, Carr NG, Mann NH. Isolation and molecular characterization of five marine cyanophages propagated on *Synechococcus* sp. strain WH7803. *Appl Environ Microbiol*, 1993, **59**: 3736~ 3743
 - 18 Suttle CA, Chan AM. Dynamics and distribution of cyanophage and their effect on marine *Synechococcus* spp. *J Appl Environ Microbiol*, 1994, **60**: 3167~ 3174
 - 19 Wolf A, Tian Ling Zheng, Witzel KP, Jost G. Impact of initial phage/host ratio and nutrient addition on coexistence in a phage-host system. *Aquatic Microbiol Ecol* 2004, **35**: 131~ 139
 - 20 Corinaldesi Crevatin E, Negro D, Marini M, Russo A, Fonda-Umani S, Danovaro R. Large-scale spatial distribution of viroplankton in the Adriatic Sea: testing the trophic state control hypothesis *Appl Environ Microbiol*, 2003, **69** (5): 2664~ 2673
 - 21 Middelboe M. Bacterial growth rate and marine virus-host dynamics *Microb Ecol*, 2000, **40**: 114~ 124
 - 22 Garza DR, Suttle CA. The effect of cyanophages on the mortality of *Synechococcus* spp. and selection for UV resistant viral communities *Microb Ecol*, 1998, **36** (3): 281~ 292
 - 23 Nobel RT, Fuhrman JA. Virus decay and its causes in coastal waters *Appl Environ Microbiol*, 1997, **63**: 77~ 83
 - 24 Weinbauer MG, Wilhelm SW, Suttle CA, Pledger RJ, Mitchell DL. Sunlight induced DNA damage and resistance in natural viral communities *Aquat Microb Ecol* 1999, **17** (2): 111~ 120
 - 25 Chisholm SW, Olson RJ, Zettler ER, Goericke R, Waterbury JB, Weisheimer NA. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone *Nature*, 1988, **334**: 340~ 343
 - 26 Sullivan MB, Waterbury JB, Chisholm SW. Cyanophages infecting the oceanic cyanobacterium *Prochlorococcus* *Nature*, 2003, **424**: 1047~ 1051
 - 27 Van Etten JL, Graves MV, Muller DG, Boland W, Delaroque N. Phycodnaviride-like large DNA viruses *Arch Virol* 2002, **147**: 1479~ 1516
 - 28 Muller DG, Frenzer K. Virus infections in three marine brown algae *Feldmannia irregularis* F. simplex, and *Ectocarpus siliculosus* *Proceedings of the International Seaweed Symposium*, 1993, **14**: 37~ 44
 - 29 Meints RH, Van Etten JL, Kuznarski D, Lee K, Ang B. Viral infection of the symbiotic chlorella-like alga present in *Hydra viridilis* *Virology*, 1981, **113**: 698~ 703
 - 30 Van Etten JL, Meints RH, Burbank DE. Viruses of symbiotic chlorella-like alga isolated from *Paramicium buxarium* and *Hydra viridilis* *Proc Natl Acad Sci USA*, 1982, **79**: 3871
 - 31 Delaroque N, Muller DH, Maier I, Bothe G, Pohl T, Knippers R, Boland W. The complete DNA sequence of the *Ectocarpus siliculosus* virus genome *Virology*, 2001, **287**: 112~ 132
 - 32 van Etten JL, Lane LC, Meints RN. Virus and viruslike particles of eukaryotic algae *Microbiol Rev*, 1991, **55**: 586~ 620
 - 33 Zhou M J (周名江), Zhu MY (朱明远), Zhang J (张经). Status of harmful algal blooms and related research activities in China *Chin Bull Life Sci* (生命科学), 2001, **13** (2): 54~ 60
 - 34 Zheng TL (郑天凌), Su JQ (苏建强). The role of marine microorganisms in the occurrence and decline of red-tide *Acta Hydrobiol Sin* (水生生物学报), 2003, **27** (3): 291~ 295
 - 35 Xu JS (徐金森), Zheng TL (郑天凌), Chen X (陈霞), Lian YW (连玉武). Co-culture of red tide algae *Alexandrium Tamarense* (Lebour) Balech with bacteria and its micro-ecological effects *Chin J Appl Environ Biol* (应用与环境生物学报), 2002, **8** (2): 111~ 114
 - 36 Suttle CA, Chan AM. Marine cyanophages infecting oceanic and coastal strains of *Synechococcus*: abundance, morphology, morphology, cross-infectivity and growth characteristics *Mar Ecol Progr Ser*, 1993, **92**: 99~ 109
 - 37 Lu J, Chen F, Hodson RE. Distribution, isolation, host specificity and diversity of cyanophages infecting marine *Synechococcus* spp. in river estuaries *Appl Environ Microbiol*, 2001, **67**: 3285~ 3290
 - 38 Cochlan WP, Wikner J, Stewart GF, Smith DC, Azam F. Spatial distribution of viruses, bacteria, and chlorophyll a in neritic oceanic and estuarine environments *Mar Ecol Progr Ser*, 1993, **92**: 77~ 87
 - 39 Zheng TL (郑天凌), Wang HL (王海黎), Hong HS (洪华生). Role of microorganisms in biogeochemical cycling of carbon in oceans *Chin J Ecol* (生态学杂志), 1994, **13** (4): 47~ 50
 - 40 Boehm E, Frischer ME, Jiang SC, Kellog CA, Prichard S, Rose JB, Steirway C, Paul JH. Viruses, bacterioplankton and phytoplankton in the southeast Gulf of Mexico: distribution and contribution to oceanic DNA pools *Mar Ecol Progr Ser*, 1993, **97**: 1~ 10
 - 41 Bratbak G, Heldal M, Norland S, Thingstad TF. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics *Appl Environ Microbiol* 1990, **56** (5): 1400~ 1405
 - 42 Augusti S, Satta MP, Murru MP, Benavent E. Dissolved esterase activity as a tracer of phytoplankton lysis: evidence of high phytoplankton lysis rates in the northwestern Mediterranean. *J Limnol Oceanogr*, 1998, **43** (8): 1836~ 1849
 - 43 Sieburth J, Johnson PW, Hargraves PE. Ultrastructure and ecology

- of *Aureococcus anophagefferens* gen et sp. nov. (Chrysophyceae): The dominant picoplankton during a bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, Summer 1985. *J Phycol*, 1988, **24**: 416~425
- 44 Nixon SW, G ranger SL, Taylor DL, Johnson PW, Buckley BA. Subtidal volume fluxes, nutrient inputs and the brown tide—an alternate hypothesis. *Estuar Shelf Coastal Sci*, 1994, **39**: 303~312
- 45 Drewes KL, Cosper EM. Isolation of virus capable of lysing the brown tide microalga *Aureococcus anophagefferens*. *Science*, 1994, **266**: 805~807
- 46 Bratbak G, Egge JK, Hekklum M. Viral mortality of the marine alga *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Mar Ecol Prog Ser*, 1993 (83): 273~280
- 47 Nagasaki KM, Ando M, Itakura S, Imai I, Ishida Y. Virus-like particles in *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae): a possible red tide disinfection mechanism. *Mar Biol*, 1994, **119**: 307~312
- 48 Nagasaki K, Ando M, Itakura S, Imai I, Ishida Y. Viral mortality in the final stage of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide. *J Plankton Res*, 1994, **16**: 1595~1599
- 49 Nagasaki K, Tarutani K, Yamaguchi M. Growth characteristics of *Heterosigma akashiwo* virus and its possible use as a microbiological agent for red tide control. *Appl Environ Microbiol*, 1999, **65**: 898~902
- 50 Nagasaki K. Possible use of algicidal viruses as microbiological agents against harmful algal blooms. *Microb Environ*, 1998, **13**: 109~113
- 51 Zhao YJ (赵以军), Cheng K (程凯), Shi ZL (石正丽), Guo YX (郭亚新), Zhu HY (祝海燕), Zhang JH (张建红), Liu YD (刘永定). The isolation and identification of the first cyanophage in China. *Advance Nat Sci (自然科学进展)*, 2002, **12** (9): 923~927
- 52 Guo YX (郭亚新), Cheng K (程凯), Zhao YJ (赵以军), Wang J (王娟), Wang CY (王春艳), Shi ZL (石正丽), Liu YD (刘永定). The distribution and infectivity of cyanophage and other algae-lysing factors in freshwater. *China Environ Sci (中国环境科学)*, 2003, **23** (2): 167~170
- 53 Zhang Y, Burbank DE, Van Etten JL. Chlorella viruses isolated in China. *Appl Environ Microbiol*, 1988, **54**: 2170~2173
- 54 Zhang YZ (张远征), Wang SY (王苏燕), Sheng G (盛刚), Ye Y (叶寅), Tian B (田波). Chlorella virus is first isolated in China. *Acta Microbiol Sin (微生物学报)*, 1996, **36** (1): 67~68