

文章编号:1003-6482(2005)02-0079-09

病毒:海洋生态动力学和 疾病学研究的创新点

李娟^{1,2}, 黄健^{2*}, 唐学玺¹

(1. 中国海洋大学海洋生命学院, 山东青岛 266003;

2. 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 山东青岛 266071)

摘要:病毒在海水中的浓度为 $10^7 \sim 10^9$ 个/mL, 多种多样的海洋病毒几乎对所有的海洋生物都有影响, 5%~40% 的海洋生物是被病毒销毁的, 近 30% 海洋蓝藻和 60% 游离异养菌的死亡与病毒有关。地球 26% 的碳循环经海洋病毒完成。病毒可以影响许多生物地球化学过程和生态学过程, 包括营养物循环、颗粒大小分布和沉积率、细菌和藻类的多样性和物种分布、赤潮控制、全球气候变化和种间基因转移。各种生物种群内和种群间有机会充分接触, 为病毒传播及变异创造了条件, 使海洋系统成为极富多样性的原始病毒库, 除了对海洋细菌、蓝细菌、真核藻类、浮游生物等重要海洋初级生产力和次级生产力相关的种群的感染而影响整个海洋生态系以外, 病毒还导致海水养殖品种发生多种病毒性疾病, 病毒生态学特征对海洋生物疾病的发生和流行起着十分关键的影响作用。虽然国际上海洋病毒研究取得了重要的研究进展, 但与海洋病毒的实际作用相比, 研究还只是初现端倪, 学科具有广阔的发展空间。

关键词:病毒; 海洋生态系统; 海洋生物疾病

中图分类号: Q938

文献标识码: A

海洋生命的种类涵盖了从病毒到高等哺乳类的各个层次。但人们对海洋病毒的认识大大落后于其实际存在。直到近十年, 随着技术的不断进步, Bergh 等^[1]、Suttle 等^[2]、Fuhrman^[3]、Kirchman^[4] 和 Mann 等^[5] 等陆续在 Nature 上发表了多篇有关海洋病毒生态作用的报告, 人们才逐渐意识到海洋病毒的生态意义。

海洋病毒能够侵染多种海洋生物, 几乎对所有的海洋生物都有所影响, 5%—40% 的海洋生物是被病毒销毁的, 海洋噬菌体的裂解致死占异养细菌死亡率的 60%; 海洋蓝细菌、海洋真核藻类等重要海洋初级生产者也可被海洋病毒侵染。病毒还能裂解某些种类的浮游生物。众所周知, 由病毒引起的病毒性传染疾病, 给世界水产养殖业带来巨大危害和损失, 是水产养殖业发展中急待解决的一大难题。

目前, 病毒在海洋生态系中的重要作用日益得到重新认识。许多研究表明, 病毒对传统意义上的微生物食物环中的各主要角色均有相当程度的影响, 它使得微生物食物环中的物质流向更为复杂化, 在微生物食物环中有着重要的生态学意义。

基金项目: 中国水产科学研究院黄海水产研究所海水养殖生物疾病控制与分子病理学实验室开放课题资助

第一作者简介: 李娟(1975-), 女, 硕士研究生, 细胞生物学研究方向。

* 通讯作者: 黄健, 男, 研究员、博导, 从事海洋生物病毒学研究。E-mail: aqadis2000@ysfri.ac.cn, Tel: (0532) 5823062

收稿日期: 2004-11-02

1 海洋病毒与海洋生态动力学

1.1 海洋病毒在海水中的存在

海洋病毒的存在方式包括游离浮游、吸附于无机或有机颗粒、海洋生物非感染性携带、海洋生物急性或慢性感染和海洋生物溶源性感染。其中游离在海洋中的病毒在海洋中广泛分布,含量极其丰富。主要种类包括大量的噬菌体^[6,7]和藻类病毒^[8,9]。近年来许多研究表明水体中的病毒丰度远远高于原先的估计^[1,10]。Weinbauer 等^[11]对北大西洋检测结果病毒密度为 1.49×10^9 个/mL, 切斯贝克海湾为 1.01×10^7 个/mL。Proctor 等^[12]对长岛海湾的研究结果病毒密度为 1.5×10^7 个/mL。Fuhrman and Noble^[13]在 Santa of California 的测量了 6 月和 11 月噬菌体的含量,分别为 2×10^7 和 1.5×10^7 个/mL (图 1)。在本文的初步研究中,也从海水中分离到了数种病毒体,其中一部分很显然是噬菌体(图 2)。按个体数量来计算,病毒是海洋中丰度最高的生物群体,其总体数量高于细菌数量的 5~25 倍以上,高于其他海洋生物个体数量的 3~24 个数量级。

海洋病毒在海水中的含量是一个动态因子,会因其生物参数的变化而快速变化。病毒与藻类和细菌的关系密切,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,对于深入了解病毒在海洋生态系统中的作用是十分必要的。在沿岸和开阔海区,当藻类大量繁殖生长时,特别是春秋季节水华时,藻类生长运动旺盛,与病毒碰撞的几率增大,感染的机会增加,导致病毒的丰度升高。随着时间的积累,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^[14]。Boehme 等^[9]指出病毒

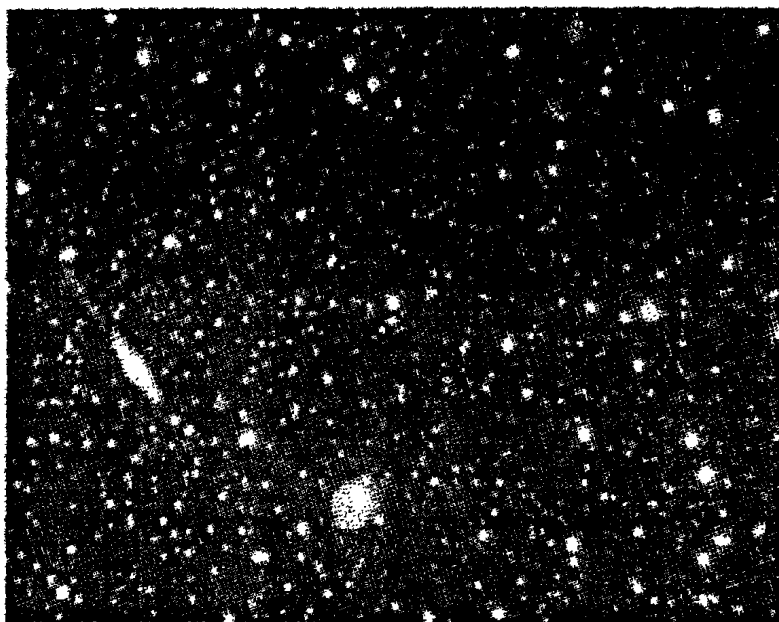


图 1 海洋病毒的荧光显微照片

Fig. 1 Fluorescence imaging of marine viruses. *Epi*fluorescence photomicrograph of viruses (small, numerous green dots) and prokaryotic cells (rarer, larger green dots) (自 Fuhrman, 1999)^[3]

的丰度与海水中叶绿素 a 的含量及细菌的数量有很好的相关性。海水中病毒空间分布呈现近岸密度高、远岸密度低的特点,沿岸水中的病毒丰度高于外海。Cochlan^[15]的研究表明,在海洋透光层中病毒的数量较大,并且随着海水深度增加丰度逐渐减少,在接近海底的水层中又有所回升,其密度有时可达 $10^6 \sim 10^9$ 个病毒颗粒/mL,细菌丰度与病毒丰度的相关性达到 67%。由于工业和生活废水的排放及河流汇入,将大量有机物携带入海水中,使附近海水富营养化,藻类和细菌大量繁殖,随之也会带来病毒的大量繁殖^[16]。

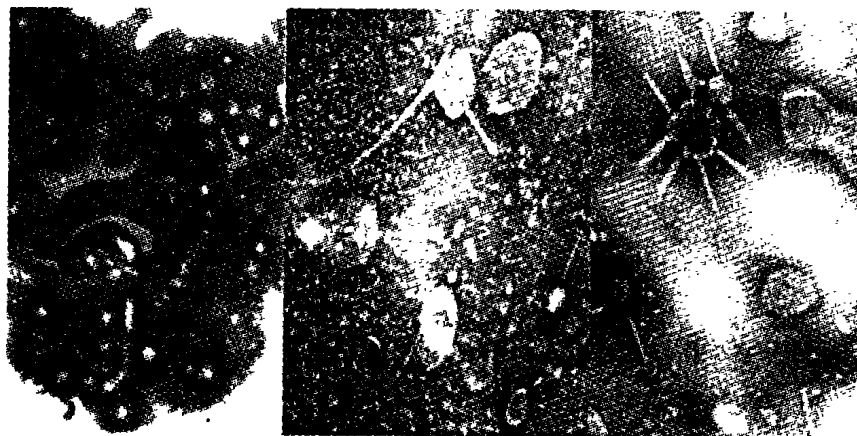


图 2 本文作者 2004 年在青岛近海海水中分离到的病毒和噬菌体电镜照片

Fig. 2 TEM imaging of marine viruses and phages isolated from seawater in Qingdao by the author, 2004

1.2 在海洋能流中的作用

海洋病毒在海洋生态系食物链中起着重要作用,特别是在海洋微生物环中其作用举足轻重^[2,4,8]。病毒感染导致宿主死亡裂解,使宿主群落数量发生变化而影响海洋中不同种群的生物量;而死亡的个体及病毒自身进入溶解有机碳库(DOC)会最终被细菌和微型浮游生物所利用,重新加入到微生物和浮游生物食物环的物质循环中(图 3)。因此,病毒可以作为海洋生态系统生物种群结构、生物量和生产力的重要调节因素,使系统内物质循环和能量流动更加多样化。

病毒对海洋初级生产力和次级生产力的显著影响^[2]值得关注。已在 40 多个类群的真核藻类中发现了病毒或病毒样颗粒(VLPs)^[17]。Fuhrman^[3]发现近 30%海洋蓝藻和 60%游离异养菌的死亡与病毒有关。海洋病毒通过感染细菌、蓝细菌以及真核藻类等,从而直接影响海洋初级生产力和次级生产力。真核藻类在海洋环境中作为物质和能量流的启动泵,是海洋生态系中最为重要的初级生产者。人工实验表明,只要将海水中富含病毒的 2~200 nm 大小的颗粒组份增加 20%,就能使光合作用效率减少达 50%^[2]。由于病毒能显著影响海洋初级生产力和次级生产力,从而能使海洋中各种生物种群结构发生改变,导致生态群落的演化^[12]。

某些种类海洋病毒对蓝细菌的侵染可以使得光合作用顺利得以进行^[18],因为这种病毒可以编码光合作用所需的蛋白,从而保障自身能量摄取的需要^[5]。

1.3 在地球物理化学循环中的作用

由于病毒导致生物体的裂解,使较大的生物体转变为悬浮作用更强的溶解性或悬浮性有机物,从而可改变 C、N、P 等生命要素在海洋中的循环途径。病毒感染可以增加海水透光层中营养物的保留时间,从而减少这些营养要素向深海的沉降^[19]。此外,部分病毒颗粒及溶出物也可作为黏合剂促进有机复合体的形成^[20];游离的病毒还可由水体中的颗粒吸附、经沉降作用进入底栖生物生态系。这些作用都是病毒对海洋中物质沉降作用发生的影响,对地球物理化学循环起到了重要作用。

1.4 对全球气候的影响

病毒对全球气候的影响可通过影响 CO₂ 循环和甲硫醚(DMS)等气体物质的影响而发挥作用。通过对藻类和微生物能量循环的影响,病毒显著影响着海洋中的 CO₂ 循环,从而影响到地球的温室效应。而 DMS 起到云的成核作用,研究显示病毒可感染几种主要的含 DMS 前

体(DMSP)的藻类,如 *Emiliana huxleyi*, *Phaeocystis pouchetii*, *Miromonas pusilla* 等,引起 DMSP 的释放^[21-23]。

1.5 海洋病毒促进的种间遗传物质交换

病毒还可以在海洋生物间传递遗传信息^[1,24,25],实验表明,噬菌体介导的基因转导率在 $1.58 \times 10^{-8} \sim 3.7 \times 10^{-8}$ /PFU,由此 Jiang and Paul^[25]推测,佛罗里达 Tampa Bay 河口每年发生的转导事件高达 1.3×10^{14} 次之多!这说明病毒介导海洋生物间的基因转导是海洋生态中最重要的基因水平转移机制,从长期效应来讲,这有利于维持海洋生物变异和多样性。

1.6 海洋病毒与赤潮的关系

海洋生物的多样性受到来自于海洋污染的威胁。海水富营养化导致海洋植物种类组成发生变化,导致有些单胞藻类得以暴长而发生赤潮;另一方面,水体中赤潮藻类的密度在达到一个高峰后,往往很快地衰减下来。Bratbak 等^[26]通过研究赤潮发生前后,水体中藻细胞的死亡率与病毒样颗粒(VLPs)数量变动的关系,认识到 VLPs 的致死作用是调节藻类种群结构、生物量和生产力的重要因子。海洋病毒侵染裂解藻细胞,可以使海洋环境保持稳定的生态平衡,这一特征具有广阔的应用前景。

2 海洋病毒与海洋生物疾病

2.1 海洋生物病毒性疾病

在经济海洋生物中发现的病毒种类已逾 100 种以上。许多疑难的重大海水养殖生物的疾病是由病毒引起^[27-28]的。国际兽医局(OIE)列出的水产动物必须申报的 16 种鱼类疾病中病毒病占了 10 种,8 种甲壳类疾病中病毒病占 7 种。病害发生是水产养殖产业发展的制约因素,改变病毒相关生物的生态状态,能为疾病控制提供关键技术。

2.2 海洋病毒变异与新病毒发生

对虾白斑综合征、桃拉综合征、对虾黄头病、真鲷虹彩病毒病、大菱鲆病毒性红体病等都是近十年来才发生的一些新的严重病毒性疾病。这些疾病是如何起源至今还没有得到肯定的答案,病毒基因序列分析为探索病毒的起源提供了一定依据。由于海洋中的海量游离病毒库容、紫外线和其它理化因素的诱变作用、海洋中由病毒介导的多种生物间潜在的遗传物质交换能力以及在复杂生态系统中病毒反复感染时受到各种宿主的交替筛选作用等,为病毒的变异和新的高毒性病毒的发生提供了条件。而缺乏健康管理的人工大规模高密度养殖模式为新的病毒的扩散和传播起到了推波助澜的作用。新病毒的发生在大时空尺度的系统中对海洋生物量起着关键的限制作用,因此掌握海洋病毒的生态背景对于预测大时空系统的海洋生物量和防范新病毒的发生具有重要意义。

3 海洋病毒研究技术

国际上对海洋病毒的研究在上世纪九十年代后方开始兴起。近十年来,随着技术的不断进步,国际上在海洋病毒研究方面取得了重要的研究进展,但与海洋病毒的实际作用相比,当前国际上海洋病毒学的研究还只是初现端倪。

当前国际上海洋病毒学的研究在建立病毒分离浓缩技术、形态观察鉴定技术、分子生物学

鉴定技术等方面已经取得了一定进展。

3.1 形态观察鉴定技术

对海洋病毒进行形态观察鉴定的主要手段是电子显微镜^[29]。由于游离病毒在海水中的丰度较低,病毒样品需要先做提纯浓缩,将其在金属网格上做负染等样品制备处理后,方可在透射电镜下观察。生物体中的病毒可以借助于其它电镜样品制备技术做电镜观察。其它科学领域理论和技术的发展带动了镜检前样品制备技术的不断发展和成像分析途径的优化。显微镜技术与计算机分析技术的结合使得电子显微镜成为测定病毒的形态结构的最重要的手段。

3.2 定量技术

在海洋病毒的定量研究方面,主要有噬菌斑计数法(PFU)、透射电镜技术(TEM)^[30-33]、表面荧光显微技术(EIPFM)^[34-38]和流式细胞计数仪计数(FCM)^[39]等方法。噬菌斑计数法是最传统的病毒计数技术,它是在敏感细胞培养的基础上做病毒感染后观察噬菌斑的数量,从而获得病毒数量信息。该方法比较准确,但需要注意区别因样品中细胞毒性物质造成的假阳性;透射电镜技术应用于病毒定量,是将病毒溶液经过复染等样品制备技术后,在扫描电镜下直接观察计数。透射电镜计数同时可结合做病毒形态学观察鉴定,直接准确;表面荧光显微技术用SYBR Green I等核酸荧光染料对样品染色,再在可以激发荧光的显微镜下观察计数。这项计数方法是一项精确且操作简单的计数方法^[40],可以直接对海水样品等病毒浓度很低的样品作精确计数,避免了昂贵的、大体积的仪器的使用,但在较高浓度病毒计数时准确度稍低于流式细胞计数法;流式细胞计数仪是对病毒的数量、单一病毒的大小、辅助生化和生理特征进行测定的非常直接灵敏的途径^[41,42],所有样品运行测试在流式细胞计数仪中进行,对于病毒浓度较高的样品测试结果是当前最准确的,但无法测试病毒较稀的样品。

3.3 病毒分子生物学鉴定技术

病毒的细胞培养是检测海水中病毒的方法之一^[43],尤其是对海洋病毒的感染性评价,为其他方法难以取代。但病毒的细胞培养检测周期长,有不少病毒目前还难以分离培养,很多病毒的宿主范围还未完全了解,某些宿主尚未建立可供研究的细胞系,故难以满足病毒检测的要求。

分子生物学技术检测海水中病毒是在浓缩水样和病毒核酸抽提纯化的基础上,通过对病毒的核酸物质进行检测,对海水中病毒进行定性、分型和定量等^[44]。主要有两种方法:(1)核酸杂交检测病毒核酸,利用核酸探针、基因芯片检测病毒核酸。(2)聚合酶链式反应(PCR)检测病毒核酸。

运用分子生物学技术做病毒的基因分析主要有两种方法:(1)对病毒核酸的克隆或PCR产物做限制性酶切片段长度多态性分析(RFLP),对病毒核酸做不同的限制性核酸内切酶酶切,通过凝胶电泳、核酸杂交等技术分析酶切片段多态性。(2)克隆或PCR产物核酸序列分析,产物直接做核酸序列测定,与已公布的序列作比对,分析核酸基因型和基因多态性。

3.4 病毒分离浓缩技术

海水中病毒浓度相对较低,病毒在脱离寄主细胞的环境中极易失活,因此快速有效的分离海洋病毒首先需要对大量的海水进行浓缩。海水中自由存在的病毒颗粒直径很小,需要对其进行吸附、相分离、强离心沉淀等^[43,45]处理。目前认为比较好的病毒浓缩方法主要有两类:(1)吸附洗脱法。包括膜吸附过滤、盐沉淀、吸附剂吸附等。膜吸附过滤—洗脱法被认为是比较好的水体病毒浓缩方法^[46,47],是利用病毒在滤膜表面有可逆性吸附的原理,选用电荷微

孔滤膜、吸附剂制备的吸附层滤板等滤材过滤大体积的水样,然后用洗脱缓冲液洗脱吸附膜上的病毒^[48]。 Al^{3+} 、 Mg^{2+} 等能促进病毒表面电荷的改变,从而促进病毒的吸附,因此可以在水样中适量加入 AlCl_3 、 MgCl_2 等盐促进病毒吸附。具电荷微孔滤膜分为阳电荷滤膜和阴电荷滤膜,阳电荷滤膜应用更广,效果也更好一些。病毒洗脱缓冲液主要有 pH 11.5 的 glycine—NaOH 缓冲液和 pH 9.0 的 3% 牛肉浸液。膜吸附法主要的问题是膜孔易阻塞,水样中有机物也会与病毒产生竞争性吸附干扰。但此方法仍然是最有希望从水中浓缩病毒的方法。 $\text{Al}(\text{OH})_3$ 对病毒有非特异性吸附作用,以形成 $\text{Al}(\text{OH})_3$ 沉淀的方式使病毒沉淀下来,离心获得沉淀后用洗脱缓冲液多次重悬离心沉淀,可以洗脱浓集病毒。一些小颗粒物质如滑石粉、硅藻土、蒙脱石等对病毒也有促吸附沉淀作用,可以作为吸附剂添加在水样中辅助病毒浓集。

(2) 基于病毒的物理学特征的分离方法。如超速离心、透析法等。由于可处理水样体积有限,这些方法多作为辅助方法对病毒做后期纯化。

4 海洋病毒领域的研究展望

海洋病毒数量巨大,种类极多,对海洋病毒的研究将有近乎无限的发展空间。国际上对海洋病毒的研究在九十年代后方开始兴起,而我国在该领域的研究尚未完全起步。由于海洋病毒对海洋生态动力学和海水养殖产业均具有十分关键的影响,掌握海洋病毒的生态背景对于预测大时空系统的海洋生物量和防范新病毒的发生具有重要意义。因此我国该领域的研究工作也亟需全面展开。在近期,应逐步开展重点海域和水体的病毒分布、丰度、种类等的调查,着手建立我国不同海域的病毒分离物资源保存库和病毒基因库,同时针对经济海洋生物和影响生态系统动力学的初级生产力的关键海洋生物,探索重要海洋生物与病毒之间的相互作用关系,针对性地开展海洋病毒种群的选择性生态分析,建立相关技术体系,健全海洋生物病毒检测和检测报警系统,在此基础上,逐步发展海洋病毒基因芯片高通量分析鉴定技术系统,为关键病毒病害的防治提供有效的监控措施。在远期,通过不断的知识积累与技术发展,建立动态的海洋病毒资源数据库,逐步探明海洋病毒生态与环境因子的依存关系,掌握海洋病毒与各种海洋生物的相互作用,利用动态的病毒资源数据库预测和预报海洋生物生态动态和海水养殖生物疾病动态,利用海洋病毒开发海洋生物新的功能基因资源,发展海洋生物的新的基因操作载体,开展海洋生物有害病原的竞争性防治,并可能在治理赤潮与海洋污染,调节海洋中生物多样性与海洋生态平衡发挥海洋病毒的作用。

参考文献:

- [1] Bergh, O., Børsheim, K. Y., Bratbak, G., Heldal, M., 1989. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, 340 (6233): 467-468.
- [2] Suttle, C. A., Chan, A. M., Cottrell, M. T., 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, 347: 467-469.
- [3] Fuhrman, J. A., 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological and ecological effects. *Nature*, 399: 541-548.
- [4] Kirchman, D. L., 1999. Phytoplankton death in the sea. *Nature*, 398: 293-294.
- [5] Mann, N. H., Cook, A., Millard, A., Bailey, S., Clokie, M., 2003. Marine ecosystems: bacterial photosynthesis genes in a virus. *Nature*, 424 (6950): 741.

- [6] Contreras-Coll, N., Lucena, F., Mooijman, K., Havelaar, A., Pierz, V., Boque, M., Gawler, A., Holler, C., Lambiri, M., Mirolo, G., Moreno, B., Niemi, M., Sommer, R., Valentin, B., Wiedenmann, A., Young, V., Jofre, J., 2002. Occurrence and levels of indicator bacteriophages in bathing waters throughout Europe. *Water Res.*, 36 (20): 4963-4974.
- [7] Wichels, A., Biel, S. S., Gelderblom, H. R., Brinkhoff, T., Muyzer, G., Schutt, C., 1998. Bacteriophage Diversity in the North Sea. *Appl. Environ. Microbiol.*, 64 (11): 4128-4133.
- [8] Augesti, S., Satta, M. P., Mria M. P., Benavent, E., 1998. Dissolved esterase activity as a tracer of phytoplankton lysis: evidence of high phytoplankton lysis rates in the northwestern Mediterranean. *Limnol. Oceanogr.*, 43 (8): 1836-1849.
- [9] Boehme, J., Frischer, M. E., Jiang, S. C., Kellog, C. A., Prichard, S., Rose, J. B., Steinway, C., Paul, J. H., 1993. Viruses, bacterioplankton, and phytoplankton in the southeastern Gulf of Mexico: distribution and contribution to oceanic DNA pools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 97: 1-10.
- [10] Bratbak, K. Y., Bratbak, G., Heldal, M., 1990. Enumeration and biomass estimation of planktonic bacteria and viruses by transmission electron microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56 (2): 352-356.
- [11] Weinbauer, M. G., Fuks, D., Puskaric, S., Peduzzi, P., 1995. Diel, seasonal, and depth-related variability of viruses and dissolved DNA in the Northern Adriatic Sea. *Microb. Ecol.*, 30: 25-41.
- [12] Proctor, L. M., Fuhrman, J. A., 1990. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria, *Nature*, 343, 60-62.
- [13] Fuhrman, J. A. and Noble, R. T., 1995. Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater. *Limnol. Oceanogr.*, 40 (7): 1236-1242.
- [14] 周玉航, 潘建明, 叶瑛, 周怀阳, 2001. 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*, 20 (3): 340-345.
- [15] Cochlan, W. P., Wikner, J., Steward, G. F., Smith, D. C., Azam, F., 1993. Spatial distribution of viruses, bacteria and chlorophyll-a in neritic, oceanic and estuarine environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 77-87.
- [16] Danovaro, R., Manini, E., Dell'Anno, A., 2002. Higher abundance of bacteria than of viruses in deep Mediterranean sediments. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68 (3): 1468-1472.
- [17] Van Etten, J. L., Lane, L. C., Meints, R. H., 1991. Viruses and viruslike particles of eukaryotic algae. *Microbiol. Rev.*, 55 (4): 586-620.
- [18] Weinbauer, M. G., Wilhelm, S. W., Suttle, C. A., Garza, D. R., 1997. Photoreactivation compensates for UV damage and restores infectivity to natural marine virus communities. *Appl. Environ. Microbiol.*, 63 (6): 2200-2205.
- [19] Fuhrman, J. A., 1992. In Falkowski, P. G. and Woodhead, A. D., *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. New York: Plenum, 361-383.
- [20] Peduzzi, P. and Weinbauer, M. G., 1993. Effect of concentrating the virus-rich 2 200nm size fraction of seawater on the formation of algal flocs (marine snow). *Limnol. Oceanogr.*, 38, 1562-1565.
- [21] Brussaard, C. P. D., Kempers, R. S., Kop, A. J., Riegman, R., Heldal, M., 1996. Virus-like particles in a summer bloom of *Emiliania huxleyi* in the North Sea. *Aquat. Microb. Ecol.*, 10: 105-113.
- [22] Hill, R. W., White, B. A., Cottrell, M. T., Dacey, J. W. H., 1998. Virus-mediated total release of dimethylsulfoniopropionate from marine phytoplankton, a potential climate process. *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 1-6.
- [23] Malin, G., Wilson, W. H., Bratbak, G., Liss, P. S., Mann, N. H., 1998. Elevated production of dimethylsulfide resulting from viral infection of cultures of *Phaeocystis pouchetii*. *Limnol. Oceanogr.*,

- 43: 1389-1393.
- [24] Ripp, S., Ogunseitan, O. A., Miller, R. V., 1994. Transduction of a freshwater microbial community by a new *Pseudomonas aeruginosa* generalized transducing phage, UT1. *Mol. Ecol.*, 3: 121-126.
 - [25] Jiang, S. C. and Paul, J. H., 1998. Gene transfer by transduction in the marine environment. *Appl. Environ. Microbiol.*, 64: 2780-2787.
 - [26] Bratbak, G., Egge, J. K., Heldal, M., 1993. Viral mortality of the marine alga *Emiliania huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 93: 39-48.
 - [27] 黄健, 吴淑勤, 1999. 水产养殖病害防治. 见: 中国水产科学研究院. 21 世纪初我国渔业科技重点领域发展战略研究. 北京: 中国农业科技出版社. 110-127.
 - [28] Daszak, P., Cunningham, A. A., Hyatt, A. D., 2001. Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Trop.*, 78 (2): 103-116.
 - [29] Hans-W, Ackermann THE-MY Nguyen. 1983. Sewage Coliphages Studied by Electron Microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*. 45 (3): 1049-1059.
 - [30] Berg, Ø., K. Y. Borsheim, G. Bratbak, and M. Heldal. 1989. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, 340: 467-468.
 - [31] Borsheim, K. Y., G. Bratbak, and M. Heldal. 1990. Enumeration and biomass estimation of planktonic bacteria and viruses by transmission electron microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 56: 352-356.
 - [32] Maranger, R., and D. E. Bird. 1996. High concentrations of viruses in the sediments of Lac Gilbert, Quebec. *Microb. Ecol.*, 31: 141-151.
 - [33] Paul, J. H., J. B. Rose, S. C. Jiang, C. A. Kellogg, and L. Dickson. 1993. Distribution of viral abundance in the reef environment of Key Largo, Florida. *Appl. Environ. Microbiol.* 59: 718-724.
 - [34] Drake, L. A., K. H. Choi, A. G. E. Haskell, and F. C. Dobbs. 1998. Vertical profiles of virus-like particles and bacteria in the water column and sediments of Chesapeake Bay, USA. *Aquat. Microb. Ecol.*, 16: 17-25.
 - [35] Hara, S., K. Terauchi, and I. Koike. 1991. Abundance of viruses in marine waters: assessment by epifluorescence and transmission electron microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.*, 57: 2731-2734.
 - [36] Noble, R. T., and J. A. Fuhrman. 1998. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 113-118.
 - [37] Suttle, C. A., A. M. Chan, and M. T. Cottrell. 1990. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, 387: 467-469.
 - [38] Xenopoulos, M. A., and D. F. Bird. 1997. Virus à la sauce Yo-Pro; microwave enhanced staining for counting viruses by epifluorescence microscopy. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1648-1650.
 - [39] Marie, D., C. P. D. Brussaard, R. Thyrhaug, G. Bratbak, and D. Vault. 1999. Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by flow cytometry. *Appl. Environ. Microbiol.*, 65: 45-52.
 - [40] R. Danovaro, A. Dell'Anno, A. Trucco, M. Serresi, S. Vanucci, 2001. Determination of Virus Abundance in Marine Sediments. *Applied and Environmental Microbiology*, 67 (3): 1384-1387.
 - [41] Vives-Rego J, Lebaron P, Nebe-von Caron G. 2000. Current and future applications of flow cytometry in aquatic microbiology. *FEMS Microbiol Rev*, 24 (4): 429-48
 - [42] Dominique Marie, Corina P. D. Brussaard, Runar Thyrhaug, Gunnar Bratbak, and Daniel Vault. 1999. Enumeration of Marine Viruses in Culture and Natural Samples by Flow Cytometry. *Applied and Environmental Microbiology*, 65 (1): 45-52
 - [43] 晁福寰, 1994. 水病毒浓集检验方法研究概况. *中国卫生检验杂志*, 4(5): 308-313
 - [44] 翁康生, 陆晔, 刘国星, 周名权, 2002. 分子生物学技术检测水中病毒. *中国卫生检验杂志*. 12(5):

630-632

- [45] Toranzos, G. A., Gerba, C. P., 1989. An improved method for the concentration of rotaviruses from large volumes of water. *J. Virol. Methods*, 24 (1-2): 131-40.
- [46] 赵淑敏, 田勇琴, 孟昭英, 邵岩, 李玉秀, 张之伦, 1996. 三种浓缩方法在水体病毒分离中的比较研究. *环境与健康杂志*, 13 (3): 120-122.
- [47] 尤风兴, 刘秉辉, 张玲妹, 丁茂金. 1991. 水标本中脊髓灰质炎病毒三种浓缩方法的比较及改进方法的建立. *病毒学杂志*, 6 (2): 125-128.
- [48] Payment P, Berube A, Perreault D, Armon R, Trudel M. 1989. Concentration of *Giardia lamblia* cysts, *Legionella pneumophila*, *Clostridium perfringens*, human enteric viruses, and coliphages from large volumes of drinking water, using a single filtration. *Can J Microbiol*, 35 (10): 932-5.

VIRUS: AN INNOVATIVE IDEA TO OCEAN ECOSYSTEM DYNAMICS AND MARINE ORGANISM DISEASE

LI Juan^{1,2}, HUANG Jie^{2*}, TANG Xuexi¹

(1. The Ocean University of China, Qingdao 266003, China; 2. Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071, China)

Abstract: The concentration of viruses in seawater is between 10^7 - 10^9 particles/ml. Diverse forms of marine viruses probably infect all organisms. About 5% to 40% of halobios are destroyed by viruses. The death of 30% of the blue-green algae and 60% of free heterotrophic bacteria is related to viruses. Twenty-six percent of the earth's carbon cycle is through marine viruses. Marine viruses influence many biogeochemical and ecological processes, including nutrient cycling, particle size-distribution and sinking rates, bacterial and algal biodiversity and species distributions, algal bloom control, global climate, and genetic transfer between species. There are sufficient chances for intraspecies and interspecies contacts to take place among marine organisms, providing conditions for the transfer and variation of viruses. It makes the marine system become a great diversity of wild virus pools. Marine viruses not only influence the whole marine ecological system as a result of infection on the important species related with ocean primary productivity and secondary productivity, such as bacteria, cyanobacteria, eucaryotic alga, and plankton, but also lead to direct losses in mariculture by causing viral diseases. The ecological characters of viruses have a significant impact on the occurrence and spread of marine organism diseases. The research on marine viruses have made internationally many important progresses, however, in comparison with the damage caused by marine viruses, the research is just at its beginning. There is a broad space for its development.

Key words: marine viruses; marine ecosystem; marine organism diseases