

淡水湿地浮游病毒的空间分布

孙小磊, 赵以军, 刘 妮, 邓敬轩, 程 凯*

(湖北省城市水环境生态学重点实验室, 华中师范大学, 武汉 430079)

摘要: 在 2006 年 3~7 月间, 对湖北省内 15 个营养水平不同的湿地水体中浮游病毒的分布规律开展了大规模研究。采用荧光显微直接计数法测定了浮游病毒丰度, 同时还测量水体透明度、水温、pH、总氮、总磷、COD、叶绿素 a 浓度及活菌数。结果显示, 浮游病毒丰度不但与活菌数和叶绿素 a 浓度显著相关 ($P < 0.05$), 而且与 COD 和水温极显著相关 ($P < 0.01$), 这一结果说明有机物浓度和水温分别是决定淡水湿地中浮游病毒空间和时间分布的重要因素。进一步的分析还表明在富营养化水体中, 浮游病毒与活菌数的相关性 ($P < 0.05$) 高于与叶绿素 a 浓度的相关性 ($P > 0.05$), 说明噬菌体 (而不是浮游植物病毒) 是富营养化水体中浮游病毒的优势种类。

关键词: 浮游病毒; COD; 水温; 噬菌体; 淡水湿地

文章编号: 1000-0933(2009)02-1048-07 中图分类号: Q178, X171, X52 文献标识码: A

Large-scale spatial distribution of virioplankton in several wetlands in Hubei Province

SUN Xiao-Lei, ZHAO Yi-Jun, LIU Ni, DENG Jing-Xuan, CHENG Kai*

Hubei Key Laboratory of Urban Environmental Ecology, Central China Normal University, Wuhan 430079, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(2): 1048 ~ 1054.

Abstract: Large-scale studies were carried out to see the spatial distribution of virioplankton in 15 wetlands with different trophic environments. Epifluorescence microscopy was used to detect the abundance of virioplankton. Water transparency, water temperature, pH, total nitrogen concentration, total phosphorus concentration, COD, chlorophyll a and viable bacteria concentration were also recorded. Our results indicated that viral abundance was not only correlated to bacterial density and chlorophyll a concentration ($P < 0.05$), but also closely correlated to COD and water temperature ($P < 0.01$). This in turn suggested that organic substance and water temperature should be the key factors to influence the spatial and temporal distribution of virioplankton respectively. Moreover, viral abundance was more closely correlated to bacterial density ($P < 0.05$) than to chl a concentration ($P > 0.05$) in eutrophic freshwater wetlands, which indicated that it was bacteriophage (but not phytoplankton virus) the dominant species of virioplankton in eutrophic freshwater wetlands.

Key Words: Virioplankton; COD; Bacteriophage; freshwater-wetland

浮游病毒是水体生态系统中的重要成员, 其主要成员为噬菌体 (Bacteriophage) 和浮游藻类病毒 (主要是噬藻体, 也包括真核藻类病毒)^[1,2], 此外, 动物病毒虽数量较小, 但对水生动物的影响是不容忽视的^[3]。浮游病毒分布广, 丰度高, 水体中病毒样颗粒的丰度波动范围为每毫升 $10^4 \sim 10^8$ 个^[4~6]。浮游病毒的生态学作用主要是通过它与宿主的相互作用来体现^[3], 除了控制宿主种群的大小和结构^[7]外, 浮游病毒还能够影响水体初级生产力^[8], 改变营养物的循环利用途径^[9], 介导基因水平转移^[10], 控制水华和赤潮^[11]等。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30470344, 30370088); 湖北省重大科技攻关计划资助项目 (2006AA305A04)

收稿日期: 2007-08-17; 修订日期: 2008-03-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kaicheng@hb165.com

在国际上,迄今为止,大多数对病毒生态分布的研究都侧重于海洋,而对淡水浮游病毒的研究较为薄弱,而国内在浮游病毒方面的则尚属于起步阶段^[2,6,12,13]。尽管缺少充分的研究积累,但人们已经发现淡水中浮游病毒的分布可能受到以下几种因素的影响。(1) 营养水平:富营养化不但能刺激浮游病毒的增殖^[14,15],而且也会导致病毒与细菌之间的比例(Virus bacteria ratio, VBR)增高^[16]。(2) 宿主浓度:细菌的丰度和叶绿素 a 浓度可以在某些情况下预测浮游病毒的丰度^[17~19],其中,在清洁的水体中,叶绿素 a 浓度与浮游病毒丰度的相关性更高,说明浮游藻类病毒在这类水体中的比重较大^[17]。(3) 水体大小:大湖中浮游病毒的丰度较低,其分布规律和海洋中的情况类似,但明显不同于中小型淡水水体中的分布情况^[20,21]。此外,纬度^[22],海拔^[23],水温^[24],浊度^[18]等因素均有可能影响浮游病毒的分布。最后,需要注意的是,在研究浮游病毒生态分布的过程中,不同的研究尺度往往会得到不同的结果:对亚得里亚海的大规模研究表明,浮游细菌的活性和宿主的浓度是决定浮游病毒分布的关键,而小规模的研究则认为营养水平决定着浮游病毒的分布^[25]。

湿地是一种独特而重要的自然资源,有“地球之肾”之称,其功能和其他生态系统不可代替的。湖北省号称“千湖之省”,其湿地资源丰富,且具有一定的代表性(长江中下游地区),根据《湖北湿地》^[26]所述,湖北省的自然湿地可分为河流、湖泊、沼泽和沼泽化草甸 3 大类,但从分布面积上,以湖泊湿地与河流湿地所占的比例占绝对优势(>90%),又由于湖泊湿地与河流湿地与人类生产生活关系紧密,受人为干扰也较为明显,因此将湖泊湿地与河流湿地作为本次调查研究的对象。淡水湿地是淡水水体的重要类型,但其诸多生态学特征不同于其它的淡水水体,其中之一就是湿地水体中有机物的构成:由于淡水湿地生产力往往高于其它水体^[27],且风力也更容易造成湿地沉积物的重新悬浮^[28],所以湿地水体中的颗粒性有机物(particle organic carbon, POC)占总有机物的比例往往高于它淡水水体^[29~32]。因此,以可溶性有机碳(dissolved organic carbon, DOC)为基准的生态学研究^[19,33,34]不能有效揭示湿地生态系统中浮游病毒与有机物的关系。迄今为止,对淡水湿地中浮游病毒生态分布的研究相对较少,而针对湿地中浮游病毒与有机物(包括 POC 和 DOC)关系的大规模研究更是未见报道。湖北省的湿地资源丰富,本试验选择了湖北省内的 15 个不同营养水平的河流与湖泊湿地,对浮游病毒的生态分布及其与若干环境因子(特别是有机物)的关系开展了大规模的生态学研究,为研究淡水浮游病毒的分布规律和生态功能提供了依据。

1 材料与方法

1.1 水样的采集和现场试验

在 2006 年 3~7 月间,用有机玻璃采样器对表 1 所列的各采样点的表层水进行采集。取样的同时用水银温度计测定水温、25cm 塞氏盘测定透明度、Hanna HI98103 便携式 pH 计测 pH 值。

1.2 总氮、总磷和 COD 的测定

总氮采用过硫酸钾氧化—紫外分光光度法测定;总磷采用钼锑分光光度法进行测定;COD 用 Hanna HE99721 COD 测定仪测定。上述测量均在采样后的 24h 内完成。

1.3 浮游病毒丰度的测定

采用荧光显微计数对采集水样中的浮游病毒进行计数^[35]:先在 10ml 样品中加入粗制的 DNA 酶和 RNA 酶至终浓度分别为 $1\mu\text{g}\cdot\text{ml}^{-1}$,室温消化 30min 以去除游离核酸(包括细胞碎片中的核酸残片和类病毒),然后用 $0.22\mu\text{m}$ 的醋酸纤维滤膜过滤 1 次,以去除大的细胞颗粒和杂质,在透过液中加入终浓度为 0.25% 的 SYBR Green-I 染料(该染料特异性的对核酸进行染色),遮光染色 15min,接着用 $0.02\mu\text{m}$ 的 Anodis 氧化铝滤膜过滤,然后将 5ml 抗褪色剂滤过此滤膜,待滤膜干燥后直接置于 Leica DMR 荧光显微镜下计数,每个样品计数 5 次后取平均值。

1.4 活菌数的测定

采用平板菌落计数法在牛肉膏蛋白胨平板上计数。

1.5 叶绿素 a 浓度的测定

采样后 12h 内,采用 90% 丙酮抽提法测定叶绿素 a 浓度^[36],用岛津 UV2401 分光光度计测量吸光值。根

据测得的叶绿素 a、总磷、总氮、COD 浓度及水体透明度,采用 TLI 综合营养指数法^[37] 计算和划分各采样点的营养水平。

表 1 采样点的分布

Table 1 Sampling sites

样点 Sampling sites	位置 Position		湿地面积 Area (km ²)	采样时间 Sampling time
	经度 Longitude	纬度 Latitude		
涨渡湖 1 Zhangdu lake 1	114°42.79'E	30°38.43'N	40	2006-06-28-13:00
涨渡湖 2 Zhangdu lake 2	114°41.88'E	30°39.88'N		2006-06-28-15:00
洪湖 1 Honghu lake 1	113°22.04'E	29°49.00'N	348	2006-03-04-10:40
洪湖 2 Honghu lake 2	113°22.00'E	29°51.00'N		2006-03-04-15:50
洪湖 3 Honghu lake 3	113°19.01'E	29°47.03'N		2006-03-04-17:40
网湖 1 Wanghu lake 1	115°18.86'E	29°52.00'N	100	2006-03-20-10:30
网湖 2 Wanghu lake 2	115°21.32'E	29°51.47'N		2006-03-20-15:00
牛巢湖 Niuchao lake	114°24.88'E	30°34.00'N	4.5	2006-07-05-8:35
郭郑湖 Guozhen lake	114°22.65'E	30°34.80'N	12.2	2006-07-05-9:45
沙湖 Shahu lake	114°34.07'E	30°19.79'N	3.5	2006-07-05-10:00
南湖 Nanhu lake	114°21.95'E	30°30.07'N	8	2006-07-05-10:30
三角湖 Sanjiao lake	114°9.78'E	30°31.35'N	1.8	2006-07-15-9:00
北太子湖 Beitaize lake	114°11.27'E	30°18.31'N	6	2006-07-15-9:30
墨水湖 Moshui lake	114°12.56'E	30°32.27'N	3.4	2006-07-15-10:20
汉江武汉段岸边 Hanjiang river	114°13.09'E	30°34.57'N		2006-07-15-10:45
长江武汉段岸边 Changjiang river	114°17.24'E	30°32.88'N		2006-07-15-11:20
滑石冲水库 Huashichong reserveir	114°10.89'E	31°07.55'N	30	2006-05-29-10:30
汤逊湖 Tangxun lake	114°22.51'E	30°25.40'N	33.6	2006-07-20-11:00
梁子湖渔场 Liangzi fishery	114°27.48'E	30°14.26'N	20.3	2006-07-20-9:40

1.6 统计分析

采用 SPSS 12.0 的 Spearman 相关性分析工具和线性回归分析工具。

2 结果和分析

所有测得的数据都显示在表 2 中,数据的相关分析分 3 组进行(详见表 3,其中:组 1、所有被调查的湿地;组 2、被调查的中营养湿地;组 3、被调查的富营养湿地)。相关分析表明:在所有的 3 组中,水温均与浮游病毒丰度显著相关($P < 0.05$),其中组 1 和组 2 达到极显著相关($P < 0.01$)。组 1 和组 3 的 COD 与浮游病毒丰度极显著相关($P < 0.01$)。组 1 和组 3 的活菌数与浮游病毒丰度显著相关($P < 0.05$)。叶绿素 a 浓度在第 1 组中与浮游病毒丰度显著相关($P < 0.05$),TLI 营养指数在第 1 组中与浮游病毒丰度极显著相关($P < 0.01$)。而总氮、总磷、透明度和 pH 则与浮游病毒丰度无明显的相关性($P > 0.05$)。

根据表 3 的分析结果,以全部 19 个样点的数据为基础,分别建立了 COD、水温(T)、活菌数(B)、叶绿素 a 浓度及 TLI 营养等级与浮游病毒丰度(V)之间的回归方程:

$$\text{浮游病毒丰度}(V) \text{和 COD 浓度} \quad V(\text{VLPs} \cdot \text{ml}^{-1}) = 1.41 \times 10^5 \times \text{COD}(\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}) + 10^6 \quad r^2 = 0.614$$

$$\text{浮游病毒丰度}(V) \text{和水温}(T) \quad V(\text{VLPs} \cdot \text{ml}^{-1}) = 1.97 \times 10^5 \times T(^{\circ}\text{C}) - 4.01 \times 10^5 \quad r^2 = 0.462$$

$$\text{浮游病毒丰度}(V) \text{与活菌数}(B) \quad V(\text{VLPs} \cdot \text{ml}^{-1}) = 62.89 \times B(\text{CFU} \cdot \text{ml}^{-1}) + 2 \times 10^6 \quad r^2 = 0.415$$

$$\text{浮游病毒丰度}(V) \text{与叶绿素 a 浓度}(\text{Chla}) \quad V(\text{VLPs} \cdot \text{ml}^{-1}) = 6.5 \times 10^4 \times \text{Chla}(\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}) + 3.10 \times 10^6 \quad r^2 = 0.353$$

表 2 理化指标、叶绿素 a 浓度、活菌数、病毒丰度及 TLI 营养指数

Table 2 Environmental factors, chlorophyll a concentration, bacteria number, viroplankton concentration and TLI index

样点 Sampling sites	总氮 TN (mg·L ⁻¹)	总磷 TP (mg·L ⁻¹)	COD (mg·L ⁻¹)	pH	活菌数 Bacteria number (CFU·mL ⁻¹)	水温 Water temperature (°C)	透明度 SD (cm)	叶绿素 a Chl a (μg·L ⁻¹)	病毒丰度 Viroplankton concentration (VLPs·m ⁻¹)	TLI(Σ)
涨渡湖 1	0.67	0.027	13	8.4	39000	30.9	68	6.14	4300000	50.48 ^a
涨渡湖 2	0.50	0.032	25	9.7	10000	31.1	56	1.62	2600000	49.99 ^b
洪湖 1	0.32	0.032	10	8.0	23500	8.8	50	8.60	120000	49.06 ^b
洪湖 2	0.26	0.031	5	8.0	23000	8.9	60	16.40	590000	46.22 ^b
洪湖 3	0.17	0.023	6	7.7	31000	9.0	60	5.70	210000	41.74 ^b
网湖 1	0.30	0.050	19	8.0	23000	11.1	100	11.60	3400000	51.59 ^a
网湖 2	0.21	0.072	26	8.1	45000	11.1	100	11.30	5400000	52.78 ^a
牛巢湖	0.13	0.069	13	8.3	16000	30.7	75	14.34	5600000	56.07 ^a
郭郑湖	0.23	0.049	24	8.8	25000	31.6	52	45.41	6200000	57.73 ^a
沙湖	0.68	0.130	46	8.2	100000	32.8	15	62.44	9900000	72.61 ^a
南湖	1.28	0.240	32	7.6	16000	32.5	30	80.71	4800000	73.38 ^a
三角湖	0.28	0.020	26	7.3	19000	32.8	65	0.49	4800000	42.95 ^b
北太子湖	0.39	0.033	29	7.9	39000	32.5	40	38.50	6700000	59.84 ^a
墨水湖	0.76	0.045	52	8.4	100000	32.0	32	78.33	8900000	68.56 ^a
汉江武汉段	0.55	0.029	64	7.2	31000	29.4	18	17.77	6700000	64.97 ^a
长江武汉段	0.69	0.040	11	7.7	19000	27.3	15	8.34	3500000	57.02 ^a
滑石冲水库	0.18	0.012	13	7.5	36000	24.3	300	1.11	640000	33.45 ^b
汤逊湖	0.67	0.023	30	7.5	93500	31.7	160	5.90	6700000	50.87 ^a
梁子湖渔场	0.37	0.019	28	8.9	66500	32.2	50	11.80	5600000	53.75 ^a

a: 富营养 eutrophic; b: 中营养 mesotrophic

表 3 浮游病毒丰度与若干环境因子的相关性分析

Table 3 Correlation between viroplankton concentration and environmental factors

项目 Item	浮游病毒丰度 viroplankton concentration								
	组 1: 所有被调查的湿地 Group 1: all of the sampled wetlands			组 2: 被调查的中营养湿地 Group 2: mesotrophic wetlands			组 3: 被调查的富营养湿地 Group 3: eutrophic wetlands		
	Spearman 相关系数 coefficient	<i>P</i>	<i>N</i>	Spearman 相关系数 coefficient	<i>P</i>	<i>N</i>	Spearman 相关系数 coefficient	<i>P</i>	<i>N</i>
活菌数 Bacteria number	0.545 ^a	0.016	19	-0.543	0.266	6	0.660 ^a	0.014	13
叶绿素 a Chl a	0.574 ^a	0.010	19	-0.771	0.072	6	0.462	0.112	13
COD	0.836 ^b	0.000	19	0.771	0.072	6	0.749 ^b	0.003	13
总磷 TP	0.294	0.216	19	-0.377	0.461	6	-0.094	0.794	13
总氮 TN	0.402	0.088	19	0.257	0.623	6	0.158	0.606	13
透明度 SD	-0.329	0.169	19	0.522	0.288	6	-0.266	0.379	13
水温 Water temperature	0.707 ^b	0.001	19	0.943 ^b	0.005	6	0.596 ^a	0.031	13
pH	0.111	0.698	19	-0.371	0.538	6	0.050	0.936	13
TLI(Σ)	0.757 ^b	0.000	19	-0.029	0.957	6	0.490	0.089	13

a: 显著相关 Significant correlation; b: 极显著相关 Highly significant correlation; *N*: 样本数量 Sample number

上述回归分析表明,在本次调查的范围内,COD 是影响浮游病毒丰度的最主要因素(其波动能够解释 61.4% 的浮游病毒丰度的变化),其后依次为水温(46.2%)、活菌数(41.5%)和叶绿素 a 浓度(35.3%),其它

单项理化因子则不相关。需要说明的是,由于 TLI 营养指数为复合指标,其计算过程中包括了 COD,所以 TLI 营养指数与浮游病毒丰度之间较高的相关性主要还是由 COD 所贡献的,故无需重复分析。

3 讨论

通过对来源于 15 个淡水湿地的调查数据进行分析,发现总体上活菌数和叶绿素 a 浓度均与浮游病毒的丰度显著相关($P < 0.05$),验证了噬菌体和浮游藻类病毒均是淡水湿地中浮游病毒的主要成员^[2,15,18,38],但我们还注意到,浮游病毒丰度与叶绿素 a 浓度的回归方程的确定系数(coefficient of determination, 即 r^2) 低于浮游病毒丰度与活菌数的确定系数,而在富营养水体中,浮游病毒的丰度更是只与活菌数显著相关,而与叶绿素 a 浓度无显著性相关,说明噬菌体(而不是浮游植物病毒)是富营养化的淡水湿地中浮游病毒的优势种类,这与裴达等对富营养化水体的周年监测结果是吻合的^[13]。类似的研究结果在富营养化的海水也有报道,白晓歌等人对长江口及近海区域浮游病毒的研究也发现尽管浮游病毒与叶绿素 a 浓度具有显著的相关性(说明这两者之间有一定关联),但其确定系数也较低(说明其它因素对浮游病毒的影响更为显著)^[12],而造成这一现象的原因,很可能是因为在富营养化水体中浮游藻类通过光合作用大量积累有机物,为浮游细菌的繁殖提供了丰富的碳源(即有机物),而快速繁殖的浮游细菌往往更容易被病毒所裂解^[39]。

浮游病毒是海洋中有机物循环过程的重要成员^[8],但淡水浮游病毒与有机物循环的关系却尚未见诸报道,而本次研究则发现 15 个淡水湿地中,浮游病毒的丰度与 COD 浓度呈极显著相关性($P = 0$),说明有机物(包括 POC 和 DOC)是影响淡水湿地中浮游病毒空间分布的主要因素。但是,考虑到浮游细菌的生物量被作为 POC 计入了 COD,加上浮游病毒的丰度与活菌数具有显著的相关性($P = 0.016$),我们似乎有理由推测浮游病毒的丰度实际上是由这些被计入 COD 的浮游细菌的生物量决定的,实际上本次试验的结果可以从两方面来否定这一判断:

①浮游病毒与 COD 之间的相关性($P = 0$)要高于浮游病毒与活菌数之间的相关性($P = 0.016$),回归分析也表明,COD 可以解释 61.4% 的病毒丰度的变化,而活菌数只能解释 41.5% 的病毒丰度的变化,也就是说,有机物与浮游病毒的关系更加密切,是决定浮游病毒空间分布的主要原因;

②COD 与活菌数之间的相关性较弱($P = 0.066$),活菌数与 COD 浓度之间的回归方程为:活菌数($\text{CFU} \cdot \text{ml}^{-1}$) = $946.49 \times \text{COD}(\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}) + 1.6 \times 10^4$ ($r^2 = 0.266$),即活菌数的变化只能够解释 26.6% 的 COD 变化,说明湿地中有机物的来源是多方面的,浮游细菌的生物量只是其众多来源中的一个(而且所占的比例也非常有限),外界营养物质的输入^[27]、风力对底泥的搅动^[28]都会明显改变湿地水体中有机物的构成。综上所述,本次试验发现有机物浓度是决定淡水湿地中浮游病毒空间分布的主导因素,参照海洋中浮游病毒参与有机物循环的理论,我们有理由推测浮游病毒不但参与了淡水湿地的有机物循环,而且还可能发挥着较为重要的作用。

除了 COD 外,本次研究也表明,水温与浮游病毒丰度也有着明显的相关性,根据病毒的丰度和温度得出的回归分析也表明水温可以解释 46.2% 的浮游病毒丰度的变化,这一结果与以往报道有相似之处^[24,40],而造成这一现象的原因,则可能是由于水温通过改变宿主的生长状态而影响浮游病毒的增殖^[39]。由于水温的变化具有明显的季节性特征,所以水温很可能是决定浮游病毒时间分布的重要因素。

综上所述,本次研究表明有机物浓度和水温分别是决定浮游病毒空间和时间分布的最主要因素,但宿主(包括浮游细菌和浮游植物)浓度的影响也是不能忽略的。因此建立了浮游病毒丰度随 COD 浓度、水温、活菌数及叶绿素 a 浓度变化的回归方程:浮游病毒丰度($\text{VLPs} \cdot \text{ml}^{-1}$) = $6.52 \times 10^4 \times \text{COD}(\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}) + 1.01 \times 10^5 \times \text{水温}(\text{°C}) + 29.04 \times \text{活菌数}(\text{CFU} \cdot \text{ml}^{-1}) + 1.72 \times 10^4 \times \text{叶绿素 a 浓度}(\mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}) - 1.15 \times 10^6$, $r^2 = 0.807$ 。

References:

- [1] Zhao Y J, Shi Z L. Viruses and virus like particle esofeukaryotic algae. *Virologica Sinica*, 1996, 11(2): 93 - 100.
- [2] Liu Y M, Zhang Q Y. Detection of the Genome Size of Virioplankton from Donghu Lake by Pulsed Field Gel Electrophoresis. *Wuhan Univ. (Nat. Sci. Ed.)*, 2005, 51(s2): 238 - 240.

- [3] Zhang Q Y. Virioplankton. *Acta Hydrobiologica Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002, 26(6) : 691 — 696.
- [4] Paul J H, Rose J B, Jiang S C, *et al.* Distribution of Viral Abundance in the Reef Environment of Key Largo, Florida. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59: 718 — 724.
- [5] Kepner R L, Wharton R A, Suttle C A. Viruses in Antarctic lakes. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43: 1754 — 1761.
- [6] Liu Y M, Zhang Q Y, Yuan X P. Studies on abundance and morphological diversity of virioplankton in the Donghu Lake, WuHan. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2005, 29(1) : 1 — 6.
- [7] Brussaard C P. Viral control of phytoplankton populations — a review. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2004, 51: 125 — 138.
- [8] Suttle C A. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, 1990, 347: 467 — 469.
- [9] Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399: 541 — 548.
- [10] Weinbauer M G, Rassoulzadegan F. Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environmental Microbiology*, 2004, 6: 1 — 11.
- [11] Tucker S, Pollard P. Identification of cyanophage Ma-LBP and infection of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* from an Australian subtropical lake by the virus. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71: 629 — 635.
- [12] Bai X G, Wang M, Ma J J. Virioplankton Abundance in winter and spring in Changjiang River estuary by Fluorescence Microscope Counting. *Oecologia Et Limnologia Sinica*, 2007, 38(4) : 368 — 372.
- [13] Pei D, Cheng K, Ding Y, *et al.* The relationship between virioplankton and phytoplankton in eutrophication water bodies. *China Environmental Science*, 2007, 27(6) : 826 — 829.
- [14] Weinbauer M G, Fuks D, Peduzzi P. Distribution of Viruses and Dissolved DNA Along a Coastal Trophic Gradient in the Northern Adriatic Sea. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, 59: 4074 — 4082.
- [15] Liu Y M, Zhang Q Y, Yuan X P, *et al.* Seasonal variation of virioplankton in a eutrophic shallow lake. *Hydrobiologia*, 2006, 560: 323 — 334.
- [16] Bettarel Y, Sime-Ngando T, Amblard C, *et al.* Virioplankton and microbial communities in aquatic systems: a seasonal study in two lakes of differing trophic. *Freshwater Biology*, 2003, 48: 810 — 822.
- [17] Peduzzi P, Schiemer F. Bacteria and viruses in the water column of tropical freshwater reservoirs. *Environmental Microbiology*, 2004, 6: 707 — 715.
- [18] Vrede K, Stensdotter U, Lindstrom E S. Viral and bacterioplankton dynamics in two lakes with different humic contents. *Microbial Ecology*, 2003, 46: 406 — 415.
- [19] Maranger R, Bird D F. Viral Abundance in Aquatic Systems — a Comparison between Marine and Fresh-Waters. *Marine Ecology-Progress Series*, 1995, 121: 217 — 226.
- [20] Leff A L, Laura G, Lemke M J, *et al.* Abundance of planktonic virus-like particles in Lake Erie subsurface waters. *Ohio Journal of Science*, 1999, 99: 16 — 18.
- [21] Tapper M A, Hicks R E. Temperate viruses and lysogeny in Lake Superior bacterioplankton. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43: 95 — 103.
- [22] Bettarel Y, Bouvy M, Dumont C, *et al.* Virus-bacterium interactions in water and sediment of West African inland aquatic systems. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72: 5274 — 5282.
- [23] Hofer J S, Sommaruga R. Seasonal dynamics of viruses in an alpine lake: importance of filamentous forms. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 26: 1 — 11.
- [24] Ram A S, Boucher D, Sime-Ngando T, *et al.* Phage bacteriolysis, protistan bacterivory potential, and bacterial production in a freshwater reservoir: Coupling with temperature. *Microbial Ecology*, 2005, 50: 64 — 72.
- [25] Corinaldesi C, Crevatin E, Del Negro P, *et al.* Large-scale spatial distribution of virioplankton in the Adriatic Sea: Testing the trophic state control hypothesis. *Applied and Environmental Microbiology*, 2003, 69: 2664 — 2673.
- [26] Zhu Z Q, Shi D L, Pu Y H, *et al.* Type Area and Distribution Of Wetland. In: Tuo D Z, Liu S X eds. *Wetland In Hubei, Hubei*: Hubei Scientific & Technological Press, 2006. 11 — 20.
- [27] Wetzel RC, Corners H, Manny B. changes in particulate and dissolved organic carbon and nitrogen in a hardwater stream. *Archives Hydrobiology*, 1977, 80: 20.
- [28] Carrie H, Aldridge F J, Schelske C L. Wind influences phytoplankton biomass and composition in a shallow, productive lake. *Limnology Oceanography*, 1993, 38: 1179 — 1192.
- [29] Briggs S V, Maher M T, Tongway D J. Dissolved and particulate organic carbon in two wetlands in southwestern New South Wales, Australia. *Hydrobiologia*, 1993, 264: 13 — 19.
- [30] Binhe G, Claire L, Schelske. Extreme ^{13}C enrichments in a shallow hypereutrophic lake: Implications for carbon cycling. *Limnology Oceanography*, 2004, 49: 1152 — 1159.
- [31] Liu X, Xiao Q, Xie P, *et al.* Seasonal changes of dissolved and particulate organic carbon in Donghu Lake, China. *Chinese Journal of Oceanology*

- and Limnology, 2000, 18: 372 – 377.
- [32] Dunalska J, Gomiak D, Teodorowicz M, *et al.* Seasonal Distribution of Dissolved and Particulate Organic Carbon in the Water Column of a Meromictic Lake. Polish Journal of Environmental Studies, 2004, 13: 375 – 379.
- [33] Laybourn-Parry J, Hofer JS, Sommaruga R. Viruses in the plankton of freshwater and saline Antarctic lakes. Freshwater Biology, 2001, 46: 1279 – 1287.
- [34] Anesio A M, Hollas C, Graneli W, *et al.* Influence of humic substances on bacterial and viral dynamics in freshwaters. Applied and Environmental Microbiology, 2004, 70: 4848 – 4854.
- [35] Noble R T, Fuhrman J A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. Aquatic Microbial Ecology, 1998, 14: 113 – 118.
- [36] Eley J H. Effect of carbon dioxide concentration on pigmentation in the blue-green alga *Anacystis nidulans*. Plant & Cell Physiology, 1971, 12: 311 – 316.
- [37] Wang M C, Liu X Q, Zhang J H. Evaluate method and classification standard on lake eutrophication. Environmental Monitoring in China, 2002, 18: 47 – 49.
- [38] Jiao N Z, Zhao Y L, Luo T W, *et al.* Natural and anthropogenic forcing on the dynamics of virioplankton in the Yangtze River Estuary. Journal of the Marine.
- [39] Chibani-Chennoufi S, Bruttin A, Dillmann ML. Phage-host interaction: an ecological perspective. J Bacteriology, 2004, 186: 3677 – 3686.
- [40] Auguet J C, Montanie H, Delmas D, *et al.* Dynamic of virioplankton abundance and its environmental control in the Charente Estuary (France). Microbial Ecology, 2005, 50: 337 – 349.

参考文献:

- [1] 赵以军,石正丽. 真核藻类的病毒和病毒类粒子(VLPs). 中国病毒学, 1996, 11(2): 93 ~ 100.
- [2] 刘艳鸣,张奇亚. 利用脉冲场凝胶电泳测定东湖浮游病毒基因组的大小. 武汉大学学报(理学版), 2005, 51(s2): 238 ~ 240.
- [3] 张奇亚. 浮游病毒. 水生生物学报, 2002, 26(6): 691 ~ 696.
- [6] 刘艳鸣,张奇亚,袁秀平. 武汉东湖浮游病毒的丰度及多样性. 水生生物学报, 2005, 29(1): 1 ~ 6.
- [12] 白晓歌,汪岷,马晶晶,等. 冬季和春季长江口及其近海水域浮游病毒丰度的分析. 海洋与湖沼, 2007, 38(4): 368 ~ 372.
- [13] 裴达,程凯,丁奕等. 富营养化水体中浮游病毒与浮游植物生长的关系. 中国环境科学, 2007, 27(6): 826 ~ 829.
- [26] 朱兆泉,石道良,蒲云海,刘胜祥,湿地类型,分布和面积. 见: 庾德政,刘胜祥主编. 湖北湿地. 湖北: 湖北科学技术出版社, 2006. 11 ~ 20.
- [37] 王明翠,刘雪芹,张建辉,湖泊富营养化评价方法及分级标准. 中国环境监测, 2002, 18: 47 ~ 49.