

不同光、温条件下野生宿主对噬藻体 PP 的光修复率

周起超,周 飞,廖明军,赵以军,程 凯*

(华中师范大学城市水环境生态学湖北省重点实验室,武汉 430079)

摘要:研究了 1 株野生宿主藻对 UV-B 损伤的噬藻体 PP 的光修复率,结果显示该野生宿主的光修复率显著高于实验室培养的坑形席藻(*Phormidium foveolarum* IU427)和鲍氏织线藻(*Plectonema boryanum* IU594)。不同理化条件(光质、光强、水温)下该野生宿主对经 UV-B 损伤的噬藻体 PP 光修复情况,结果表明:野生宿主的光修复率与 UV-A 强度、可见光强度、水温之间均呈显著正相关($P < 0.05$);可见光所驱动的光修复能力明显高于 UV-A 所驱动的光修复,且修复率会在可见光强达到 $160 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时接近饱和。说明,自然条件下浅水湖泊中可见光介导的宿主光修复作用占主导地位,由于受水温和透明度的双重影响,野生宿主在秋季的修复能力最强,而在冬季的修复能力最弱。

关键词:噬藻体;野生宿主;光修复;UV-A;水温

The photoreactivation ratio of cyanophage PP in wild host under different light or temperature conditions

ZHOU Qichao, ZHOU Fei, LIAO Mingjun, ZHAO Yijun, CHENG Kai*

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

Abstract: The photoreactivation ratio of cyanophage PP in its wild host was studied. The results indicate that the photoreactivation ratio in wild host was significantly higher than those of cultured hosts (*Phormidium foveolarum* IU427 and *Plectonema boryanum* IU594). Besides, the influences of ecological factors, including light quality, light intensity and water temperature, on the photoreaction ratio in wild host were also studied. The results indicate that the photoreactivation ratio was positively correlated with UV-A intensity, visible light intensity and water temperature ($P < 0.05$). Moreover, the photoreactivation ratio caused by visible light was significantly higher than that caused by UV-A, and the photoreactivation ratio could approach its maximum when the visible light intensity reached $160 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Our results suggest that visible light may be the dominant power for photoreactivation in shallow lakes, and the photoreactivation ability of wild host may be weakest in winter and strongest in autumn as far as the combined effect of water temperature and transparency was concerned.

Key Words: cyanophage; wild host; photoreactivation; UV-A; water temperature

浮游病毒(Virioplankton)指漂浮于水体中的病毒,其在控制宿主数量、影响宿主的种群结构、影响生物地球化学循环以及介导基因传递共同演化等方面发挥着重要作用^[1-7]。噬藻体(即原核藻病毒)是浮游病毒的重要成员,其受到广泛关注的原因是:通过裂解聚球藻(*Synechococcus*)和原绿球藻(*Prochlorococcus*)而影响海洋的初级生产力^[1-3];通过裂解水华蓝藻而影响淡水水华的消长^[8-9]。噬藻体 PP 是本实验室在国内率先分离出的淡水噬藻体^[10],有证据表明噬藻体 PP 类的病毒广泛分布于富营养化的淡水体中,且效价较高,具有重要的生态功能^[11]。

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30670088);湖北省科技攻关资助项目(2006AA305A04);武汉市科技攻关计划资助项目(200761023419);国家海洋局公益性资助项目(200705014)

收稿日期:2009-01-23; **修订日期:**2009-05-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengkaicn@163.com

浮游病毒之所以具有重要生态功能的原因之一就是其巨大的种群数量,其在水体中的浓度可以高达 10^5 — 10^7 VLPs·mL⁻¹ (VLPs, Viral Like Particles, 病毒样粒子)^[5],而日光中的紫外光则是引起表层水体中浮游病毒(特别是噬藻体)快速失活的最主要因素:在表层水体中,日光对海洋浮游病毒的日失活率为 30%—90%^[12-13],对淡水噬藻体 PP 的日失活率也可高达 58.86%—88.60%^[14]。尽管日光对浮游病毒的失活作用明显而迅速,但表层水体中高浓度浮游病毒的存在也同样是无可争辩的事实^[5],目前,对这一矛盾现象的主要解释就是宿主介导的光修复能够有效恢复紫外损伤的浮游病毒的活性,其中对海洋浮游病毒的光修复率可以高达 60%^[12-13],实验室培养的鲍氏织线藻(*Plectonema boryanum* IU594)对失活的淡水噬藻体 PP 的光修复率也可以达到 61.4%^[15],显然,如此高的光修复率对于浮游病毒种群的维持是非常有利的,正因为如此,准确评估宿主介导的光修复率对于清楚认识浮游病毒(包括其具体成员)的种群消长机制乃至定量评价其生态功能均具有重要意义^[1]。

尽管前期研究已足以证明鲍氏织线藻能有效修复紫外损伤的噬藻体^[14-15],但这些研究仍不足以准确评估自然条件下的实际光修复率,主要原因是:上述研究均是以实验室宿主(即鲍氏织线藻)为研究对象,而缺少对野生宿主的光修复能力研究,特别是,本实验室已发现噬藻体 PP 感染野生宿主的吸附系数、潜伏期和释放量均明显不同于感染鲍氏织线藻所得的数据^[16];自然条件下的宿主的光修复能力很可能会受到环境因素(如光照和温度)的影响,而目前尚未研究自然环境因素的改变对藻类光修复能力的影响,如不同季节条件下宿主藻的光修复能力变化情况等;尽管理论上 UV-A 和可见光均能够激发宿主的光修复^[17-19],但以往的研究仅为日光灯光照条件下的光修复率,而缺少对日光中可见光与 UV-A 所驱动的光修复率的测定与比较。因此,本文对比了野生宿主与实验室宿主的光修复能力,研究了不同水温、光质(UV-A 或可见光)、光强条件下野生宿主对紫外损伤的噬藻体 PP 的光修复能力,以推测自然条件下影响野生宿主对紫外损伤病毒的光修复能力的主要原因及其关键参数,为科学解释噬藻体 PP 效价的季节性波动和评价噬藻体 PP 的生态功能积累了有用的数据。

1 材料与方法

1.1 材料

(1)噬藻体 PP 是本实验室从本地分离得到,保存于 4℃ 冰箱^[10];野生宿主分离自武汉东湖的庙湖(30°31.60' N, 114°22.15' E),采用改良湖水培养基培养,经 16SrDNA 鉴定为席藻;实验室宿主鲍氏织线藻(*P. boryanum* IU594)和坑形席藻(*Phormidium foveolarum* IU427)均来自中国科学院水生生物研究所,分别用 AA 培养基和 BG11 培养基培养。上述藻类培养至对数期使用,培养条件均为:28℃,光照强度为 $30\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (YZ20RR32, 20W, 南京),光暗比为 16:8。

(2)改良湖水培养基配方为 从庙湖采样点取湖水 1L,3 层纱布过滤,以 AA 培养基 N:P 比加入 KNO₃ (N 284.16mg/L)和 K₂HPO₄ (P 80.17 mg/L)至原水样 121℃ 灭菌 30min。

(3)仪器 照度计(SOLAR LIGHT PMA2100, 美国);UV-B 灯管(BLE-1T158, 312nm, 15W, 美国);UV-A 灯管(F15T8BL, 365nm, 15W, 美国);作为可见光光源的日光灯灯管(南京 YZ20RR32, 20W);聚乙烯塑料膜(其对 UV-B 和 UV-A 的削减率分别为 9% 和 5%);防紫外的 3M 膜(其对日光中 UV-B 和 UV-A 的削减率均大于 99%,对日光中可见光的透过率大于 70%)。

1.2 方法步骤

1.2.1 噬藻体 PP 的损伤

将 15W 人工紫外 UV-B 灯架在离桌面 30cm 处;将制备好的噬藻体(已知效价,即原效价)分装在 3 个直径为 7cm 的平皿中(每平皿 5ml,液面高度为 0.13cm),并列置于紫外灯的正下方用 5 层聚乙烯塑料膜覆盖;打开紫外灯照射 60min,此时,液面表层的 UV-B 强度经测定为 $2.21\mu\text{W}\cdot\text{cm}^{-2}$;60min 后关闭紫外灯,将样品回收收到 1.5mL EP 管中 4℃ 冰箱保存备用。

1.2.2 野生席藻、鲍氏织线藻和坑形席藻修复能力比较

采用双层平板法^[15]:红光条件下(波长大于 610 nm,避免光修复)分别将 1mL 藻(分别为野生席藻、鲍氏

织线藻和坑形席藻)与相应培养基混合倒第一层平板;之后将损伤的噬藻体悬液取 0.1 mL 加入 0.9 mL 液体 AA 培养基中,逐级稀释 10^6 ,从中各取 0.1 mL 分别与 0.9 mL 离心浓缩的(8000r/min,10min)不同宿主进行感染,1h 后离心(8000r/min,10min)去除未吸附的病毒以免造成假阳性,再以该 1 mL 藻-噬藻体混合液加浓缩的藻 2 mL 及上层培养基 3 mL 倒双层平板的第二层至其凝固。将上述平板置于 $30 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 可见光,28℃ 下培养 4h 后转入红光下 28℃ 培养 20h,再计数空斑。另设一个全程红光培养的对照组,各组均设 3 个平行。

1.2.3 不同 UV-A 强度对野生席藻光修复能力的影响

双层平板法同上,将凝固的双层平板放置 UV-A 灯管下,通过调整距离形成不同光照强度,测得的 UV-A 强度分别为 0.028、0.356、1.880、2.638 $\text{mW} \cdot \text{cm}^{-2}$,温度均为 28℃。在 UV-A 下培养修复 4h 后转入红光 28℃ 培养 20h,计数形成的空斑。另设一个红光对照组,各组均设 3 个平行。

1.2.4 不同可见光强度对野生席藻光修复能力的影响

双层平板法同上,将凝固的双层平板分别至于不同可见光(日光灯)光照强度下,光照强度设置为 5、30、80 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 160 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,温度均为 28℃,培养 4h 后转入红光下培养。此外,设置一组日光可见光的修复,即将一组平板放置在日光下修复(平板用 3M 膜覆盖以滤掉太阳中紫外部分),通过水浴锅控制温度在 28℃,修复时间为 11:00 至 15:00(期间日光光强的波动范围为 343.1—800.0 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),之后转入室内红光 28℃ 下培养 20h。另设一个红光对照组,各组均设 3 个平行。

1.2.5 不同温度对野生席藻光修复能力的影响

双层平板法同上,将凝固的双层平板分别至于 7、20、25℃ 和 31℃ 下培养 4h(4 个温度分别代表 4 个季节武汉东湖的平均水温^[20]),光照强度为 30 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,后转入红光 28℃ 培养 20h 后计数空斑。另设一个红光对照组,各组均设 3 个平行。

1.2.6 光修复率的计算

光修复率 = (实验组噬藻体 PP 效价 - 红光对照组噬藻体 PP 效价) / (噬藻体 PP 原效价 - 红光对照组噬藻体 PP 效价) × 100%

1.2.7 统计分析

采用 GraphPad Prism 4.0 作图,采用 SPSS 13.0 的线性回归工具构建回归方程。

2 结果和分析

2.1 野生席藻、鲍氏织线藻和坑形席藻修复能力比较

从图 1 可见,野生席藻的光修复率均显著高于噬藻体 PP 的两种实验室宿主($P < 0.05$),其修复率分别为实验室培养的坑形席藻和鲍氏织线藻的 1.56 倍和 1.79 倍。

2.2 不同 UV-A 强度对野生席藻光修复能力的影响

从图 2 可以看出,UV-A 能够诱导野生席藻对 UV-B 损伤的噬藻体 PP 进行光修复作用,且光修复能力随 UV-A 强度上升而增加,但当 UV-A 强度低至 0.026 $\text{mW} \cdot \text{cm}^{-2}$ 时,几乎没有光修复作用。

由 SPSS13.0 得到的回归方程为:

$$R_r\% = 18.248 \times I_{\text{UV-A}} / 100 \quad (R^2 = 0.988, P < 0.001)$$

式中, $R_r\%$ 为光修复率, $I_{\text{UV-A}}$ 为 UV-A 强度(单位为 $\text{mW} \cdot \text{cm}^{-2}$)。该方程的有效范围为 $0.026 \text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2} \leq I_{\text{UV-A}} \leq 2.638 \text{ mW} \cdot \text{cm}^{-2}$ 。

2.3 不同可见光强度对野生席藻修复能力的影响

从图 3 可见可见光光照强度对野生席藻光修复能力具有显著影响。当光照强度从 5 $\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 增加到

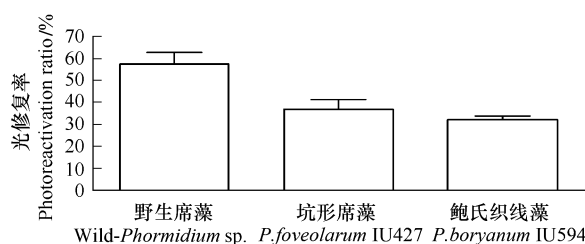


图 1 不同宿主的光修复率

Fig. 1 The photoreactivation ratio (Mean ± SE) by different host

$80\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,野生席藻光修复能力增加了 48.5%,但从 $80\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 到 $160\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光照强度增加一倍的条件下光修复率只增加了仅 4.4%,可见随光照强度进一步增强,野生席藻光修复能力将趋于稳定,特别是在高光强的日光可见光($343.1\text{—}800.0\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下,其光修复率(72.7%)还小于 $80\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 可见光条件下的光修复率(84.7%)。值得注意的是, $5\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的照度虽然很低(几乎晴朗白天所有时间日光可见光强度都大于该光强^[14]),但该光强下光修复率仍可达到 36.2%,说明一天中野生席藻利用日光进行光修复的时长较长。

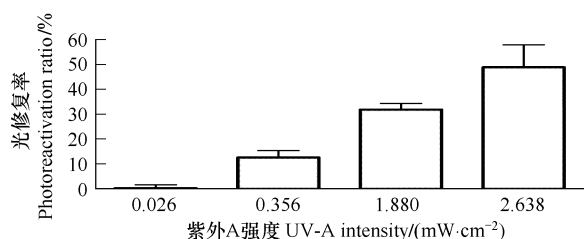


图2 UV-A 强度对野生席藻光修复能力的影响

Fig.2 Effect of UV-A intensity on the wild host's photoreactivation ratio (Mean $\pm$ SE)

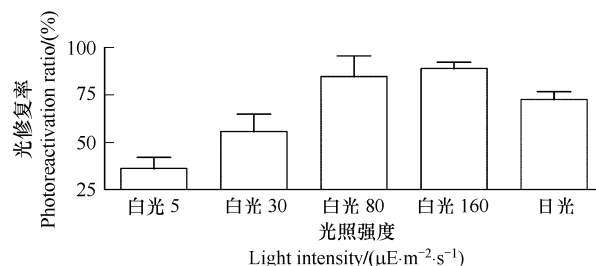


图3 可见光光照强度对野生席藻光修复能力的影响

Fig.3 Effect of visible light intensity on the wild host's photoreactivation ratio (Mean $\pm$ SE)

由 SPSS13.0 得到的回归方程为:

$$R_r\% = 18.129 \times \ln(I_{\text{可见光}})/100 \quad (R^2 = 0.994, P < 0.001)$$

式中, $R_r\%$ 为光修复率, $I_{\text{可见光}}$ 为可见光强度(单位为 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。该方程的有效范围为 $1\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1} \leq I_{\text{可见光}} \leq 249\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

2.4 温度对野生席藻修复能力的影响

从图 4 可以看出,温度对野生席藻光修复能力有显著影响。随温度升高,野生宿主的光修复能力显著上升,与 7℃ 相比,31℃ 时的光修复率上升了 44%,甚至 20℃ 与 25℃、25℃ 与 31℃ 之间的光修复能力也有极显著差异($P < 0.01$),说明温度对野生席藻的修复能力具有极强的影响。

由 SPSS13.0 得到的回归方程为:

$$R_r\% = T^{1.091}/100 \quad (R^2 = 0.991, P < 0.001)$$

式中, $R_r\%$ 为光修复率, T 为温度(℃)。该方程的有效范围为 $0^\circ\text{C} < T \leq 31^\circ\text{C}$ 。

3 讨论

本次研究表明野生席藻的修复能力显著高于实验室培养的坑形席藻(*P. foveolarum* IU427)和鲍氏织线藻(*P. boryanum* IU594),其在日光下的修复率可以高达 72.7%,这对于自然条件下噬藻体 PP 种群的维持是非常有利的。

根据 Cheng K 等人对武汉东湖四季的透明度,水面 UV-A、可见光光强^[15],结合张运林等人得到该湖 UV-A^[21]的衰减系数,可以推算^[22]武汉东湖各季节水下各深度的 UV-A 及可见光光强,再根据本研究得到的修复率与光照强度(包括 UV-A 和可见光)的回归模型,可分别预测武汉东湖四季由日光 UV-A 及可见光所驱动的修复能力(表 1)。

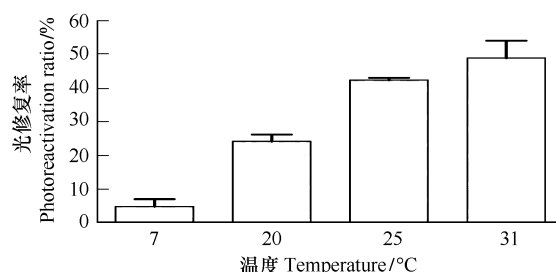


图4 温度对野生席藻光修复能力的影响

Fig.4 Effect of temperature on the wild host's photoreactivation ratio (Mean $\pm$ SE)

表 1 武汉东湖 UV-A 与可见光的修复能力预测

Table 1 The estimation of photoreactivation ratio by solar UV-A and visible light in Donghu Lake, Wuhan

季节 Season	透明度 ^[15] Transparence /m	UV-A			可见光 Visible light		
		水面最大光强 ^[15] Max intensity on water surface /($\text{mW} \cdot \text{cm}^{-2}$)	水面修复率 Repair ratio on water surface/%	5% 修复率水深 ^a Depth of 5% max repair ratio/m	水面最大光强 ^[15] Max intensity on water surface /($\mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	饱和修复深度 ^b Depth of saturated repair/m	5% 修复率水深 ^a Depth of 5% max repair ratio /m
春季 Spring	0.70	0.307	5.60	0.02	1350.0	1.23	3.02
夏季 Summer	0.47	0.985	17.97	0.24	1598.4	0.87	2.07
秋季 Autumn	0.42	0.459	8.38	0.08	1155.6	0.70	1.77
冬季 Winter	0.77	0.207	3.78	-0.05	914.4	1.17	3.13

a: 修复率能达到 5% 的水深; b: 能保持最高修复率的最大深度

由表 1 可得: 东湖四季实测 UV-A 强度处于本研究所设计范围内, 由于 UV-A 强度随水深而减小且 UV-A 介导的光修复率与其强度呈正相关 ($P < 0.01$), 所以 UV-A 介导的野生宿主的光修复作用也将随着水深而减小的, 即该湖四季 UV-A 介导的光修复作用最强值均在水面处, 但即便是在 UV-A 强度最大的夏季, 其表层水修复率也只达到 17.97%, 保持修复率为 5% 的深度也仅为 0.24m, 而到冬季, 即便是表层水中, UV-A 所介导的修复率也小于 5%。相比之下, 可见光所介导的修复能力则强得多, 四季平均而言, 可见光在水下 1m 范围内都可以达到或接近 100%, 保持修复率为 5% 的深度可达 2.5m (此深度已超过东湖的平均水深^[15, 22])。上述结果说明, 相对于日光中的 UV-A 而言, 由日光中可见光所驱动的光修复不但能力更强, 而且有效深度更深 (二者的差距在 10 倍以上), 是引起武汉东湖失活噬藻体修复的主要驱动力。需要注意的是, 在低纬度地区或高原地区 (如云南滇池) 由于紫外辐射相对较强, UV-A 所驱动的修复能力将增大, 而可见光由于超过了其饱和点, 所以表层水中由可见光驱动的修复能力的增大将不会比 UV-A 驱动的修复能力的增大更明显。

Cheng K 等人详细研究了实验室培养的鲍氏织线藻对武汉东湖各季节受紫外损伤的噬藻体的修复情况^[15], 尽管该研究中, 噬藻体的损伤是在自然条件下分四季完成的 (考虑到了不同季节紫外线的损伤能力是不同的), 但使用的宿主仍然是实验室培养的鲍氏织线藻 (而非野生宿主), 修复时设置的温度也固定为 28℃ (而没有考虑四季的温度变化)。由于本次试验发现野生宿主的修复能力为鲍氏织线藻修复能力的 1.79 倍, 且野生宿主的光修复率与温度有良好的正相关性 ($P < 0.01$), 因此, 可以 Cheng K 等人的测量结果为基础^[15], 结合水温与修复率的回归模型 (见 2.4, 温度系数的计算方法为用四季实测水温所对应的修复率除以 28℃ 时的修复率), 预测各季节野生宿主的最大光修复率。由于对表 1 的分析已表明可见光是光修复的主导驱动力, 同时为了方便比较, 本文仅计算可见光饱和修复深度内的由日光可见光驱动的光修复率, 其结果如表 2 所示。

表 2 武汉东湖光修复饱和区的野生宿主的最大光修复率预测值

Table 2 The estimation of max photoreactivation ratio by wild-host in the depth of saturated repair in Donghu Lake, Wuhan

季节 Season	水温 ^[15] Temperature /℃	温度系数 Temperature coefficient	宿主种类系数 Host coefficient	鲍氏织线藻的最大修复率 ^[15] Max photoreactivation ratio of <i>P. boryanum</i> IU594/%	野生宿主的最大修复率* Max photoreactivation ratio of wild-host/%
春季 Spring	20	0.69	1.79	43.3	53.5
夏季 Summer	31	1.12	1.79	16.2	32.5
秋季 Autumn	25	0.88	1.79	61.4	96.7
冬季 Winter	7	0.08	1.79	21.0	3.0

* 野生宿主的最大修复率 = 鲍氏织线藻的最大修复率 × 温度系数 × 宿主种类系数

由表 2 可见秋季可见光修复饱和区的最大光修复率预测值高达 96.7%, 这与秋季的浮游病毒多度达到最大的现象是吻合的^[23-24]。而造成这一现象的原因主要有两个: (1) 秋季时透明度最低 (表 1)^[15], UV-B 光强的水下削减加剧, 噬藻体 PP 的受损情况较轻, 比较容易被修复; (2) 秋季时水温较高, 修复能力较强。与此

相反,在冬季时的修复率预测值低至仅 3%,也是较高的透明度(导致较严重的损伤)和较低水温(导致修复率下降)协同作用的结果,这一结果也与难以在 11 月中旬后(水温低于 10℃)从武汉地区的自然水体中检测到噬藻体 PP 的现象是吻合的^[11]。

综上所述,野生宿主的光修复能力远大于实验室宿主,相对于日光 UV-A 而言,自然水体中由日光可见光所介导的光修复占主导地位,由于受水温和透明度的双重影响,野生宿主在秋季的修复能力最强,而在冬季的修复能力最弱。

References:

- [1] Wommack K E, Colwell R R. Viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64(1):69-114.
- [2] Proctor L M, Fuhrman J A. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 1990, 343(4):60-62.
- [3] Suttle C A, Chan A M, Cottrell M T. Infection of phytoplankton by viruses and reduction of primary productivity. *Nature*, 1990, 347(4):467-469.
- [4] Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399(6736):541-548.
- [5] Bergh O, Boersheim K Y, Bratbak G, Haldal M. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, 1989, 340(10):467-468.
- [6] Lindell D, Jaffe J D, Coleman M L, Futschik M E, Axmann I M, Rector T, Kettler G, Sullivan M B, Steen R, Hess W R, Church G M, Chisholm S W. Genome-wide expression dynamics of a marine virus and host reveal features of co-evolution. *Nature*, 2007, 449(6):83-86.
- [7] Zhang Q Y. Viroplankton. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2002, 26(6):691-696.
- [8] Yoshida T, Takashima Y, Tomaru Y, Shirai Y, Takao Y, Hiroishi S, Nagasaki K. Isolation and characterization of a cyanophage infecting the toxic cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology*, 2006, 72(2):1239-1247.
- [9] Hewson I, Oneil J M, Dennison W C. Virus-like particles associated with *Lyngbya majuscula* (Cyanophyta; Oscillatoriaceae) bloom decline in Moreton Bay, Australia. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 25:207-213.
- [10] Zhao Y J, Cheng K, Shi Z L, Guo Y X, Zhu H Y, Zhang J H, Liu Y D. The first report of the isolation and identification of cyanophage in P. R. China. *Progress Nature Science*, 2002, 12(9):923-927.
- [11] Guo Y X, Cheng K, Zhao Y J, Wang J, Wang C Y, Shi Z L, Liu Y D. The survey on ecological distribution and infectivity of cyanophage and other alage-lysing factors in fresh water. *China Environmental Science*, 2003, 23(2):167-170.
- [12] Wilhelm S W, Weinbauer M G, Suttle C A, Jeffrey W H. The role of sunlight in the removal and repair of viruses in the sea. *Limnology and Oceanography*, 1998, 43(4):586-592.
- [13] Weinbauer M G, Wilhelm S W, Suttle C A, Garza D R. Photoreactivation compensates for UV damage and restores infectivity to natural marine virus communities. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63(6):2200-2205.
- [14] Qiu T, Xu L, Cheng K, Xia Y H, Zhao Y J, Shi Z L. The Change in activity of cyanophage PP by UV and sunlight radiation. *Virologica Sinica*, 2004, 19(1):58-61.
- [15] Cheng K, Du X L, Zhao Y J, Zhang Y R, Lan S B, Shi Z L. Solar radiation-driven decay of cyanophage infectivity, and photoreactivation of the cyanophage by host cyanobacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 2007, 48(1):13-18.
- [16] Jiang H, Cheng K, Xiao C Q, Zhang Y H, Zhao Y J, Zhao J. The relationship between cyanophage PP and its wild host (filamentous cyanobacteria): adsorption rate, latent period and burst size. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7):2911-2915.
- [17] Shaffer J J, Jacobsen L M, Schrader J O, Lee K W, Martin E L, Kokjohn T A. Characterization of *Pseudomonas aeruginosa* Bacteriophage UNL-1, a bacterial virus with a novel UV-A-inducible DNA damage reactivation phenotype. *Applied and Environmental Microbiology*, 1999, 65(6):2606-2613.
- [18] Cheng J G. The Biophysics of Light//Qiu G Y, Peng Y X eds. *Biophysics*. Wuhan:Wuhan University Press, 1987: 90-94.
- [19] Zhu R B, Liu Y, Zhu Z Y. *Radiation Biology*. Beijing:Science Press, 1987: 262,269-270.
- [20] Pei D, Cheng K, Ding Y, Hou K, Zhao Y J. The relationship between viroplankton and phytoplankton in eutrophication water bodies. *China Environmental Science*, 2007, 27(6):826-829.
- [21] Zhang Y L, Qin B Q, Zhu G W, Zhang L, Luo L C, Wu S C, Wu W M. The attenuation of ultraviolet radiation in shallow lakes in the middle and lower reaches of Yangtze River. *China Environmental Science*, 2005, 25(4):445-449.
- [22] Zhang Y L, Qin B Q, Chen W M, Guang G, Chen Y W. Primary production and photosynthetic parameters under simulated water current regimes. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(8):1812-1819.
- [23] Cochran P K, Paul J H. Seasonal abundance of lysogenic bacteria in a subtropical estuary. *Applied and Environmental Microbiology*, 1998, 64

(6):2308-2312.

- [24] Deng F X, Cheng K, Luo W Q, Zhao Y J, Sun J J. The titer's daily fluctuation of cyanophage PP. *Pioneering with Science & Technology Monthly*, 2006, 7:162-163.

参考文献:

- [7] 张奇亚. 浮游病毒. *水生生物学报*, 2002, 26(6):691-696.
- [10] 赵以军, 程凯, 石正丽, 郭亚新, 祝海燕, 张建红, 刘永定. 我国首株噬藻体(蓝藻病毒)的分离与鉴定. *自然科学进展*, 2002, 12(9):923-927.
- [11] 郭亚新, 程凯, 赵以军, 王娟, 王春艳, 石正丽, 刘永定. 淡水噬藻体及其他溶藻因子的分布与感染力. *中国环境科学*, 2003, 23(2):167-170.
- [14] 邱彤, 徐丽, 程凯, 夏燕华, 赵以军, 石正丽. 紫外光和日光对噬藻体 PP 活性的影响. *中国病毒学*, 2004, 19(1):58-61.
- [16] 姜红, 程凯, 肖慈琼, 张艳慧, 赵以军, 赵进. 噬藻体 PP 对野生宿主——丝状蓝藻的吸附率、裂解周期及释放量的影响. *生态学报*, 2007, 27(7):2911-2915.
- [18] 程极济. 光生物物理学//丘冠英, 彭银祥主编. *生物物理学*. 武汉:武汉大学出版社, 2004: 90-94.
- [19] 朱任葆, 刘永, 罗祖玉编著. *辐射生物学*. 北京:科学出版社, 1987: 262, 269-270.
- [20] 裴达, 程凯, 丁奕, 侯昆, 赵以军. 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.
- [21] 张运林, 秦伯强, 朱广伟, 张路, 罗激葱, 吴生才, 吴文敏. 长江中下游浅水湖泊紫外辐射的衰减. *中国环境科学*, 2005, 25(4):445-449.
- [22] 张运林, 秦伯强, 陈伟民, 高光, 陈宇炜. 模拟水流条件下初级生产力及光动力学参数. *生态学报*, 2004, 24(8):1812-1819.
- [24] 邓凤霞, 程凯, 罗文清, 赵以军, 孙均均. 噬藻体 PP 效价的日波动. *科技创业月刊*, 2006, 7:162-163.