

微生物学报 *Acta Microbiologica Sinica*
55 (9) :1097 - 1104; 4 September 2015
ISSN 0001 - 6209; CN 11 - 1995/Q
http://journals.im.ac.cn/actamicrocn
doi: 10.13343/j.cnki.wsxb.20140604

气候变化对海洋病毒生态特性及其生物地球化学效应的影响

杨芸兰^{1,2}, 蔡兰兰^{1,2}, 张锐^{1,2*}

¹ 厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室, 福建 厦门 361102

² 厦门大学海洋微生物与地球圈层研究所, 福建 厦门 361102

摘要: 病毒作为海洋中丰度最高的生命粒子, 通过侵染和裂解宿主细胞影响宿主生理生态特性, 改变海洋食物网的物质循环和能量流动, 在海洋生物地球化学过程中扮演着重要角色。全球气候变化导致海面升温、海洋酸化、营养盐和海水盐度变化、低氧区扩大等海洋环境问题, 对海洋病毒生理生态特性产生直接或间接的影响。本文从海洋病毒的生态功能和生物地球化学效应出发, 概述了气候变化因子对病毒分布、丰度、生命策略以及与宿主之间相互作用等的影响, 提出海洋病毒是全球气候变化研究中不可或缺的对象。

关键词: 海洋病毒, 碳循环, 全球气候变化

中图分类号: Q938 **文章编号:** 0001-6209 (2015) 09-1097-08

海洋病毒是海洋中一类超显微的, 结构简单, 只有在宿主细胞内才能生长繁殖的微生物, 主要由核酸和蛋白质外壳构成, 只含有一种类型核酸 (DNA 或 RNA), 少数含有少量的糖类或脂类物质。虽然海洋病毒颗粒很小, 但数量巨大, 是海洋环境中丰度最高的生命体。表层海水中病毒丰度可达到 $10^6 - 10^7$ 个/mL, 是细菌丰度的 5 - 25 倍。整个海洋水体中, 病毒的总数高达 10^{30} 个^[1-3]。不同海洋环境中病毒丰度差异较大, 其分布与温度、pH 值、营养盐浓度、盐度、溶解氧含量、宿主丰度、叶绿素 a 含量、光照强度等密切相关^[4-5]。病毒对宿主的侵染可分为裂解性侵染和溶源性侵染^[6]。裂解性病毒侵染细胞后裂解细胞, 释放新病毒粒子, 包括吸附、侵入、复制、装配和裂解过程; 溶源性侵染是宿主获得病毒基因并不断传代的过程, 对病毒和宿主都是有利的。

在一定的环境压力下, 病毒的生态策略可能发生改变, 由裂解性侵染转化为溶源性侵染^[3]。反之, 在外界条件的刺激下, 溶源性侵染也可以被诱导进入裂解性侵染^[7]。目前对海洋病毒的遗传多样性研究了解较少, 海洋环境中大部分微生物的不可培养性及病毒对宿主的依赖性限制了病毒多样性的研究。通过宏基因组分析发现近岸及海洋水层中每 200 L 水中有超过 5000 种病毒基因型, 而海洋沉积物中则含有 10000 - 100000 种病毒基因型^[8]。

1 海洋病毒的生态功能

病毒在海洋生态系统中非常活跃, 能够通过侵染和裂解宿主细胞影响许多生态过程和生物地球化学循环, 包括宿主的死亡、遗传物质的转移、宿主群

基金项目: 海洋局全球变化与海气相互作用专项 (GASI-03-01-02-05); 国家自然科学基金 (41376132)

* 通信作者。Tel: +86-592-2880152; E-mail: ruizhang@xmu.edu.cn

作者简介: 杨芸兰 (1989 -), 女, 福建龙岩人, 博士研究生, 主要研究方向为海洋病毒的研究。E-mail: yangylyi@163.com

收稿日期: 2014-12-19; **修回日期:** 2015-03-06

落结构和多样性、营养物质的循环等。海洋生态系统中浮游植物、浮游动物以及浮游细菌的消亡,除了人们熟悉的捕食作用外,病毒也是主导因素之一。表层海洋中由病毒引起的细菌死亡率达到 10% - 50%,一些含氧量低或深海等不利于原生动物的环境中,病毒贡献的细菌死亡率甚至高达 50% - 100%^[6,9]。病毒的裂解作用会对宿主的群落多样性产生影响。病毒对宿主的侵染通常是特异性的,可以通过影响其宿主的数量间接影响其它种群的数量和群落的结构,从而导致生物群落的演替。著名的“Kill the winner”观点提出,病毒侵染宿主的概率与宿主密度相关,当宿主密度大时,病毒与宿主接触的概率也就高^[10]。这使得任何种群在竞争中都不能长期占据优势地位,因为优势种群更容易被病毒侵染。病毒通过这种方式,能够抑制单一物种的过度繁殖,调整种间竞争,从而调节着微生物群落的多样性和群落结构。同时,在病毒裂解宿主的过程中,宿主也会通过一系列的抵御机制来防止被侵染,如释放化学物质、转变生命周期、增加下沉速率、基因突变等^[11]。病毒通过与宿主长期的相互适应,两者之间建立起了由病毒介导传递在供体菌与受体菌之间进行基因交换的转导机制^[12]。病毒在繁殖过程中携带着供体菌的基因物质进入受体菌,使得受体菌获得供体菌部分遗传性状。海洋病毒作为基因水平转移的媒介在物种的适应、遗传和进化中起着重要的作用,同时增加了海洋生态系统的物种多样性。

2 海洋病毒的生物地球化学效应:以碳循环为例

海洋作为地球上最大的碳库,每年吸收大约 30% 的人为排放 CO₂,是重要的碳汇,影响全球碳循环^[13]。“生物泵”(Biological Pump, BP)是海洋吸收大气中 CO₂ 的重要机制。大气中 CO₂ 通过光合作用转化为有机碳进入海洋,部分颗粒性有机碳(Particle Organic Carbon, POC)在食物链传递过程中因为重力作用沉降下来,从而长期封存在海洋中。在微食物环(Microbial loop)中,浮游植物光合作用、浮游动物摄食及其他途径产生的溶解性有机碳(Dissolved Organic Carbon, DOC)可以被细菌吸收利用形成 POC,经由原生动物的捕食过程进入到主食物链^[14]。病毒通过裂解宿主细胞介入微食

物环循环:裂解客观上减少了细菌被捕食者捕食的量,在裂解过程中产生的部分溶解性有机物(Dissolved Organic Matter, DOM)又重新被细菌利用,使得一部分物质和能量在微食物环中再循环,减少了物质和能量往更高营养级的输送,从而改变了海洋生态系统中的物质循环和能量流动^[15]。这就是在微食物环理论上提出的病毒回路(Viral shunt)的概念。病毒回路中产生的大量 DOC 对一些限制性营养盐(如 N、P、Fe)的再利用有着重要意义,特别是贫营养海区。因此,病毒对于 BP 的影响可以分为以下两个方面:(1)削弱 BP 的效率:病毒的裂解作用不仅会降低浮游植物的光合作用,减少海洋中碳的固定量,同时裂解产生的 DOC 也能够刺激细菌的呼吸作用,增加 CO₂ 的释放,从而削弱 BP 作为 CO₂ 汇的作用;(2)增加 BP 的效率:病毒裂解宿主细胞后,作为控制初级生产力的重要元素 N 和 P 迅速被微生物再度利用,一些含碳量高的物质(如细胞壁)通过聚合或者吸附等作用沉降到深海,因此,病毒通过改变输出物质中碳的比例来影响 BP 的效率。

海洋中有机碳除了颗粒形态之外,大部分是以 DOC 的形式存在,并且大部分的 DOC 以惰性溶解有机碳(Recalcitrant Dissolved Organic Carbon, RDOC)的形式存在^[16]。Jiao 等提出了基于微型生物生态过程的“微型生物碳泵”(Microbial Carbon Pump, MCP)^[17-20],指出海洋中微型生物是 RDOC 的主要生产者,微型生物生态过程产生的 RDOC 可在海洋中保存数千年,是海洋储碳的重要部分。在病毒导致的宿主裂解过程中,部分复杂的高分子有机物质(如多聚体、细胞碎片等)成为潜在的 RDOC,在海洋中它们呈现生物利用惰性特征。虽然在裂解过程中只有少量的 DOC 为 RDOC,但病毒巨大的数量及病毒导致细胞裂解的比例使我们不能忽视病毒对海洋 RDOC 库积累的贡献。病毒在 MCP 中重要地位还体现在病毒裂解直接影响着宿主(如细菌和古菌)的群落结构:病毒通过裂解作用直接影响细菌和古菌的丰度、生产力、群落结构和多样性^[21];另一方面,病毒裂解产生的营养物质被未裂解的细菌和古菌利用,进而影响这些微型生物类群的生态特性及生态功能。

此外,人们往往着重关注病毒裂解宿主释放碳和营养物质的过程,而忽视了病毒粒子本身的生态

效应。虽然单个病毒粒子的含碳量(0.055 - 0.200 fg)远远小于宿主细胞的含碳量,但因为其数量巨大,使得人们无法忽视病毒在海洋碳库中的地位^[1]。病毒颗粒中所含的氮和磷也逐渐引起人们的关注。Jover 等通过模型估算出病毒头部所含大分子的数量、衣壳中蛋白含量以及遗传物质中核酸的量,并根据化学计量法估算出单个病毒粒子中氮的含量为0.0078 - 0.0200 fg,磷的含量为0.0025 - 0.0074 fg。病毒颗粒中的氮和磷是海洋有机氮库和有机磷库的重要组成,在某些海区,病毒颗粒中的磷含量可以占到有机磷库的5%。同时,海洋病毒与宿主之间化学计量的不匹配为病毒回路中有机物的

循环提供了另一种机制^[22-23],促进了病毒回路中营养物质的循环和能量的流动,特别在贫营养海域的作用尤其显著。

3 气候变化因子对海洋病毒的影响

全球气候变化导致了一系列的海洋环境变化,如海面升温、海洋酸化、营养盐和海水盐度变化、低氧区扩大等。这些环境变化可以通过影响宿主的生理生态特性影响病毒的生命周期、生态策略、以及病毒-宿主之间的相互作用,也可以直接影响病毒颗粒的生态特性(图1)^[11,24]。

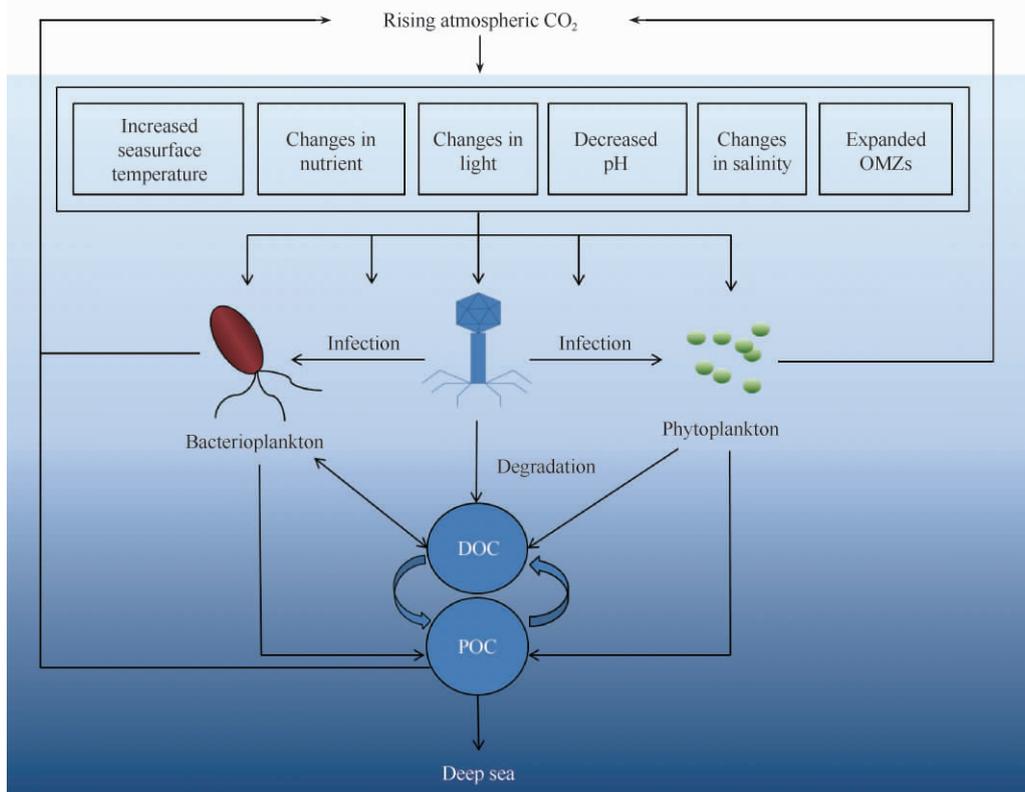


图 1. 全球气候变化对海洋病毒的影响

Figure 1. The effects of global climate change on viruses.

IPCC 第五次评估报告(IPCC AR5)分析表明,海洋上层75 m深以上的海水温度升幅为每10年0.11 °C(0.09 - 0.13 °C)^[25]。升温对海洋生态系统的影响主要通过减缓垂直层和对流层的混合程度,增加温度分层,从而减少上层海洋无机营养盐的供应以及增加上部混合层光合生物的光照可用性,影响生物个体的生理适应性和依赖于物种的耐受性,改变生物体新陈代谢的过程。海洋中异养新陈代谢

过程比自养新陈代谢过程对温度更敏感,因此温度的升高将对海洋食物网产生直接影响。升温对病毒的影响主要体现在温度对病毒-宿主之间相互作用的影响。在一定温度范围内,温度的升高将促使原核异养生产力升高,进而导致病毒释放量的增加和病毒潜伏期的缩短^[26]。此外,温度的升高促使病毒介导的原核生物死亡率升高,原核细胞裂解释放的酶、高分子有机物及细胞碎片又将反过来促进病毒

粒子的降解^[10-11,27]。温度对海洋病毒的影响还体现在增强水体中酶的活性,促进病毒衣壳的降解^[28]。虽然总体来看,升温将导致病毒丰度呈现下降趋势,但不同海区温度对病毒丰度产生的影响也存在差异。有研究表明温带海区温度的上升可能会导致病毒丰度呈现倍数增长,寒温带等海区病毒丰度的变化则较为缓慢,这些现象表明影响海洋病毒的因素十分复杂,还应考虑除温度之外的其他影响因素,如太阳辐射、限制性营养盐浓度、海水盐度等。目前温度对病毒生态策略的影响是不明确的,有研究提出温度的改变对病毒生态策略没有显著影响^[29]。

海洋升温会增强海洋中的垂直分层、导致上层海洋的营养盐供给发生变化,从而对微生物的生长起着重要的调控作用。营养盐限制对病毒的影响主要集中在病毒生态策略的转变。营养盐供给影响宿主的生理状态,进而影响病毒是否裂解细胞或者以溶源性存在。在营养盐浓度较低的环境中,较高的病毒与细菌丰度比值(Virus-Bacterium-Ratio, VBR)使得病毒为了维护自身的利益与宿主共存,更加趋向于溶源性侵染生存策略。在富营养的近岸和河口环境中则发现裂解性病毒比溶源性病毒更丰富^[30],证明生态系统营养状态影响病毒的生态策略。另外,海洋中营养盐限制可能会减小宿主细胞的基因大小,从而阻止病毒的侵染,添加营养盐可以促进宿主细胞的生长并且加快裂解性病毒的生成^[31]。环境中营养盐限制,特别是磷的限制,不仅会影响病毒的生态策略,也可能延长病毒的潜伏期,降低病毒的裂解量。研究结果显示,增加磷的供应后蓝细菌病毒的复制速率加快^[32]。此外,在P丰富的条件下病毒对聚球藻WH7803的裂解率达到100%,在P限制的情况下裂解率却只有9.3%^[33]。在恒化培养过程中,当P限制程度为0.97 μ_{\max} 时,病毒的潜伏期延长了150%,同时裂解量降低了80%,当P限制程度为0.32 μ_{\max} 时,病毒的潜伏期延长300%^[34]。

海洋升温还将导致海水混合减弱,影响上层海洋中的光强度。光的强弱是影响海洋初级生产力最重要的因素,同时也将影响对光敏感的生物的生长过程。光能够通过降解蛋白、改变结构和降低侵染性直接影响病毒,也能够通过宿主的光合作用间接影响病毒。不同的病毒对光的敏感程度存在差异,如DNA病毒比RNA病毒对紫外光照更敏感,特别

是双链DNA病毒^[35]。有研究提出,光对病毒的影响更倾向于破坏病毒粒子的侵染性。在蓝细菌*Synechococcus* sp. WH7803及其病毒S-PM2的研究中发现,不同光照强度对病毒S-PM2的降解率不存在差异,但在光照越强的条件下,病毒粒子的侵染性越低^[34]。病毒侵染宿主细胞的过程依赖于光照,但宿主细胞的裂解则主要发生在夜间,这也将减少紫外光线对病毒粒子的损害^[36-37]。在光照-黑暗持续交替条件下进行病毒侵染宿主实验,发现病毒的生命周期不受光的影响,说明宿主能够不依赖于光提供病毒复制和宿主细胞裂解所需的能量^[38-39]。若延长黑暗时间,宿主细胞的裂解和病毒粒子的释放也随之延迟,推测因为宿主所含有的能量能够满足病毒粒子的产生,但需要消耗宿主的光合能量,可能与宿主细胞的大小有关^[40]。

海洋中CO₂浓度的升高有利于浮游植物、大型海藻和高等海洋植物等的生长及固碳,促进海洋中有机物质的生成。同时,CO₂浓度的升高也将导致海水中CO₃²⁻浓度和CaCO₃饱和度的降低,对海洋钙化生物(如球石藻)造成严重损害,影响海洋吸收大气中CO₂的速率。病毒对pH值具有一定的适应范围,超出这个范围病毒将无法生存,在这个范围中病毒粒子的吸附性将随pH的降低而增强^[41-42]。Larsen等在自然海区通过流式细胞仪对病毒类群进行分类及定量的研究中发现,EhV(*Emiliania huxleyi* virus)和高荧光病毒(High Fluorescence Virus, HFV)的丰度随着CO₂浓度的升高而降低,其宿主丰度却随着CO₂浓度的升高而升高^[43]。然而,Carreira等在实验室内的研究中却得到了与之相反的结果,原因可能是病毒无法适应pH值在短时间内突然降低,同时也说明在自然环境下实验与室内实验存在较大的差异^[44]。因此,有研究者提出海洋酸化并不直接作用于病毒粒子,对病毒粒子的侵染性和结构不产生影响,而是通过对宿主细胞产生作用从而影响病毒的裂解量、潜伏期、隐蔽期等^[34,45]。因此,对海洋酸化敏感的微生物(如钙化生物、蓝细菌、硝化细菌/古菌、含视紫质浮游细菌等)病毒可能会受到相对大的影响。

海洋微生物对盐度存在一定的适应范围,超出这个适应范围将导致细胞的破裂。盐度在影响宿主生理状态的同时也将对病毒产生影响,主要体现在病毒生态策略、裂解量和潜伏期的改变。Husson-

Kao 等利用透射电子显微镜观察到溶源性宿主细胞释放的噬菌体片段, 说明宿主细胞发生破裂, 盐度的变化会影响病毒的稳定性^[46]。在一些诱导实验中也发现, 大部分病毒在低盐度下失去活性, 而当环境中盐度增加时, 病毒粒子的稳定性也随之增强。Williamson & Paul 在 ϕ HSIC/*L. pelagia* 病毒-宿主实验体系中发现, 高盐度环境不仅刺激宿主细胞的生长, 也提高了病毒的裂解量, 而在盐度较低的情况下, “伪溶源性”侵染比例升高^[29]。盐度的改变还可能影响病毒的吸附性, 高盐环境下病毒能够有效的进行吸附, 特别当环境中多价阳离子浓度增加时, 病毒的吸附性增强^[47]。

全球气候变化还将导致海洋环境中低氧区的不断扩大。溶解氧浓度对海洋生物地球化学循环, 特别是限制性营养物质 N、P 的循环, 有着非常重要的影响。低氧区的扩大将影响海洋生物和微生物的分布, 可能会导致其行为和作用的改变。有研究证实, 在不利于原生生物生存的低氧环境下, 病毒介导的原核生物死亡率可能上升^[11]。Schwenck 在北太平洋东部的低氧区对病毒群落进行了研究, 发现低氧环境中病毒的侵染性依旧保持较高的水平, 但低氧影响了病毒群落的组成^[48]。此外, 人们发现低氧环境中病毒丰度、生产力和降解率都比较高, 这说明低氧可能会加快病毒的生命周期^[49]。

4 结论和展望

海洋病毒个体虽小, 但数量巨大, 通过侵染和裂解海洋生态系统中的细菌/古菌、浮游植物、浮游动物等宿主, 影响海洋生物地球化学循环过程, 是“全球尺度过程的纳米尺度推动者”^[15]。全球气候变化导致的一系列海洋环境变化(海面升温、海洋酸化、营养盐和海水盐度变化、低氧区扩大等), 对海洋病毒的生态特性产生重要影响, 值得在全球变化研究中关注。此外, 针对目前的研究现状, 笔者提出以下两点研究方向: (1) 在深入研究气候变化因子对病毒影响的同时, 评估病毒对海洋环境变化的反馈, 了解二者之间的相互作用机制和效应; (2) 全球气候变化伴随着人类活动对海洋, 特别是近海, 环境影响的日益增强, 人类活动导致的富营养化、赤潮爆发、酸化以及其他污染物质的排放对病毒生态特性和生态效应产生影响值得引起关注^[50]。

致谢: 感谢厦门大学近海海洋环境科学国家重点实验室危威博士对文章撰写的帮助。

参考文献

- [1] Suttle CA. Viruses in the sea. *Nature*, 2005, 437 (7057): 356-361.
- [2] Suttle CA. Marine viruses—major players in the global ecosystem. *Nature Review Microbiology*, 2007, 5 (10): 801-812.
- [3] Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399 (6736): 541-548.
- [4] Liang YT, Li L, Luo TW, Zhang Y, Zhang R, Jiao NZ. Horizontal and vertical distribution of marine viroplankton: a basin scale investigation based on a global cruise. *PLoS One*, 2014, 9 (11): 1-11.
- [5] Li YX, Luo TW, Sun J, Cai LL, Liang YT, Jiao NZ, Zhang R. Lytic viral infection of bacterioplankton in deep waters of the western Pacific Ocean. *Biogeosciences*, 2014, 11 (9): 2531-2542.
- [6] Weinbauer MG, Fuks D, Puskaric S, Peduzzi P. Diel, seasonal, and depth-related variability of viruses and dissolved DNA in the Northern Adriatic Sea. *Microbial Ecology*, 1995, 30: 25-41.
- [7] Jiang SC, Paul JH. Significance of lysogeny in the marine environment: studies with isolates and a model of lysogenic phage production. *Microbial Ecology*, 1998, 35: 235-243.
- [8] Edwards RA, Rohwer F. Viral metagenomics. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3: 504-510.
- [9] Steward GF, Smith DC, Azam F. Abundance and production of bacteria and viruses in the Bering and Chukchi Seas. *Marine Ecology Progress Series*, 1996, 131: 287-300.
- [10] 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.
- [11] Danovaro R, Corinaldesi C, Anno AD, Fuhrman JA, Middelburg JJ, Noble RT, Suttle CA. Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiology Review*, 2011, 35 (6): 993-103.
- [12] Wommack KE, Colwell RR. Viroplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology And Molecular Biology Review*, 2000, 64: 69-114.
- [13] Burns WCG. Anthropogenic carbon dioxide emissions and ocean acidification: the potential impacts on ocean

- biodiversity//Askins RA, Dreyer GD, Visgilio GR, Whitelaw DM. Saving biological diversity. First edition. New London: Springer US, 2008.
- [14] Azam F, Fenche T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, 1983, 10: 257-263.
- [15] Brussaard CPD, Wilhelm SW, Thingstad F, Weinbauer MG, Bratbak G, Heldal M, Kimmance SA, Middelboe M, Nagasaki K, Paul JH, Schroeder DC, Suttle CA, Vaque D, Wommack KE. Global-scale processes with a nanoscale drive: the role of marine viruses. *The ISME Journal*, 2008, 2(6): 575-578.
- [16] Grotzinger JP, Fike DA, Fischer WW. Enigmatic origin of the largest-known carbon isotope excursion in Earth's history. *Nature Geoscience*, 2011, 4: 285-292.
- [17] Jiao NZ, Tang K, Zhang Y, Zhang R, Xu DP, Zheng Q. Microbial processes and mechanisms in carbon sequestration in the ocean. *Microbiology China*, 2013, 40(1): 71-86. (in Chinese)
焦念志, 汤凯, 张瑶, 张锐, 徐大鹏, 郑强. 海洋微生物碳储过程 and 机制概论. *微生物学通报*, 2013, 40(1): 71-86.
- [18] Jiao NZ, Zhang CL, Li C, Wang XX, Dang HY, Zeng QL, Zhang R, Zhang Y, Tang K, Zhang ZL, Xu DP. Controlling mechanisms and climate effects of microbial carbon pump in the ocean. *Scientia Sinica Terrae*, 2013, 43(1): 1-48. (in Chinese)
焦念志, 张传伦, 李超, 王晓雪, 党宏月, 曾庆璐, 张锐, 张瑶, 汤凯, 张子莲, 徐大鹏. 海洋微生物碳泵储碳机制及气候效应. *中国科学*, 2013, 43(1): 1-48.
- [19] Jiao NZ, Herndl GJ, Hansell DA, Benner R, Kattner G, Wilhelm SW, Kirchman DL, Weinbauer MG, Luo TW, Chen F, Azam F. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: Long-term carbon storage in the global ocean. *Nature Review Microbiology*, 2010, 8: 593-599.
- [20] Jiao NZ, Rohinson C, Azam F, Thomas H, Baltar F, Dang HY, Hardman-Mountford NJ, Johnson M, Kirchman DL, Koch BP, Legendre L, Li C, Liu J, Luo TW, Mitra A, Romanou A, Tang K, Wang X, Zhang C, Zhang R. Mechanisms of microbial carbon sequestration in the ocean-future research directions. *Biogeosciences*, 2014, 11: 7931-7990.
- [21] Sharon I, Alperovitch A, Rohwer F, Haynes M, Glaser F, Atamna-Ismaeel N, Pinter RY, Partensky F, Koonin EV, Wolf YI, Nelson N, Béjà O. Photosystem I gene cassettes are present in marine virus genomes. *Nature*, 2009, 461: 258-262.
- [22] Jover LF, Effler TC, Buchan A, Wilhelm SW, Weitz JS. The elemental composition of virus particles: implications for marine biogeochemical cycles. *Nature Review Microbiology*, 2014, 12(7): 519-528.
- [23] Zhang R, Wei W, Cai LL. The fate and biogeochemical cycling of viral elements. *Nature Review Microbiology*, 2014, 12(12): 850-851.
- [24] Mojica KDA, Brussaard CPD. Factors affecting virus dynamics and microbial host-virus interactions in marine environments. *FEMS Microbiology Ecology*, 2014, 89(3): 495-515.
- [25] IPCC. Climate change 2014: mitigation of climate change. Cambridge University Press. <http://www.IPCC.ch/report/ar5/wg3/>. 2014 [2014-08-25].
- [26] Apple JK, Giorgio GPA, Kemp WM. Temperature regulation of bacterial production, respiration, and growth efficiency in a temperate salt-marsh estuary. *Aquatic Microbial Ecology*, 2006, 43: 243-254.
- [27] Noble RT, Fuhrman JA. Virus decay and its cause in coastal waters. *Applied and Environmental Microbiology*, 1997, 63: 77-83.
- [28] Bratbak G, Heldal M, Norland S, Thingstad TF. Viruses as partners in spring bloom microbial trophodynamics. *Applied and Environmental Microbiology*, 1990, 56(5): 1400-1405.
- [29] Williamson SJ, Paul JH. Environmental factors that influence the transition from lysogenic to lytic existence in the phiHSC1/*Listonella pelagia* marine phage-host system. *Microbial Ecology*, 2006, 52: 217-225.
- [30] Wilson WH, Mann NH. Lysogenic and lytic viral production in marine microbial communities. *Aquatic Microbial Ecology*, 1997, 13: 95-100.
- [31] Brown CM, Lawrence JE, Campbell DA. Are phytoplankton population density maxima predictable through analysis of host and viral genomic DNA content? *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, 86: 491-498.
- [32] Gons HJ, Hoogveld HL, Simis SGH, Tjeldens M. Dynamic modelling of viral impact on cyanobacterial populations in shallow lakes: implications of burst size. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, 86: 537-542.
- [33] Wilson WH, Carr NG, Mann NH. The effect of phosphate

- status on the kinetics of cyanophage infection in the oceanic cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH7803. *Journal of Phycology*, 1996, 32: 506-516.
- [34] Traving SJ, Clokie MRC, Middelboe M. Increased acidification has a profound effect on the interactions between the cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH7803 and its viruses. *FEMS Microbiology Ecology*, 2013, 87 (1): 133-141.
- [35] Lytle CD, Sagripanti JL. Predicted inactivation of viruses of relevance to biodefense by solar radiation. *Journal of Virology*, 2005, 79: 14244-14252.
- [36] Jacquet S, Heldal M, Iglesias-Rodríguez D, Larsen A, Wilson W, Bratbak G. Flow cytometric analysis of an *Emiliana huxleyi* bloom terminated by viral infection. *Aquatic Microbial Ecology*, 2002, 27: 111-124.
- [37] Clokie MRJ, Mann NH. Marine cyanophages and light. *Environmental Microbiology*, 2006, 8: 2074-2082.
- [38] Baudoux AC, Brussaard CPD. Influence of irradiance on virus-algal host interactions. *Journal of Phycology*, 2008, 44: 902-908.
- [39] Juneau P, Lawrence JE, Suttle CA, Harrison PJ. Effects of viral infection on photosynthetic processes in the bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo*. *Aquatic Microbial Ecology*, 2003, 31:9-17.
- [40] Brown CM, Campbell DA, Lawrence JE. Resource dynamics during infection of *Micromonas pusilla* by virus MpV-Sp1. *Environmental Microbiology*, 2007, 9: 2720-2727
- [41] Kerby GP, Gowdy RA, Dillon ES, Dillon ML, Csáky TZ, Sharp DG, Beard JW. Purification, pH stability and sedimentation properties of the T7 bacteriophage of *Escherichia coli*. *Journal of Immunology*, 1949, 63: 93-107.
- [42] Harvey RW, Ryan JN. Use of PRD1 bacteriophage in groundwater viral transport, inactivation, and attachment studies. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 49: 3-16.
- [43] Larsen JB, Larsen A, Thyrrhaug R, Bratbak G, Sandaa RA. Response of marine viral populations to a nutrient induced phytoplankton bloom at different pCO₂ level. *Biogeosciences*, 2008, 5: 523-533.
- [44] Carreira C, Heldal M, Bratbak G. Effect of increased pCO₂ on phytoplankton-virus interactions. *Biogeochemistry*, 2012, 114 (1/3): 391-397.
- [45] Maat DS, Crawford KJ, Timmermans KR, Brussaard CPD. Elevated CO₂ and phosphate limitation favor *Micromonas pusilla* through stimulated growth and reduced viral impact. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80 (10): 3119-3127.
- [46] Husson KC, Mengaud J, Gripon JC, Benbadis L, Chapot-Chartier MP. Characterization of *Streptococcus thermophiles* strains that undergo lysis under unfavourable environmental conditions. *International Journal of Food Microbiology*, 2000, 55: 209-213.
- [47] Harvey RW, Ryan JN. Use of PRD1 bacteriophage in groundwater viral transport, inactivation, and attachment studies. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, 49: 3-16.
- [48] Schwenck SM. When the oxygen minimum zone and the euphotic zone collide, viral communities are altered. The University of Arizona degree paper. 2014.
- [49] Corinaldesi C, Anno AD, Danovaro R. Viral infection plays a key role in extracellular DNA dynamics in marine anoxic systems. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52: 508-516.
- [50] Danovaro R, Armeni M, Corinaldesi C, Mei ML. Viruses and marine pollution. *Marine Pollution Bulletin*, 2003, 46 (3): 301-304.

Effects of global climate change on the ecological characteristics and biogeochemical significance of marine viruses – A review

Yunlan Yang^{1,2}, Lanlan Cai^{1,2}, Rui Zhang^{1,2*}

¹ State Key Laboratory of Marine Environmental Science, Xiamen University, Xiamen 361102, Fujian Province, China

² Institute of Marine Microbes and Ecospheres, Xiamen University, Xiamen 361102, Fujian Province, China

Abstract: As the most abundance biological agents in the oceans, viruses can influence the physiological and ecological characteristics of host cells through viral infections and lysis, and affect the nutrient and energy cycles of the marine food chain. Thus, they are the major players in the ocean biogeochemical processes. The problems caused by global climate changes, such as sea-surface warming, acidification, nutrients availability, and deoxygenation, have the potential effects on marine viruses and subsequently their ecological and biogeochemical function in the ocean. Here, we reviewed the potential impacts of global climate change on the ecological characteristics (e. g. abundance, distribution, life cycle and the host-virus interactions) and biogeochemical significance (e. g. carbon cycling) of marine viruses. We proposed that marine viruses should not be ignored in the global climate change study.

Keywords: marine viruses, carbon cycle, global climate change

(本文责编: 张晓丽)

Supported by the State Oceanic Administration Project (GASI-03-01-02-05) and by the National Natural Science Foundation of China (41376132)

* Corresponding author. Tel: +86-592-2880152; E-mail: ruizhang@xmu.edu.cn

Received: 19 December 2014/Revised: 6 March 2014