

研究报告

模拟水流扰动对香溪河库湾浮游病毒-宿主动态的影响

蔡雨菲^{#1,2}, 程斯婷^{#1,2}, 赵以军^{1,2}, 程凯^{1,2}, 焦一滢^{1,2}, 廖明军^{*1,2}

1 湖北工业大学土木建筑与环境学院, 湖北 武汉 430068

2 湖北工业大学河湖生态修复及藻类利用湖北省重点实验室, 湖北 武汉 430068

蔡雨菲, 程斯婷, 赵以军, 程凯, 焦一滢, 廖明军. 模拟水流扰动对香溪河库湾浮游病毒-宿主动态的影响[J]. 微生物学通报, 2022, 49(11): 4491-4502

Cai Yufei, Cheng Siting, Zhao Yijun, Cheng Kai, Jiao Yiying, Liao Mingjun. Effect of stimulated water flow disturbance on the viroplankton-host dynamics in Xiangxi Bay[J]. Microbiology China, 2022, 49(11): 4491-4502

摘要: 【背景】浮游病毒是淡水生态系统的重要组成部分, 在调节浮游细菌和藻类群落结构及调控系统物质循环过程中起着重要的作用。水库具有不同于湖泊的水动力过程, 产生的扰动可能影响浮游病毒的调控功能。【目的】研究水力扰动对浮游病毒-宿主动态的影响, 为阐释水库生境下浮游病毒生态功能提供理论依据。【方法】以香溪河库湾原水为材料, 模拟不同流速扰动对病毒-宿主动态的影响; 通过病毒丰度、宿主丰度、宿主裂解率、宿主溶源诱导率等参数的变化反映这种动态变化过程, 并分析其与环境因子间的关系。【结果】0.05 m/s 和 0.10 m/s 的流速扰动强度对浮游植物和浮游细菌生长有显著促进作用, 但扰动对浮游病毒丰度的影响不显著; 扰动能促进病毒介导的浮游植物和细菌裂解率上升, 而且 0.05 m/s 扰动强度的促进作用大于 0.10 m/s; 同时, 扰动显著降低了浮游植物溶源诱导率, 但引起浮游细菌溶源诱导率的显著上升($P<0.05$)。【结论】模拟扰动对浮游病毒-宿主动态过程产生了显著的影响, 表明水库浮游病毒维持种群延续的生态策略可能与湖泊浮游病毒存在差异。

关键词: 香溪河库湾; 扰动; 浮游病毒; 浮游植物; 浮游细菌; 裂解率; 溶源诱导率

基金项目: 国家自然科学基金(51579092, 31370148)

#对本文贡献相同

Supported by: National Natural Science Foundation of China (51579092, 31370148)

#These authors equally contributed to this work

*Corresponding author: E-mail: lmj@hbut.edu.cn

Received: 2022-02-19; Accepted: 2022-06-04; Published online: 2022-08-11

Effect of stimulated water flow disturbance on the virioplankton-host dynamics in Xiangxi Bay

CAI Yufei^{#1,2}, CHENG Siting^{#1,2}, ZHAO Yijun^{1,2}, CHENG Kai^{1,2}, JIAO Yiyang^{1,2}, LIAO Mingjun^{*1,2}

1 School of Civil Engineering Architecture and Environment, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, Hubei, China

2 Hubei Key Laboratory of Ecological Restoration for River-Lakes and Algal Utilization, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, Hubei, China

Abstract: [Background] As an essential part of freshwater ecosystem, virioplankton plays a key role in shaping the planktonic community structure and regulating the biogeochemical cycle of nutrients in water. The hydrodynamic process of reservoir is different from that of lake, and the disturbance may affect the virioplankton-host dynamics. [Objective] To reveal the effect of hydraulic disturbance on virioplankton-host dynamics and thus to lay a scientific basis for explaining the ecological function of virioplankton in reservoir. [Methods] The water sample from Xiangxi Bay was used and different flows were simulated. The parameters such as virioplankton abundance, host abundance, host lysis rate, and percentage of lysogenic host were monitored, and the relationship of the parameters with environmental factors was analyzed. [Results] The flow at 0.05 m/s and 0.10 m/s significantly promoted the growth of phytoplankton and bacterioplankton but had no significant influence on the abundance of virioplankton. Disturbance enhanced the virus-mediated lysis of phytoplankton and bacterioplankton, particularly the flow at 0.05 m/s. Meanwhile, the disturbance significantly reduced the phytoplankton lysogenic induction rate but caused the significant increase in the bacterioplankton lysogenic induction rate ($P < 0.05$). [Conclusion] The simulated disturbance had significant impact on the virioplankton-host dynamics, indicating that the survival strategy of reservoir virioplankton may be different from that of lake virioplankton.

Keywords: Xiangxi Bay; disturbance; virioplankton; phytoplankton; bacterioplankton; mortality rate; lysogenic induction rate

浮游病毒是指悬浮在水层中的病毒，主要包括噬菌体和藻类病毒^[1]。浮游病毒在水生态系统中扮演着重要的角色，能够调控浮游植物及细菌的丰度与群落结构^[2-4]，通过病毒分流(viral shunt)途径调节水生态系统物质循环和能量流动^[4-7]，还可以介导基因的水平转移从而影响浮游微生物的遗传特征^[6,8]。

影响浮游病毒对宿主的感染率或生命周期的因素有很多，例如宿主丰度及宿主细胞大小、太阳辐射、水温、水体营养状态等^[1]。浮游病毒无自主运动能力，对宿主的感染主要是通过热

力学运动和随机碰撞，其感染吸附率取决于浮游病毒丰度及其宿主丰度和系统熵值^[7]。洪泛平原湖和水库的研究显示浮游病毒与宿主之间的相互作用受降雨^[9]、洪水脉冲和浊度^[10-11]的影响显著，存在明显季节性差异。水文的动态变化可能是影响浮游病毒与宿主相互作用的主要因素之一^[9,12]。彭开达^[13]对香溪河库湾浮游病毒的研究结果显示水库浮游病毒的生态特征明显有别于一般淡水湖泊，可能是由于库区水文过程产生的扰动影响了香溪河中浮游病毒的动态变化，这是湖泊浮游病毒生态学中未涉及的现象，但是这种

扰动因素对浮游病毒感染过程的影响程度和机制尚不明确。

本文研究了不同扰动强度对香溪河库湾浮游病毒-宿主动态变化过程的影响情况, 通过浮游病毒及宿主丰度变化、宿主裂解率和溶源诱导率变化探讨了扰动对浮游病毒感染过程的影响, 以期为深入揭示不同淡水环境浮游病毒的生态功能提供依据。

1 材料与方法

1.1 主要试剂和仪器

SYBR Green I 荧光染料, 英杰生命技术有限公司; 丝裂霉素 C, 默克公司。荧光显微镜, 徕卡公司; 流式细胞仪, 碧迪公司; 切向流超滤器, 赛多利斯公司。

1.2 实验设计

实验在中国科学院三峡水库香溪河生态系统试验站(110°46'48.38"E, 31°8'11.89"N)开展。模拟实验装置示意图见图 1。准备 9 个白色塑料桶(桶口半径 54 cm, 桶底半径 40 cm, 高 60 cm), 在桶上方设置不锈钢支架, 架上放置可调速电机, 电机下连接带叶片(宽约 30 cm, 长约 45 cm, 距离桶底约 10 cm)的轴承。通过可调速电机驱动叶片形成水流; 根据三峡水库蓄水后支流和干流的平均流速^[14] (0.05 m/s 和 0.10 m/s)设置 2 个扰动组, 扰动转速分别为 13 r/min (0.05 m/s 组, 对应流速为 0.05 m/s)和 23 r/min (0.10 m/s 组, 对应流速为 0.10 m/s); 另设一组 0 r/min 组为对照(0 m/s 组, 对应流速为 0 m/s), 每个处理组含 3 个平行。2019 年 2 月 27 日开始实验, 取三峡水库香溪河生态系统试验站断面水面下 20 cm 左右的水作为实验原水, 每个桶中注水 200 L 并测定各项指标初始值, 之后每隔 2 d 观测取样, 实验周期为 12 d。

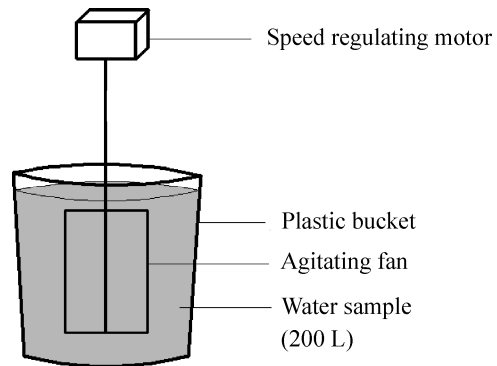


图 1 模拟扰动装置示意图

Figure 1 Schematic diagram of disturbance simulation device.

1.3 指标测定

实验监测指标包括: 叶绿素 a 浓度, 浮游植物、浮游细菌和浮游病毒丰度, 浮游植物、浮游细菌裂解率和溶源诱导率等。叶绿素 a 浓度采用 90%丙酮萃取分光光度法测定^[13], 其他指标测定方法分别简述。

1.3.1 浮游植物、浮游细菌和浮游病毒丰度的测定

使用荧光显微镜计数法对浮游植物进行计数^[15]。取适当稀释的样品 1 mL, 用孔径 0.22 μm、直径 13 mm 的醋酸纤维滤膜过滤, 滤膜正面朝上铺设在载玻片上, 滴加 200 μL 抗褪色剂, 制片后在 10×40 倍镜下利用蓝色激发光观察, 随机计数 5 个视野中不同颗粒的数量, 计数结果取平均值后根据稀释倍数、视野面积、滤膜过流面积计算浮游植物的丰度, 计算公式为:

$$A = n \times \frac{S_m}{S_f} \times d \quad (1)$$

式中: A 为浮游植物的丰度(个/mL); n 为单个显微视野中浮游植物的平均数量(个); S_m 为滤膜过流面积(mm²); S_f 为显微视野面积(mm²); d 为计数样品的稀释倍数。

使用流式细胞仪^[16]对浮游细菌和病毒进行计数。

对于浮游细菌的检测,取样品 1 mL,避光条件下加入 SYBR Green I 至终浓度为 1:10 000,在 40 °C 的水浴锅中避光孵育 10 min,待冷却至室温后用流式细胞仪检测,根据样品通过检测区域的事件数、进样速度计算浮游细菌丰度,计算公式为:

$$B = \frac{1\ 000 \times E_B}{v} \quad (2)$$

式中: B 为浮游细菌的丰度(个/mL); E_B 为 1 mL 样品在 1 min 内通过检测区域的事件数(个); v 为进样速度($\mu\text{L}/\text{min}$)。

检测浮游病毒时,用经过 0.02 μm 过滤器的 Tris EDTA 缓冲液(pH 约为 8.0)对样品进行稀释(稀释倍数为 10–50 倍),稀释后添加 SYBR Green I 至终浓度为 1:20 000,在 80 °C 的水浴锅中避光孵育 10 min,待其冷却至室温后上样检测。取 1 mL 缓冲液作为空白样进行校正检测。根据样品组与空白组通过检测区域的事件数差值、进样速度及稀释倍数计算浮游病毒丰度,计算公式为:

$$V = \frac{1\ 000 \times (E_v - E_k)}{v} \times d \quad (3)$$

式中: V 为浮游病毒的丰度(个/mL); E_v 为 1 mL 样品在 1 min 内通过检测区域的事件数(个); E_k 为 1 mL 缓冲液在 1 min 内通过检测区域的事件数(个); v 为进样速度($\mu\text{L}/\text{min}$); d 为计数样品的稀释倍数。

1.3.2 浮游植物和浮游细菌裂解率的测定

通过滤膜吹打振荡培养法^[13]测定病毒对宿主的裂解率。将原水从 200 目滤网过滤,去除水中杂质、原生动物及微型浮游动物,得预处理水样。取一部分预处理水样用于在 Sartorius Stedim 切向流超滤器(30 kDa)中制备具有同宿主营养环境的无病毒水。再取 100 mL 预处理水样,用装有 0.22 μm 孔径乙酸纤维滤膜的真空泵在低负压(<200 mmHg)下抽滤,边抽边用移液器轻轻吹

打滤膜,以保持浮游植物和细菌的悬浮状态并使病毒过滤。抽滤至体积为 5–10 mL 时加入无病毒水继续抽滤,反复此过程 3 次,最终用无病毒水定容至 100 mL 并转入 250 mL 经酸洗的聚乙烯瓶,置于振荡强度为 200 r/min 的回旋式振荡培养箱,在接近原位光照、气温等条件下培养;另外取 100 mL 预处理水样装入 250 mL 的聚乙烯瓶中,同样环境条件下静置培养;所有处理均设置 3 个平行样。在培养 0 h 和 24 h 分别取样进行固定并于 -20 °C 保存,后续进行浮游植物、浮游细菌丰度计数。裂解率计算公式为:

$$M = \frac{\ln\left(\frac{N_t}{N_0}\right) - \ln\left(\frac{Y_t}{Y_0}\right)}{t} \times 100\% \quad (4)$$

式中: M 为浮游病毒介导的宿主裂解率(%/d); N_0 与 N_t 分别为振荡培养 0 h 和 24 h 中的宿主丰度(个/mL); Y_0 与 Y_t 分别为静置培养 0 h 和 24 h 中的宿主丰度(个/mL); t 为培养时间(d)。

1.3.3 浮游植物和浮游细菌溶源诱导率的测定

利用丝裂霉素 C 来诱导温和病毒变为烈性病毒,以测定浮游病毒介导的宿主溶源诱导率^[13]。按裂解率测定中相同方法制备去病毒的宿主水样,取 10 mL 该水样至 50 mL 聚乙烯瓶中,加入终浓度为 1 $\mu\text{g}/\text{mL}$ 的丝裂霉素 C,在室温下避光进行诱导培养;同时设置对照组,除了不添加丝裂霉素 C,其他条件与诱导组一样;所有处理组均设置 3 个平行。培养 24 h 后取样固定并于 -20 °C 保存,后续对浮游植物、浮游细菌丰度进行计数。溶源诱导率计算公式为:

$$L = \frac{N_k - N_s}{N_k} \times 100\% \quad (5)$$

式中: L 为浮游病毒介导的宿主溶源诱导率(%/d); N_k 为对照组中培养 24 h 后的宿主丰度(个/mL); N_s 为诱导组中培养 24 h 后的宿主丰度(个/mL)。

1.4 数据统计与分析

采用 GraphPad Prism 8 绘图; 采用 SPSS V.21 统计分析软件中的重复测量方差分析检验比较不同扰动强度对浮游病毒介导的浮游植物和浮游细菌的裂解率与溶源诱导率的影响, 数据以均值±标准差的形式表示。

2 结果与分析

2.1 叶绿素 a 浓度及浮游植物、细菌和病毒丰度变化

各组叶绿素 a 浓度在实验开始后的第 1-3 天无明显变化, 随后各组均开始进入增长期, 到第

12 天时 0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组的叶绿素 a 浓度分别为 $(63.20 \pm 11.59) \mu\text{g/L}$ 和 $(85.97 \pm 16.58) \mu\text{g/L}$, 显著高于 0 m/s 组 $(17.79 \pm 5.40) \mu\text{g/L}$ ($P < 0.05$), 0.10 m/s 组高于 0.05 m/s 组但差异不显著 ($P > 0.05$), 见图 2A。

浮游植物丰度变化见图 2B。初始培养浮游植物丰度为 1.09×10^4 个/mL。各组浮游植物经历了约 6 d 的适应期, 第 6 天后进入快速增长期, 0 m/s 组的浮游植物丰度在第 9 天时达到峰值, 0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组继续上升至实验结束。实验结束时, 0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组的峰值分别为 $(80.72 \pm 1.46) \times 10^4$ 个/mL 和 $(69.34 \pm 7.40) \times 10^4$ 个/mL,

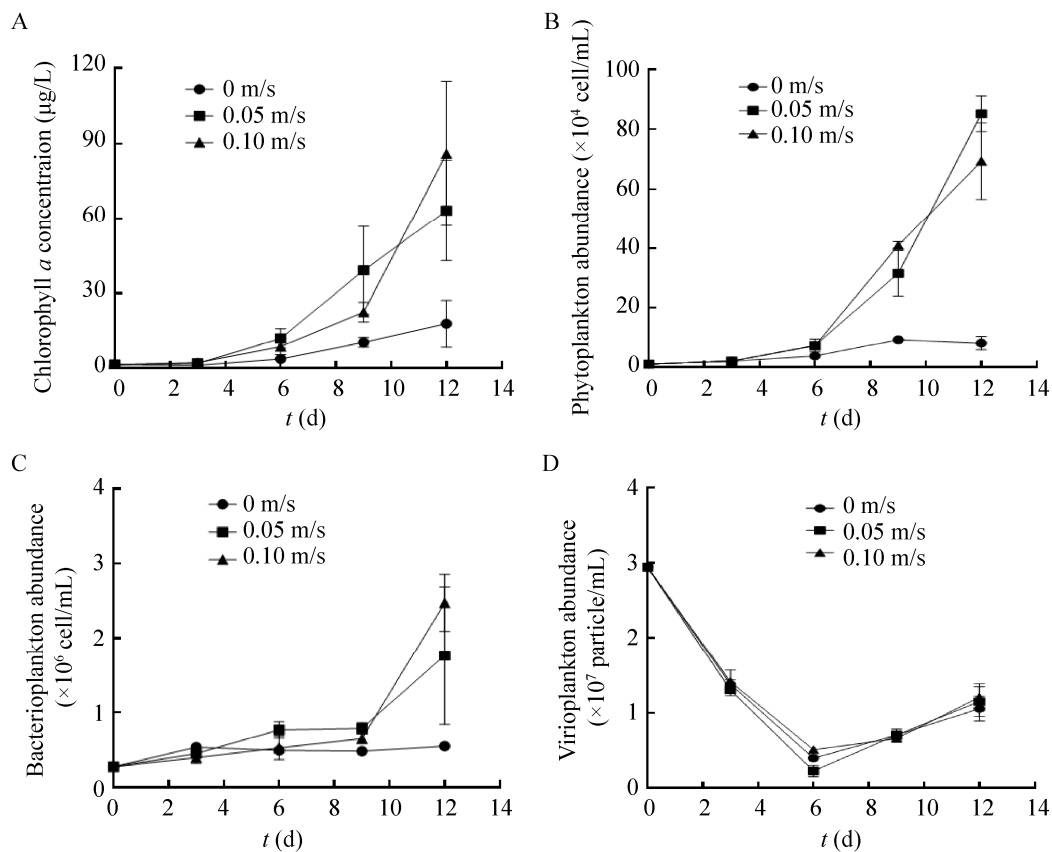


图 2 不同扰动强度下叶绿素 a 浓度及浮游植物、细菌和病毒丰度变化 A: 叶绿素 a 浓度变化; B: 浮游植物丰度变化; C: 浮游细菌丰度变化; D: 浮游病毒丰度变化

Figure 2 Variation of chlorophyll a concentration, phytoplankton, bacterioplankton and viroplankton abundances under different disturbance intensity. A: Chlorophyll a concentration; B: Phytoplankton abundance; C: Bacterioplankton abundance; D: Viroplankton abundance.

显著高于 0 m/s 组的 $(7.84 \pm 1.05) \times 10^4$ 个/mL ($P < 0.05$), 0.05 m/s 组相比 0.10 m/s 组偏高但无显著性差异 ($P > 0.05$)。

实验期间浮游细菌丰度变化如图 2C 所示。各组初始浮游细菌丰度为 0.29×10^6 个/mL。0 m/s 组浮游细菌丰度在整个实验期间保持稳定, 而扰动组到第 9 天后开始迅速增加, 第 12 天时 0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组的浮游细菌丰度分别达到 $(1.77 \pm 0.92) \times 10^6$ 个/mL 和 $(2.47 \pm 0.39) \times 10^6$ 个/mL, 显著高于 0 m/s 组的 $(5.53 \pm 0.60) \times 10^5$ 个/mL ($P < 0.05$), 但 0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组间没有显著差异 ($P > 0.05$)。

浮游病毒丰度变化如图 2D 所示。初始浮游病毒丰度为 2.94×10^7 个/mL。实验初期, 浮游病毒丰度均快速下降, 在第 6 天时各组浮游病毒丰度均降至最低, 随后呈上升趋势, 但各组间无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.2 浮游植物和浮游细菌的病毒裂解率与溶源诱导率变化

浮游病毒对浮游植物和浮游细菌的裂解率 (phytoplankton mortality rate, PMR; bacterioplankton mortality rate, BMR) 的变化如图 3A、3B 所示。2 个扰动组的浮游植物裂解率随时间的进行逐渐增大, 第 12 天时 0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组的

浮游植物裂解率平均值分别为 37.46%/d 和 34.47%/d。0 m/s 组浮游植物裂解率在整个实验期内呈较平稳的波动性变化, 变化范围为 23.05%/d–27.26%/d。各组浮游细菌裂解率整体呈先下降再上升的趋势, 其中 0.05 m/s 组相比另外两组更高, 第 12 天时达到 36.55%/d。

浮游植物溶源诱导率 (phytoplankton lysogenic induction rate, PLR) 和浮游细菌溶源诱导率 (bacterioplankton lysogenic induction rate, BLR) 如图 4A、4B 所示。各组的浮游植物溶源诱导率均在第 0–6 天呈下降趋势, 第 6–9 天时 0 m/s 组和 0.05 m/s 组呈增加趋势, 而 0.10 m/s 组直到第 9 天后才呈上升趋势, 而 0 m/s 组和 0.05 m/s 组则从第 9 天后趋稳。各组的浮游细菌溶源诱导率在前 3 天均上升, 在第 3–9 天时呈稳定趋势, 第 9 天后又呈上升趋势, 第 12 天时, 0 m/s 组、0.05 m/s 组和 0.10 m/s 组分别增至 34.32%/d、51.66%/d 和 60.35%/d。

2.3 重复测量方差分析

对 3 个处理组进行不同扰动强度×时点设计的重复测量方差分析, 结果发现, 组间 PMR 和 BLR 未通过 Mauchly 球形度检验 ($P < 0.05$), 因此组间比较结果以多变量检验的罗伊最大根为主; 组间 BMR 和 PLR 通过了 Mauchly 球形度检

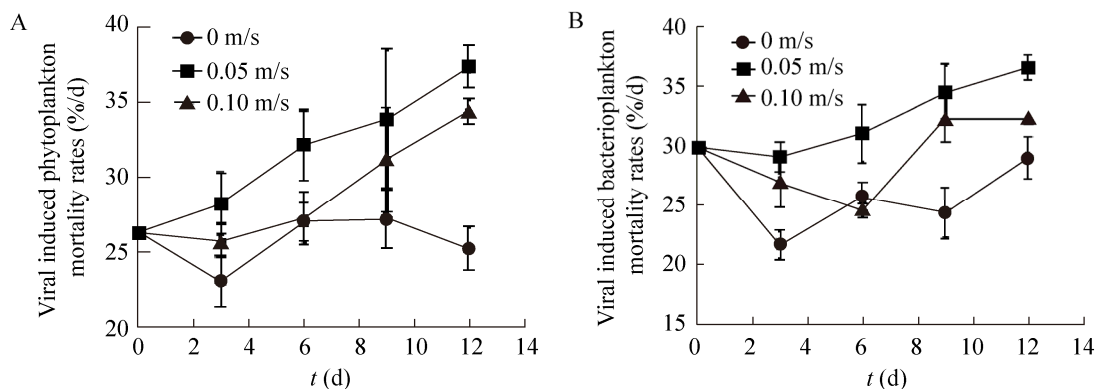


图 3 不同扰动强度下浮游病毒介导的浮游植物裂解率(A)和浮游细菌裂解率(B)的变化

Figure 3 Viral induced phytoplankton mortality rates (A) and bacterioplankton mortality rates (B) under different disturbance intensity.

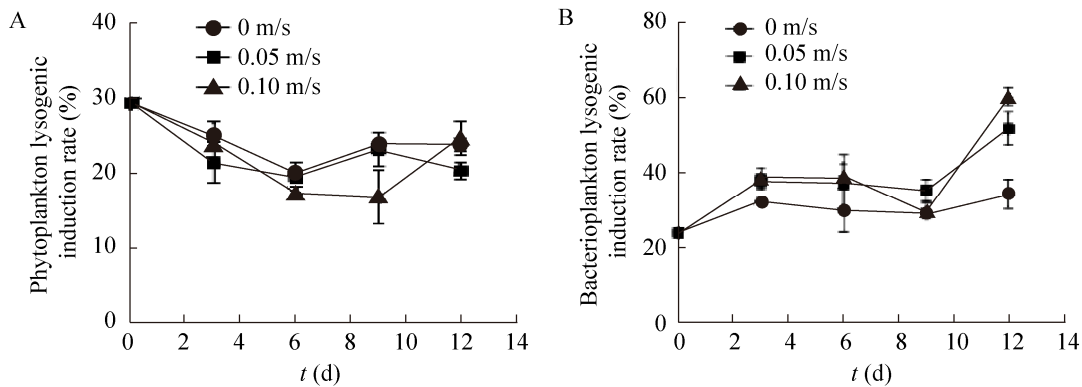


图 4 不同扰动强度下浮游植物溶源诱导率(A)和浮游细菌溶源诱导率(B)的变化

Figure 4 Variation of phytoplankton lysogenic induction rates (A) and bacterioplankton lysogenic induction rates (B) under different disturbance intensity.

验($P>0.05$), 因此组间比较结果以主体内效应检验中采用的球形度为主。从主体内和主体间效应可知(表 1 和表 2), PMR、BMR、PLR 和 BLR 的时点、扰动强度和时点×扰动强度的显

著性都小于 0.05, 说明 PMR、BMR、PLR 和 BLR 会随着时点或扰动强度的变化而产生显著变化, 而且随着时点×扰动强度交互效应变化而产生显著变化。

表 1 主体内效应的检验^a

Table 1 Test of within-subject effect^a

效应 Effect	测量 Subject	III 型平方和 Type III sum of square	F	自由度 Degree of freedom	显著性 Significance	偏 Eta 方 Partial η	
时点 Time point	罗伊最大根 Roy's greatest root	PMR	288.861	216.645b	4	0.001	0.997
	采用的球形度 Mauchly's test of sphericity	BMR	258.014	30.206	4	0.000	0.834
	采用的球形度 Mauchly's test of sphericity	PLR	527.795	45.694	4	0.000	0.884
	罗伊最大根 Roy's greatest root	BLR	417.011	312.758b	4	0.000	0.998
时点×扰动强度 Time point× disturbance intensity	罗伊最大根 Roy's greatest root	PMR	162.427	162.427c	4	0.000	0.994
	采用的球形度 Mauchly's test of sphericity	BMR	137.111	8.026	8	0.000	0.728
	采用的球形度 Mauchly's test of sphericity	PLR	123.225	5.334	8	0.001	0.640
	罗伊最大根 Roy's greatest root	BLR	84.913	84.913c	4	0.000	0.988

注: a: 设计: 截距+扰动强度, 主体内设计: 时点; b: 精准统计量; c: 该统计量是 F 的上限, 它产生了一个关于显著性级别的下限

Note: a: Design: Intercept + disturbance intensity, within-subject design: time point; b: Accurate statistic; c: The statistic is the upper limit of F, which produces a lower limit on the significance level.

表 2 主体间效应的检验

Table 2 Test of intersubjective effect

测量 Subject	III 型平方和 Type III sum of square	自由度 Degree of freedom	均方 Mean square	<i>F</i>	显著性 Significance	偏 Eta 方 Partial η
PMR	258.378	2	129.189	25.880	0.001	0.896
BMR	275.791	2	137.895	52.462	0.000	0.946
PLR	35.094	2	17.547	8.340	0.019	0.735
BLR	628.808	2	314.404	17.998	0.003	0.857

对 PMR、BMR、PLR 和 BLR 分别进行扰动组间比较, 0.05 m/s 组 PMR、BMR 均为最高, 0 m/s 组 PMR 和 BMR 均为最低, 各组间差异显著($P < 0.05$); 0 m/s 组 PLR 组显著高于 2 个扰动组($P > 0.05$), 而扰动组中, 0.05 m/s 组与 0.10 m/s 组无显著差异($P > 0.05$); 0 m/s 组 BLR 显著低于扰动组($P > 0.05$), 而扰动组中, 0.05 m/s 组与 0.10 m/s 组无显著差异($P > 0.05$) (表 3)。

3 讨论

3.1 扰动对浮游植物的影响

经过 12 d 的实验, 观察到扰动组和对照组中叶绿素 a 浓度和浮游植物丰度有明显的差异, 0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动强度有利于浮游植物的生长。这与其他研究者对三峡库区研究低流速、弱扰动促进浮游植物生长的结果相符。例如, 杨敏等对香溪河原水实验显示, 在

表 3 成对比较

Table 3 Pairwise comparison

指标 Subject	扰动强度(I) Disturbance intensity (I) (m/s)	扰动强度(J) Disturbance intensity (J) (m/s)	均值差值(I-J) Mean difference (I-J)	显著性 Significance
PMR	0.00	0.05	-5.859*	0.000
		0.10	-3.237*	0.007
	0.05	0.00	5.859*	0.000
		0.10	2.621*	0.018
BMR	0.00	0.05	-6.064*	0.000
		0.10	-3.036*	0.002
	0.05	0.00	6.064*	0.000
		0.10	3.028*	0.002
PLR	0.00	0.05	1.694*	0.019
		0.10	2.012*	0.009
	0.05	0.00	-1.694*	0.019
		0.10	0.319	0.569
BLR	0.00	0.05	-7.322*	0.003
		0.10	-8.423*	0.001
	0.05	0.00	7.322*	0.003
		0.10	-1.101	0.498

0.139 m/s 的流速范围内, 流速越大浮游植物总丰度越高^[17]; 何爱政等研究表明强扰动(>600 L/h)不利于浮游植物的生长^[18]; 焦世珺研究结果显示, 流速偏小(0.001 m/s)或偏大(0.1 m/s、0.5 m/s)都会抑制藻生长, 而适中的流速(0.005、0.01、0.05 m/s)则表现为促进作用^[19]; 而 Yang 等在香溪河的模拟实验则显示在 1.2 m/s 流速内, 模拟体系中最大叶绿素 a 浓度与流速成正比, 但浮游植物生长速度与流速成反比^[20]。

叶绿素 a 浓度和浮游植物丰度的变化不同步可能与浮游植物的演替类型有关。浮游植物种类对不同扰动的响应有差异, 扰动通常会改变浮游植物群落组成^[21], 可使较大、较重的种类保持悬浮状态^[22]。研究显示针杆藻、盘星藻、小环藻分别在 0.139、0.075 和 0.046–0.075 m/s 中长势较好^[17], 而 0.050 m/s 的流速可以促进蓝藻鱼腥藻的生长^[17,23]; Huisman 等^[24]研究结果显示, 低扰动下蓝藻因具有上浮能力而成为优势种, 而高扰动下硅藻和绿藻变为优势种; 高扰动(湍流能量耗散率 $\epsilon=10^{-4} \text{ m}^2/\text{s}^3$)对甲藻生长具有负面影响^[25], 这也有可能是浮游植物个体对扰动的生理反应。

3.2 扰动对浮游细菌丰度的影响

本文结果显示扰动对浮游细菌丰度产生显著影响, 与 Weithoff 等在富营养化浅水湖泊水柱中观察到的结果一致^[26]。浮游植物释放的胞外有机物是刺激浮游细菌生长的重要碳源^[27], 扰动对浮游细菌丰度的影响可能一方面是扰动促进浮游植物生长的间接结果; 另一方面, 扰动增加了水层中的扩散梯度, 使氧气补充溶解^[28], 并使水体更均匀地分布以利于细菌对营养物质的吸收, 导致细菌比例的增加^[29]。除此之外, 细菌丰度变化也依赖于其他因素如生物相互作用。水体在流动条件下会抑制大型浮游动物的生长^[22], 减少浮游细菌被浮游动物

捕食的压力^[30], 在一定程度上或许会使扰动状态下的浮游细菌丰度高于静置状态。因此, 扰动对浮游细菌丰度的影响可能是上述 3 个方面共同作用的结果。

3.3 扰动对浮游病毒丰度的影响

本文研究结果表明扰动对浮游病毒丰度无显著影响, 这可能是多个因素综合作用的结果, 首先是扰动会造成悬浮颗粒物增加, 这可能会导致浮游病毒失活而引起浮游病毒丰度下降, 因为悬浮颗粒物引起的病毒暗失活是导致浮游病毒失活的重要因素之一^[1]。另外, 扰动促进宿主浮游植物和细菌丰度增加, 从而增加扰动组病毒与宿主的接触几率, 提高宿主裂解率^[31], 而本研究确实观察到扰动组裂解率要显著高于 0 m/s 组, 这可能导致扰动组释放更多的子代病毒而引起浮游病毒丰度增加。此外, 扰动会造成宿主群落组成的改变^[21,32], 从而引起单个宿主细胞裂解释放量的改变。单个细胞感染裂解的释放量平均值变化范围可达 30–20 000, 主要受宿主群落和环境因素影响^[33]。有研究报道释放量大小与浮游病毒介导的宿主裂解率成反比^[1,34], 扰动使裂解率增加或许造成单个感染细胞的释放量相对减少。这些影响因素综合作用造成的结果可能使扰动导致的宿主群落组成改变后释放的病毒量与损失量的差值与 0 m/s 组相比无明显差异。

3.4 扰动对浮游植物和浮游细菌病毒裂解率的影响

重复测量方差分析表明, 扰动对浮游植物和浮游细菌的病毒裂解率有显著影响。0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动对浮游植物和浮游细菌的病毒裂解率均有促进作用, 而且 0.05 m/s 扰动强度的促进作用大于 0.10 m/s, 证实了 Parikka 等^[35]的推测: 扰动条件下的裂解活性可能比静置条件下更强。

可以从两个角度解释上述现象,即扰动对浮游病毒的感染有正负两方面影响:一方面,扰动可以刺激宿主丰度的增加,从而提高宿主与病毒的接触感染几率。如前文所述,无论是我们自己的研究数据还是前人的研究结果^[17,36],都证实了一定强度的扰动对浮游植物和浮游细菌的生长具有刺激作用。另外,由于病毒无自主运动能力,较低程度的扰动有利于病毒悬浮传播。另一方面,较强的扰动会影响病毒颗粒在宿主细胞表面的锚定吸附。有文献报道剧烈振荡时会抑制浮游病毒对宿主的感染,抑制途径主要是降低了病毒对宿主的吸附率^[37]。因此,扰动对裂解率的影响可能是上述两种作用的叠加效应,这与 Hudnell 等^[38]提出的假说比较相符。Hudnell 等^[38]在研究利用噬藻体控制蓝藻水华时提出了水动力效应假说,即通过人工循环增加水流量以抑制有害藻华,这将是作为解释病毒与宿主相互作用的关键过程。本文观察到在 0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动强度下,浮游植物丰度相比 0 m/s 组显著增加,促进了裂解率的增加;而较高强度扰动在一定程度上抑制了病毒的吸附,使得 0.10 m/s 组的裂解率有所下降,所以 0.05 m/s 的扰动对浮游植物裂解率的促进作用比 0.10 m/s 扰动更大。

3.5 扰动对浮游植物和浮游细菌溶源诱导率的影响

重复方差分析显示,浮游植物和浮游细菌的溶源诱导率在各组均有显著差异。0.05 m/s 和 0.10 m/s 组的浮游植物溶源诱导率均显著低于 0 m/s 组($P < 0.05$),其中 0.05 m/s 组与 0.10 m/s 组无显著差异($P > 0.05$),说明本研究扰动范围内可以降低浮游病毒对浮游植物的溶源性感染。推测与 0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动增加宿主浮游植物丰度、促使浮游植物往较大个体演替从而增加裂解感染、减少溶源感染有关。因为在

宿主丰富的水体中,浮游病毒对宿主的裂解感染更明显^[39],而溶源感染通常在生产力较低或营养盐限制的水体中较明显^[40]。另有研究表明,病毒感染较大体积的宿主时选择溶源性的几率较小^[41]。不同扰动造成水中浮游植物演替的物种类型不同^[18],可能 0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动使浮游植物往细胞个体较大的种群演替。例如,杨敏等^[17]对香溪河原水实验的结果显示,0.075 m/s 和 0.139 m/s 的流速分别促使个体较大的盘星藻和针杆藻成为优势藻种。本研究中,0.05 m/s 和 0.10 m/s 组的浮游细菌溶源诱导率分别显著高于 0 m/s 组($P < 0.05$),其中 0.05 m/s 组与 0.10 m/s 组无显著差异($P > 0.05$),说明一定程度的扰动可以增加浮游细菌的溶源诱导率。研究表明流速在 0.10 m/s 时会增加细菌多样性^[36]。噬菌体是病毒与宿主细菌相互作用的产物,当宿主细菌多样性增加时,噬菌体多样性随之增加。多种噬菌体感染同一个宿主时会倾向于溶源感染^[42]。因而推测可能是 0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动强度使浮游细菌多样性增加,促使噬菌体的溶源感染。

4 结论

针对香溪河平均流速设计的扰动实验结果显示,0.05 m/s 和 0.10 m/s 的扰动强度对浮游植物和浮游细菌生长有显著促进作用,但扰动对浮游病毒丰度的影响不显著。扰动能促进病毒介导的浮游植物和细菌裂解率上升,而且 0.05 m/s 扰动强度的促进作用大于 0.10 m/s。扰动导致浮游植物的溶源性感染降低,但促进了浮游细菌的溶源性感染,这一差异的内在机制还需进一步研究。

REFERENCES

- [1] Wommack KE, Colwell RR. Virioplankton: viruses in

- aquatic ecosystems[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*: MMBR, 2000, 64(1): 69-114
- [2] Weinbauer MG. Ecology of prokaryotic viruses[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2004, 28(2): 127-181
- [3] Wilhelm SW, Suttle CA. Viruses and nutrient cycles in the sea viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs[J]. *BioScience*, 1999, 49: 781-788
- [4] Zimmerman AE, Howard-Varona C, Needham DM, John SG, Worden AZ, Sullivan MB, Waldbauer JR, Coleman ML. Metabolic and biogeochemical consequences of viral infection in aquatic ecosystems[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 21-34
- [5] Zheng Q, Lin WX, Wang Y, Xu DP, Liu YT, Jiao NZ. Top-down controls on nutrient cycling and population dynamics in a model estuarine photoautotroph-heterotroph co-culture system[J]. *Molecular Ecology*, 2021, 30(2): 592-607
- [6] Sime-Ngando T, Gosselin M, Juniper SK, Levasseur M. Changes in sea-ice phagotrophic microprotists (20-200 μm) during the spring algal bloom, Canadian Arctic Archipelago[J]. *Journal of Marine Systems*, 1997, 11(1-2): 163-172
- [7] Zhang R, Li YX, Yan W, Wang Y, Cai LL, Luo TW, Li HF, Weinbauer MG, Jiao NZ. Viral control of biomass and diversity of bacterioplankton in the deep sea[J]. *Communications Biology*, 2020, 3: 256
- [8] Suttle CA. Marine viruses—major players in the global ecosystem[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 801-812
- [9] S awstr om C, Pollard P. Environmental influences on virus-host interactions in an Australian subtropical reservoir[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2012, 4(1): 72-81
- [10] Cabral AS, Lessa MM, Mello MP, Martins RM, Pulgati FH, Paranhos R. Occurrence and role of viroplankton in a tropical estuarine system[J]. *Hydrobiologia*, 2020, 847(19): 4125-4140
- [11] Barros N, Farjalla VF, Soares MC, Melo RCN, Roland F. Virus-bacterium coupling driven by both turbidity and hydrodynamics in an Amazonian floodplain lake[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2010, 76(21): 7194-7201
- [12] Chen XW, Wei W, Wang JN, Li HB, Sun J, Ma RJ, Jiao NZ, Zhang R. Tide driven microbial dynamics through virus-host interactions in the estuarine ecosystem[J]. *Water Research*, 2019, 160: 118-129
- [13] 彭开达. 三峡库区香溪河浮游病毒时空分布及其感染特性研究[D]. 武汉: 湖北工业大学硕士学位论文, 2018
- Peng KD. The spatial-temporal distribution and infection characteristics of viroplankton in Xiangxi Bay of the Three Gorges reservoir[D]. Wuhan: Master's Thesis of Hubei University of Technology, 2018 (in Chinese)
- [14] 张远, 郑丙辉, 刘鸿亮. 三峡水库蓄水后的浮游植物特征变化及影响因素[J]. *长江流域资源与环境*, 2006, 15(2): 254-258
- Zhang Y, Zheng BH, Liu HL. Characteristics of phytoplankton composition with analysis of its impact factors after impounding of the Three Gorges reservoir[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2006, 15(2): 254-258 (in Chinese)
- [15] Maclsaac EA, Stockner JG. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy[A]// *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*[M]. Florida: CRC Press, 2018: 187-197
- [16] Marie D, Brussaard C, Partensky F, Vaultot D, Wiley J. Flow cytometric analysis of phytoplankton, bacteria and viruses[J]. *Current protocols in cytometry*, 1999, 11: 1-11.
- [17] 杨敏, 毕永红, 艾鹰, 胡建林, 朱孔贤, 胡征宇. 人工控制条件下水流速对香溪河库湾浮游植物影响的初步研究[J]. *长江流域资源与环境*, 2012, 21(2): 220-224
- Yang M, Bi YH, Ai Y, Hu JL, Zhu KX, Hu ZY. A preliminary study on effect of artificial controlled flow velocity on phytoplankton in Xiangxi Bay[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2012, 21(2): 220-224 (in Chinese)
- [18] 何爱政, 刘德富, 杨正健, 阮腾腾, 朱晓明. 不同扰动强度对浮游藻类群落结构演替的影响[J]. *环境科学与技术*, 2015, 38(5): 53-58, 77
- He AZ, Liu DF, Yang ZJ, Ruan TT, Zhu XM. Effect of different disturbance strength on succession of phytoplankton community[J]. *Environmental Science & Technology*, 2015, 38(5): 53-58, 77 (in Chinese)
- [19] 焦世珺. 三峡库区低流速河段流速对藻类生长的影响[D]. 重庆: 西南大学硕士学位论文, 2007
- Jiao SJ. The effects of velocity of glow to the growth of algae in low current area of the Three Gorges[D]. Chongqing: Master's Thesis of Southwest University, 2007 (in Chinese)
- [20] Yang ZJ, Wei CY, Liu DF, Lin QC, Huang YL, Wang CF, Ji DB, Ma J, Yang H. The influence of hydraulic characteristics on algal bloom in Three Gorges reservoir, China: A combination of cultural experiments and field monitoring[J]. *Water Research*, 2022, 211: 118030
- [21] 吴晓辉, 李其军. 水动力条件对藻类影响的研究进展[J]. *生态环境学报*, 2010, 19(7): 1732-1738
- Wu XH, Li QJ. Reviews of influences from hydrodynamic conditions on algae[J]. *Ecology and Environmental*

- Sciences, 2010, 19(7): 1732-1738 (in Chinese)
- [22] Fraisse S, Bormans M, Lagadeuc Y. Turbulence effects on phytoplankton morphofunctional traits selection[J]. *Limnology and Oceanography*, 2015, 60(3): 872-884
- [23] Mitrovic SM, Oliver RL, Rees C, Bowling LC, Buckney RT. Critical flow velocities for the growth and dominance of *Anabaena circinalis* in some turbid freshwater rivers[J]. *Freshwater Biology*, 2003, 48(1): 164-174
- [24] Huisman J, Sharples J, Stroom JM, Visser PM, Kardinaal WEA, Verspagen JMH, Sommeijer B. Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species[J]. *Ecology*, 2004, 85(11): 2960-2970
- [25] Sullivan JM, Swift E. Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates1[J]. *Journal of Phycology*, 2003, 39(1): 83-94
- [26] Weithoff G, Lorke A, Walz N. Effects of water-column mixing on bacteria, phytoplankton, and rotifers under different levels of herbivory in a shallow eutrophic lake[J]. *Oecologia*, 2000, 125(1): 91-100
- [27] 赵海萍. 渤海湾浮游细菌及水层生态水动力学模拟[D]. 天津: 天津大学硕士学位论文, 2006
- Zhao HP. Bacterioplankton & ecohydrodynamic modeling of water layer in Bohai Bay[D]. Tianjin: Master's Thesis of Tianjin University, 2006 (in Chinese)
- [28] 胡鹏, 杨庆, 杨泽凡, 韩昆, 潘剑光. 水体中溶解氧含量与其物理影响因素的实验研究[J]. *水利学报*, 2019, 50(6): 679-686
- Hu P, Yang Q, Yang ZF, Han K, Pan JG. Experimental study on dissolved oxygen content in water and its physical influence factors[J]. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2019, 50(6): 679-686 (in Chinese)
- [29] Amanullah A, Tuttiett B, Nienow AW. Agitator speed and dissolved oxygen effects in Xanthan fermentations[J]. *Biotechnology and Bioengineering*, 1998, 57(2): 198-210
- [30] 李飞鹏, 高雅, 张海平, 肖宜华, 陈玲. 流速对浮游藻类生长和种群变化影响的模拟试验[J]. *湖泊科学*, 2015, 27(1): 44-49
- Li FP, Gao Y, Zhang HP, Xiao YH, Chen L. Simulation experiment on the effect of flow velocity on phytoplankton growth and composition[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2015, 27(1): 44-49 (in Chinese)
- [31] Brussaard CPD. Viral control of phytoplankton populations—a review1[J]. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 2004, 51(2): 125-138
- [32] 潘雯雯, 杨桂军, 芮政, 钟春妮, 秦伯强, 杨宏伟. 野外模拟扰动方式对太湖浮游植物群落结构的影响[J]. *环境科学研究*, 2020, 33(6): 1421-1430
- Pan WW, Yang GJ, Rui Z, Zhong CN, Qin BQ, Yang HW. Effects of *in situ* simulative mixing modes on phytoplankton community structure in lake Taihu[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2020, 33(6): 1421-1430 (in Chinese)
- [33] 陈保国, 李登峰, 严小军. 硅藻病毒研究进展[J]. *海洋科学*, 2015, 39(9): 123-130
- Chen BG, Li DF, Yan XJ. Review of diatom viruses[J]. *Marine Sciences*, 2015, 39(9): 123-130 (in Chinese)
- [34] Wei W, Chen XW, Weinbauer MG, Jiao NZ, Zhang R. Reduced bacterial mortality and enhanced viral productivity during sinking in the ocean[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(6): 1668-1675
- [35] Parikka KJ, Le Romancer M, Wauters N, Jacquet S. Deciphering the virus-to-prokaryote ratio (VPR): insights into virus-host relationships in a variety of ecosystems[J]. *Biological Reviews*, 2017, 92(2): 1081-1100
- [36] 黄保国, 顾越, 陈国炜, 金菊良, 刘丽. 给水管网流速对水质和生物膜种群结构的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(4): 860-865
- Huang BG, Gu Y, Chen GW, Jin JL, Liu L. Effects of water velocity on bulk water quality and biofilm population structure in drinking water distribution systems[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2018, 24(4): 860-865 (in Chinese)
- [37] Stoddard LI, Martiny JBH, Marston MF. Selection and characterization of cyanophage resistance in marine *Synechococcus* strains[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2007, 73(17): 5516-5522
- [38] Hudnell HK, Jones C, Labisi B, Lucero V, Hill DR, Eilers J. Freshwater harmful algal bloom (FHAB) suppression with solar powered circulation (SPC)[J]. *Harmful Algae*, 2010, 9(2): 208-217
- [39] Payet JP, Suttle CA. To kill or not to kill: the balance between lytic and lysogenic viral infection is driven by trophic status[J]. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(2): 465-474
- [40] Jassim SAA, Limoges RG. Impact of external forces on cyanophage-host interactions in aquatic ecosystems[J]. *World Journal of Microbiology & Biotechnology*, 2013, 29(10): 1751-1762
- [41] Ofir G, Sorek R. Contemporary phage biology: from classic models to new insights[J]. *Cell*, 2018, 172(6): 1260-1270
- [42] Maranger R, Bird DR, Juniper SK. Viral and bacterial dynamics in Arctic Sea ice during the spring algal bloom near Resolute, N.W.T., Canada[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, 111: 121-127