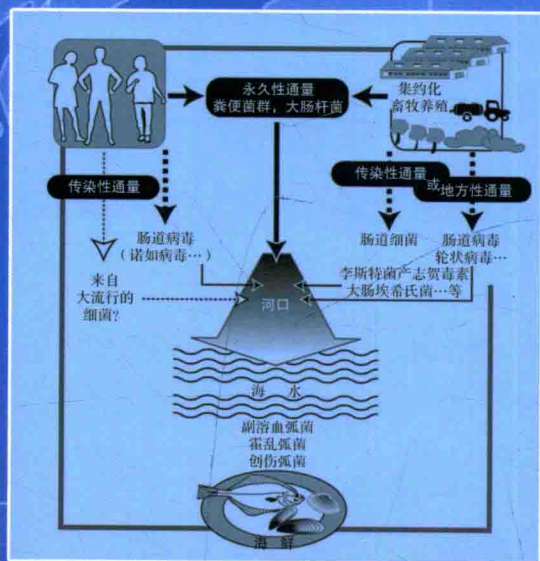


海洋与健康

海洋环境中的病原体

希姆松·贝尔金 丽塔·考威尔 主编

樊景凤 苏洁 明红霞 编译



海洋出版社

海洋与健康:海洋环境中的病原体

希姆松·贝尔金 丽塔·考威尔 主编
樊景凤 苏洁 明红霞 编译

海洋出版社

2015年·北京

图书在版编目(CIP)数据

海洋与健康:海洋环境中的病原体/(以)贝尔金(Belkin, S.), (美)考威尔(Colwell, R. R.)主编;樊景凤, 苏洁, 明红霞编译. —北京:海洋出版社, 2015. 7

书名原文: Oceans and Health: Pathogens in the Marine Environment

ISBN 978-7-5027-9153-7

I. ①海… II. ①贝… ②考… ③樊… ④苏… ⑤明… III. ①海洋-病原微生物-研究 IV. ①R37

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2015)第 100958 号

图字:01-2013-5881

Translation from English language edition:

Oceans and Health:

by Shimshon Belkin and Rita R. Colwell

Copyright © 2005 Springer New York

Springer New York is a part of Springer Science + Business Media

All Rights Reserved

责任编辑:苏勤方菁

责任印制:赵麟苏

海洋出版社 出版发行

<http://www.oceanpress.com.cn>

北京市海淀区大慧寺路8号 邮编:100081

北京旺都印务有限公司印刷 新华书店发行所经销

2015年7月第1版 2015年7月北京第1次印刷

开本:787mm×1092mm 1/16 印张:27

字数:620千字 定价:90.00元

发行部:62132549 邮购部:68038093 总编室:62114335

海洋版图书印、装错误可随时退换

前言

与传染性疾病抗争的重要性已经引起国际关注,它将为一个结合医学与其他学科以及科学技术(特别信息技术、纳米技术以及生物技术)的多学科方法提供机会。实际上,已有专家预测,未来将会诞生上述技术与认知、行为科学相结合的学科。科学界和世界领导者必须携手努力,将知识加以应用来改善地球当前的状况,而本书中讲述的传染性疾病与海洋环境之间的关系为这一前景提供了一个典范。

在21世纪,关乎全人类健康的一个重大问题是人类活动和商品在世界范围内的流通。在过去的半个世纪里,国际旅游业飞速发展,每年有超过50亿人到异国旅游,这种快速增长长期是从20世纪90年代中期开始的。世界已经变成了一个全球性的整体。因此,从地球上成功消除疾病的想法已经显得过于单纯。传染性疾病是一个不断变化的问题,气候变化也将会影响有环境敏感性的疾病。气候模型中的识别信号能够为公众健康监测提供一种预见性的方法。因此,密切关注海洋在人类健康中扮演的角色能够为疾病提供一种新的预防手段。

在这本书中,Colin Munn对海洋中的病原体进行了综述,为与世界海洋相关的病原微生物这一主题提供了一个开阔的视野。Janelle Thompson及其同事描述了病原微生物的多样性,生态学及其检测方法。而Albert Bosch及其同事综述了人类病毒,它是一种众所周知的海洋环境中很难检测的微生物。

几位作者从不同的角度对环境中普遍存在的弧菌进行了讨论。Carla Pruzzo及其同事对这一主题进行了详细的综述;James Oliver, Balakrish Nair及其同事分别对创伤弧菌(*Vibrio vulnificus*)和副溶血弧菌(*Vibrio parahaemolyticus*)进行了深入的探讨;后面的章节还讨论了这些微生物与食品安全的关系。Rita Colwell及其团队就气候、季节、海洋表面温度和浮游植物群落生长周期这些问题进行了阐述。如第12章所述,了解全球霍乱流行的原因应该从整体上对海洋弧菌的生态学特点进行认识。Karunasagar主要讨论了活的非可培养状态(休眠)的存在对病原体致病性的影响。有趣的是,活的非可培养状态在地理分布上也扮演着重要的角色。Pietro Canepari及其同事详细讨论了另一种非常重要的人类病原菌—革兰氏阳性菌,这类细菌在海洋环境中经常被认为不具有致病性。

不管病原体的类型及其来源如何,它们对其宿主的影响依赖于化学、物理和生物等要素的结合。Lester Sinton和Charles Gerba分别讨论了细菌性病原体和病毒性病原体的存活,Yael Rozen和Shimshon Belkin又分别在分子水平上对其进行了探讨。Monique Pommepuy从工程学和流行病学方面对这些因素进行了阐述,Hillel Shuval则分析了人类感染这些病原体之后所带来的经济损失。

细菌和病毒不是海洋环境中唯一的病原体。海洋环境同时还蕴含了丰富多样的原生动物,它是人类了解海洋生态系统重要组成的一个开始。Ronald Fayer 和 James Trout 对随着本土动物、野生动物和/或人类的粪便进入海洋环境的人畜共患原生动物进行了详细介绍。Jan Landsberg 及其同事们讨论了赤潮,这是另一种对人类和动物健康有害的污染源。

虽然这本书的初衷是只谈论人类病原体,但是我们却意识到一个覆盖全面的主题还应该包括其他生物的病原体。所以我们又选取了海洋生态系统中与人类经济利益密切相关的三大类海洋生物,即鱼类、珊瑚和甲壳类动物。这三大类生物引起的疾病分别由 Brian Austin, Eugene Rosenberg, Yael Barash 和 Jeffery Lotz 及其同事来阐述,这些章节的内容在很大程度上是相互交叉的,其交叉部分都是在自然环境中与人类健康和利益密切相关的。

在这本书中,杰出的作者们带来了其擅长领域独特的观点和宝贵的经验来谈论世界海洋健康问题,但是更重要的是关注与病原体(土著的和因污染引入海洋环境中的)相关的人类健康。在人类居住的蓝色星球中,其 3/4 的表面被海洋所覆盖。如果我们不了解这一广阔领域中的微生物生态学,尤其是已经被鉴定或者有待认识的病原体,我们将会对人类健康问题上遭受致命的风暴。

非常感谢参与者慷慨地奉献了他们的时间和知识,尤其是他们的耐心。我们真诚地希望,这本书能够对大家有所帮助并且符合时代发展的需要。

希姆松·贝尔金(Shimshon Belkin)

耶路撒冷希伯来大学环境科学专业教授

丽塔·考威尔(Rita R. Colwell)

美国马里兰大学和约翰霍普金斯大学资深教授

译者序

本书译自出版于 2004 年的《海洋与健康:海洋环境中的病原体》(Oceans and Health: Pathogens in the Marine Environment), 原书由以色列耶路撒冷希伯来大学的希姆雄·贝尔金(Shimshon Belkin) 和美国马里兰大学的丽塔·科尔韦尔(Rita R. Colwell) 两位教授和各领域十多位研究人员共同编著。编著者在海洋环境微生物领域的研究成绩卓著, 书中的内容包括各位专家自己的多年研究成果以及对同行研究进展的综述, 原书具有学科综合性强、信息量大、图文并茂的特点, 是一本较好的海洋环境微生物学的教材与参考书籍。

全书共分 19 章, 除绪论外总体可分为四部分: 第一部分包括 1~3 章, 主要介绍了海洋环境中病原体的多样性、来源及其检测方法; 第二部分包括 4~13 章, 阐述了各类病原体的生态学及其存活机制; 第三部分包括 14~16 章, 概述了海洋环境中病原体的致病性及其人体健康风险评估方法; 第四部分包括 17~19 章, 介绍了几类重要海洋生物的病原体。

海洋病原体是一类能引起人类或海洋生物疾病的微生物。世界海洋已成为病原体的储存池, 本书对海洋环境中的病原体作了整体详细的介绍, 其中重点介绍了与人类有关的病原体, 此外还包括一部分与海洋生物有关的病原体。从人类健康和经济发展的角度考虑, 有必要了解影响微生物生存及其致病性的因素。鉴于此, 各领域杰出专家结合各自专长, 在这本学科交叉的著作中描述了各类病毒、细菌、原生生物及藻类的来源、生存及其分布, 同时在基础理论及应用层面上, 讨论了病原体对人类及陆地生物、鱼类、甲壳类动物及珊瑚的影响, 并着重强调了这一主题的全球性及特殊性。本书在对海洋环境中病原体详细阐述的基础上, 论述了传染性疾病的传播途径, 为保护人类健康提供理论依据。本书的独特之处在于它是迄今为止第一本编纂的能同时涵盖海洋环境中致病性病毒、细菌、原生生物及藻类, 并阐述人类与海洋生态系统相互作用的书籍。

本书由樊景凤研究员、苏洁博士、明红霞博士、林凤翱研究员、王斌教授、孙静和石岩共同翻译校正, 研究生韩彦垒、李江宇、韩俊丽、高小玉、郭建丽、赵顺、张春鑫、王玥、咎帅君、常永凯、郭立梅、季凤云、李博超等人参加了初译工作, 在此一并致谢。

在翻译并校正此书的过程中, 我们深感海洋与健康是一门多学科交叉、研究进展飞速、实用性很强的学科, 而我们的知识水平有限, 翻译此书对我们来说也是一个学习和进步的过程。因限于我们的翻译水平, 书中肯定会有许多纰漏之处, 敬请专家和读者批评指正。

目 次

第 1 章	海洋病原体概述	(1)
	Colin B. Munn	
第 2 章	海洋环境中人类细菌性病原体的多样性、来源及检测	(28)
	Janelle R. Thompson, Luisa A. Marcelino, and Martin F. Polz	
第 3 章	生物与非生物影响	(67)
	Lester W. Sinton	
第 4 章	海水中肠道细菌存活的分子机制	(90)
	Yael Rozen and Shimshon Belkin	
第 5 章	海洋环境中人类致病性病毒	(106)
	Albert Bosch, F. Xavier Abad, and Rosa M. Pintó	
第 6 章	海洋环境中病毒的存活	(128)
	Charles P. Gerba	
第 7 章	海洋环境中的人畜共患原生生物	(137)
	Ronald Fayer and James M. Trout	
第 8 章	海洋和河口赤潮对人类和动物健康的影响	(157)
	Jan Landsberg, Fran Van Dolah, and Gregory Doucette	
第 9 章	海洋与河口环境中的致病性弧菌	(206)
	Carla Pruzzo, Anwar Huq, Rita R. Colwell, and Gianfranco Donelli	
第 10 章	创伤弧菌	(240)
	James D. Oliver	

-
- 第 11 章 副溶血弧菌——海洋食品安全以及与高等生物的相关性 (264)
Firdausi Qadri, Nandini Roy Chowdhury, Yoshifumi Takeda and G. Balakrish Nair
- 第 12 章 霍乱弧菌的全球微生物生态学 (282)
Rita R. Colwell
- 第 13 章 海洋环境中的革兰氏阳性菌 (291)
Maria del Mar Lleó, Caterina Signoretto, and Pietro Canepari
- 第 14 章 沿海地区的粪便污染:一个工程学方法 (313)
M. Pommepuy, D. Hervio-Heath, M. P. Caprais, M. Gourmelon, J. C. Le Saux, and F. Le Guyader
- 第 15 章 活的非可培养状态病原体的致病性 (340)
Iddya Karunasagar and Indrani Karunasagar
- 第 16 章 废水污染海洋环境引发的海洋生成性传染病:对全球范围内发生的事例的评估 (351)
Hillel Shuval
- 第 17 章 海洋鱼类的细菌性病原体 (366)
Brian Austin
- 第 18 章 珊瑚的微生物疾病 (388)
E. Rosenberg and Y. Barash
- 第 19 章 海洋水产养殖和动物病原体——海虾病毒 (403)
Jeffrey M. Lotz, Robin M. Overstreet, and D. Jay Grimes

第1章 海洋病原体概述

Colin B. Munn

1.1 引言

本书主要论述了海洋病原微生物的重要性。首先值得一提的是,病原体是一类能引起人类疾病的微生物。人类依海而居的历史已近上千年,海洋不仅能源源不断地为人类提供食物资源,而且频繁的海上交通运输和港口贸易也带动了当地经济的发展,因此人类社区在沿海地区得以迅速发展。当今社会,世界上许多大都市都位于沿海地区,人类每天都会向海洋中排放大量的垃圾和废弃物。除了传统的海上捕捞,20世纪兴起的水产养殖业也成为人类获得食物的另一个重要途径。在过去的几十年里,人们除了从海洋中获取食物和材料及交通运输而进行的传统用海以外,还增加了对海洋休闲、运动、娱乐功能的开发。很多人利用周末或假期去海边游泳、冲浪、航行和潜水。上述用海活动加之良好的环境监测,预报系统以及媒体对环境问题的关注,增加了公众对与海洋相关疾病的关注。

考虑到预期的读者群,本书将主要集中于对人类病原体的研究。例如,有些病原体是人类体内正常存在的微生物,这些微生物进入海洋(主要是通过污水排放),随后其他人通过偶然接触或摄入了含有这些微生物的鱼类或贝类而受到感染。本书将重点讲述这些海洋病原微生物的生存方式、传播方式及其最终的命运。另一方面,许多人类病原体是海洋中固有的土著微生物,其通过传染或毒素作用导致人类疾病,但人类显然不是这些病原体的自然宿主或其毒素的靶标。因此本书将着重讨论的另一主题是这些病原体的自然生态学及影响它们引发疾病的因素。这本书无可厚非是专注于与人类疾病相关的海洋病原体,这可能会让我们对一个重要的认识产生困惑——所有的海洋生物体都是不同病原体的自然寄主!疾病的简单定义为“健康的损伤或者某种功能的不正常”(Biology Online Dictionary, 2004)。这经常在人类和其他高等生物的可见的生理变化或微小的组织损伤中被证实。然而,我们对海洋生态系统中大量生物物种所携带的病原体及其病变过程都不太了解。在这种情况下,有必要对疾病采用一个更广义的定义,就是本书所定义的“生物体因被病原体感染或被其产生的毒素所影响而导致其正常功能受到威胁或损坏甚至威胁其生命的一种状态。”这使得我们能够把病毒作为细菌和藻类(这两者在海洋中都具有重要的生命过程)的病原体(表1.1)。有必要强调一下,大多数海洋微生物在人体或其他生物体中都不是病原体,但

是它们在自然进程中扮演着重要的角色,比如地球化学循环或有益的共生关系。

表 1.1 感染海洋生物的病毒

病毒科	形状	大小/nm	寄主
双链 DNA 病毒			
腺病毒科	带纤维凸起的二十面体	60 ~ 90	真菌
杆状病毒科	杆状,部分种类含有尾	100 ~ 400	甲壳纲
被脂噬菌体科,复层噬菌体科	带纤维凸起的二十面体	60 ~ 75	细菌
彩虹病毒科	二十面体	125 ~ 300	鱼
脂毛噬菌体科	具脂质层的粗棒	400	古细菌
肌尾噬菌体科	多边形,具有可收缩的尾	80 ~ 200	细菌
藻类 DNA 病毒科	二十面体	130 ~ 200	藻类
短尾噬菌体科,长尾噬菌体科	具不收缩的尾的二十面体	60	细菌
SSVI 种群	带凸起的柠檬形状	60 × 100	古细菌
双链 RNA 病毒			
双 RNA 病毒科	二十面体	60	软体动物,鱼
囊状噬菌体科	具脂质层二十面体	60 ~ 75	细菌
呼肠孤病毒科	带凸起的二十面体	50 ~ 80	甲壳纲,鱼
单分病毒科	二十面体	30 ~ 45	原生动物
单链 DNA 病毒			
微小噬菌体科	带凸起的二十面体	23 ~ 30	细菌
细小病毒科	二十面体	20	甲壳纲
单链 RNA 病毒			
杯状病毒科	球形	35 ~ 40	鱼,海洋哺乳动物
光滑噬菌体科	二十面体	24	细菌
正黏病毒科	形态多样,多呈纤维丝状	20 ~ 120	海洋哺乳动物
弹状病毒科	带有凸起的子弹状	100 ~ 430	鱼

鉴于以上原因,海洋中的任何病原体都应该被重视。这也是此引言部分的主要目的。本章将对海洋中微生物的重要性做出一般性概述,同时也会对病原微生物做出介绍。本章将重点介绍具有重要生态学意义的海洋生物病原体,这部分病原体在以往的文献中往往很少被提及。本章也试图在病原体的来源、传播方式、致病机理、海洋相关疾病的演变趋势以及人们明显缺少的知识方面找到共同主题。

1.2 海洋微生物及其栖息地

海洋的覆盖面积达 $3.6 \times 10^8 \text{ km}^2$ (占地球表面的 71%), 并且拥有 $1.4 \times 10^{21} \text{ L}$ 海水 (占地球总水量的 97%)。因此, 它代表了地球上最大的生态系统 (占到整个生物圈的 90%)。海洋为微生物提供了种类繁多的栖息地: ①可以自由悬浮的水体; ②颗粒物; ③沉积物; ④其他生命或非生命物体的表面; ⑤其他生物组织或细胞 (图 1.1)。每一种栖息地都为海洋微生物提供了多变的营养物质和环境, 进而促成了微生物物种的多样性和相对丰富的微生物类型。物理因素 (特别是温度和太阳辐射) 和化学因素 (特别是氧气和营养物质浓度) 都影响着不同微生物的分布和活动。

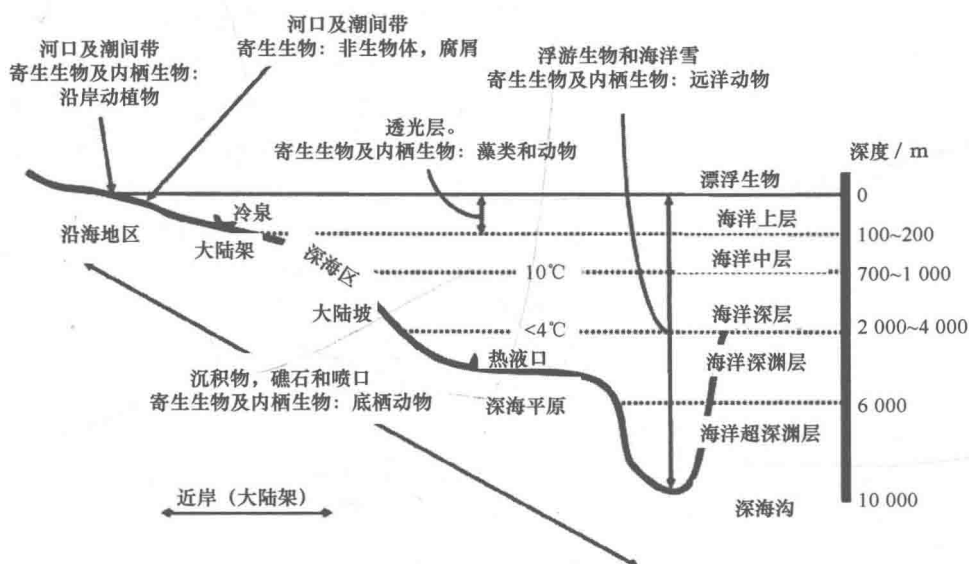


图 1.1 海洋生态区示意图, 展示了海洋微生物的栖息地 (不按比例)

经授权转载自 Munn (2004), Garland Science/BIOS Scientific 出版社

1.2.1 浮游微生物的大小和活动

浮游生物被定义为那些悬浮在水层中, 并缺乏足够的运动能力以克服大规模的水流阻力的生物体。浮游生物可以根据其大小进行分类 (表 1.2), 它包括病毒、细菌 [非斜体形式的, 这是一个通用术语包括原核领域的细菌和古细菌 (*Archaea*)]、真菌和原生生物 (包括原生动物和一些真核藻类)。

表 1.2 浮游生物按大小分类

分类	尺寸范围/ μm	微生物类群
超微微型浮游生物	0.01 ~ 0.2	病毒
超微型浮游生物	0.2 ~ 2	细菌 ^① 、古细菌、部分鞭毛虫类
微型浮游生物	2 ~ 20	鞭毛虫类、硅藻类、鞭毛藻类
小型浮游生物	20 ~ 200	纤毛虫类、硅藻类、鞭毛藻类、其他藻类

①一些丝状蓝细菌和硫氧化细菌被分到尺寸较大的组中。

尽管有一些例外存在,如硫珠菌(*Thiomargarita*)(Schulz & Jorgensen, 2001),但大多数海洋原核生物都是异常的小,即使用微生物学常用的标准来衡量。它们中大多数的最大尺寸小于 0.6 μm ,有些甚至小于 0.3 μm ,其细胞体积只有 0.03 μm^3 (DeLong, 1999)。这些极小细胞的产生可能是因为贯穿细胞周期的固定的基因表型或者是由于饥饿而导致的生理变化(DeLong, 1999)。当遭受饥饿时,许多培养的细菌(包括人类和动物病原体)会慢慢地发生一系列的遗传方面的改变,进而导致细胞壁、新陈代谢的改变,最终减小了细胞的体积(Kjelleberg et al., 1987; Moyer & Morita, 1989; Paludan-Miller et al., 1996; Wai et al., 1999)。人们认为海洋中存在的大多数超微细菌都是由较大的细胞分化而来,这些较大细胞一般与有机物颗粒息息相关,饥饿最终导致了这类细胞的分裂(Morita, 1997)。然而,超微细菌相对于大的细胞表现出了更高单位体积的新陈代谢活力,因此它代表着海洋中以生物量和生物活性为单位的主要组成(Schut et al., 1997)。其较小的体积是一种遗传型的进化适应,以确保其在寡营养环境中对营养缺乏的有效利用,其较小的基因组就是一个有力的证明(Schut et al., 1997)。

1.2.2 存活能力、可培养性及多样性

了解营养物质浓度和物理因素对海洋细菌生理学上的影响是很重要的,不仅仅包括它们在海洋过程中起到的作用方面,还包括在海洋中固有病原体的生态学特征以及被引入海洋中的病原体和指示生物的存活方面。这里特别提到了“活的非可培养”(viable but non-culturable, VBNC)状态。这个重要概念最初是由 Colwell 及其合作者为了解释通过直接观察法(如荧光显微镜法)和通过平板计数法(Colwell et al., 1985; 见第 12 章)得到的近岸海水中霍乱弧菌(*Vibrio cholerae*)数量之间的差距所提出来的。随后大量海洋环境中存在的细菌被证明是活的但不可培养的微生物(Colwell & Grimes, 2000)。人们对这种活的非可培养状态的本质仍然存在争议(Bloomfield et al., 1998; Kell et al., 1998),但是其在人类、鱼类、无脊椎动物的病原体多样性方面以及在指示生物方面的重要性不能被低估。因此,这将会是一个在本书多个章节中反复出现的议题。

鉴于大多数(超过 99.9%)海洋固有的原核生物不能被培养这一事实,区分活的非可培养状态(即把实验室可正常培养的细菌引入环境后的一个状态转变)是非常必

要的。我们已在海洋原核生物多样性方面取得了很多的成就,如随着基因组学方法的进步,我们可以直接从海水中分离微生物的核酸,通过 PCR 扩增,然后测序鉴定 DNA (Giovannoni & Cary, 1993)。20 世纪 90 年代,许多研究者对全世界各种各样的海洋栖息地进行了一系列的调查研究,并建立了含有成千上万个基因序列的数据库,尤其是 16S rRNA 序列。基于对 16S rRNA 基因序列的系统发育树分析,许多具有丰富遗传多样性的细菌分支被发现 (Giovannoni & Rappe, 2000)。最丰富的克隆子与其被培养的种类并不相符。例如,在采集的可培养的海洋细菌中 γ -变形菌门是最常见的,但基因序列分析显示 α -变形菌门 (Alpha-Proteobacteria) 是优势种群 (Giovannoni & Rappe, 2000)。类似的还有,当直接扩增古细菌 16S rRNA 的基因序列时,会得出海水中古细菌比较丰富的结论 (DeLong, 1992, 2001; Fuhrman et al., 1992; Fuhrman & Davis, 1997)。大约有 20% 的超微型浮游生物主要来自于泉古菌门这一进化枝 (Karner et al., 2001)。

时至今日,人们都一直认为这些浮游细菌 (planktonic Bacteria) 和古细菌是“不可培养的”,因为它们已经适应了寡营养环境。但是,最近通过使用 Schut 等 (1993) 和 Button 等 (1998) 提出的稀释技术,再结合荧光原位杂交和微阵列技术已经成功的培养出了之前不可培养的 SAR11 这个分支 (Rappe et al., 2002)。这种 α -变形菌门 (现在被命名为遍在远洋杆菌 *Pelagibacter ubique*) 或许是海洋中最丰富,分布最广的生物体,占海洋原核浮游生物总量的 25% ~ 55% (Morris et al., 2002)。进一步应用这些高通量方法或其他新方法将会培养出之前被认为是不可培养的微生物 (Connon & Giovannoni, 2002; Zengler et al., 2002)。

1.2.3 微生物和颗粒的结合

通常人们认为海水是一种均质流体,其中的微生物和营养物质都分布均匀。然而,现在许多证据支持这样的观点:在生物体和有机物颗粒周围营养物质的分布存在着微小的不均匀性 (Fenchel, 2002; Long & Azam, 2001)。海水中含有大量的直径范围从 0.5 μm 到几微米直径的“海洋雪” (Marine Snow) 颗粒。这些颗粒是由多糖、细胞碎片和排泄物通过撞击和凝结形成的聚集体 (Turley, 2002)。海洋雪颗粒为多种多样的微生物种群 (一般为 $10^8 \sim 10^9/\text{mL}$), 如需氧和厌氧的异养原生生物,细菌和病毒 (Azam & Long, 2001) 等提供了不同的栖息地。最近的证据显示,随着海洋雪粒子的下沉,细菌胞外酶的活性会过滤掉一些溶解的有机物,这为悬浮的浮游细菌提供了一个高浓度营养物质的来源 (Kiorboe & Jackson, 2001)。其可能显示出快速运动性和趋化行为以使得海水中营养物质能够保持在适当的浓度范围之内 (Mitchell et al., 1996; Kiorboe & Jackson, 2001), 这种行为的性质看上去跟常见的细菌如埃希氏菌属 (*Escherichia coli*) 是根本不同的 (Mitchell, 2002)。与海洋雪粒子相关的微生物群成员之间具有广泛的相互影响作用,例如通过产生抗生素化合物和胞外酶 (Long & Azam, 2001) 或密度依赖的群体感应机制 (Gram et al., 2002)。

1.2.4 光能营养菌,异养生物,化能自养菌

水体中 100 ~ 200 m 处构成了透光层,不同的光养细菌根据自己的生理特性分布于不同的水深处。最近有证据显示光能营养菌的多样性和分布区域比大家之前所认为的多很多。传统命名的浮游植物(甲藻和硅藻类)存在于临近海面处并通过叶绿素 a 进行光合作用,同时自养原核生物的光养代谢也很丰富。蓝藻属中的原绿球藻和聚球藻占据海洋生产力的 2/3 左右(Bryant, 2003)。原绿球藻包含的二乙烯叶绿素适用于捕获穿透到 150 ~ 200 m 海水的蓝光。海洋中不同的生态型存在于不同深度的水层,它们在基因组序列中也显示了很大的不同(Dufresne et al., 2003; Rocap et al., 2003)。基因组学技术通过揭示 γ -变形菌门中细菌视紫红质蛋白的广泛分布(Beja et al., 2000, 2001)和需氧不产氧光养细菌的多样性(Beja et al., 2002; Kolber et al., 2000)证实了以前未知类型的光养代谢在海洋中的重要性。然而,海洋中的透光层占海水总体积的比例极小,大多数微生物是化能异养型的,它们利用溶解的有机物进行新陈代谢而生存(图 1.2)。据估计,海洋中存在的细菌和古细菌总数量分别为 3.1×10^{28} 个和 1.3×10^{28} 个(Karner et al., 2001)。

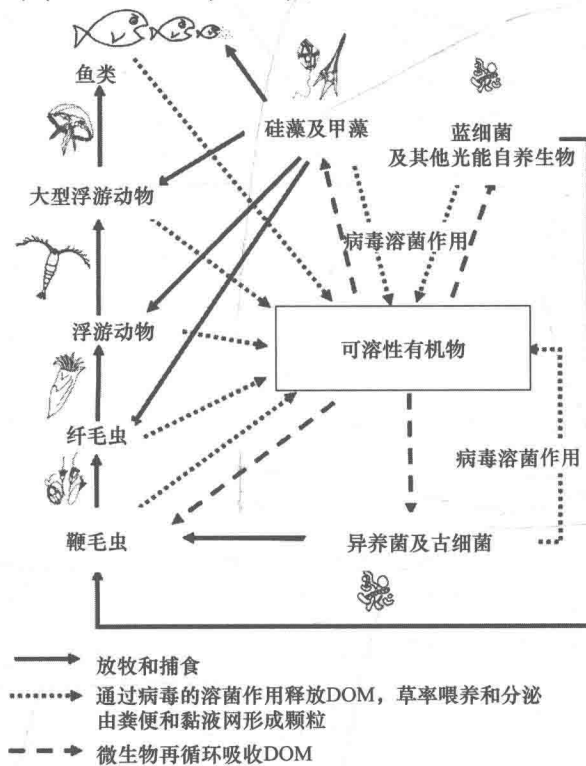


图 1.2 海洋中食物网与微生物相互作用的简易图示

箭头表示不同有机物的转化路径,为清楚起见,并没有表示出所有的营养关系,也省略了由异养细菌活动引起的无机营养盐的再生过程经授权转载自 Munn(2004),Garland Science/BIOS Scientifici 出版社

1.2.5 海洋沉积物中的微生物

海底主要由来自于陆地侵蚀、火山物质、宇宙尘埃的沉积物,以及由生物活动产生的物质积累如海洋雪和钙质骨骼(有孔虫和球石藻)或硅质(硅藻类和放射虫类)的渗出物所覆盖。海洋沉积物已经积累了几千年,可能已达数千米深,再加上地质循环使许多有机物埋到海底,并因为构造隆升而最终再度出现。深海沉积物和岩石表面的微生物是一个需要继续研究的领域(Reed et al., 2002)。

水的饱和度限制了氧气向沉积物中的渗透,沉积物中距离其表层几厘米之下的微生物的活动都是厌氧的。微生物过程如甲烷的产生和氧化或者硫化物的氧化和还原等是特别重要的。某些地区的高营养导致了该处微生物对氧气的需求量增加,从而造成了该处上覆水体的缺氧(如黑海和委内瑞拉及墨西哥近海的海洋盆地)。沉积物中存在着高度多样性的细菌、古细菌及原生生物群落,这些用分子方法鉴定出的微生物只有一小部分可以培养。一个令人吃惊的例子是一些新方法的应用发现了一种介于细菌和古细菌之间负责完成甲烷厌氧氧化过程的菌属(Boetius et al., 2000)。另一个例子是纳古菌属的发现,它是一种极端嗜热菌,属于古细菌中的一个新属(Huber et al., 2002),同时它还是另一种古细菌的专性寄生物,*Igniococcus. N. equitans* 的基因组是已经测序出的所有细胞生物中最小的(Waters et al., 2003)。

更好地了解海洋沉积物中的群落结构、活性及其相互作用对于理解病原体的生态学是非常重要的。随后的几章中将重点讲解已知的影响沉积物中病原体存活的因素,感染人类的病毒和细菌(第3章和第5章),鱼类病毒和细菌(第17章),有毒甲藻(第7章)。

1.2.6 生物膜和微生物垫

生物膜是一些通过微生物的胞外产物将其固定于固体表面的微生物的集合,它包括有机成分和无机成分(Sutherland, 2001)。各种海洋表面,包括岩石、动物、植物以及构造物表面都可能存在生物膜(Decho, 2000)。这对海洋生态系统有很大的作用,特别是在无脊椎动物幼虫或藻类孢子的沉降和发育方面(Cooksey & Wigglesworth-Cooksey, 1995; Joint et al., 2000),同时其在生物污损和侵蚀方面还具有重要的经济作用(Callow & Callow, 2002; Hill, 2004)。细菌和硅藻类通过环境因素,特别是营养物质的可利用性(Cooksey & Wigglesworth-Cooksey, 1995)以及一系列使悬浮的浮游微生物转化成固着状态的复杂变化,来促使生物膜的形成(Watnick & Kolter, 2000)。

通过对一些由细菌病原体形成的生物膜进行的研究发现,生物膜的形成与运动性和胞外聚合物相关的复杂的基因调控有关。例如,人类病原体霍乱弧菌不同血清型之间的遗传差异解释了生物膜形成率的差异(Watnick et al., 2001),这可能与病原体寄生于浮游动物阶段的生态学有关。因此,在本书的第9章和第12章中讲到了人类感染的流行病学。另一种人类病原体,副溶血弧菌(第11章)根据环境条件变化具有多

个不同的生活阶段,在其由从浮游形态转变为生物膜细胞过程中,其细胞形态和鞭毛形成经历了较大变化(McCarter, 1999)。生物膜的出现对其所固定表面的性质有深远的影响。比如,许多海洋细菌在遇到甲壳质时,就会表现出对甲壳质结合基因和几丁质酶基因的选择性表达(Baty et al., 2000)。这在甲壳类动物感染(经常表现为外骨骼的损伤)期间可能会产生重要的影响(McGladdery, 1999)。

当表面被占据后,由细菌和原生生物(能形成数厘米厚的生物垫)的代谢活动导致的生态演替能促进微生境和混合群落的发展。这类生物垫在浅海及潮间带水域尤为重要(Stal, 2001),因为这些地方的生物组成和发展受光、温度、流速、pH值、氧化还原电位、氧合作用以及无机物和有机物浓度的影响很大。光能营养微生物如蓝藻和硅藻是分层垫的主要组成部分,种类组成和分层分布情况是由光照强度和光波长的穿透力来决定的。两者每日的变化导致氧和硫化物梯度的变化,微生物可能会在不同的时间寻找最佳的生存条件而从生物垫上迁移到别的地方。复杂的微生物垫在疾病中的一个重要例子为黑带病(Black Band Diseases, BBD)以及一些与珊瑚礁感染有关的疾病,这将在第18章进行详细的论述。在黑带病中,显微镜检测发现一个由被称为*Phormidium corallyticum*的大型滑动蓝细菌和许多异养细菌[如贝氏硫细菌(*Beggiatoa*)和硫酸盐还原细菌(Sulfate-Reducing Bacteria, SRB)]组成的结合体(Richardson, 1998)。一般认为黑带病是由席藻属(*Phormidium*)引起的(可能是通过产生毒素和坏死酶),在缺氧和富含硫化物的条件下引发珊瑚礁的死亡。然而,通过用分子方法分析健康和患病珊瑚群落时得出了不同的结果(Cooney et al., 2002; Frias-Lopez et al., 2002),目前黑带病的病因仍不清楚。

1.2.7 互利共生的相互作用

海洋环境中包含了无数的生物之间互利共生的例子。尽管人们通常把这个词作为互利共生(双方都受益)的代名词,但是专业术语“共生”(字面意思是“共同生活”),实际上是指任何两个不同的生物体之间的永久关系,一种从自由的共生关系到永久的,专性寄生作用的共生关系。几个生物组织不同层次的微生物共生的例子将会被简单提及,本书主要讲述与海洋病原体相关的例子。

越来越多的证据表明,在第一个层次(初级水平),许多海洋原核生物在自然界中不会独立存在,而是通过共生以确保有效利用营养物质。最近发现的一个例子说明了这些过程对其他形式的生命的重要性。Boetius等(2000)的研究显示甲烷古细菌在被硫酸盐还原细菌的“空壳”所包被时能在缺氧的沉积物中发生甲烷的氧化。甲烷渗透区的大量喜礁生物垫的活动能产生硫化物,而产生的硫化物又被各种各样的硫化物氧化菌(自由生活的或与无脊椎动物共生的细菌)所利用(见下文)。

共生细菌被发现存在于在各种各样的海洋原生生物体内,特别是纤毛虫、甲藻、硅藻。共生关系也从松散的外生共生发展到完全的细胞内共生。这对不同环境中的营养循环是非常重要的。例如,在厌氧的环境中许多纤毛虫是硫酸盐还原细菌(Fenchell & Finlay, 1995)或产甲烷古细菌的寄主(van Hoek et al., 2000)。作为一个群体,原生

生物的营养类型范围从完全自养(光能自养)到通过摄取或吞噬颗粒的完全异养(Caron, 2000)。这就是为什么传统的分类方法把简单的真核生物分为藻类(类似植物的生物)和原生动物(类似动物的生物)是有缺陷的。这在甲藻中非常重要,因为甲藻中包括很多能产生感染人类和其他生物体的毒素的种类,并可能会显示不同的生命周期阶段中一个从完全自养到混合营养再到完全异养的过程(Caron, 2000)。这些生物可能具有完善的调控机制以控制光合作用的平衡,并能摄食溶解的营养物质及颗粒(Stoecker, 1999)。了解这些过程对于认识环境条件对生命周期及毒素产生方面的影响具有重要意义,这将在后面的章节论述(第7章和第8章)。这有一个能够巧妙地说明这一复杂问题的例子,*Pfiesteria piscicida* 这种新近被鉴别出的甲藻据报道能够导致鱼类死亡(Burkholder & Glasgow, 1997, 2001)和人类疾病(Grattan et al., 2001),而人们对它生命周期的各个阶段和毒素的产生方面尚存在争议(Litaker et al., 2002; Burkholder & Glasgow, 2002)。

共生细菌可能直接影响着甲藻毒素的产生。许多研究已经显示一些细菌在纯培养时就能产生这些毒素(Gallacher & Smith, 1999; Lee et al., 2000),但由于人们对这一结果的真实性存在争议(Matsumura, 2001),所以试图依靠改进的分析方法(Smith et al., 2002)及与甲藻有关的细菌的遗传分析去寻找这些毒素的来源(Plumley et al., 1999; Hold et al., 2001)。这一重要话题将在第8章进行深入探讨。

许多海洋无脊椎动物中含有共生的化能自养细菌。这一现象由于在热液喷口处发现了大量的动物群落而被揭示(Van Dover, 2000)。研究发现动物[如巨型管虫(*Riftia pachyptila*)、壮丽伴溢蛤(*Calymene magnificus*)及嗜热深海偏顶蛤(*Bathymodiolus thermophilus*)]的组织中存在着大量的细菌,它们能够利用硫化物的氧化作用作为能量来进行新陈代谢,并把无机化能营养物转化成碳化合物提供给寄主(Van Dover, 2000)。另一个重要的喷口处动物庞贝蠕虫(*Alvinella pompejana*)上覆盖着外生细菌的不同群体(Campbell et al., 2001; Cary et al., 1997),这些细菌中包含了参与无机化能营养新陈代谢的还原的三羧酸循环的关键酶(Campbell et al., 2003)。最初认为这种依靠无机化能营养共生的情况只存在于热液喷口这类特殊生境中。然而,现在已经知道了这种现象发生在许多动物宿主中,一部分(并不是全部)与热液喷口的动物有关。在这些栖息地中,还原反应的环境条件和硫化物浓度之间保持了一个很好的平衡。在这样的一种结合中,两种类型的变形菌共存于寡毛类蠕虫 *Olavius algarvensis* 中,这为细菌之间共生关系提供了一个更深一层的例子(Dubilier et al., 2001)。其中一种变形菌是 α -变形菌,并能够氧化硫化物;而另一种是 δ -变形菌,它能够还原硫酸盐。两种菌的相互活动使得这种蠕虫能够在新的栖息地生存,而不需要不断地提供硫化物。无机化能营养共生现象的存在对它们寄主的行为有很大的影响,例如,影响蛤的挖洞(Dufour & Felbeck, 2003)。此外这种现象也是影响海洋无脊椎动物进化的重要因素(Distel et al., 2000)。

共生中复杂的微生物群落和海洋动物寄主之间的关联可通过对造礁石珊瑚的研究而被进一步说明。与其他一些海洋无脊椎动物一样,珊瑚组织中含有被称为虫黄藻