

광양만내 해양 바이러스에 대한 엽록소 *a*와 박테리아 개체량의 계절적 변이와 상관관계

최은석 · 김소정 · 오르라 · 윤희영 · 신경순
장 만 · 이석찬¹ · 이상섭² · 이택건*

한국해양연구원 남해연구소, ¹성균관대학교 생명공학부 유전공학과
²경기대학교 생명과학과

Correlations and Seasonal Variations of Marine Viral Abundances, Bacterial Abundances and Concentration of Chlorophyll-*a* in Gwangyang Bay

Eun Seok Choi, So-Jung Kim, Ro-Ra Oh, Hee Young Yun, Kyungsoon Shin,
Man Chang, Sukchan Lee¹, Sang-Seob Lee² and Taek Kyun Lee*

South Sea Institute, KORDI, 391 Jangmok-ri, Jangmok-myon, Geoje, 656-830, Korea
¹Department of Genetic Engineering, Sungkyunkwan University, Suwon, 440-746, Korea
²Department of Biology, Kyonggi University, Suwon, 443-760, Korea

Abstract - The marine viral density in the Gwangyang Bay was abundant about 2.0×10^8 particles ml^{-1} . For each season, viral abundances were recorded from 9.0×10^8 particles ml^{-1} in summer to 0.7×10^6 particles ml^{-1} in winter. The spatial distributions of the viral, bacterial and phytoplankton biomass in the Gwangyang Bay were mostly higher in closed estuarine system (Station 2, 5, 10, 12, 16, 20) than open ocean system (Station 28, 38, 42, 46, 51). And the other closed estuarine system (Station 22, 26, 32, 34) indicated higher viral abundances, lower bacterial and plankton biomass than open oceanic system. In depths of some stations, the bacterial abundances exceeded a hundred fold than viral abundances. Seasonal abundances of marine viruses and their host systems were dynamically changed, and their seasonal variations were closely correlated. In summer, viral and bacterial abundances were increased, and phytoplankton chlorophyll *a* concentrations were maintained in average values. In winter, viral and bacterial abundances were dramatically decreased, and chlorophyll *a* concentrations were decreased, but, immediately increased. The viral abundances were peaked in August 2001, and bacterial abundance, in August 2001 and June 2002, while chlorophyll *a* concentrations were peaked in April, 2002. In total host and viral abundances, it was seemed that their pools were maintained to steady-states by viral mortality, and viral abundance maintained steady-states. In our assessments, this report is a unique research about marine viral ecology of the Gwangyang Bay in Korea.

Key words : viruses, bacteria, chlorophyll *a*, epifluorescence microscopy, SYBR Gold, Gwangyang Bay

*Corresponding author: Taek Kyun Lee, Tel. 055-639-8530,
Fax. 055-639-8539, E-mail. tklee@kordi.re.kr

서 론

해수에는 $10^2 \sim 10^9$ particles ml^{-1} 에 달하는 매우 많은 양의 바이러스 또는 virus-like particles (VLP)이 함유되어 있다(Bergh *et al.* 1989). 해양환경 내에서 일반적으로 해양 바이러스는 해양 박테리아의 농도보다 10배 정도 더 높으며, 가장 일반적으로 존재하는 생물학적 요소이며(Maranger and Bird 1995), 해양 미생물의 사멸과 그들의 유전적 조성의 조절이라는 측면에서는 매우 중요한 조절자이다(Fuhrman and Suttle 1993; Suttle and Chan 1994). 해양 미생물 먹이 사슬에서, 바이러스의 역할은 특정 숙주생물과 관계가 있다. 그들은 숙주에 감염, 숙주 유전자를 이용하여 증식하고, 궁극적으로는 용균작용을 통해서 숙주의 사멸에 영향력을 미친다. 해양 바이러스가 해양에서 일차생산의 78%를 환원시키며(Fuhrman 1999), 중속영양 박테리아 개체 집단의 사멸에서 10~20%의 매우 중요한 비율을 담당하고 있다(Smith *et al.* 1992; Mathias *et al.* 1995; Wommack and Colwell 2000).

해양 바이러스는 해양 생태계 내에서 생물학적으로 중요한 역할을 수행하는 것으로 조명되고 있다(Suttle 1994; Hennes and Simon 1995; Hennes *et al.* 1995). 특히 적조현상 진행 말기에 비슷한 VLP가 매우 많은 수로 나타나는 것은 바이러스의 활성화에 연관이 있다(Bratbak *et al.* 1993). 적조현상 말기의 급작스런 적조소멸에 대한 원인과 결부하여 미세조류를 감염시키는 거대 dsDNA (double-stranded DNA) 바이러스인 *Phycodnaviridae*에 관한 연구 등 바이러스의 크기와 적조 사멸에 대한 많은 연구가 진행되고 있다(Milligan and Cospser 1994; Cottrell and Suttle 1995; Guixa-Boixereu *et al.* 1999; Nagasaki *et al.* 1999; Ortmann *et al.* 2002). 해양 환경 내 바이러스의 군집은 박테리아나 식물플랑크톤, 해양 미생물인 숙주 생물의 군집과 깊이, 계절, 수계의 상태 등 많은 요인들에 의존하게 된다(Boehme *et al.* 1993; Cochlan *et al.* 1993; Drake *et al.* 1998). 또한 해양 바이러스의 생태학적 역할은 미생물 먹이사슬, 영양원, 지화학적 요인 등 특수한 환경조건에 의해 조절된다(Wommack *et al.* 1992; Alonso *et al.* 2001).

본 연구에서는 우리나라 광양만내의 미생물 먹이사슬에서 해양 바이러스의 역할을 확인하기 위하여 해양 바이러스 직접 계수 방법을 통해 바이러스의 공간적 분포와 계절적 변화를 조사하였다. 본 연구는 국내 최초의 해양 바이러스의 분포도 조사에 관한 연구이다. 특히 광양만에서의 해양 바이러스 분포도 조사와 더불어 해양 바이러스와 해양 박테리아, 해양 바이러스와 엽록소 a와의

상관관계를 분석함으로써 광양만에서의 미생물 먹이사슬의 역학적 특징을 규명해 보고자 하였다.

재료 및 방법

1. 연구 정점

광양만의 수심은 5 m에서 30 m로 다양했다. 지질학적 측면에서 광양만의 수생 환경은 여러 가지의 특징을 가지고 있다(Fig. 1). 정점 2, 5, 10, 12, 16과 20은 내만 해역이며 특별히 정점 2는 강의 아래쪽에 위치해 있다. 또한 정점 22, 26, 32와 34는 내만 연안해역이며, 정점 22는 기수역에 해당하는 섬진강의 바깥쪽에 위치해 있다. 다만, 이들 정점들은 묘도 등의 섬에 의해서 해류의 흐름이 달라지지 않는다는 차이가 있다. 정점 28, 30, 42, 45,

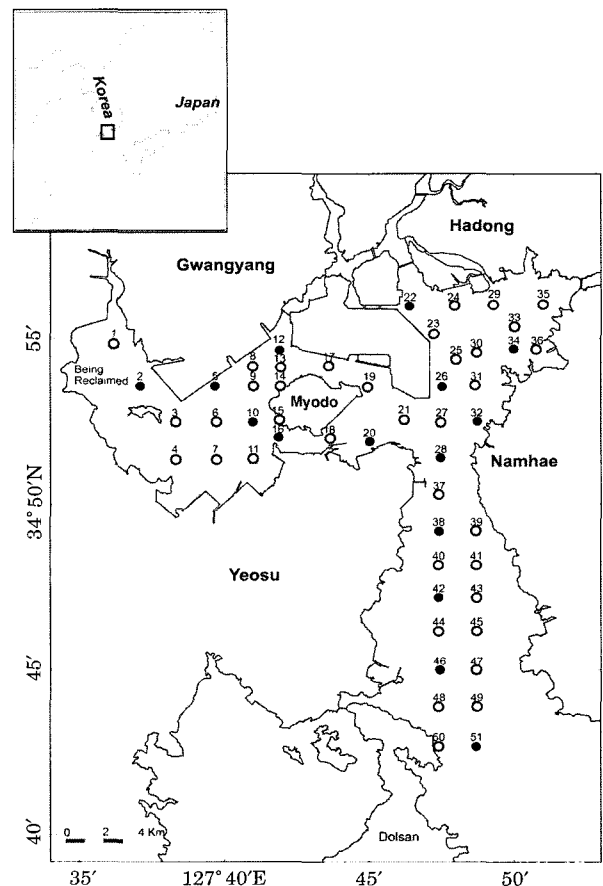


Fig. 1. Location of the sampling stations in the Gwangyang Bay of Korea. The closed circles are sampling stations for monitoring of chlorophyll *a*, marine bacteria and marine viruses. Open circles are investigating stations for monitoring of physical parameters through by CTD (unpublished data).

51은 외만 연안해역이다. 광양만을 포함하고 있는 남해는 연중 쿠로시오 해류의 영향을 받기 때문에, 이 정점들은 매우 동적이며 개별적인 특징을 가진 지역이다.

2. 샘플 채수

해수는 광양만의 15개 정점의 각 깊이에서 5L씩 2001년 6월부터 2002년 6월까지 두달 간격으로 채수하였다. 채수한 샘플 중 500 ml을 GF/F 여과지(Whatman Co.)로 여과하였으며, 50 ml씩 두 개의 튜브에 나누어 분주하고 0.02 μm 여과된 2% 포르말린을 가지고 즉시 고정한 뒤, 샘플이 담긴 튜브를 4°C에 보관하였다. 또한 엽록소 a 농도 측정을 위해서 여과에 사용한 47 mm GF/F 여과지를 15 ml 튜브에 옮긴 후 -70°C에 보관하였다.

3. SYBR Gold를 이용한 박테리아와 바이러스의 염색

바이러스와 박테리아 샘플은 Noble과 Fuhrman(1998)에 의한 SYBR-Green I을 사용한 염색방법을 변화시켜 SYBR-Gold 염색약을 이용하여 염색하는 방법을 사용하였다(Chen et al. 2001). 해수 샘플 5 ml을 0.02 μm 여과지(Anodisc, Whatman Co.)로 여과하였다(Hobbie et al. 1977). 최적 조건의 염색을 위해서, SYBR Gold (Molecular Probes Co.) 원액 10 μl를 여과(0.02 μm)된 멸균수 3,990 μl를 첨가하여 희석시켰다. 여과지를 슬라이드 글라스에 올린 뒤 희석된 SYBR Gold 용액 100 μl를 여과지에 처리하고, 15분 동안 실온에서 빛이 차단된 상태로 염색을 실시했다. 염색후 여과지에 남아있는 수분은 3 MM paper를 이용 흡습하여 제거하고, 빛이 차단된 상태로 실온에 두어 5분 동안 건조시킨 후 마운팅 용액을 처리하였다. 커버 글라스를 여과지 위에 덮고 형광현미경에서 샘플을 관찰하기 전까지 각각의 슬라이드는 -20°C에 보관하였다.

4. 형광현미경을 이용한 박테리아와 바이러스의 직접계수

준비된 슬라이드 샘플은 Axioplan2(Carl Zeiss Co.) 형광현미경으로 blue excitation하에서 ×100 대물렌즈를 통해 관찰되었다. 사진 분석을 위해서, 컴퓨터 소프트웨어로 작동하는 MC-200 카메라 모듈(Carl Zeiss Co.)을 현미경상에 장착하고, Kodak Supra 400 필름(ASA 400)으로 보여지는 상을 촬영 후 현상 및 인화한 사진(Fig. 2)을 이용하여 바이러스와 박테리아의 직접 계수에 사용하였다. 박테리아와 바이러스양의 짐작을 위해서, 최소 40개체 이상의 박테리아와 400개체 이상의 바이러스를



Fig. 2. Photomicrograph of marine viruses and bacteria by SYBR Gold stain. Bacterial particles are relatively larger and brighter than viral particles.

직접 계수하였다.

5. 엽록소 a 농도의 측정

채수 현장에서 해수 샘플 500 ml을 여과한 GF/F 여과지를 15 ml 튜브에 잘 접어서 옮긴 후, 엽록소 a 추출을 위하여 90% 아세톤 용액 안에 24시간 동안 두어 빛이 차단된 상태로 4°C에서 반응시켰다. UV-Vis 분광광도계(Agilent 8453 System, Hewlet Packard Co.)를 이용하여 파장 630, 647, 664와 750에서 각각의 흡광도를 측정하였다. 각각의 흡광도 값을 위해 영점은 90% 아세톤 용액을 이용하였다. 엽록소 a의 농도 계산은 다음 식을 이용하였다(Parsons et al. 1984).

$$\text{Concentration of Chlorophyll } a \text{ (}\mu\text{g L}^{-1}\text{)} = \frac{C \times \text{Volume of acetone solutions (15 ml)}}{\text{Volumes of filtered seawater samples (l)} \times L}$$

각각의 값을 계산하기 위해서는 다음 식들이 사용되었다.

$$C = (11.85 \times E_{664}) - (1.54 \times E_{647}) - (0.08 \times E_{630})$$

$$E_{664} = A_{664} - A_{750} \text{ (for chlorophyll } a\text{)}$$

$$E_{647} = A_{647} - A_{750} \text{ (for chlorophyll } b\text{)}$$

$$E_{630} = A_{630} - A_{750} \text{ (for chlorophyll } c\text{)}$$

$$L = \text{length of cell cuvette (cm)}$$

결과 및 고찰

광양만내 해양 바이러스의 밀도는 평균 2.0×10^8

particles ml⁻¹로 매우 풍부했다. Table 1은 샘플 채수를 실시한 각각의 정점에서 평균 바이러스 분포량과 계절별 분포량을 보여주고 있다. 결과는 전 세계의 다른 지역에서 진행된 실험결과와 비슷한 양의 바이러스가 광양만에 도 분포하고 있음이 확인되었다(Noble and Fuhrman 1998; Wilhelm and Suttle 1999). 광양만내 바이러스의 수심별 분포는 평균값과 비교했을 때 큰 변화양상이 없는 비슷한 양으로 존재하고 있음을 보이는데, 이것은 광양만의 수심이 낮고, 비교적 생태계의 구조에 큰 변화가 없음을 나타내는 것으로 생각된다. 또한 연중 쿠로시오 해류에 의한 영향과 광양만이 내만 해역으로 이루어져 있기 때문으로 보이며, 따라서 전체적인 생태계가 안정성을 이루고 있고, 이에 대한 전체적인 바이러스의 양은 일정하게 유지되고 있음을 상기할 수 있다.

Table 1에서 정점 2, 5, 10, 12, 16, 20은 상대적인 평균 값으로 볼 때 다른 지역의 수치와 비슷하지만, 계절적 변이의 폭이 타 지역에 비해 크며, Fig. 3에서 수심에 따른 평균 바이러스 양을 비교한 결과 표층과 중층에 해당하는 수심에서 다른 지역에 비해 높은 값으로 바이러스 양이 분포하고 있음을 확인할 수 있었다. 이것은 육지로부터 광양만으로 유입되는 바이러스의 양과 더불어 광양만의 안쪽에 위치한 안정한 생태계 시스템에 기인한 것으로, 정점 22, 26, 28의 바이러스 양이 비교적 높은 것으로도 확인할 수 있는데, 이는 섬진강 하구로부터 담수의 유입에 의해 담수 및 육상 원인의 바이러스가 매우 많이 증가되기 때문으로 생각된다. 이러한 특징은 전체적인 바이러스 양에서 두 지역이 다른 지역에 비해 바이러스 평

균량보다 높게 분포하는 이유가 되고, 또한 전반적인 결과에서 확인되듯이 바이러스의 미생물 숙주 대다수를 차지하는 박테리아의 평균적인 분포양상에서 마찬가지로 높은 값을 기록함으로써 두 집단 간에 깊은 상관관계를 갖고 있음을 알 수 있다. 즉, 숙주의 분포양상에 의해서

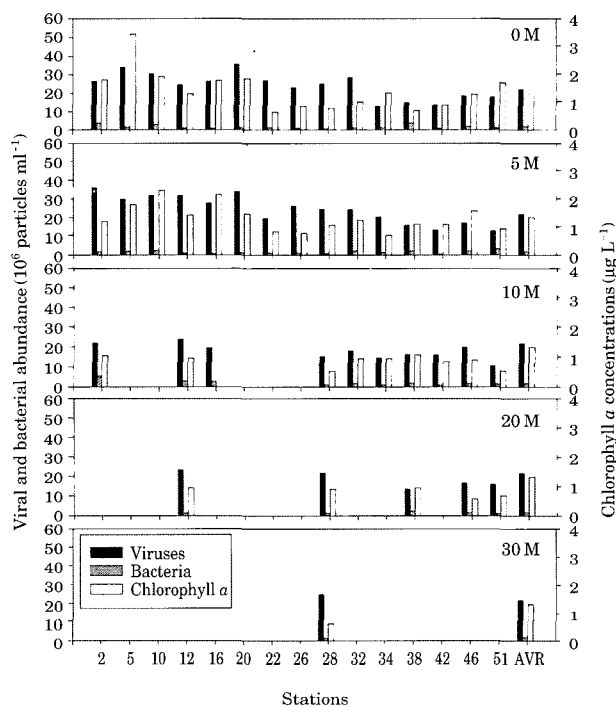


Fig. 3. Viral and bacterial abundance with chlorophyll a by depth profile of each sampling stations. Represented data are average values of three determination.

Table 1. Densities and seasonal variations of marine viral abundances in Gwangyang Bay. Represented data are average values of three determination

Station	Depth (m)	Viral density (particles · ml ⁻¹)	
		Average	Seasonal variation
2	11 m	2.9 × 10 ⁸	1.0 ~ 65.0 × 10 ⁷
5	5 m	3.2 × 10 ⁸	0.7 ~ 93.0 × 10 ⁷
10	6 m	3.1 × 10 ⁸	2.1 ~ 82.0 × 10 ⁷
12	21 m	2.6 × 10 ⁸	1.7 ~ 92.0 × 10 ⁷
16	12 m	2.4 × 10 ⁸	3.9 ~ 96.0 × 10 ⁷
20	6 m	3.4 × 10 ⁸	3.9 ~ 63.0 × 10 ⁷
22	6 m	2.3 × 10 ⁸	4.9 ~ 42.0 × 10 ⁷
26	6 m	2.4 × 10 ⁸	2.1 ~ 66.0 × 10 ⁷
28	32 m	2.2 × 10 ⁸	3.6 ~ 65.0 × 10 ⁷
32	12 m	2.3 × 10 ⁸	1.1 ~ 83.0 × 10 ⁷
34	13 m	1.6 × 10 ⁸	4.5 ~ 71.0 × 10 ⁷
38	19 m	1.5 × 10 ⁸	4.3 ~ 49.0 × 10 ⁷
42	10 m	1.4 × 10 ⁸	5.5 ~ 56.0 × 10 ⁷
46	22 m	1.8 × 10 ⁸	4.1 ~ 66.0 × 10 ⁷
51	23 m	1.4 × 10 ⁸	3.7 ~ 50.0 × 10 ⁷

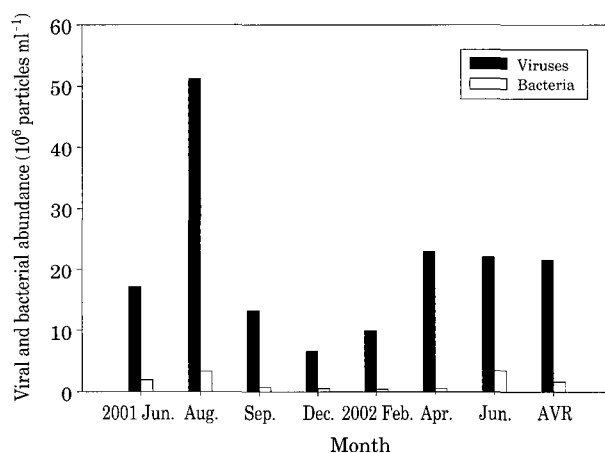


Fig. 4. The viral abundance and bacterial abundance. Represented data are average values of three determination.

바이러스의 개체수가 어느 정도 결정되고 있는 것이다. 이러한 결론은 Fig. 4에서 바이러스의 분포가 8월에 최대의 값을 가질 때, 박테리아 분포가 연중 최대의 값을 보이는 것을 통해 각각의 바이러스 양이 박테리아의 생물량과 밀접한 연관을 가지고 있음을 확인할 수 있었다. 그러나, 아쉬운 것은 2001년 8월의 결과에서는 박테리아의 높은 개체수에 대해 바이러스의 양 역시 매우 높게 나타났으나, 이에 반해 2002년 6월의 경우에는 박테리아의 양이 2001년 8월과 비슷한 수준임에도 불구하고, 바이러스 양은 2001년 8월의 결과에 비해 낮은 값을 기록하는 차이를 보였다는 점이다. 이는 2002년 8월의 조사에 대한 결과치가 없기 때문에, 동일한 양상을 갖는 지에 대한 실험을 통해 확인이 필요하기는 하나, 전반적인 바이러스 양이 8월에 최대의 값을 가질 것으로 예상되며, 박테리아 개체량 역시 최고의 값을 가질 것으로 예상된다. 또한 특이할 만한 결과로써 몇몇 정점의 깊이에서 박테리아의 밀도는 바이러스 밀도의 100배 이상이 되는 값을 기록했다. 이것은 해양바이러스에 의해 감염된 숙주의 용균으로부터 생겨난 dissolved organic materials (DOM)가 해양 환경 내에 풍부해지면서 최적의 유기물 환경을 만들었고, 식물플랑크톤에 비해 분열속도가 빠른 해양 박테리아의 빠른 성장을 가능하게 한 현상으로 생각된다(Cochlan and Paul 1998). 한편 Fig. 5에서 식물플랑크톤의 평균 엽록소 *a* 값의 계절별 분포양상은 바이러스의 양과는 큰 영향이 없는 것으로 나타났지만, Fig. 3의 깊이별 분포에 따르면 비슷한 증감을 보이고 있는 것으로, 이러한 결과 역시 식물플랑크톤의 개체변화가 바이러스의 분포량과 밀접한 관계에 있음을 확인할 수 있었다. 각각의 바이러스와 숙주 상호작용은 바이러스의 용균 작용에 의해 형성된 DOM을 순환시키며, 이러한 바이러스의 밀도는 DOM 및 박테리아와 플랑크톤의 생물량을 조절하게 하는 것을 확인할 수 있었다. 즉 결과에 의한 분포량간의 관계는 우리나라 해양환경에서 일어나는 미생물 숙주에 대한 바이러스의 조절에 관한 가설을 보여주는 예가 될 수 있을 것이다(Cottrell and Suttle 1995). 광양만내 해양 바이러스의 밀도는 다른 내만 해역처럼 일반적으로 대부분 높은 분포를 갖고 있었다. 결과는 해양 바이러스가 30 m 수심을 갖는 외만 해역보다 내만 해역에 평균적으로 더 많은 바이러스가 존재하고 있음을 보인다. 일반적으로 외국에서 실시된 200 m 이내 수심에서의 해양바이러스에 대한 직접계수 결과와 비교했을 때, 광양만이 갖는 수계들은 심층 해수보다 바이러스의 양이 10배 정도 더 많았다(Murray and Jackson 1992; Smith *et al.* 1992; Cochlan *et al.* 1993; Drake *et al.* 1998). 이러한 결과는 내만 해역이 외만 해역의 심해보다 더욱 활동적인 미생물 생체량

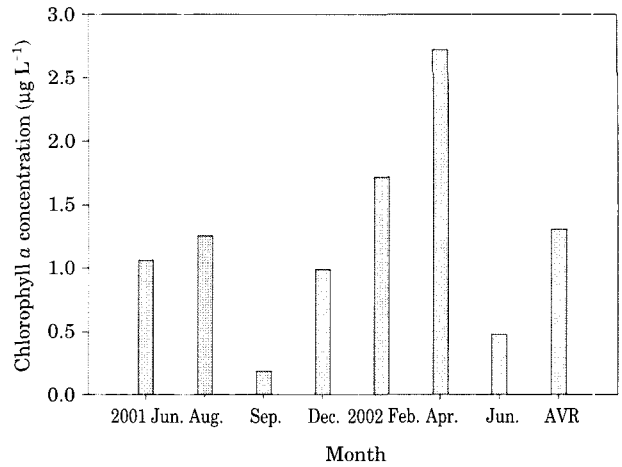


Fig. 5. The viral abundance and chlorophyll *a* concentrations. Represented data are average values of three determination.

을 가지고 있음을 암시한다. 특히 광양만내에서 박테리아 밀도와와의 비교를 통해 해양 바이러스는 미생물 먹이사슬의 평형상태 유지를 위한 조절 역할을 수행하고 있는 것을 확인할 수 있었으며, 앞으로 바이러스의 조절에 대한 체계적이고, 심층적인 연구가 더 필요하다고 사료된다.

적 요

광양만내 평균 해양 바이러스 양은 2.0×10^8 particles ml^{-1} 로 매우 풍부했다. 각 계절별 바이러스의 밀도는 여름에 최대 9.0×10^8 particles ml^{-1} , 겨울에는 최소인 0.7×10^6 particles ml^{-1} 을 기록했다. 광양만내의 바이러스, 박테리아, 식물플랑크톤 생물량의 공간적 분포는 외만 해역에 해당하는 정점 28, 38, 42, 46, 51에서 보다 내만 해역에 해당하는 정점 2, 5, 10, 12, 16, 20에서 많은 것으로 나타났다. 또한 내만 해역에 해당하는 정점 22, 26, 32, 34는 높은 바이러스 밀도를 보였지만 상대적으로 외만 해역에 비해서 낮은 박테리아와 식물플랑크톤의 생물량을 나타냈다. 몇몇 정점의 수심 깊이에서는 박테리아의 밀도가 바이러스의 밀도를 100배 정도 초과했다. 해양 바이러스와 그들의 숙주 생물의 밀도는 계절에 따라 변화했으며, 그들의 계절별 변화는 서로 밀접한 상호연관성을 가졌다. 여름에 바이러스와 박테리아의 밀도는 증가된 반면 식물플랑크톤의 엽록소 *a* 농도는 평균값을 유지하였다. 겨울에는 바이러스와 박테리아의 밀도가 급속하게 줄어들었고, 마찬가지로 엽록소 *a*의 농도 역시 감소하다가, 곧 다시 증가했다. 바이러스의 밀도는 2001년 8월에 최고점에 도달했으며, 박테리아의 밀도는 2001년 8월과

2002년 6월에 최고값을 가졌다. 반면에 엽록소 *a*의 농도는 2002년 4월에 최대치에 도달했다. 전체 숙주와 바이러스 밀도로 볼 때, 그들의 먹이사슬은 바이러스에 의한 사멸에 의해서 평형 상태로 유지되고, 바이러스의 밀도 또한 평형 상태를 유지하는 것으로 보였다. 이러한 시도는 우리나라 광양만 내에 존재하는 해양 바이러스의 생태적 분포 연구를 다루는 첫 번째 실험으로 사료된다.

사 사

본 논문은 과기부가 지원하는 국가지정연구실 사업(2000-N-NL-01-C-266)과 해양연구원의 남해연구소에서 수행중인 남해특별관리해역의 환경오염관리연모델연구 기관과유사업(PE87300)의 일환으로 수행된 연구의 일부이며 본 연구를 위해서 현장조사에 도움을 주신 모든 분들께 감사드립니다. 아울러 본 논문을 자세히 검토해 주신 두 분의 심사위원께도 감사드립니다.

참 고 문 헌

- Alonso MC, FJ Gomez, J Rodriguez and JJ Borrego. 2001. Distribution of virus-like particles in an oligotrophic marine environment (Alboran Sea, Western Mediterranean). *Microb. Ecol.* 42:407-415.
- Bergh O, KY Børshheim, G Bratbak and M Heidal. 1989. High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature* 340:467-468.
- Boehme J, ME Frischer, SC Jiang, CA Kellogg, S Pichard, JB Rose, C Steinway and JH Paul. 1993. Viruses, bacterioplankton, and phytoplankton in the southeastern Gulf of Mexico: distribution and contribution to oceanic DNA pools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 97:1-10.
- Bratbak G, JK Egge and M Heldal. 1993. Viral mortality of the marine alga *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae) and termination of algal blooms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 93:39-48.
- Chen F, JR Lu, BJ Binder, YC Liu and RE Hodson. 2001. Application of digital image analysis and flow cytometry to enumerate marine viruses stained with SYBR Gold. *Appl. Environ. Microbiol.* 539-5457.
- Cochlan WP, J Wikner, GF Steward, DS Smith and F Azam. 1993. Spatial distribution of viruses, bacteria and chlorophyll *a* in neritic, oceanic and estuarine environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 78:1-9.
- Cochran PK and JH Paul. 1998. Seasonal abundance of lysogenic bacteria in a subtropical estuary. *Appl. Environ. Microbiol.* 64:2308-2312.
- Cottrell MT and CA Suttle. 1995. Dynamics of a lytic infecting the photosynthetic marine picoflagellate *Micromonas pusilla*. *Limnol. Oceanogr.* 40(4):730-739.
- Drake LA, KH Choi, AGE Haskell and FC Dobbs. 1998. Vertical profiles of virus-like particles and bacteria in the water column and sediments of Chesapeake Bay, USA. *Aquat. Microb. Ecol.* 16:17-25.
- Fuhrman JA and CA Suttle. 1993. Viruses in marine planktonic systems. *Oceanography* 6(2): 51-63.
- Fuhrman JA. 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399:541-548.
- Guixa-Boixereu N, K Lysnes and Pedro's-Alio' C. 1999. Viral lysis and bacterivory during a phytoplankton bloom in a coastal water microcosm. *Appl. Environ. Microbiol.* 65:1949-1958.
- Hennes KP and M Simon. 1995. Significance of bacteriophages for controlling bacterioplankton growth in a Mesotrophic lake. *Appl. Environ. Microbiol.* 61:333-340.
- Hennes KP, CA Suttle and AM Chan. 1995. Fluorescently labeled virus probes show that natural virus population can control the structure of marine microbial communities. *Appl. Environ. Microbiol.* 61:3623-3627.
- Hobbie JE, RJ Daley and S Jasper. 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Appl. Environ. Microbiol.* 33:1225-1228.
- Maranger R and DF Bird. 1995. Viral abundances in aquatic systems: a comparison between marine and fresh waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 121:217-226.
- Mathias CB, AKT Kirschner and B Velimirov. 1995. Seasonal variations of virus abundance and viral control of the bacterial production in a backwater system of the Danube River. *Appl. Environ. Microbiol.* 61:3734-3740.
- Milligan KLD and EM Coper. 1994. Isolation of virus capable of lysing the brown tide microalga, *Aureococcus anophagefferens*. *Science* 266:805-807.
- Murray AG and GA Jackson. 1992. Viral dynamics: a model of the effects of size, shape, motion and abundance of single celled planktonic organisms and other particles. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89:103-116.
- Nagasaki K, K Tarutani and M Yamaguchi. 1999. Growth characteristics of Heterosigma akashiwo virus and its possible use as a microbiological agent for red tide control. *Appl. Environ. Microbiol.* 65(3):898-902.
- Noble RT and JA Fuhrman. 1998. Use of SYBR Green I for rapid epi-fluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.* 14:113-118.
- Ortmann AC, JE Lawrence and CA Suttle. 2002. Lysogeny and lytic viral production during a bloom of the cyano-

- bacterium *Synechococcus* spp. *Microb. Ecol.* 43(2):225–31.
- Parsons TR, Y Maita and CM Lalli. 1984. Determination of chlorophylls and total carotenoids: spectrophotometric method. pp.101–107. In *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press.
- Smith DC, GF Steward, F Azam and JT Hollibaugh. 1992. Virus and bacteria abundances in the Drake Passage during January and August 1991. *Antarct. J. US.* 27: 1020–1021.
- Suttle CA. 1994. The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microb. Ecol.* 28:237–243.
- Suttle CA and AM Chan. 1994. Dynamics and distribution of cyanophages and their effect on marine *Synechococcus* spp. *Appl. Environ. Microbiol.* 60:3167–3174.
- Wilhelm SW and CA Suttle. 1999. Viruses and nutrient cycles in the sea. *Bioscience* 49:781–788.
- Wommack KE and RR Colwell. 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 64:69–114.
- Wommack KE, RT Hill, M Kessel, DK Russ, E Cohen and RR Colwell. 1992. Distribution of viruses in the Chesapeake Bay. *Appl. Environ. Microbiol.* 58:2965–2970.

Manuscript Received: October 17, 2003

Revision Accepted: February 23, 2004

Responsible Editorial Member: Wonchoel Lee
(Hanyang Univ.)