2. プランクトンに感染するウイルスに関する分子生態

長崎 慶三¹, 高尾 祥丈², 白井 葉子¹, 水本 祐之¹, 外丸 裕司¹

¹ 独立行政法人水産総合研究センター 瀬戸内海区水産研究所 赤潮環境部 赤潮制御研究室

² 甲南大学大学院自然科学研究科

海洋・湖沼等の天然水圏環境中には夥しい量のウイルス粒子が存在する。それらは個々に異なる生態学的機能を持ち、水圏生態系の維持・変動に関与していると考えられる。筆者らの研究グループでは、微細藻類を中心とした微小プランクトンに感染するウイルスを対象とした研究を推進している。水塊の色相の変化を伴う赤潮という巨視的な生物学的イベントは、プランクトンの大量増殖により引き起こされる。筆者らは、現場調査および分子解析により、赤潮個体群の挙動および赤潮の終息を左右する要因としてウイルスが重要な役割を果たしていることを解明した。また、ウイルスとプランクトンの関係はきわめて複雑であり（すなわち、捕食者と被食者のように「出会えば必ず片方が勝つ」という関係ではなく）、あるウイルスにおいてはカプシドタンパク質の局所的な分子構造の差異がエコタイプ間での異なる宿主特異性を決定している可能性を示した。さらに、各ウイルスの性状を詳細に解析する過程で、水圏ウイルスが遺伝資源としても高い価値をもつ可能性を抽出した。水圏生態系の仕組みに関する理解をさらに深化する上で、水圏環境中に存在するウイルスに関する研究の強化が望まれる。

1. はじめに

人々が夏のバカンスを楽しむ海辺。牛乳パックに汲んだ一杯の海水。さてその中に、何個のウイルスがいるか？・・・正解は、数百億から数千億個。1980年代の末、ノルウエーの研究グループが明らかにしたこの数字に研究者たちは驚いた¹⁾。ブリティッシュ・コロンビア大学の Dr. Curtis Suttle の試算によれば、海洋ウイルスの総生物量はシロナガスクジラ約 100 万頭分 (27 ~ 270 Mt) に相当するという (Suttle 私信)。こうした水の中のウイルスたちはどのような役割を担っているのか。どんな機能を持っているのか。海洋や湖沼をフィールドとする研究者たちはそんな疑問を抱き、そのうちの幾人かは水の中のウイルスに強烈に魅せられた。

人間の科学は、自然水中に存在するウイルスがきわめて多様であることを示しうる。が、個々のウイルスがどのような役割・機能を持っているかを解明し尽くすことはできない。ただ、海の中でウイルスの活動がきわめて明瞭に具現するときがある。それは、赤潮が終息・消滅するときだ。本稿では、赤潮原因プランクトンとそれらに感染するウイルスの相互関係を中心に、水圏中のウイルスの生態と分子機構について最新の知見を紹介する。

2. 水圏に存在するウイルス

膨大な生物量を誇る水圏のウイルスたち。その多くは、海洋の従属栄養性細菌や藍色細菌（藍藻類）に感染するファージであると考えられている²⁾。宿主の生物量から推算すれば、ファージの次に多いのは植物プランクトンや無色鞭毛虫等の微小プランクトンを宿主とするウイルスであろう。しかしながら、これまでのところ、真核性藻類を宿主とするウイルスの分離事例は驚くほど少ない。筆者らの知る限り、2005 年現在において、現場から単離され、ラボで研究材料として扱われている真核性藻類感染性ウイルスはわずか 15 種にすぎない (表 1)。これらの藻類ウイルスの多くは、数百 kbp という巨大な 2 本鎖 DNA ゲノムを持ち、

連絡先

〒739-0452 広島県廿日市市丸石 2-17-5

TEL : 0829-55-3529

FAX : 0829-54-1216

E-mail : nagasaki@affrc.go.jp

表1 2005年までに単離された海産真核微藻感染性ウイルス.

ウイルス	宿主藻 (綱)	サイズ (nm)	ゲノム	文献
BtV	<i>Aureococcus anophagefferens</i> (Pelagophyceae)	140	dsDNA	3, 4)
CbV	<i>Chrysochromolina brevifilum</i> (Prymnesiophyceae)	145-170	dsDNA	5)
CeV	<i>Chrysochromolina ericina</i> (Prymnesiophyceae)	160	dsDNA, 510 kbp	6)
CsNIV	<i>Chaetoceros salsugineum</i> (Bacillariophyceae)	38	(ss+ds)DNA, 6.0 kb	7)
EhV	<i>Emiliania huxleyi</i> (Prymnesiophyceae)	170-200	dsDNA, 410-415 kbp	8-10)
HaNIV	<i>Heterosigma akashiwo</i> (Raphidophyceae)	30	報告なし	11)
HaV	<i>Heterosigma akashiwo</i> (Raphidophyceae)	202	dsDNA, 294 kbp	12-17)
HaRNAV	<i>Heterosigma akashiwo</i> (Raphidophyceae)	25	ssRNA, 9.1 kb	18, 19)
HcRNAV	<i>Heterocapsa circularisquama</i> (Dinophyceae)	30	ssRNA, 4.4 kb	20, 21)
HcV	<i>Heterocapsa circularisquama</i> (Dinophyceae)	197	dsDNA, 356 kbp	22, 23)
MpRNAV	<i>Micromonas pusilla</i> (Prasinophyceae)	50-60	dsRNA, 24.6 kbp	24)
MpV	<i>Micromonas pusilla</i> (Prasinophyceae)	115	dsDNA, 200 kbp	25-28)
PoV	<i>Pyramimonas orientalis</i> (Prasinophyceae)	180-220	dsDNA, 560 kbp	6)
PpV	<i>Phaeocystis pouchetii</i> (Prymnesiophyceae)	130-160	dsDNA	29, 30)
PgV	<i>Phaeocystis globosa</i> (Prymnesiophyceae)	報告なし	dsDNA	31)

図1. (A) 大型2本鎖DNAウイルスHcVに感染したヘテロカプサ・サーキュラリスカーマ細胞の断面像, (B) 宿主細胞内で複製したHcV粒子の拡大像.

小型の海洋細菌に匹敵する大きさ (直径約 $0.2 \mu\text{m}$) のウイルス群 (Phycodnaviridae 科) である (図1). このほか, 分類群の確定していない1本鎖RNAウイルスや2本鎖RNAウイルスなども含まれる. もっとも, 大型DNAウイルスの発見事例が最も多いのは電子顕微鏡観察による発見の容易さにも関連していると考えられるので, これまでの知見が必ずしも藻類ウイルスの実際のゲノムタイプの比率を反映しているとは考えにくい. また, これまでに報じられた藻類ウイルスの中には, 過去に報告事例のない珍しいゲノム構造 (部分的に2本鎖領域を持つ共有結合的に閉じた環状1本鎖DNAゲノム) を有するウイルスも発見されており⁷⁾, ウイルス研究分野において, 水圏は「未知なる研究材料の宝庫」であるといえよう. ちなみにこのウイル

ス (CsNIV) は, 約5kbpの1本鎖領域と約1kbpの2本鎖領域からなる共有結合的に閉じた環状ゲノムを持ち, 代表的な珪藻類である *Chaetoceros* 属の一種に感染し核内で複製する. 既知の開始コドンと終止コドンを用いたORF解析では, その構造タンパク質の種類とサイズを補いけるようなORFパターンが得られないことから, 通常とは異なる転写・翻訳のシステムを持つ可能性が高いと考えられる.

3. 赤潮の動態とウイルスの動態

HcRNAVは, 二枚貝のへい死を引き起こす赤潮原因渦鞭毛藻 *Heterocapsa circularisquama* (以下, ヘテロカプサと略記) に特異的に感染する粒径約30nmの正二十面体ウ

図2. (A) 小型1本鎖RNAウイルスHcRNAVに感染したヘテロカプサ・サーキュラリスカーマ細胞の細胞質断面像, (B) 感染細胞より放出されたHcRNAV粒子の陰性染色像.

イルスである (図2)²⁰⁾. polyA 領域を欠く 4.4kb の1本鎖RNAゲノム上には、複製酵素(群)をコードすると予想される ORF1 と単一主要構造タンパク質をコードする ORF2 が存在する. 対数増殖期の宿主に対して HcRNAV を接種した場合、約 1-2 日後に1感染細胞あたり数千個の娘ウイルス粒子を放出しつつ宿主細胞は崩壊に至る.

三重県英虞湾での5年間にわたる現場調査の結果、水柱中の HcRNAV 密度は、ヘテロカプサ赤潮発生時期(主に夏季)に特異的に増加し、赤潮の終息に伴い減少することが明らかとなった. 2001 年の調査では、ヘテロカプサ個体群中の実に約 88% がこの小型ウイルスに感染していることが確認された. これらの事実は、両者間に密接な生態学的相互関係が存在していることを意味していると考えられる. 赤潮発生時期には底泥中の HcRNAV 量も急激に増加するが、赤潮終息後は水柱中と比べ緩やかに減少する²¹⁾. また5年間の調査期間中、底泥中の HcRNAV 量が赤潮発生時期(夏季)以前に検出限界以下まで減少した年にはヘテロカプサ赤潮の中～大規模発生(=赤潮発生年)、ならびにそれに伴う HcRNAV の増殖、底泥中への蓄積がみられたのに対し、HcRNAV が大量に環境中に蓄積され、赤潮発生時期まで底泥中に或る程度以上残存していた年には、ヘテロカプサの発生はほとんどみられなかった(=赤潮非発生年). すなわち、環境中のウイルス蓄積量と宿主赤潮プランクトンの発生規模との間には、明瞭な逆相関がみられた.

これらの事実に基づき筆者らの研究グループは、天然環境中において、ヘテロカプサ赤潮の終息にウイルスが明らかに重要な影響を与えていると結論した. この天然の「抗赤潮因子」であるウイルスを抽出し、拡大利用することにより、赤潮防除という形での産業支援が可能になるかもしれない. 現在、民間企業との協同の下、こうした実学的研究が展開されている.

4. HcRNAV の種内宿主特異性

植物プランクトンに対してウイルスを感染させる際に、特別な操作は必要ない. ウイルス懸濁液を宿主培養に滴下するだけで、感染は成立する. 植物ウイルスはその感染の成立に宿主細胞表面の損傷を介した細胞内へのウイルスの侵入を必要とするのに対し、藻類ウイルスの感染機構はバクテリオファージや動物ウイルスのそれと似通っており、宿主細胞への吸着を経て細胞内へのウイルス(ゲノム)の侵入がなされるのであろう. しかしながら、ウイルスの宿主株に対する感染特異性パターン並びに宿主側のウイルスに対する感受性パターンはきわめて多様かつ複雑である^{15, 16, 20, 28)}. 以下に、ウイルス側の種内宿主域決定機構について筆者らが得た若干の知見を概説する.

筆者らの研究グループは、西日本各地より分離されたヘテロカプサ株(56株)と HcRNAV 株(107株)の間でクロスアッセイ(5,992通りの組み合わせでの交叉感染性試験)を行った結果、HcRNAV が相補的な宿主域を持つ2つのエコタイプ(CY型, UA型)に群別されることを明らかにした²⁰⁾. また、両エコタイプの代表株をそれぞれ選び、ゲノムの性状を比較した結果、いずれも鎖長 4.4kp の直鎖1本鎖RNAであること、塩基配列レベルで約 97% が一致すること、ならびに両者とも上述の2個の ORF を持つことが示された. そこで、両者間で特徴的な差異がみられた領域を増幅するための RT-(nested)PCR 系を設計し、両エコタイプの HcRNAV 計 25 株について、変異集中領域のアミノ酸配列を比較した. その結果、相補的な宿主域を持つ両エコタイプ間で、ORF2 (カプシドタンパク質遺伝子)の4つの領域に特徴的な違いがみられることが明らかとなった. また、コンピュータ上でのカプシドタンパク質の立体構造予測の結果、同領域に対応するアミノ酸配列の大部

分がウイルス表面側に露出している可能性が示唆された。これらの結果から、両エコタイプの種内宿主特異性は、ウイルス表面の超微細構造の差異を反映しており、ウイルス表面構造と宿主細胞表面との親和性により決定されるものと推察された。

以上の知見から、天然のヘテロカプサ個体群は、ウイルス感受性パターンの異なる少なくとも2群のエコタイプより構成されており、それぞれが現場環境中で示す挙動に伴い、それぞれに感染するウイルス (HcRNAV-エコタイプ) が独立した量的推移を示すものと考えられた。その複雑な宿主対ウイルス間のせめぎ合いのプロセスを経て、最終的に赤潮は終息に至るものと考えられる。

このように、現場環境中におけるウイルス対宿主プラントンの間の相互関係・動態を決定するメカニズムが、徐々に明らかになりつつある。しかしながら、海のウイルスの生態学的役割に関する研究への努力投入量は依然として不足している。海洋生態系に関する詳細かつ確かな理解を深化させるには、さらに多様な宿主-ウイルス系についての精査が望まれる。

5. 水圏ウイルスの遺伝資源としての可能性

閑話休題。ごく最近、赤潮原因藻ヘテロシグマ・アカシオを宿主とするウイルス (HaV) のDNAポリメラーゼ遺伝子の活性中心に「インテイン遺伝子」の存在が確認された¹⁷⁾。インテインは、イントロンとは異なりmRNAへの転写段階ではスプライシングされず、タンパク質に翻訳された段階で自発的にスプライシングされる³²⁾。インテイン遺伝子は宿主ゲノム上の必須遺伝子の重要な (= 保存的な) 配列に介在するケースが多い (そうした必須領域に自らを配置することができたインテインだけが淘汰・選択の結果、生き残り、研究材料となったと理解するのが自然であろう)。インテインの切り出し、すなわちタンパク質スプライシングの結果、インテイン両末端に隣接したアミノ酸間のペプチド結合 (エクステイン同士の結合) が形成され、インテインにとっての宿主である必須酵素の成熟が完了する。この性質を利用したタンパク質の精製技術や、新規タンパク質分子の設計に関する研究が進められつつある³²⁾。またクロレラ感染性ウイルスの巨大ゲノム中には、動物細胞でしか見つかっていなかったヒアルロン酸合成酵素や、配列特異的なDNAメチル化酵素と制限酵素のセットをはじめ、種々の有用酵素がコードされていることが明らかとなっており、その実用的利用が検討されている³³⁾。

これらの事実とあわせ、水圏ウイルスの膨大なバイオマス、そして水圏ウイルスのほとんどが未解明の状態にあることを考えれば、水圏ウイルスは、未知なる遺伝資源の宝庫としても、大いに魅力的な存在であるといえるだろう。

謝 辞

本稿で紹介した研究の一部は、NEDO平成12-16年度産業技術研究助成事業費 (00A51001A) および平成16年度科学技術研究費補助金 (基盤研究A: 16208019) により行われました。謹んで深謝申し上げます。また、本稿で紹介した研究の一部にご参画・ご協力いただきました西田憲正博士 (現 広島県産業技術研究所)、片野坂徳章博士 (現 Hitec Co. Ltd.) をはじめとする協同研究者の皆様、ならびに独立行政法人水産総合研究センター瀬戸内海区水産研究所赤潮環境部、三重県科学技術振興センター、福岡県水産海洋技術センター、および関係諸機関の皆様に篤く御礼申し上げます。

文 献

- 1) Bergh Ø, Børsheim KM, Bratbak G, Haldal M.: High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature* 340: 467-468, 1989.
- 2) Wommack KE, Colwell RR. Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol Mol Biol Rev* 64: 69-114, 2000.
- 3) Milligan KLD, Cosper EM. Isolation of virus capable of lysing the brown tide microalga, *Aureococcus anophagefferens*. *Science* 266: 805-807, 1994.
- 4) Gastrich MD, Anderson OR, Benmayor SS, Cosper EM. Fine structure analysis of viral infection in the harmful brown alga *Aureococcus anophagefferens*. pp. 419-421. In B. Reguera, J. Blanco, M. L. Fernandez, and T. Wyatt [eds.] *Harmful Algae*. Xunta de Galicia and IOC of UNESCO, Spain, 1998.
- 5) Suttle CA, Chan AM. Viruses infecting the marine Prymnesiophyte *Chrysochromulina* spp.: isolation, preliminary characterization and natural abundance. *Mar Ecol Prog Ser* 118: 275-282, 1995.
- 6) Sandaa R-A, and Haldal M, Castberg T, Thyrhaug R, Bratbak G. Isolation and characterization of two viruses with large genome size infecting *Chrysochromulina ericina* (Prymnesiophyceae) and *Pyramimonas orientalis* (Prasinophyceae). *Virology* 290: 272-280, 2001.
- 7) Nagasaki K, Tomaru Y, Takao Y, Nishida K, Shirai Y, Suzuki H, Nagumo T. Previously unknown virus infects marine diatom. *Appl Environ Microbiol* 71: 3528-3535, 2005.
- 8) Castberg T, Thyrhaug R, Larsen A, Sandaa R-A, Haldal M, Van Etten JL, Bratbak G. Isolation and characterization of a virus that infects *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). *J Phycol* 38: 767-774, 2002.
- 9) Schroeder DC, Oke J, Malin G, Wilson WH. Coccolithovirus (Phycodnaviridae): characterisation of a new large dsDNA algal virus that infects *Emiliania huxleyi*. *Arch Virol* 147: 1685-1698, 2002.
- 10) Wilson WH, Tarran GA, Schroeder DC, Cox M, Oke J, Malin G. Isolation of viruses responsible for the

- demise of an *Emiliania huxleyi* bloom in the English Channel. *J Mar Biol Assoc UK* 82: 369-377, 2002.
- 11) Lawrence JE, Chan AM, Suttle CA. A novel virus (HaNAV) causes lysis of the toxic bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J Phycol* 37: 216-222, 2001.
 - 12) Nagasaki K, Ando M, Imai I, Itakura S, Ishida Y. Virus-like particles in *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae): a possible red tide disintegration mechanism. *Mar Biol* 119: 307-312, 1994.
 - 13) Nagasaki K, Ando M, Itakura S, Imai I, Ishida Y. Viral mortality in the final stage of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) red tide. *J Plankton Res* 16: 1595-1599, 1994.
 - 14) Nagasaki K, Tarutani K, Yamaguchi M. Growth characteristics of *Heterosigma akashiwo* virus and its possible use as a microbiological agent for red tide control. *Appl Environ Microbiol* 65: 898-902, 1999.
 - 15) Tarutani K, Nagasaki K, Yamaguchi M. Viral impacts on total abundance and clonal composition of the harmful bloom-forming phytoplankton *Heterosigma akashiwo*. *Appl Environ Microbiol* 66: 4916-4920, 2000.
 - 16) Tomaru Y, Tarutani K, Yamaguchi M, Nagasaki K. Quantitative and qualitative impacts of viral infection on a *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae) bloom in Hiroshima Bay, Japan. *Aquat Microb Ecol* 34: 227-238, 2004.
 - 17) Nagasaki K, Shirai Y, Tomaru Y, Nishida K, Pietrokovski S. Algal viruses with distinct intraspecies host specificities include identical intein elements. *Appl Environ Microbiol* 71: 3599-3607, 2005.
 - 18) Tai V, Lawrence JE, Lang AS, Chan AM, Culley AI, Suttle CA. Characterization of HaRNAV, a single-stranded RNA virus causing lysis of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *J Phycol* 39: 343-352, 2003.
 - 19) Lang AS, Culley AI, Suttle CA. Genome sequence and characterization of a virus (HaRNAV) related to picorna-like viruses that infects the marine toxic bloom-forming alga *Heterosigma akashiwo*. *Virology* 320: 206-217, 2004.
 - 20) Tomaru Y, Katanozaka N, Nishida K, Shirai Y, Tarutani K, Yamaguchi M, Nagasaki K. Isolation and characterization of two distinct types of HcRNAV, a single-stranded RNA virus infecting the bivalve-killing microalga *Heterocapsa circularisquama*. *Aquat Microb Ecol* 34: 207-218, 2004.
 - 21) Nagasaki K, Tomaru Y, Nakanishi K, Hata N, Katanozaka N, Yamaguchi M. Dynamics of *Heterocapsa circularisquama* (Dinophyceae) and its viruses in Ago Bay, Japan. *Aquat Microb Ecol* 34: 219-226, 2004.
 - 22) Tarutani K, Nagasaki K, Itakura S, Yamaguchi M. Isolation of a virus infecting the novel shellfish-killing dinoflagellate *Heterocapsa circularisquama*. *Aquat Microb Ecol* 23: 103-111, 2001.
 - 23) Nagasaki K, Tomaru Y, Tarutani K, Katanozaka N, Yamanaka S, Tanabe H, Yamaguchi M. Growth characteristics and intra-species host specificity of a large virus infecting the dinoflagellate, *Heterocapsa circularisquama*. *Appl Environ Microbiol* 69: 2580-2586, 2003.
 - 24) Brussaard CPD, Noordeloos AAM, Sandaa R-A, Haldal M, Bratbak G. Discovery of a dsRNA virus infecting the marine photosynthetic protist *Micromonas pusilla*. *Virology*, 319: 280-291, 2004.
 - 25) Mayer JA, Taylor FJR. A virus which lyses the marine nanoflagellate *Micromonas pusilla*. *Nature* 281: 299-301, 1979.
 - 26) Waters RE, Chan AT. *Micromonas pusilla* virus: the virus growth cycle and associated physiological events within the host cells; host range mutation. *J Gen Virol* 63: 199-206, 1982.
 - 27) Cottrell MT, Suttle CA. Wide-spread occurrence and clonal variation in viruses which cause lysis of a cosmopolitan, eukaryotic marine phytoplankton *Micromonas pusilla*. *Mar Ecol Prog Ser* 78: 1-9, 1991.
 - 28) Sahlsten E. Seasonal abundance in Skagerrak-Kattegat coastal waters and host specificity of viruses infecting the marine photosynthetic flagellate *Micromonas pusilla*. *Aquat Microb Ecol* 16: 103-108, 1998.
 - 29) Jacobsen A, Bratbak G, Haldal M. Isolation and characterization of a virus infecting *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae). *J Phycol* 32: 923-927, 1996.
 - 30) Bratbak G, Jacobsen A, Haldal M, Nagasaki K, Thingstad F. Virus production in *Phaeocystis pouchetii* and its relation to host cell growth and nutrition. *Aquat Microb Ecol* 16: 1-9, 1998.
 - 31) Brussaard CPD, Short SM, Frederickson CF, Suttle CA. Isolation and phylogenetic analysis of novel viruses infecting the phytoplankton *Phaeocystis globosa* (Prymnesiophyceae). *Appl Environ Microbiol* 70: 3700-3705, 2004.
 - 32) Gogarten JP, Senejani AG, Zhaxybayeva O, Olendzenski L, Hilario E. Inteins: structure, function, and evolution. *Ann Rev Microbiol* 56: 263-287, 2002.
 - 33) Yamada T, Chuchird N, Kawasaki T, Nishida K, Hiramatsu S. *Chlorella* viruses as a source of novel enzymes. *J Biosci Bioeng* 88: 353-361, 1999.

Molecular Ecology of microalgal viruses

**Keizo NAGASAKI¹, Yoshitake TAKAO², Yoko SHIRAI³,
Hiroyuki MIZUMOTO⁴, Yuji TOMARU⁵**

¹ National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research Agency, 2-17-5 Maruishi, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan.

² Department of Biology, Faculty of Science and Engineering, Konan University, 8-9-1 Okamoto, Higashinada, Kobe 658-8501, Japan.

Email: ¹ nagasaki@affrc.go.jp, ² dn322003@center.konan-u.ac.jp, ³ pcc6803@affrc.go.jp,

⁴ mizuhiro@affrc.go.jp, ⁵ tomaruy@affrc.go.jp

A great amount of virus particles exist in natural waters. Each virion is considered to have its own ecological role, affecting the maintenance and fluctuation of aquatic ecosystems. We have been studying viruses infectious to micro-plankton, especially those infecting phytoplankton. Red tides are caused by drastic increase in abundance of plankton. We succeeded in elucidating that viral infection is one of the most important factors determining the dynamics and termination of algal blooms by means of field survey and molecular experiments. In addition, we demonstrated that the interrelationship between viruses and their hosts are highly complicated, and might be determined by the molecular-structural difference of viral capsids among distinct virus ecotypes. Furthermore, in the process of our investigation on various aquatic algal viruses, their importance as genetic sources has also been suggested. In order to deeply understand the mechanism of aquatic ecosystem, more intensive studies as for aquatic viruses are urgently required.