

海洋底栖病毒生态作用的研究进展

张琛¹, 左平², 蔡中华³, 杜小鹏³,
杨明俊¹, 周进³

(1.兰州理工大学生命科学与工程学院, 甘肃 兰州 730050; 2.南京大学地理与海洋科学学院, 江苏 南京 210023; 3.清华大学深圳国际研究生院, 广东 深圳 518055)

摘要:病毒是地球上丰度最高的生命形式, 广泛分布于包括深部生物圈在内的各种环境中。病毒通过侵染微生物宿主影响其生理特征、生态过程和生物地球化学循环。研究发现, 病毒裂解是导致深海底栖原核生物死亡的主要原因, 这一认识引起了研究者对底栖病毒的广泛关注。为了更为全面地认识底栖病毒的生态作用, 本文分析了底栖病毒的生态特性(分布、丰度、多样性和生活方式), 动力学过程与影响因素, 与宿主的相互作用以及在碳循环上的生态贡献。同时, 对底栖病毒未来在生物学、生态学和生物地球化学领域的研究方向提出了展望, 论文旨在提升对底栖病毒生态作用的理解, 为底栖病毒生态学和相关学科的发展提供借鉴。

关键词:底栖; 病毒; 生态特性; 进展; 碳循环

中图分类号:X172 **文献标识码:**A **文章编号:**1007-6336(2021)01-0152-09

DOI:10.13634/j.cnki.mes.2021.01.021

Advances of ecological roles in marine benthic viruses

ZHANG Chen¹, ZUO Ping², CAI Zhong-hua³, DU Xiao-peng³,
YANG Ming-jun¹, ZHOU Jin³

(1.School of Life Science and Engineering, Lanzhou University of Technology, Lanzhou 730050, China; 2.School of Geographic and Oceanographic Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China; 3.Shenzhen International Graduate School, Tsinghua University, Shenzhen 518055, China)

Abstract: Viruses are the most abundant life forms on the earth and widely distributed in various environments including the deep biosphere. Viruses infect microbial hosts and affect their physiological characteristics, ecological processes and biogeochemical cycles. Recently, the latest results have shown that viral lysis is the main driver for the death of benthic prokaryotes. These findings have attracted extensive attention of researchers on benthic viruses. In order to have a comprehensive understanding the ecological roles of benthic viruses, we summarized the important findings in viral ecological features (distribution, abundance, biodiversity, and lifestyle), dynamics and impact factors, interactions with the host and viral ecological effects in the carbon cycle. Meanwhile, the future research directions of benthic viruses in biology, ecology and biogeochemistry field were also prospected. The aim of this review is to enhance the understanding of the ecological role in benthic viruses and provide reference for the development of benthic viral ecology and its related disciplines.

收稿日期: 2019-08-23, 修订日期: 2019-12-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(41976126); 中国大洋矿产资源协会项目(DY135-E2-5-4); 江苏省海洋与渔业厅科技创新计划项目(HY2018-2)

作者简介: 张琛(1994-), 男, 山西运城人, 硕士, 主要从事病毒与宿主互作研究, E-mail: zc11932@163.com

通讯作者: 周进(1977-), 男, 湖南南县人, 副教授, 主要从事海洋微生物生态学的研究, E-mail: zhou.jin@sz.tsinghua.edu.cn

Key words: benthic environment; viruses; ecological characteristics; carbon cycle;

病毒是生态系统中最丰富的生命形式。世界海洋中,病毒的总数量占据了全部生物体的 90%,其中绝大部分为侵染原核生物的病毒^[1],总体丰度大约在 10^{30} 数量级,其生物量超过原核生物一个数量级以上^[2-3]。

病毒作为地球生态系统的重要成员,在调控物质循环、能量流动和群落结构等方面都有重要的作用。病毒可以侵染地球上的一切细胞生命,包括一些大的病毒^[4],可以通过“王室模型”影响海洋细菌群落的演替^[5];它的裂解作用可导致高达 40% 的海洋细菌死亡^[2],释放的生物大分子和细胞碎片对溶解有机质(dissolved organic matter, DOM)和颗粒有机质(particulate organic matter, POM)两种碳库做出了巨大贡献。海洋中约 1/4 的碳是通过病毒裂解流通的^[6]。过去数十年的研究表明,病毒是海洋生态系统的关键角色,从驱动宿主的死亡和协同进化,到影响全球范围的生物地球化学循环和海洋生产力,都可见到其活跃的身影^[7]。病毒也被称为“全球尺度过程中纳米尺度的推动者”^[8]。

海洋底栖环境具有特殊的地理特征和生境条件,包括海洋底部表层沉积物及其附近的水环境。目前对底栖病毒(viriobenthos)的研究多集中在海底表层沉积物(0~50 cm),但是其研究程度远不及浮游病毒,海洋底栖病毒的特征与生态作用的总结也相对缺乏。海洋底表覆盖了地表约 67% 的面积,在全球生物量生产和生物地球化学循环中发挥着重要作用^[9]。本文尝试梳理海洋底栖病毒的种类、特征和生态作用;旨在阐述病毒在海洋底栖生态系统中的结构组成、物质循环和能量代谢的研究进展,为认识底栖环境病毒的生理生态作用提供借鉴。

1 底栖病毒的生态特性

1.1 底栖病毒的丰度和分布

底栖病毒的丰度(viral abundance, VA)一直为研究者所关注。研究表明,底栖 VA 是水体的 10 倍~100 倍^[10-12]。此外,病毒在表层沉积物中的丰度具有一定的时空动态性。研究者分析了空间

大尺度纵深环境(79°N—34°S, 深度 165~5571 m)的底栖 VA,发现从边缘海到深海不同深度范围的表层沉积物(0~1 cm)VA 都很高,范围为 $0.83 \times 10^{12} \sim 28.2 \times 10^{12}$ VLP/m²(VLP 指荧光显微镜下观察到的病毒样颗粒)^[13]。这表明,无论近岸或深海,底栖病毒都具有高度的动态性。此外,通过深海底栖病毒的综合研究可以看出,随着近海到远海的距离变化,底栖病毒的丰度呈现下降的趋势^[14-15]。另外,病毒的丰度在时间序列上也具有高度的动态性。研究者^[16]记录了近海表面沉积物 VA 的季节差异,不同季节的丰度差异在 4 倍以上,并且时间上的变化幅度超过了空间。Helton 等^[17]也通过流式细胞技术记录了年际间海湾底部表层沉积物 VA 的差异,显示两年内的变化幅度在 7 倍以上。需要指出的是,目前关于病毒丰度在时间序列上变化的研究还相对较少,还需要更大尺度上的数据加以佐证。

除了丰度,底栖病毒的分布特征也是研究者关注的热点。一些溯源研究^[18-19]表明,沉积物中大部分病毒来自原位环境,而不是上覆水。在表层沉积物中,病毒的丰度与水深(压力)、有机 C 含量以及宿主代谢之间无明显的相关性^[20]。然而,病毒丰度与原核生物的活性密切相关。随着深度的增加,病毒和细菌的丰度呈现同步变化^[21-23]。表层沉积物中较高的 VA 可能与营养源增加导致的高细菌活性有关^[24-25]。然而,也有研究发现,VA 在河口^[24]、浅海^[19]和地中海深海^[11]的亚表层(10~50 cm)都出现过峰值现象。这表明随着营养源的减少,病毒并没有呈现严格的正相关趋势。这可能与共生环境的细菌呼吸活动和硫酸盐还原效率有关^[12]。研究者在深层沉积物中观察到,病毒和细菌的变化与有机物的含量呈负相关^[26]。因此,底栖病毒的分布与营养源的关系,仍需要做进一步的探讨。

1.2 病毒与原核生物的丰度比

VPR(virus-to-prokaryote ratio),即病毒与原核生物的丰度比。这一指标已被广泛用来研究细菌和病毒之间的关系,并评估营养物质的有效性是否会影响病毒或细菌的产量。一般来说,

高 VPR 值归因于高且持续的病毒活性,即病毒生产力高而降解率低;相反,低比值则被解释为病毒活性减弱而降解率高。

底栖系统中, VPR 通常处于 $10^{-1} \sim 10^3$ 的数量级范围,已报道的底栖沉积物中的 VPR 值,范围为 $0.1 \sim 243$ ^[27]。与报道的海洋浮游系统 VPR ($0.0075 \sim 2150$)^[28] 和海底 1 m 以下 VPR ($0.001 \sim 225$)^[29] 相比,表层沉积物(0~1 m)中 VPR 的最大值相差一个数量级。这表明病毒在底栖环境的最小值仍然需要探索,同时也说明病毒在底栖环境具有高度的动态性。另外, VPR 值仅代表特定时间和特定环境中的某一数值,因此对病毒丰度和相关变量的评估还需要结合其他信息。

1.3 底栖病毒的基因多样性和形态多样性

底栖病毒在基因型、基因大小和分布上具有高度多样性。Breitbart 等最先发现 1 kg 沉积物中病毒类型多达 $10^4 \sim 10^6$ 种,同时发现 1156 个序列中有 75% 是未知的,其他大多数属于 dsDNA 噬菌体^[30]。虽然其使用的是链结扩增散弹枪文库法(LASL)^[31],该法仅适用于 dsDNA 病毒,但这也表明了 dsDNA 病毒的高度多样性。利用 phi29 聚合酶^[32]对 dsDNA 和 ssDNA 病毒进行多重置换扩增(MDA),可以兼顾 dsDNA 和 ssDNA 病毒。研究者发现高达 95%~99% 的序列都属于 ssDNA 病毒,同时在文库中检测到两个 ssDNA 病毒组的基因标记物(主要衣壳蛋白 [VP1] 和复制蛋白 [Rep]),揭示了 ssDNA 病毒的高度基因型多样性(VP1 包含 833 个基因型,Rep 包含 2551 个基因型)^[33]。同时,研究人员也发现深海沉积的病毒与从海洋、淡水和海洋真核生物中获得的病毒存在不同之处。一些研究者利用此方法在近岸区域也发现了 ssDNA 占主导^[34]。但该方法也有些许偏差,存在选择性扩增 ssDNA 病毒小环状基因组(1-9 kb)的可能性^[35-36]。因此,一些 ssDNA 病毒序列和相关病毒可能被高估^[37]。此外,除了上述两种方法,一些研究者使用病毒核酸的质量分摊法来计算不同核酸型病毒的比例^[38-39],尽管这种方法还没有经过 ssDNA 和 dsDNA 病毒定量的测试,但将 MDA 法和分摊法进行联用也是研究不同生境病毒特征的有益尝试。研究者用质量分摊法对近海表层沉积物中的 ssDNA 和

dsDNA 进行定量,发现 dsDNA 的数量与传统直接计数的数值相似,并且 ssDNA 病毒占了 96.3%~99.8%^[40]。这些研究表明底栖 dsDNA 和 ssDNA 病毒都具有高度的基因多样性,而且 ssDNA 病毒具有潜在的高丰度。此外,最近 Tara 航次的研究发现,海洋中潜藏着约 20 万种病毒^[41]。可以推测深海环境可能包含更多的未知病毒,因此底栖环境是一个等待挖掘的病毒基因宝库。另外,研究者采用脉冲场凝胶电泳(PFGE)方法,研究了沉积物中病毒 DNA 的分布,在表层沉积物(0~5 cm)和亚表层沉积物(10~12 cm)中发现了 4 个不同大小的基因组类别:①12~19 kb;②30~48 kb;③50~70 kb;④90~200 kb。基因组的分布在总体格局上具有相似性,大多数基因组在 30 kb 到 50 kb,但在微尺度上这些片段随沉积物深度的变化而变化^[42]。这表明 DNA 病毒可能在不同基因片段、不同的表层深度都具有高度的基因多样性。

病毒形态的多样性得益于透射电镜的应用和高通量测序技术的发展。研究者在河口表层沉积物中发现病毒群落以长螺旋对称的丝状形态为主(大小约 1 mm),这表明丝状体病毒更偏好于底栖环境^[12]。宏转录组技术在深部厌氧沉积物(0~159 mbsf, mbsf 指海底以下深度,以米为单位)中的应用也发现了丝状病毒科(*Inoviridae*),同时还发现了有尾病毒目(Caudovirales)的短尾病毒科(*Podoviridae*)、长尾病毒科(*Siphoviridae*)和肌尾病毒科(*Myoviridae*),并且一些隶属于脂毛病毒科(*Lipothrixviridae*)、小杆状病毒科(*Rudoviridae*)和双尾病毒科(*Bicaudaviridae*)的古菌病毒在 0~30 mbsf 沉积物中也被发现^[22]。Yoshida 等在深海沉积物中发现了 ssDNA 病毒家族,包括微病毒科(*Microviridae*)、圆环病毒科(*Circoviridae*)和双病毒科(*Geminiviridae*)^[33]。研究者在珠江河口表层沉积物中还观察到其他的病毒形态,如球形病毒、丝状病毒和杆状病毒^[43]。球形病毒一般属于球形病毒科(*Globuloviridae*),它包括一个螺旋对称的包膜和一个包含线性双链 DNA 的超螺旋核蛋白^[44]。Jakubowskaderedas 等首次尝试采用定量分析的方法从深海湾沉积物中获取有尾病毒目(Caudovirales),他们发现有

尾病毒目 3 种主要的科在所有季节分布相似 (*Siphoviridae*: 平均 52%; *Myoviridae*: 42%; *Podoviridae*: 6%)。有趣的是, 19% 的长尾病毒科有扩展的头部, 11% 的尾部长于 300 nm, 6% 的尾部长于 600 nm^[45]。另外, T4 型噬菌体是肌尾病毒科的一种主要噬菌体, 高度多样化与病毒丰度的分布趋势相似, 研究者发现其多样性在河口沉积物中随着盐度的增加而降低^[43]。

1.4 底栖病毒的生活方式

病毒的生存必须依靠宿主细胞, 通过侵染宿主并利用其胞内的能量和物质进行繁殖。病毒的生活方式主要有裂解性感染 (lytic)、溶源性感染 (lysogenic) 和慢性感染 (chronic)。

目前, 对全球底栖环境的研究多集中在裂解和溶源方式, 也证实了病毒具有很高的裂解活性, 其介导的原核生物死亡率高达 80%, 且随着底部深度的增加而增加^[13]。相比于裂解, 溶源的作用也相当活跃。Breitbart 等观察到沿海表层沉积物中以具有温和生活方式的噬菌体为主导^[30]。对大陆边缘海底沉积物的研究也发现, 指示溶源性病毒的代表性同源物从表层沉积物到深层都能检测到, 这表明溶源似乎在底栖环境中普遍存在^[46]。这从侧面暗示了溶源方式在底栖病毒生活中的重要性。尽管病毒的裂解、溶源很重要, 但究竟是什么决定了裂解与溶源的转换还不清楚。一项针对底栖珊瑚礁的研究表明, 宿主密度的增加伴随着裂解状态到溶源状态的转变。为此, 研究者提出了 KtW (kill-the-winner) 模型的一个扩展, 即“胜者为王” (piggyback-the-winner, PtW) 理论^[47], 该理论反映了溶源病毒在高丰度宿主环境中贡献的增加, 并且产生了更多的微生物和更少的病毒。

2 底栖病毒的动力学及影响因素

2.1 底栖病毒的动力学

病毒动力学一般是指病毒产生速率和衰变速率 (定义为自由病毒的损失率) 的平衡结果^[48]。

然而, 底栖病毒的生产率和衰亡率并不等同。研究者发现病毒衰亡率比生产率更低^[21, 49], 这可能由于病毒的生产 and 衰亡被不同的因素所控制, 病毒生产一般取决于丰度、代谢活性和原

核宿主的生物量大小; 而病毒的衰亡则取决于物理、化学和生物变量的交互作用^[20]。随后, 研究者观察到净病毒产量与分解速率有显著的关联, 虽然分解率很高, 但衰亡量平均占总病毒生产量的 1/4^[20]。大部分由裂解感染产生的病毒没有被分解的结论, 也在后续研究中得以印证^[50]。而未分解的病毒可能感染其他宿主, 或者被异养原生动物和沉积性生物用作食物来源^[51-52]。

2.2 动力学平衡的影响因素

病毒动力学平衡的研究多集中于衰亡或分解率的研究。底栖生态系统的病毒衰亡率主要受生物因素 (原核生物的丰度、生产及蛋白酶活性) 而不是非生物因素所控制^[20, 50]。表层沉积物中存在较高的胞外酶活性, 通过添加 DNA 酶和蛋白酶能显著增加病毒颗粒的衰亡率, 表明胞外酶释放量的增加是病毒衰变速率加快的原因之一^[20]。至于温度, 它本身并不是影响底栖病毒衰亡率的主要因素 (只解释了约 6% 的总方差), 因为底栖环境中温度一直处于相对恒定的范围^[50]。除了环境因子, 病毒的衰亡速率也与自身种类有关, 不同的病毒家族以不同的速度进行分解, 这已经从多项实验中得到证实^[53]。目前的研究虽然发现了一些影响病毒衰亡的因素, 但考虑到底栖环境的复杂性和病毒的生活史, 调控病毒在海洋沉积物中分解的因素还存在不少未知领域, 需要进一步的探索。

底栖病毒动力学过程的改变可能会产生多种后果, 包括: ①影响受感染的底栖原核生物和其他宿主的死亡率; ②改变胞外 DNA 和 RNA 以及肽和氨基酸的供应, 进而影响氮 (N) 和磷 (P) 的循环; ③可能提供影响病毒群落组成的选择性压力, 对微生物的多样性产生影响, 进而影响生态系统中能量和营养物质的流动。因此, 病毒动力学在微生物食物网和群落内遗传信息流动中起着至关重要的作用, 是一个值得持续关注的科学问题。

3 底栖病毒与宿主的相互作用

病毒感染可以编码部分新陈代谢基因改变宿主的新陈代谢, 进而影响营养循环和碳输出^[54]。由于底栖环境的特殊性, 模拟原位环境不易实

现;同时分离培养底栖环境微生物还存在技术上的难度。因此,目前对底栖病毒和宿主相互作用的认识还很少,仅有少量的研究例证可以对底部特殊环境进行探索。海底热液喷口生态系统属于相对孤立的环境,几乎不受其他生态系统的影响^[55]。研究初期,人们认为噬菌体与其宿主在热液喷口的相互作用是捕食者与被捕食者的关系^[56-57]。然而,对喷口羽流的研究表明,噬菌体可能对微生物的生存至关重要,因为噬菌体选择性地保留了编码反向化型亚硫酸还原酶 α 和 γ 亚基的辅助代谢基因,这一基因可帮助补充或维持其宿主体内的硫氧化代谢以保证持续的病毒侵染和复制^[58]。由于没有完整的细胞结构,嗜热噬菌体必须利用宿主微生物的复制和合成机制来复制自己^[59]。胞内噬菌体-宿主相互作用的存在,使得噬菌体可能会给宿主带来显著的益处^[60-61]。海湾底部生态系统的研究表明,这些益处可以使宿主吸收更多的营养,有助于宿主在不利环境中生存^[62]。最近对深海热液系统的研究已经再次证实,宿主从噬菌体中获得的益处(如营养吸收和宿主生存)不是个别现象,而是广泛存在于噬菌体与宿主的相互作用中^[63]。对未受外源DNA污染的病毒进行宏基因组和微生物群落分析发现,病毒对宿主微生物的代谢具有补偿作用。病毒基因不仅参与大多数微生物代谢途径,而且在微生物代谢过程中形成分支途径,包括嘧啶、丙氨酸、天冬氨酸和谷氨酸代谢、双组分系统的氮代谢和同化途径、含硒化合物的代谢、氨酰生物合成以及氨基糖和核苷酸糖的代谢^[63]。因此,病毒介导的宿主代谢性补偿可能是底栖环境中病毒-宿主相互作用的一个重要方式。

4 病毒在底栖食物网和C循环中的作用

4.1 病毒诱导的原核生物的死亡率

病毒可以通过裂解原核细胞降低宿主的丰度(下行控制)来限制对可用资源的竞争;同时,可以释放细胞内的有机分子,供其他原核细胞利用(上行控制)。病毒在这些生物过程中的作用在很大程度上取决于病毒诱导的原核生物的死亡率。

病毒介导的原核细胞的死亡率有从近海到

远海增加的趋势。Middelboe等对近岸沉积物的研究发现病毒诱导的裂解量相当于净细菌生产量的20%以上^[12]。随后他们也发现海湾表层沉积物的病毒诱导的裂解量相当于净细菌产量的44%~138%^[19]。而在深海(>1000 m)沉积物,Corinaldesi等^[49]发现病毒引起的细菌死亡率为24%~48%。由于局部环境的不一致,Danovaro等^[13]研究大尺度环境时发现,病毒裂解导致的原核细胞的死亡率从近海的(16±3)%到中远海的(64±3)%,再到远海的(89±2)%,表明了病毒引起的细菌死亡率随离岸距离增加而增大。随后,Danovaro等^[23]在大西洋、北冰洋、太平洋和地中海进行了5次独立的海洋考察,收集了从1000 m至10000 m的深海沉积物样本,进行了35次以上的独立实验,分析了480多个沉积物样本,发现深海环境下的病毒诱导原核致死率平均为48%,与之前的报导^[8]相吻合。另外,值得一提的是,他们发现病毒对古菌的致死影响显著高于细菌。

4.2 病毒在底栖食物网和C循环中的作用

病毒裂解被感染的微生物将其细胞内容物和生物量转化为有机碎屑(DOM和POM),然后供未被感染的原核生物再次使用,即病毒回路(viral shunt)^[13,29]。“病毒回路”改变了物质和能量在食物网和生物化学循环中的去处和通量。

“病毒回路”在深海底栖环境中扮演着重要角色,而在近海底栖环境可能发挥较小的作用。目前对近海底栖环境的研究相对缺乏,多集中于局域地理范围。Hewson等^[24]将病毒浓缩物添加到两个亚热带河口的底栖生物环境中,观察到原核细胞丰度的下降和聚集物的增加,这可能是由于病毒裂解释放的产物促进了未受感染的原核细胞生长所致。该结果从侧面反映了病毒裂解促进了底栖沉积物中DOM的循环。Glud和Middelboe估计了河口表层沉积物中病毒裂解导致的溶解有机碳(dissolved organic carbon, DOC)释放率为1.0~1.9 nmol/(cm³·h),可维持原核生物总碳需求的4.1%~7.9%^[21]。在智利海岸附近也观察到类似的释放速率为[0.3~3.5 nmol C/(cm³·h)],维持了原核生物呼吸的8%^[19]。而在高生产力的海湾底部,病毒感染导致DOC释放范围为0.5~2.1 nmol C/(cm³·h)^[22]。因此,相比于深海,病毒

介导的有机碳循环在近海环境中可能发挥较小的作用^[21-22]。

在深海底栖环境中, 有机质含量通常极低, 由于底栖原核生物利用有机质进行生物量的生产和代谢活动, 因而在很大程度上介导了深海生态系统的生物量生产和生物地球化学循环^[64]。研究发现, 几乎所有的原核碳的生产都是通过病毒裂解转化成有机质的^[13]。据估计, 病毒裂解每年释放的碳量达到 (0.37 ~ 0.63) Gt, 这表明病毒回路是深海底栖的重要生物途径, 同时也解释了在食物有限的深海中原核生物快速更替的原因。最近对深海海沟沉积物的研究也印证了病毒的裂解极大地贡献了底栖有机碳池^[65]。而在沉积物上层 0 ~ 50 cm 的原核生物群落中, 病毒感染对古菌的影响显著高于细菌。据估计, 虽然古菌平均占表层沉积物顶层 0 ~ 50 cm 总细胞丰度的 12% 左右, 但病毒诱导的古菌裂解占被杀死微生物总数的 1/3, 导致全球每年释放约 (0.3 ~ 0.5) 亿吨碳。鉴于底栖病毒和古菌的重要性, 它们在食物网中的作用更应得到凸显^[23], 图 1 展示了两者在底栖微食物网中的地位与生态过程(修改自徐奎栋论述的底栖微食物网^[66])。研究者还发现, 在深海底栖古菌中, 病毒的影响主要针对海洋 I 型奇古菌门(Thaumarchaeota)的特定成员。

尽管存在如此巨大的碳流出, 但是病毒裂解提供的有机碳却只能维持底栖原核异养代谢总

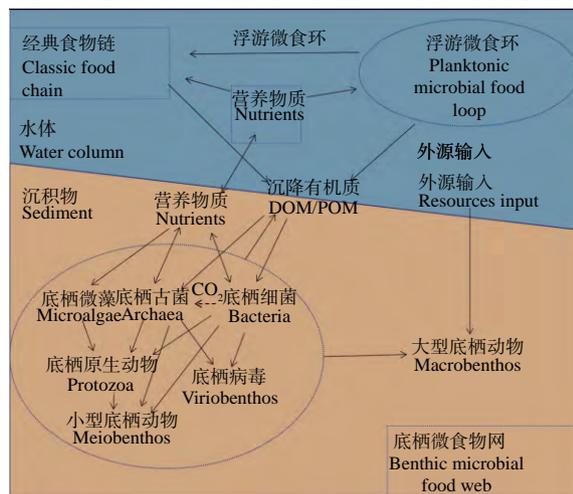


图 1 底栖病毒在食物网中的作用(修改自文献^[66])

Fig. 1 The role of benthic virus in food web (modified from literature^[66])

量的 35%^[9], 其余部分可能来源于浮游沉降, 包括浮游病毒的沉降。海洋光合层的初级生产通过输出颗粒为深海生态系统提供养料^[67-68]。研究表明, 来源于浮游沉降的病毒分解释放的营养源, 促进了微生物的新陈代谢; 并且在深度大于 1000 m 的环境, 浮游沉降的病毒分解的有机物占到了浮游沉降有机 C、N、P 通量的 (3±1)%、(6±2)% 和 (12±3)%^[50]。另外, 病毒裂解细胞引起的 C 通量既包括裂解后释放的细胞碎屑, 也包括释放的病毒颗粒分解后产生的有机物质。据估计, 被分解的病毒颗粒导致了 0.3 ~ 0.4 mg C / m²·d 的释放, 平均而言, 病毒分解释放的 C 占病毒诱导的原核裂解释放总碳量的 8%^[50]。以此推算, 每年全球海洋深海沉积物中病毒的分解可以释放约 (37 ~ 50) Mt 碳, 并且这一数值不受深度影响, 因为水深在其中的解释率只占 7%。如果考虑到胞外 DNA 池(原位的病毒 DNA 序列和浮游生物起源的病毒基因), 那么这一数值还会上升。

另外, 病毒介导的细菌和古菌的死亡可能刺激异养代谢, 进而促进氮的再生过程, 支持依赖氨的化学自养生产学说。这个生物反馈可能对 C 和 N 循环有重要的影响。研究表明, 底栖细菌的 C 生产几乎全部来源于异养碳生产, 而超过 60% 的古菌碳生产来源于化能合成过程, 同时化能自养和异养 C 的产生之间存在显著的关系^[23], 这可能是由于在表层的深海沉积物中, 化能合成在很大程度上依赖于氨的氧化 (10 mol NH₄⁺ 固定 1 mol CO₂), 而 CO₂ 是由微生物异养代谢产生的^[69-71]。这对关系一旦被验证, 将为微生物食物网中病毒感染和化学自养生产之间的联系提供新的证据。假设病毒裂解释放的全部有机池被异养代谢使用, 并且每释放 4 mol CO₂ 产生 1 mol 氨(基于古菌和细菌 C / N 为 4 : 1), 那么底栖病毒裂解能提供 30% ~ 60% 的氨以维持古菌化能自养的 C 生产^[23]。这表明病毒感染可能是古菌化能自养生产的主要驱动因素之一。

因此, “病毒回路”在底栖系统中扮演着重要的角色, 通过对宿主的裂解和自身分解显著地贡献了溶解性和颗粒性有机池 (D-P-OM) (见图 2)。

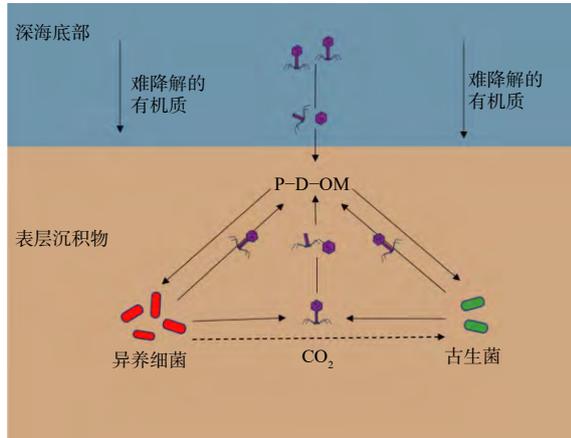


图2 病毒在底栖有机池循环中的作用

Fig. 2 Viral role in benthic organic pool cycling

5 展望

病毒在底栖生态系统中扮演着重要的角色,底栖病毒基因功能的多样性将成为解密海洋病毒微小生命体的途径之一。目前,人们对底栖病毒的多样性、与宿主的作用机制及其生态学功能,包括对生物地球化学循环的影响、对微生物群落的调控及遗传信息表达传递有了一定的了解。然而,相对于其他生命形式,我们对病毒的了解还很匮乏。

未来的研究中,我们亟需开展以下内容:

①病毒生态特性(生活方式、群落结构、演变模式)的系统研究;②病毒生态功能驱动的生物地球化学效应(碳、氮、磷、硫循环);③病毒参与的基因转移(水平或垂直)及其与宿主的协同进化机制;④深部环境典型病毒的分离培养、序列信息及其分子生态意义。

参考文献:

- [1] BREITBART M, ROHWER F. Here a virus, there a virus, everywhere the same virus?[J]. *Trends in Microbiology*, 2005, 13(6): 278-284.
- [2] SUTTLE C A. Marine viruses — major players in the global ecosystem[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 801-812.
- [3] WHITMAN W B, COLEMAN D C, WIEBE W J. Prokaryotes: the unseen majority[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1998, 95(12): 6578-6583.
- [4] YAU S, LAURO F M, DEMAERE M Z, et al. Virophage control of antarctic algal host-virus dynamics[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(15): 6163-6168.
- [5] BREITBART M, BONNAIN C, MALKI K, et al. Phage puppet masters of the marine microbial realm[J]. *Nature Microbiology*, 2018, 3(7): 754-766.
- [6] FUHRMAN J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects[J]. *Nature*, 1999, 399(6736): 541-548.
- [7] ZHANG Q Y, GUI J F. Diversity, evolutionary contribution and ecological roles of aquatic viruses[J]. *Science China Life Sciences*, 2018, 61(12): 1486-1502.
- [8] BRUSSAARD C P D, WILHELM S W, THINGSTAD F, et al. Global-scale processes with a nanoscale drive: the role of marine viruses[J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(6): 575-578.
- [9] JØRGENSEN B B, BOETIUS A. Feast and famine — microbial life in the deep-sea bed[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 770-781.
- [10] DANOVARO R, SERRESI M. Viral density and virus-to-bacterium ratio in deep-sea sediments of the Eastern Mediterranean[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2000, 66(5): 1857-1861.
- [11] DANOVARO R, CORINALDESI C, DELL'ANNO A, et al. Viruses, prokaryotes and DNA in the sediments of a Deep-Hypersaline Anoxic Basin (DHAB) of the Mediterranean Sea[J]. *Environmental Microbiology*, 2005, 7(4): 586-592.
- [12] MIDDELBOE M, GLUD R N, FINSTER K. Distribution of viruses and bacteria in relation to diagenetic activity in an estuarine sediment[J]. *Limnology and Oceanography*, 2003, 48(4): 1447-1456.
- [13] DANOVARO R, DELL'ANNO A, CORINALDESI C, et al. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems[J]. *Nature*, 2008, 454(7208): 1084-1087.
- [14] GAMBÌ C, CORINALDESI C, DELL'ANNO A, et al. Functional response to food limitation can reduce the impact of global change in the deep-sea benthos[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(9): 1008-1021.
- [15] CORINALDESI C. New perspectives in benthic deep-sea microbial ecology[J]. *Frontiers in Marine Science*, 2015, 2: 17.
- [16] SIEM-JØRGENSEN M, GLUD R N, MIDDELBOE M. Viral dynamics in a coastal sediment: seasonal pattern, controlling factors and relations to the pelagic-benthic coupling[J]. *Marine Biology Research*, 2008, 4(3): 165-179.
- [17] HELTON R R, WANG K, KAN J J, et al. Interannual dynamics of viriobenthos abundance and morphological diversity in Chesapeake Bay sediments[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2012, 79(2): 474-486.
- [18] HEWSON I, FUHRMAN J A. Viriobenthos production and virioplankton sorptive scavenging by suspended sediment

- particles in coastal and pelagic waters[J]. *Microbial Ecology*, 2003, 46(3): 337-347.
- [19] MIDDELBOE M, GLUD R N. Viral activity along a trophic gradient in continental margin sediments off central Chile[J]. *Marine Biology Research*, 2006, 2(1): 41-51.
- [20] CORINALDESI C, DELL'ANNO A, MAGAGNINI M, et al. Viral decay and viral production rates in continental-shelf and deep-sea sediments of the Mediterranean Sea[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2010, 72(2): 208-218.
- [21] GLUD R N, MATHIAS M. Virus and bacteria dynamics of a coastal sediment: Implication for benthic carbon cycling[J]. *Limnology and Oceanography*, 2004, 49(6): 2073-2081.
- [22] MIDDELBOE M, GLUD R N, WENZHÖFER F, et al. Spatial distribution and activity of viruses in the deep-sea sediments of Sagami Bay, Japan[J]. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 2006, 53(1): 1-13.
- [23] DANOVARO R, DELL'ANNO A, CORINALDESI C, et al. Virus-mediated archaeal hecatomb in the deep seafloor[J]. *Science Advances*, 2016, 2(10): e1600492.
- [24] HEWSON I, O'NEIL J M, FUHRMAN J A, et al. Virus-like particle distribution and abundance in sediments and overlying waters along eutrophication gradients in two subtropical estuaries[J]. *Limnology and Oceanography*, 2001, 46(7): 1734-1746.
- [25] DANOVARO R, CORINALDESI C, LUNA G M, et al. Prokaryote diversity and viral production in deep-sea sediments and seamounts[J]. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2009, 56(11/12): 738-747.
- [26] BIRD D F, JUNIPER S K, RICCIARDI-RIGAUULT M, et al. Subsurface viruses and bacteria in Holocene/Late Pleistocene sediments of Saanich Inlet, BC: ODP Holes 1033B and 1034B, Leg 169S[J]. *Marine Geology*, 2001, 174(1/2/3/4): 227-239.
- [27] DANOVARO R, CORINALDESI C, FILIPPINI M, et al. Viriobenthos in freshwater and marine sediments: a review[J]. *Freshwater Biology*, 2008, 53(6): 1186-1213.
- [28] PARIKKA K J, LE ROMANCER M, WAUTERS N, et al. 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.
- [29] 陈虹, 蔡兰兰, 焦念志, 等. 深部生物圈病毒研究进展与展望[J]. *科学通报*, 2018, 63(36): 3911-3919.
- [30] BREITBART M, FELTS B, KELLEY S, et al. Diversity and population structure of a near-shore marine-sediment viral community[J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2004, 271(1539): 565-574.
- [31] BREITBART M, SALAMON P, ANDRESEN B, et al. Genomic analysis of uncultured marine viral communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2002, 99(22): 14250-14255.
- [32] EDWARDS R A, ROHWER F. Viral metagenomics[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3(6): 504-510.
- [33] YOSHIDA M, TAKAKI Y, EITOKU M, et al. Metagenomic analysis of viral communities in (Hado)pelagic sediments[J]. *PLoS One*, 2013, 8(2): e57271.
- [34] LACHNIT T, DAFFORN K A, JOHNSTON E L, et al. Contrasting distributions of bacteriophages and eukaryotic viruses from contaminated coastal sediments[J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(6): 1929-1941.
- [35] HINO S. TTV, a new human virus with single stranded circular DNA genome[J]. *Reviews in Medical Virology*, 2002, 12(3): 151-158.
- [36] KIM K H, CHANG H W, NAM Y D, et al. Amplification of uncultured single-stranded DNA viruses from rice paddy soil[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(19): 5975-5985.
- [37] DEAN F B, NELSON J R, GIESLER T L, et al. Rapid amplification of plasmid and phage DNA using Phi29 DNA polymerase and multiply-primed rolling circle amplification[J]. *Genome Research*, 2001, 11(6): 1095-1099.
- [38] STEWARD G F, CULLEY A I, MUELLER J A, et al. Are we missing half of the viruses in the ocean?[J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(3): 672-679.
- [39] MIRANDA J A, CULLEY A I, SCHVARCZ C R, et al. RNA viruses as major contributors to Antarctic viroplankton[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(11): 3714-3727.
- [40] YOSHIDA M, MOCHIZUKI T, URAYAMA S I, et al. Quantitative viral community DNA analysis reveals the dominance of single-stranded DNA viruses in offshore upper bathyal sediment from Tohoku, Japan[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2018, 9: 75.
- [41] GREGORY A C, ZAYED A A, CONCEIÇÃO-NETO N, et al. Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole to pole[J]. *Cell*, 2019, 177(5): 1109-1123.
- [42] FILIPPINI M, MIDDELBOE M. Viral abundance and genome size distribution in the sediment and water column of marine and freshwater ecosystems[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 60(3): 397-410.
- [43] HE M Q, CAI L L, ZHANG C L, et al. Phylogenetic diversity of T4-type phages in sediments from the subtropical Pearl River estuary[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 8: 897.
- [44] HÄRING M, PENG X, BRÜGGER K, et al. Morphology and genome organization of the virus PSV of the hyperthermophilic archaeal genera *Pyrobaculum* and *Thermoproteus*: a novel virus family, the *Globuloviridae*[J]. *Virology*, 2004, 323(2): 233-242.
- [45] JAKUBOWSKA-DEREDAS M, JURCZAK-KUREK A,

- RICHERT M, et al. Diversity of tailed phages in Baltic Sea sediment: large number of siphoviruses with extremely long tails[J]. *Research in Microbiology*, 2012, 163(4): 292-296.
- [46] ENGELHARDT T, ORSI W D, JØRGENSEN B B. Viral activities and life cycles in deep seafloor sediments[J]. *Environmental Microbiology Reports*, 2015, 7(6): 868-873.
- [47] KNOWLES B, SILVEIRA C B, BAILEY B A, et al. Lytic to temperate switching of viral communities[J]. *Nature*, 2016, 531(7595): 466-470.
- [48] JACQUET S, MIKI T, NOBLE R, et al. Viruses in aquatic ecosystems: important advancements of the last 20 years and prospects for the future in the field of microbial oceanography and limnology[J]. *Advances in Oceanography and Limnology*, 2010, 1(1): 97-141.
- [49] CORINALDESI C, DELL'ANNO A, DANOVARO R. Viral infection plays a key role in extracellular DNA dynamics in marine anoxic systems[J]. *Limnology and Oceanography*, 2007, 52(2): 508-516.
- [50] DELL'ANNO A, CORINALDESI C, DANOVARO R. Virus decomposition provides an important contribution to benthic deep-sea ecosystem functioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(16): E2014-E2019.
- [51] GONZÁLEZ J M, SUTTLE C A. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-sized particles: ingestion and digestion[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1993, 94: 1-10.
- [52] WIELTSCHNIG C, FISCHER U R, VELIMIROV B, et al. Effects of deposit-feeding macrofauna on benthic bacteria, viruses, and protozoa in a silty freshwater sediment[J]. *Microbial Ecology*, 2008, 56(1): 1-12.
- [53] TADDEI F, DE PAEPE M. Correction: viruses' life history: towards a mechanistic basis of a trade-off between survival and reproduction among phages[J]. *PLoS Biology*, 2006, 4(8): e273.
- [54] ZIMMERMAN A E, HOWARD-VARONA C, NEEDHAM D M, et al. Metabolic and biogeochemical consequences of viral infection in aquatic ecosystems[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, .
- [55] MIROSHNICHENKO M L. Thermophilic microbial communities of deep-sea hydrothermal vents[J]. *Microbiology*, 2004, 73(1): 1-13.
- [56] WEI D H, ZHANG X B. Proteomic analysis of interactions between a deep-sea thermophilic bacteriophage and its host at high temperature[J]. *Journal of Virology*, 2010, 84(5): 2365-2373.
- [57] DÍAZ-MUÑOZ S L, KOSKELLA B. Bacteria-phage interactions in natural environments[J]. *Advances in Applied Microbiology*, 2014, 89: 135-183.
- [58] ANANTHARAMAN K, DUHAIME M B, BREIER J A, et al. Sulfur oxidation genes in diverse deep-sea viruses[J]. *Science*, 2014, 344(6185): 757-760.
- [59] PAUL J H. Prophages in marine bacteria: dangerous molecular time bombs or the key to survival in the seas?[J]. *The ISME Journal*, 2008, 2(6): 579-589.
- [60] ROOSSINCK M J. The good viruses: viral mutualistic symbioses[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2011, 9(2): 99-108.
- [61] WU C W, ZHAO X L, WU X J, et al. Exogenous glycine and serine promote growth and antifungal activity of *Penicillium citrinum* W1 from the south-west Indian Ocean[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2015, 362(8): fmv040.
- [62] STEWARD G F, PRESTON C M. Analysis of a viral metagenomic library from 200 m depth in Monterey Bay, California constructed by direct shotgun cloning[J]. *Virology Journal*, 2011, 8: 287.
- [63] HE T L, LI H Y, ZHANG X B, et al. Deep-sea hydrothermal vent viruses compensate for microbial metabolism in virus-host interactions[J]. *mBio*, 2017, 8(4): e00893-17.
- [64] JAHNKE R A. The global ocean flux of particulate organic carbon: areal distribution and magnitude[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, 10(1): 71-88.
- [65] MANEA E, DELL'ANNO A, RASTELLI E, et al. Viral infections boost prokaryotic biomass production and organic C cycling in hadal trench sediments[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1952.
- [66] 徐奎栋. 海洋微型底栖生物的多样性与地理分布[J]. *生物多样性*, 2011, 19(6): 661-675.
- [67] SMITH C R, DE LEO F C, BERNARDINO A F, et al. Abyssal food limitation, ecosystem structure and climate change[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2008, 23(9): 518-528.
- [68] DUNNE J P, SARMIENTO J L, GNANADESIKAN A. A synthesis of global particle export from the surface ocean and cycling through the ocean interior and on the seafloor[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21(4): GB4006.
- [69] WUCHTER C, ABBAS B, COOLEN M J L, et al. Archaeal nitrification in the ocean[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(33): 12317-12322.
- [70] MOLARI M, MANINI E, DELL'ANNO A. Dark inorganic carbon fixation sustains the functioning of benthic deep-sea ecosystems[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2013, 27(1): 212-221.
- [71] MIDDELBURG J J. Chemoautotrophy in the ocean[J]. *Geophysical Research Letters*, 2011, 38(24): L24604.