



深海病毒的特征及其生态学功能探讨

<u>塞华哗</u> and <u>肖湘</u> Citation: <u>科学通报</u> **64**, 1598 (2019); doi: 10.1360/N972018-01150 View online: <u>http://engine.scichina.com/doi/10.1360/N972018-01150</u> View Table of Contents: <u>http://engine.scichina.com/publisher/scp/journal/CSB/64/15</u> Published by the <u>《中国科学》杂志社</u>

Articles you may be interested in

重金属矿区深色有隔内生真菌资源及其生态学功能 SCIENTIA SINICA Vitae

<u>关于环境保护的生态学研究的探讨</u> Chinese Science Bulletin **19**, 542 (1974);

<u>北冰洋马克洛夫海盆现代浮游有孔虫深度分布及其生态与氧碳同位素特征</u> Chinese Science Bulletin **59**, 1230 (2014);

<u>海洋生态系中NO的发现和化学特征研究</u> Science in China Series B-Chemistry (in Chinese) **36**, 256 (2006);

<u>腺相关病毒载体的靶向策略探讨</u> Chinese Science Bulletin **52**, 1107 (2007);







主办单位:北京大学 承办单位:北京大学健康医疗大数据国家研究院 协办单位:北京大学人工智能研究院 中国医疗保健国际交流促进会健康大数据和数字化医疗分会 北京大学信息技术高等研究院 北京大数据研究院 评 述



深海病毒的特征及其生态学功能探讨

蹇华哗¹, 肖湘^{1,2,3*}

1. 上海交通大学生命科学技术学院, 微生物代谢国家重点实验室, 上海 200240;

2. 上海交通大学海洋工程国家重点实验室, 上海 200240;

3. 青岛海洋科学与技术试点国家实验室,海洋生物学与生物技术功能实验室,青岛 266071

* 联系人, E-mail: zjxiao2018@sjtu.edu.cn

2018-12-17 收稿, 2019-01-17 修回, 2019-01-18 接受, 2019-03-27 网络版发表 国家重点研发计划(2018YFC0309800)和国家自然科学基金(91851113, 41676118)资助

摘要 病毒是自然环境中丰度最高的生物类群,对海洋生态系统中的物质能量循环和种群平衡调节发挥着不可或 缺的作用.深海是海洋生态系统的重要组成部分,深海微生物面临多重极端环境压力.近年来,深海病毒相关的研 究揭示了其在深海环境中的高丰度和多样性,以及其重要的生态学功能.本文从深海病毒的主要特征、与环境因 子的相关性、深海病毒的分离与鉴定及其生理及生态功能这4个方面进行了概述,并对未来研究的潜在方向做了 展望.

关键词 深海病毒, 生态功能, 病毒回路, 辅助代谢, 环境适应

海洋原本被认为是病毒的"荒漠",因此病毒在其 中的功能被极大地忽略^[1]. 20世纪80年代末期以来,研 究者通过电子显微镜和荧光显微镜在海洋环境中发现 大量病毒颗粒,其含量高达2.5×10⁸个/mL^[2,3],这一结果 极大地改变了人们对海洋中病毒丰度的原有认识.此 后,病毒在海洋生态系统和生物地球化学循环中的作 用越来越引起研究者的重视^[4-10]. 深海(水深>1000 m) 是海洋最主要的组成部分(覆盖了地球表面积的65%)。 有着高压、低温、黑暗、寡营养等多种极端环境条件, 在全球的生物量产生和生物地球化学循环过程中扮演 了重要的角色[11]. 深海微生物有着极高的丰度, 占据了 所有水体微生物总量的55%^[12]. 据推算, 仅深海沉积物 表层10 cm中的原核生物量就高达160 Pg, 相当于地球 上微生物总量的30%~45%^[12],因此在整个地球的物质 和能量循环中占据着重要的地位。特殊的生存环境造 就了深海微生物独特的基因形式、遗传背景及调控机 制. 近30年来对深海环境中病毒(主要为噬菌体)的研究

揭示了其极高的丰度和多样性,它们直接或间接地影响着深海细菌和古菌的生命活动,从而对深海生态系统的运转和平衡发挥着重要的作用.本文对深海病毒相关的研究进展进行了综述,初步明确了其特征及生态学功能,并对未来的研究方向做了探讨.

1 深海病毒的主要特征

1.1 丰度

病毒是海洋中丰度最高的生物类群,在表层海水中其丰度可达10⁷ VLP (virus like particles)/mL,为细菌 丰度的5~25倍^[3]. Hara等人^[13]发现表层海水中病毒丰度 显著高于深海海水(在50和5000 m水深处的丰度分别为 3.82×10⁶和 0.6×10⁵ VLP/mL). Magagnini等人^[14]对多海域大尺度的分析证实了这一现象,表层海水与深海海水中平均病毒丰度分别为2.4×10⁶和0.6×10⁶ VLP/mL. Arístegui等人^[15]对多个站位水体中病毒的丰度统计显

引用格式: 蹇华哗, 肖湘. 深海病毒的特征及其生态学功能探讨. 科学通报, 2019, 64: 1598–1609 Jian H H, Xiao X. Characteristics and ecological functions of deep-sea viruses (in Chinese). Chin Sci Bull, 2019, 64: 1598–1609, doi: 10.1360/N972018-01150

1599

示、表层(0~200 m)、中层(200~1000 m)和深层水体 (1000~4000 m)中病毒丰度分别为(6.07±0.69)×10⁶, (1.08±0.15)×10⁶和(0.53±0.10)×10⁶ VLP/mL. 2015年, Nunoura等人^[16]对马里亚纳海沟挑战者深渊全水深海 水样品的分析表明。2000 m以下海水中病毒丰度相对 稳定,保持在(2.2~3.6)×10⁵ VLP/mL的范围内. 总体而 言、深海沉积物中的病毒丰度显著高于深海海水. Danovaro和Serresi^[17]检测到东地中海深海沉积物中病毒 丰度在(1~2)×10° VLP/mL之间,比深海海水中高3个数 量级. 2008年, Danovaro等人^[18]在对包括大西洋、南太 平洋在内的232份深海表层沉积物的分析中发现。平均 病毒丰度为0.96×10⁹ VLP/g, 与近海沉积物中病毒丰度 相当. 在更大水深的深渊环境中, 小笠原海沟表层沉积 物(水深9760 m)中病毒丰度为(5.8~6.6)×10⁷ VLP/cm³, 而挑战者深渊底部表层(水深10325 m)沉积物中病毒丰 度为2.4×10⁶~5.3×10⁷ VLP/cm^{3[19]}. Ortmann和Suttle^[20]对

Endeavour热液区3个活跃喷口的研究显示、病毒丰度范 围为1.5×10⁵~9.9×10⁷ VLP/mL, 其中白烟囱中病毒丰度 (2.0×10⁷ VLP/mL)略高于黑烟囱(1.1×10⁷ VLP/mL), 但 均低于其对应的羽流样品中的病毒丰度(分别为 4.5×10⁷和6.2×10⁷ VLP/mL). 北极洋中脊深海热液口羽 流中, 病毒丰度为3.9×10⁵ VLP/mL, 与周围海水中病毒 丰度(3.4×10⁵ VLP/mL)相当^[21]. 目前仅有一项关于深海 冷泉中病毒丰度的报道: Kellogg^[22]对墨西哥湾冷泉区 的分析表明, 病毒在微生物菌席中的丰度(1.3×10¹⁰ VLP/g)比渗漏区(6.9×10⁹ VLP/g)和沉积物(3.5×10⁹ VLP/g)中高1个数量级,在深海沉积物之下的深部生物 圈中,同样也有高丰度的病毒存在^[23],比如在3760 m水 深的海底以下320 m处, 病毒丰度仍可达3.8×10⁶ VLP/ cm^{3[24]}、而在胡安德富卡洋壳基底(海底以下359~528 m 处)的流体样品中, 病毒丰度在(0.2~2)×10⁵ VLP/mL之 间, 为原核生物丰度的9倍^[25](图1).



图 1 (网络版彩色)典型深海环境中病毒的丰度.其中深渊、热液、冷泉、深部生物圈中病毒丰度数据分别来自马里亚纳海沟(Mariana trench)^[16,19]、Endeavour热液区^[20]、墨西哥湾(Gulf of Mexico)^[22]、秘鲁沿海(Peru Margin)^[24]和安德富卡洋脊(Juan de Fuca Ridge)^[25].图中显示数据为相应位点病毒丰度的均值.mbsf,海底以下沉积物深度(米)

Figure 1 (Color online) Abundance of viruses in typical deep-sea environments. Viral abundance data in hadal zone, hydrothermal vent, cold seep and deep biosphere are from Mariana trench^[16,19], Endeavour hydrothermal vent^[20], Gulf of Mexico^[22], Peru Margin^[24] and Juan de Fuca Ridge^[25], respectively. The figure shows the average of viral abundances at the corresponding sites. mbsf, meters below seafloor

1.2 多样性

早在2006年, Angly等人^[26]最早开展的包括北冰洋 3246 m深海样品在内的宏病毒组学分析表明, 90%以 上的病毒序列在数据库中没有同源片段, 暗示着深海 病毒有着很高的未知多样性。2013年、Yoshida等人^[19] 对深度超过10000 m的海沟沉积物的宏病毒组进行分 析,发现仅有24%~30%的序列能在数据库中找到同源 序列,其中包括微病毒科(Microviridae)、环病毒科(Circoviridae)和双生病毒科(Geminiviridae)等单链DNA (ssDNA)病毒,这一发现提示深海沉积物中包含大量全 新的ssDNA病毒. 值得注意的是, 该研究中发现的高丰 度ssDNA病毒序列也可能是由于其所采用的MDA (multiple displacement amplification)对ssDNA模板的偏 好性造成的^[19]. Mizuno等人^[27]对来自地中海的两个宏 基因组文库的6432个Fosmid克隆子进行了测序、发现 了99个病毒来源的contigs、并从中组装得到了28个完 整的病毒基因组(大小在29.8~41.2 kb之间, GC含量在 30%~61%之间),分析显示它们均与已知病毒显著不同. Engelhardt等人^[23,28]通过电子显微镜观察到深部生物圈 沉积物样品中病毒颗粒呈现出多种不同形态和大小, 说明该环境中的病毒有着很高的多样性. Corinaldesi等 人^[29]对来自黑海、地中海和大西洋等5个不同海域的 深海沉积物样品(水深在1970~5571 m之间)进行了宏病 毒组分析、发现不同病毒组之间存在大量显著差异且 无法注释的序列,说明深海环境中病毒存在很高的遗 传多样性,其中可能包括了大量未知的病毒种类. 2015 年, Engelhardt等人^[30]通过宏转录组的方法揭示了海洋 深部沉积物中存在活跃的病毒类群,且丝状病毒科(Inoviridae)是其中的优势种群. 从已有的数据来看, 深海 病毒显著区别于其他环境中病毒类群,其多样性极高, 且不同深海环境中的优势病毒种群各有差异.

2 深海病毒与环境因子的相关性

深度是区别深海和浅海的最显著因素,也在很大 程度上影响了病毒的丰度和类型.Li等人^[31]对西太平 洋0~2000 m浮游病毒的研究工作显示病毒丰度随深度 增加显著降低((0.36~1.05)×10⁷/mL至(0.43~0.80)×10⁶/ mL),但在深度大于2000 m之后,病毒丰度与深度的关 系并不显著^[16,32].从病毒/原核生物比(virus-to-prokaryote ratio, VPR)来看,其随深度增加而增加^[31].De Corte等人^[33]对东大西洋垂直纬度的33个站点的海水样

品(深度从75~6000 m)进行研究,同样发现VPR随深度 增加而增加(由19增至53). 该研究还发现, 裂解性(lytic) 病毒的产生量随深度增加而升高,而溶源性(lysogenic) 病毒的产生量与水深没有相关性^[33]. Danovaro等人^[18] 对来自大西洋、南太平洋及地中海等全球深海沉积物 样品的研究发现, 深度越深, 烈性病毒(virulent virus)造 成的原核生物死亡率越高. 已有的数据显示, 在深海中 裂解性病毒产生量要高于溶源性病毒产生量, 且有着 极短的更替时间(0.1 d). 因此, 病毒裂解是造成原核生 物死亡的首要原因(比捕食造成的死亡率高60倍), 这说 明了深海中病毒是高度活跃且处于动态变化之中^[34]. 除了深度之外, Magiopoulos和Pitta^[35]通过流式细胞仪 计数对东地中海不同季节深海水样中的病毒进行了研 究,发现病毒的丰度和VPR呈现显著的季节变化,这两 项指标在9月均高于3月,这种显著的季节变化说明在 深海中病毒仍是具有活性的. Gong等人^[36]在一项对南 极Prydz Bay海水病毒的研究发现,与浅层海水相比, 深部海水中病毒种群的差异与深度以及营养物(如硝 酸盐)相关.已有的研究表明,深度是造成深海病毒群落 丰度及组成显著性差异的重要原因. 但在今后的研究 有必要探讨引起这种差异的内在机制:是由于深度变 化带来的静水压变化、还是源于不同深度中其他理化 参数(如温度和营养物)的差异? 在近海及浅海环境中, 病毒受温度、盐度、辐射、营养物、有机/无机颗粒物 等其他环境因子影响的结论已被广泛所知^[37~39],但在 深海中,这些环境因子是否与病毒相关,以及它们的影 响程度如何等问题还有待探究.

3 深海病毒的分离与鉴定

最早报道的深海病毒是1968年Johnson^[40]在国际 印度洋航次(International Indian Expedition)中从3000 m 深海沉积物中分离的弧菌噬菌体(*Vibrio* phage),电子显 微镜显示其六边形的头部直径为60 µm,尾部不明显. 由于没有后续的研究,对该噬菌体的特性了解得很少. 在经过了将近40年的停滞之后,深海病毒的分离工作 开始陆续报道(表1).目前有4株病毒从深海海水(深度 1500~7000 m)中被分离鉴定,其中3株属于Siphoviridae, 另一株属于Myoviridae,它们的基因组大小在38~48 kb 之间.Yoshida等人^[41,43]分别从西北太平洋和日本海沟 分离得到2株噬菌体AmM-1和PstS-1,它们均显示出嵌 合基因组(mosaic genome)的结构,这提示了深海温和 型噬菌体之间存在着遗传信息交换的过程.Tang等 参考 [41] [43] 45] 46 40] 45 [42] 24 24 24] 24 24] 4 4 [47] 48 49 24 24 24] 24 24] 24 24 50] 51] 52] MMC MMC 自发/ MMC 诱方式 自发 低温 $\sum_{i=1}^{n}$ I I Ì I 温和型 烈性 烈性 烈性 烈性 生活 GC% 59.8 28.1 40.6 66.7 66.7 63.8 44.8 49.9 54.8 47.2 46 I 1 I I I Ì 1 1 1 1 T 1 dsDNA, 47.8 kb dsDNA, 53.4 kb dsDNA, 48.7 kb dsDNA, 43.7 kb dsDNA, 37.2 kb dsDNA, 49.3 kb IsDNA, 100 kb dsDNA, 39.6 kb dsDNA, 38.7 kb dsDNA, 40.9 kb dsDNA, 21.6 kb dsDNA, 125kb dsDNA, 36 kb dsDNA, 18 kb ssDNA, 7.8 kb dsDNA, 75kb dsDNA, 41 kb dsDNA, 38 kb dsDNA, 88 kb dsDNA, 95 kb dsDNA, 35 kb dsDNA, 30 kb dsDNA, 60 kb dsDNA, 80 kb dsDNA, 18 kb dsDNA, 55kb 基因组 Siphoviridae Siphoviridae Fuselloviridae Fuselloviridae Siphoviridae Myoviridae Myoviridae Myoviridae Myoviridae Myoviridae Myoviridae Myoviridae Inoviridae 所属科 Ĩ 头部(48×65), 尾部(142×9) 头部(130), 尾部(180×30) 头部(55), 尾部(200×10) 头部(60), 尾部(210×10) 头部(50), 尾部(200×10) 头部(64), 尾部(210×10) 头部(57), 尾部(110×20) 头部(70), 尾部(300×15) 头部(60), 尾部(60×16) 头部(54), 尾部(136) 头部(63), 尾部(205) 头部(64), 尾部(211) 头部(44), 尾部(134) 头部(45), 尾部(121) 头部(46), 尾部(160) 头部(45), 尾部(107) 头部(45), 尾部(90) 头部(51), 尾部165) 头部(46), 尾部100) 头部(45), 尾部96) 头部(50), 尾部(93) 头部(40), 尾部41) 头部(60), 尾部62) 柠檬形(120×80) 柠檬形(140×80) 丝±状(~2000×6) 形态大小(nm) 头部(60) 东太平洋赤道深部沉积物(3760 m, 198 mbsf) 东太平洋赤道深部沉积物(3760 m, 320 mbsf) 东太平洋赤道深部沉积物(3760 m, 320 mbsf) 东太平洋赤道深部沉积物(3760 m, 198 mbsf) 东太平洋赤道深部沉积物(4813 m, 268 mbsf) 秘鲁沿岸深部沉积物(5086 m, 268 mbsf) 秘鲁沿岸深部沉积物(5086 m, 1 mbsf) 秘鲁沿岸深部沉积物(5086 m, 1 mbsf) 西南太平洋热液流体(2000 m) 东太平洋热液烟囱体(2700 m) 东太平洋热液烟囱体(2630 m) 大西洋中脊热液区(1700 m) 西北太平洋海水(1500 m) 东太平洋热液区(3083 m) 东南太平洋海水(2571 m) 东南太平洋海水(2000 m) 东太平洋热液区(3083 m) 东太平洋热液区(3083 m) 沖绳海槽热液区(1000 m) 西太平洋沉积物(1914 m) 西太平洋沉积物(5060 m) 印度洋沉积物(>3000 m) 日本海沟海水(7000 m) 分离环境 ²aenibacillus glucanolyticus P073A ²aenibacillus glucanolyticus P073A vaenibacillus glucanolyticus P073A ²aenibacillus glucanolyticus P073A Paenibacillus glucanolyticus P073A Thiobacimonas profunda JLT2016 Rhodovulum sulfidophilum P122A Shewanella piezotolerans WP3 Pseudomonas stutzeri 1-1-1b Rhizobium radiobacter P007 Rhodobacter capsulatus E32 Pelagibaca abyssi JLT2014 Marinitoga piezophile KA3 Marinitoga camini DV1197 Vibrio diazotrophicus P082 Vibrio diazotrophicus P082 Nitratiruptor sp. SB155-2 Vibrio diazotrophicus R6 Vibrio diazotrophicus R6 Pyrococcus abyssi GE23 Thermococcus prieurii 4urantimonas sp. C5-1 Geobacillus sp. E263 Geobacillus sp. E263 Geobacillus sp. E263 Bacillus sp. W13 Vibrio sp. 宿主菌 vB ThpS-P1 vB PeaS-P1 PstS-1 **GVE1** GVE2 AmM-1 MPV1 **MCV1** NrS-1 **BVW1** 病毒 D6E PAV1 TPV1 SW1 I T I I. T

Downloaded to IP: 192.168.0.24 On: 2019-06-20 03:37:58 http://engine.scichina.com/doi/10.1360/N972018-01150

 Cable 1
 Main features of the viruses so far isolated from deep-sea environments

目前已分离的深海微生物病毒

表 1 评 述

人^[44]首次从深海*Roseobacter*中分离了2株噬菌体 vB_ThpS-P1和vB_PeaS-P1,比较基因组和进化发育分析的结果显示它们属于一类在海洋中广泛分布的Mu-like head phage类群.

本实验室2007年从来源于西太平洋深海沉积物的 深海细菌Shewanella piezotolerans WP3中分离到目前 唯一的一株低温诱导丝状噬菌体SW1^[52],序列分析结 果表明其与Vibrio来源的丝状噬菌体有着最高的相似 性^[53],之后对其DNA复制及基因表达方式进行了深入 研究发现其与宿主的生长时期和培养温度直接相关, 但是并不受到冷激反应的影响^[54].与模式丝状噬菌体 CTXΦ不同,SW1具有独特的操纵子构成且具有5′UTR 介导的基因表达调控方式^[55].此外,定量PCR和电子显 微镜观察的结果表明SW1在高压低温条件下处于活跃 状态,这也与其宿主来源的深海环境特征相吻合^[56].另 一株从深海沉积物中分离的噬菌体为BVW1,其可侵染 Bacillus sp. W13,且在60℃有着最高的病毒产生量,这 也与其宿主的最适生长温度(68℃)一致^[45].

在深海深部沉积物环境中也有病毒分离的报道. Engelhardt等人^[24]从大洋钻探计划(Ocean Drilling Program)所获得的深部沉积物中分离了包括*Rhizobium, Vibrio, Oerskovia, Paenibacillus*等属在内的多种微生物. 研究者通过丝裂霉素C诱导的方法发现温和型病毒普 遍存在,如一株细菌*Paenibacillus glucanolyticus*可产生 5种不同的病毒,它们的基因组在38~95 kb之间^[24].电 子显微镜观察显示这些来源于深部沉积物的病毒主要 为Myoviruses和Siphoviruses^[24]. Engelhardt等人^[57]对来 源于*Rhizobium radiobacter*的两株噬菌体RR1-A和RR1-B进行了后续的基因组测序和分析,结果表明其在深海 深部沉积物中广泛分布.

深海热液口也是病毒研究的重点区域之一. PAV1 是第一株从深海超嗜热古菌中分离得到的病毒,有着 特殊的柠檬形的病毒颗粒形态^[50].有趣的是,在正常培 养条件下,PAV1会持续地从宿主*Pyrococcus abyssi*中分 泌,并在稳定期后期达到最高值(>10⁹ VLP/mL). UV、γ 辐射、丝裂霉素C及其他多种胁迫条件均无法对PAV1 产生诱导效应^[50].这些结果提示PAV1以一种稳定的携 带状态(carrier state)而不是原噬菌体的形式存在于宿 主菌中. Yoshida-Takashima等人^[49]从Iheya North热液 口中分离了属于ε-proteobacteria的*Nitratiruptor* sp. SB155-2,发现其包含的噬菌体NrS-1同样存在自发诱 导现象(最高可达2×10⁷ VLP/mL).基因组分析的结果 表明,其同源基因在ε-proteobacteria中广泛分布,且存 在与宿主共进化的证据.Millard等人^[58]在对East Scotia Ridge热液区病毒的调查中发现了具有特殊的棒杆状 并包含长丝的病毒颗粒,推测其为新型的古菌病毒.章 晓波团队^[42,45]从东太平洋热液区分离了3株侵染嗜热 菌*Geobacillus* sp. E263的病毒GVE1,GVE2和D6E,它 们分别属于Siphoviridae和Myoviridae.通过后续一系列 的研究工作,他们鉴定了高温噬菌体GVE2在侵染、裂 解其宿主细菌*Geobacillus* sp. E263过程中相关的重要 蛋白^[42,45,46,59-64].GVE2与其宿主*Geobacillus* sp. E263已 成为目前研究最深入的热液病毒-宿主模式系统.

宏基因组学及宏病毒组学技术和分析手段的飞速 发展,显著地增加了我们对深海中未培养病毒的认知 (表2).通过从深海环境样品中分离及纯化病毒颗粒, 进而提取病毒DNA并完成高通量测序,再通过后续的 序列拼接和组装,就有可能得到完整的病毒基因组信 息^[28].比如Anantharaman等人^[70]对劳盆地及瓜伊马斯 热液区的热液羽流样品的宏病毒组(2224498684 reads) 进行分析,获得了18个dsDNA病毒的完整基因组.另一 种方式是从宏基因组数据中将病毒的信息提取出来, 这样可得到整合于宿主基因组中的病毒序列信息,如 Mizuno等人^[27]首次通过这种方法从深海海水宏基因组 中得到了多个完整的病毒基因组.这些通过组学方法 获得的病毒基因组信息,可以提供大量未培养病毒的 种属、类型、宿主等信息,将有助于指导某些特定病 毒的针对性分离工作.

4 深海病毒的生理及生态功能

4.1 病毒回路(viral shunt)

在海洋微生物环(microbial loop)中,病毒回路有着 关键的调节作用^[4,71].目前的研究也表明这种作用在深 海中同样存在,甚至占据更高的比例.2008年,Danovaro等人^[18]对全球深海沉积物中病毒的调查研究显示, 病毒导致的原核生物死亡率随水深增加而显著增加, 在1000 m以下的深海环境中,几乎所有的原核生物都 被病毒裂解为有机物碎屑.据估算,深海病毒回路在全 球尺度上每年产生的有机碳量为0.37~0.63 Gt,为深海 生态系统提供了重要的易利用有机物来源^[18].另一方 面,在这个过程中产生的大量病毒颗粒(约25%)也会经 历被快速降解的过程,每年会释放37~50 Mt的有机物, 这个数量分别相当于光合作用产生的沉降到深海海底

表 2 与深海相关的环境病毒组学研究

Table 2 The viromics studies in diverse deep-sea environments

环境	样品类型	测序方法	数据量	主要病毒类型	拼接获得病毒 基因组数量	文献
下北半岛弧前盆地 (1181 m)	沉积物	宏病毒组(454 sequencing)	70882 reads	Microviridae; Circo-Nano group; Geminiviridae	_	[19]
小笠原海沟(9760 m)	沉积物	宏病毒组(454 sequencing)	37458 reads	Microviridae; Circo-Nano group; Caudovirales	-	[19]
马里亚纳海沟(10325 m)	沉积物	宏病毒组(454 sequencing)	39882 reads	Circo-Nano group; Micro- viridae; Geminiviridae	-	[19]
北冰洋(279~5571 m)	沉积物	宏病毒组(454 sequencing)	63869 reads	Inoviridae; Myoviridae; Phycodnaviridae	-	[65]
大西洋(83~3588 m)	沉积物	宏病毒组(454 sequencing)	107090 reads	Mimiviridae; Siphoviridae; Myoviridae	-	[65]
西南印度洋热液区 (2219~2958 m)	沉积物	宏病毒组(Illumina HiSeq)	147344178 reads	-	-	[66]
地中海(1000 m, 3000 m)	海水	Fosmid测序(Illumina HiSeq)	8000 contigs (>10 kb)	Caudovirales; Phycodnavir- idae; Iridoviridae	28	[26]
地中海(1000~3500 m)	海水	宏病毒组及宏基因组 (Illumina HiSeq)	45698 contigs (>10 kb)	Myoviridae; Podoviridae; Microviridae	36	[67]
大西洋(5200 m)	海水	宏病毒组(454 sequencing)	82792 reads	Siphoviridae; Myoviridae; Podoviridae	-	[68]
地中海(2400 m)	海水	宏病毒组(454 sequencing)	44974 reads	Myoviridae; Siphoviridae; Podoviridae	-	[68]
太平洋(10~4300 m)	海水	宏病毒组(454 sequencing)	6020088 reads	Myoviridae; Siphoviridae; Podoviridae	-	[69]
南极普里兹湾(3357 m)	海水	宏病毒组(Illumina HiSeq)	2512 contigs (>300 bp)	Myoviridae; Siphoviridae; Phycodnaviridae	-	[36]
劳盆地及瓜伊马斯盆地 (800~2639 m)	热液羽流	宏基因组(Illumina HiSeq)	2224498684 reads	Myoviridae; Siphoviridae; Podoviridae	18	[70]

沉积物中C, N, P总量的3%, 6%和12%^[65]. 进一步来看, 深海表层沉积物中, 病毒侵染对古菌造成的影响比细 菌更大, 其中主要为Marine Group I Thaumarchaeota^[72]. 据实验数据估算,在深海表层50 cm沉积物中,病毒裂 解古菌的数量相当于微生物总生物量的1/3、每年释放 0.3~0.5 Gt的有机碳^[72]. 在深海海水中, Li等人^[31]对西 太平洋深海浮游病毒的研究工作显示了病毒在深层海 水中的显著生态学作用,其裂解造成的有机碳释放量 为0.03~2.32 µg C/(L d), 且病毒/原核生物比和病毒释 放量均随深度增加而增加.极高的VPR值,以及宏转录 组中病毒裂解相关基因的普遍存在,都暗示着病毒在 深海中发挥着不可或缺的生物量裂解转换的功能^[28,30]. 由于病毒回路的作用主要基于病毒对其宿主的裂解, 因此温和型病毒的诱导,即其从溶源途径进入裂解途 径的转换, 是影响病毒回路的重要因素. 从目前已有的 深海病毒研究来看, DNA损伤试剂如丝裂霉素C等仍是 被广泛采用的温和型病毒诱导剂^[18,24],由此看来,能对 微生物DNA造成损伤的环境因子都会影响深海中的病 毒回路.值得注意的是,除此之外的其他环境因子,如 低温和高压,也能诱导深海温和型病毒使其进入活跃 状态^[48],因此它们也是影响深海病毒回路的潜在因素.

4.2 辅助代谢基因

除了完成自身生命活动所需的结构基因之外,深 海病毒基因组中还包含了大量的辅助代谢基因(auxiliary metabolic genes, AMGs). Hurwitz和Sullivan^[69]对太 平洋真光层到无光层(水深10~4300 m)4个位点的32个 病毒组进行了分析,发现了多样性极高的AMGs,比如 参与碳水化合物转运及代谢的*pseI*,参与二肽转运的 *dpp*,参与能量产生的SSADH等.2014年,Anantharaman等人^[70]对西太平洋和Guaymas热液羽流样品进行 了宏病毒组测序,从中拼接出了18个接近完整的病毒 序列,并推测其侵染广泛分布的硫氧化细菌SUP05.有 趣的是,在15个病毒基因组中发现与硫氧化相关的功 能基因*rdsrA*和*rdsrC*,它们分别编码反异化亚硫酸盐还 原酶的α和γ亚基,说明病毒在深海热液环境的硫循环 中具有重要作用^[70].与之相印证的是,Anderson等人^[73] 对Juan de Fuca热液口的宏基因组分析结果表明,在病 毒组中存在着大量与能量代谢、酶辅因子及维生素相 关的基因,暗示着病毒广泛参与了该环境中微生物介 导的代谢过程.2017年,He等人^[66]在对西南印度洋热 液区沉积物的宏病毒组分析中发现病毒基因不仅参与 大部分的微生物代谢过程,还形成了包括核酸代谢、 氨基酸代谢、氮代谢和糖代谢等在内的支链途径,说 明在这种深海极端环境中病毒发挥着重要的代谢补偿 (metabolic compensation)功能.

针对太平洋宏病毒组的分析表明,AMGs的分布 呈现显著的深度相关性.与表层透光层中AMGs的类型 显著不同的是,在深海无光层中,高丰度的AMGs主要 包括与DNA复制相关的dndA,与DNA重组和修复相关 的dut和radA,以及与鞭毛运动性相关的pseI,flaB和 motA等,这些功能均与深海微生物适应高压等极端环 境相关,揭示了深海病毒与宿主在深海中的共同进化 关系^[74].值得注意的是,尽管目前在侵染自养微生物如 硫氧化细菌的深海病毒中发现了与硫代谢相关的 AMGs^[70],但由于目前的研究数据非常有限,我们还远 远无法明确AMGs的分布规律.不同种类的AMGs是否 与深海环境因子如压力相关? 是否与病毒宿主的种属 特异性或代谢特异性相关? 这些将是在今后深海病毒 研究中有待探讨的科学问题.

4.3 对宿主环境适应性的调节作用

病毒是一类寄生生物,必须依靠宿主才能完成其 生命周期.因此,病毒在不同生活周期中必然会对宿主 的生理活动造成不同的影响.由于深海噬菌体,特别是 来自于占据深海绝大部分低温高压区域的噬菌体的分 离鲜有报道,因此,深海噬菌体对宿主的生理及环境适 应性的影响在很大程度上是未知的.本实验室在对分 离自深海沉积物的丝状噬菌体SW1的研究中发现,其 对宿主S. piezotolerans WP3的适应性有显著的调节作 用^[56,75].我们首先构建了完全不含噬菌体SW1的WP3 菌株WP3ΔSW1,经过基因芯片对比分析,发现侧生鞭 毛基因簇的15个基因在WP3ΔSW1中都显著下调^[75].电 子显微镜和运动性检测的结果显示SW1的缺失导致 WP3在4℃条件下侧生鞭毛数量明显增多, 由侧生鞭毛 介导的涌动能力(swarming motility)增强,而由极生鞭 毛介导的游动能力(swimming motility)没有变化^[75].因 此,我们推测病毒能显著调节深海细菌的群体性运动 能力。这可能是其在深海环境中维持物质能量平衡的 重要适应性机制. 在模拟深海原位条件下, SW1的缺失 导致WP3生长速率显著提高,转录组分析表明差异表 达的基因主要与WP3的转录和翻译的基本过程相关, 两个编码RNA聚合酶核心酶亚基的基因rpoB和rpoC分 别上调2.8和2.6倍^[56]. 对翻译的影响主要表现在一些编 码核糖体亚基蛋白的基因(rplO, rplR, rpsK, rpsH, rplO, rpsE, rpsM), 以及编码核糖体结合因子(rbfA), rRNA甲 基化酶(rlmB),尿嘧啶合成酶(rsuA)的基因转录水平上 调,程度在2~4倍之间^[56].反过来也说明了在深海环境 中, WP3被丝状噬菌体SW1侵染后, 会下调其转录和翻 译元件的合成,从而降低能量消耗[56].

综合来看,深海环境中病毒的功能主要包含两大方面(图2).首先是由病毒裂解所介导的对物质能量循环的调节(病毒回路)以及对生态系统组成的平衡(种群调节);其次为病毒中代谢相关基因的表达(辅助代谢)以及病毒对宿主生理活动的影响(环境适应).其中前者已经为人所熟知并广泛认可,但后者在深海极端环境中的作用方式和内在机理还有待深入了解.

5 展望

我们认为,深海病毒的研究离不开深海环境与极端生命过程两个关键点.高压与寡营养(深部)是深海两 个关键环境因子,它们与深海病毒的关系目前还了解 极少,需要尽快建立深海病毒-宿主模式系统,以深入 探讨不同极端环境条件下深海病毒的基因表达调控方 式及其与宿主的相互作用关系等问题.目前已分离的 深海病毒少于30株,还不到国际病毒分类数据库中病 毒总量的1%^[76].从分类上来看,已分离的深海病毒大 部分属于有尾病毒目(Caudovirales),还缺乏其他种类 的代表.再进一步来看,已开展较深入的分子机制研究 的深海病毒更加屈指可数,这可能也与具备遗传操作 系统的深海微生物数量极少有关.因此,除了充分利用 已有的病毒-宿主系统开展工作以外,还需要在代表性 深海病毒的分离方面做出努力.

由于目前绝大多数的深海病毒无法在实验室条件 下获得纯培养,因此不依赖于可培养技术的宏基因组/ 病毒组学方法也在深海病毒的研究中获得重要的应



图 2 (网络版彩色)深海环境中病毒的作用及功能

Figure 2 (Color online) The influence and function of viruses in benthic ecosystem

用^[19,27,65,67-69,74,77]. Rastelli等人^[78]对不同的检测深海病 毒和有机碳产生量的实验方法进行了评估,结果显示 基于荧光显微镜的分析方法在多个方面均优于基于同 位素的方法. Corinaldesi等人^[29]通过对比实验优化了从 病毒颗粒的分离、DNA的提取、到病毒组序列的获取 及生物信息学分析的全流程方法体系. Tangherlini等 人^[79]将多种常用的生物信息学工具(BLAST, MG-RAST, NBC, VMGAP, MetaVir, VIROME)对深海病毒 组数据分析的可靠性和有效性进行了对比,为相关分 析工具的选择提供了重要参考. 但随着研究的深入,深 海环境病毒组的数据量也在急剧增加,例如最新的全 球海洋病毒组(global oceans viromes, GOV)包含104个

病毒组,将近925 Gb的测序数据^[80].因此,针对海量的 病毒组数据,在病毒序列的有效识别、病毒种属的快 速鉴定、病毒与宿主的可靠关联等方面开发更高效的 分析手段将是急需加强的方向.此外,如何将富集培养 技术与宏基因组技术有效结合,利用实验室构建的(长 周期流动培养)深海生态模拟系统开展研究也是深入 了解深海病毒的有效途径.

深海作为海洋环境的一部分,其与上层海洋及下部的深部生物圈之间有着广泛的物质能量交流,三者 共同构成了海洋乃至全球生态系统的有机整体^[15,81]. 研究表明,超过30%的上层海洋病毒会被吸附到有机和 无机颗粒上,进而沉降到深海^[82].由此看来,病毒在不 同海洋层位中的异同和关联,尤其是在深浅海之间物 质、能量及信息流中的作用也值得特别关注.病毒寄 生生活的本质决定了深海病毒的研究也需要与深海生 物地球化学研究紧密结合来开展.因此,除了关注深海 病毒自身的特征之外,必须时刻意识到病毒的生命活 动对其宿主及整个生物地球化学循环的直接或间接影 响.作为广泛而特殊存在的一类自然环境,深海领域的 研究需要多学科及多技术之间的交叉来推动.要对深 海病毒有全面而深入的了解,除了利用传统的微生物 学及分子生物学方法之外,还需要包括地质学、海洋 学、有机地球化学、生物信息学等学科及极端环境模 拟、原位环境参数检测、通量模型计算等技术手段来 提供有力支撑.

总体来说,目前的深海病毒的研究工作已经表明病 毒在深海生态系统中有极高的丰度和多样性,并且其在 这种特殊的环境中扮演着关键的生态调节者的角色^[83]. 总之,深海病毒相关的研究正在成为关注点,考虑到深 海环境的广泛分布性及其中病毒的极高遗传多样性,预 期将有更多新的科学发现被报道,如新的病毒种类的分 离和鉴定、新的病毒诱导和调控机制、环境因子对病 毒与宿主之间相互作用的影响、病毒的起源及其与宿 主的协同演化、病毒在深海碳储库形成与稳定/发展中 的作用等.在此基础上,人们对病毒在深海这一重要生 态系统中的生态学意义和作用机理将会有新的认识.

致谢 感谢审稿人为提升稿件质量提出的建设性建议和意见.感谢上海交通大学蒙灿兴在文字修改中的帮助.

参考文献.

- 1 Goyal S M, Gerba C P, Bitton G. Phage Ecology. New York: John Wiley & Sons, 1987
- 2 Bergh O, Børsheim K Y, Bratbak G, et al. High abundance of viruses found in aquatic environments. Nature, 1989, 340: 467-468
- 3 Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. Nature, 1999, 399: 541-548
- 4 Suttle C A. Viruses in the sea. Nature, 2005, 437: 356-361
- 5 Wilhelm S W, Suttle C A. Viruses and nutrient cycles in the sea. BioScience, 1999, 49: 781-788
- 6 Breitbart M, Bonnain C, Malki K, et al. Phage puppet masters of the marine microbial realm. Nat Microbiol, 2018, 3: 754-766
- 7 Lu L F, Zhang R, Xu J, et al. Influence of virus upon the marine bacterial metabolism and its biogeochemical effects (in Chinese). Adv Ear Sci, 2018, 33: 225-235 [卢龙飞, 张锐, 徐杰, 等. 病毒对海洋细菌代谢的影响及其生物地球化学效应. 地球科学进展, 2018, 33: 225-235]
- 8 Wang H, Bai S J, Cai W W, et al. Modulating marine ecosystem by marine viruses—A review (in Chinese). Acta Microbiol Sin, 2009, 49: 551–559 [王慧, 柏仕杰, 蔡雯蔚, 等. 海洋病毒-海洋生态系统结构与功能的重要调控者. 微生物学报, 2009, 49: 551–559]
- 9 Li S K, Li C B. The progress of the effects of ocean virus on microbial community composition and biogeochemical cycles (in Chinese). Mar Sci, 2013, 37: 117–121 [李升康, 李传标. 海洋病毒在海洋微生物群落及生物地球化学循环中的作用研究进展. 海洋科学, 2013, 37: 117–121]
- 10 Zhang Y Y, Huang C X, Yang J, et al. Interactions between marine microorganisms and their phages. Chin Sci Bull, 2011, 56: 1770–1777
- 11 Gage J D, Tyler P A. Deep-sea Biology: A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor. Cambridge: Cambridge University Press, 1992
- 12 Whitman W B, Coleman D C, Wiebe W J. Prokaryotes: The unseen majority. Proc Natl Acad Sci USA, 1998, 95: 6578-6583
- 13 Hara S, Koike I, Terauchi K, et al. Abundance of viruses in deep oceanic waters. Mar Ecol Prog Ser, 1996, 145: 269-277
- 14 Magagnini M, Corinaldesi C, Monticelli L S, et al. Viral abundance and distribution in mesopelagic and bathypelagic waters of the Mediterranean Sea. Deep Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 2007, 54: 1209–1220
- 15 Arístegui J, Gasol J M, Duarte C M, et al. Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm. Limnol Oceanogr, 2009, 54: 1501-1529
- 16 Nunoura T, Takaki Y, Hirai M, et al. Hadal biosphere: Insight into the microbial ecosystem in the deepest ocean on earth. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112: E1230–E1236
- 17 Danovaro R, Serresi M. Viral density and virus-to-bacterium ratio in deep-sea sediments of the Eastern Mediterranean. Appl Environ MicroBiol, 2000, 66: 1857–1861
- 18 Danovaro R, Dell'Anno A, Corinaldesi C, et al. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems. Nature, 2008, 454: 1084– 1087
- 19 Yoshida M, Takaki Y, Eitoku M, et al. Metagenomic analysis of viral communities in (hado)pelagic sediments. PLoS One, 2013, 8: e57271
- 20 Ortmann A C, Suttle C A. High abundances of viruses in a deep-sea hydrothermal vent system indicates viral mediated microbial mortality. Deep Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 2005, 52: 1515–1527
- 21 Ray J, Dondrup M, Modha S, et al. Finding a needle in the virus metagenome haystack—Micro-metagenome analysis captures a snapshot of the diversity of a bacteriophage armoire. PLoS One, 2012, 7: e34238
- 22 Kellogg C A. Enumeration of viruses and prokaryotes in deep-sea sediments and cold seeps of the Gulf of Mexico. Deep Sea Res Part II-Topical Stud Oceanogr, 2010, 57: 2002–2007

1606

- Chen H, Cai L L, Jiao N Z, et al. Viruses in the deep biosphere: A review (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 3911–3919 [陈虹, 蔡兰兰, 焦念志,
 等. 深部生物圈病毒研究进展与展望. 科学通报, 2018, 63: 3911–3919]
- 24 Engelhardt T, Sahlberg M, Cypionka H, et al. Induction of prophages from deep-subseafloor bacteria. Environ MicroBiol Rep, 2011, 3: 459-465
- 25 Nigro O D, Jungbluth S P, Lin H T, et al. Viruses in the oceanic basement. mBio, 2017, 8: e02129
- 26 Angly F E, Felts B, Breitbart M, et al. The marine viromes of four oceanic regions. PLoS Biol, 2006, 4: e368
- 27 Mizuno C M, Ghai R, Saghaï A, et al. Genomes of abundant and widespread viruses from the deep ocean. mBio, 2016, 7: e00805-16
- 28 Engelhardt T, Kallmeyer J, Cypionka H, et al. High virus-to-cell ratios indicate ongoing production of viruses in deep subsurface sediments. ISME J, 2014, 8: 1503–1509
- 29 Corinaldesi C, Tangherlini M, Dell'Anno A. From virus isolation to metagenome generation for investigating viral diversity in deep-sea sediments. Sci Rep, 2017, 7: 8355
- 30 Engelhardt T, Orsi W D, Jørgensen B B. Viral activities and life cycles in deep subseafloor sediments. Environ MicroBiol Rep, 2015, 7: 868-873
- 31 Li Y, Luo T, Sun J, et al. Lytic viral infection of bacterioplankton in deep waters of the western Pacific Ocean. Biogeosciences, 2014, 11: 2531– 2542
- 32 Yang Y, Yokokawa T, Motegi C, et al. Large-scale distribution of viruses in deep waters of the Pacific and Southern Oceans. Aquat Microb Ecol, 2014, 71: 193–202
- 33 De Corte D, Sintes E, Yokokawa T, et al. Links between viruses and prokaryotes throughout the water column along a North Atlantic latitudinal transect. ISME J, 2012, 6: 1566–1577
- 34 Lara E, Vaqué D, Sà E L, et al. Unveiling the role and life strategies of viruses from the surface to the dark ocean. Sci Adv, 2017, 3: e1602565
- 35 Magiopoulos I, Pitta P. Viruses in a deep oligotrophic sea: Seasonal distribution of marine viruses in the epi-, meso- and bathypelagic waters of the Eastern Mediterranean Sea. Deep Sea Res Part I-Oceanogr Res Pap, 2012, 66: 1–10
- 36 Gong Z, Liang Y, Wang M, et al. Viral diversity and its relationship with environmental factors at the surface and deep sea of Prydz Bay, Antarctica. Front Microbiol, 2018, 9: 2981
- 37 Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'anno A, et al. Marine viruses and global climate change. FEMS Microbiol Rev, 2011, 35: 993-1034
- 38 Chow C E T, Suttle C A. Biogeography of viruses in the sea. Annu Rev Virol, 2015, 2: 41-66
- 39 Mojica K D A, Brussaard C P D. Factors affecting virus dynamics and microbial host- virus interactions in marine environments. FEMS Microbiol Ecol, 2014, 89: 495–515
- 40 Johnson R M. Characteristics of a marine Vibrio-bacteriophage system. J Arizona Acad Sci, 1968, 5: 28-33
- 41 Yoshida M, Yoshida-Takashima Y, Nunoura T, et al. Genomic characterization of a temperate phage of the psychrotolerant deep-sea bacterium *Aurantimonas* sp.. Extremophiles, 2015, 19: 49–58
- 42 Wang Y, Zhang X. Genome analysis of deep-sea thermophilic phage D6e. Appl Environ MicroBiol, 2010, 76: 7861–7866
- 43 Yoshida M, Yoshida-Takashima Y, Nunoura T, et al. Identification and genomic analysis of temperate *Pseudomonas* bacteriophage PstS-1 from the Japan trench at a depth of 7000 m. Res Microbiol, 2015, 166: 668–676
- 44 Tang K, Lin D, Zheng Q, et al. Genomic, proteomic and bioinformatic analysis of two temperate phages in *Roseobacter* clade bacteria isolated from the deep-sea water. BMC Genomics, 2017, 18: 485
- 45 Liu B, Wu S, Song Q, et al. Two novel bacteriophages of thermophilic bacteria isolated from deep-sea hydrothermal fields. Curr Microbiol, 2006, 53: 163–166
- 46 Liu B, Zhang X. Deep-sea thermophilic *Geobacillus* bacteriophage GVE2 transcriptional profile and proteomic characterization of virions. Appl Microbiol Biotechnol, 2008, 80: 697–707
- 47 Lossouarn J, Nesbø C L, Mercier C, et al. 'Ménage à trois': A selfish genetic element uses a virus to propagate within *Thermotogales*. Environ Microbiol, 2015, 17: 3278–3288
- 48 Mercier C, Lossouarn J, Nesbø C L, et al. Two viruses, MCV1 and MCV2, which infect *Marinitoga* bacteria isolated from deep-sea hydrothermal vents: Functional and genomic analysis. Environ Microbiol, 2018, 20: 577–587
- 49 Yoshida-Takashima Y, Takaki Y, Shimamura S, et al. Genome sequence of a novel deep-sea vent epsilonproteobacterial phage provides new insight into the co-evolution of *Epsilonproteobacteria* and their phages. Extremophiles, 2013, 17: 405–419
- 50 Geslin C, Le Romancer M, Erauso G, et al. PAV1, the first virus-like particle isolated from a hyperthermophilic Euryarchaeote, "*Pyrococcus abyssi*". J Bacteriology, 2003, 185: 3888–3894
- 51 Gorlas A, Koonin E V, Bienvenu N, et al. TPV1, the first virus isolated from the hyperthermophilic genus *Thermococcus*. Environ MicroBiol, 2012, 14: 503–516
- 52 Wang F, Wang F, Li Q, et al. A novel filamentous phage from the deep-sea bacterium *Shewanella piezotolerans* WP3 is induced at low temperature. J Bacteriol, 2007, 189: 7151–7153
- 53 Wang F, Wang J, Jian H, et al. Environmental adaptation: Genomic analysis of the piezotolerant and psychrotolerant deep-sea iron reducing bacterium Shewanella piezotolerans WP3. PLoS One, 2008, 3: e1937
- 54 Jian H, Xu J, Xiao X, et al. Dynamic modulation of DNA replication and gene transcription in deep-sea filamentous phage SW1 in response to

changes of host growth and temperature. PLoS One, 2012, 7: e41578

- 55 Jian H, Xiong L, Xu G, et al. Long 5' untranslated regions regulate the RNA stability of the deep-sea filamentous phage SW1. Sci Rep, 2016, 6: 21908
- 56 Jian H, Xiong L, Xu G, et al. Filamentous phage SW1 is active and influences the transcriptome of the host at high-pressure and low-temperature. Environ MicroBiol Rep, 2016, 8: 358–362
- 57 Engelhardt T, Sahlberg M, Cypionka H, et al. Biogeography of *Rhizobium radiobacter* and distribution of associated temperate phages in deep subseafloor sediments. ISME J, 2013, 7: 199–209
- 58 Millard A D, Hands-Portman I, Zwirglmaier K. Morphotypes of virus-like particles in two hydrothermal vent fields on the East Scotia Ridge, Antarctica. Bacteriophage, 2014, 4: e28732
- 59 Wei D, Zhang X. Identification and characterization of a single-stranded DNA-binding protein from thermophilic bacteriophage GVE2. Virus Genes, 2008, 36: 273–278
- 60 Wang Y, Zhang X. Characterization of a novel portal protein from deep-sea thermophilic bacteriophage GVE2. Gene, 2008, 421: 61-66
- 61 Wu S, Liu B, Zhang X. Identification of a tail assembly gene cluster from deep-sea thermophilic bacteriophage GVE2. Virus Genes, 2009, 38: 507– 514
- 62 Song Q, Ye T, Zhang X. Proteins responsible for lysogeny of deep-sea thermophilic bacteriophage GVE2 at high temperature. Gene, 2011, 479: 1– 9
- 63 Jin M, Ye T, Zhang X. Roles of bacteriophage GVE2 endolysin in host lysis at high temperatures. Microbiology, 2013, 159: 1597-1605
- 64 Jin M, Chen Y, Xu C, et al. The effect of inhibition of host MreB on the infection of thermophilic phage GVE2 in high temperature environment. Sci Rep, 2014, 4: 4823
- 65 Dell'Anno A, Corinaldesi C, Danovaro R. Virus decomposition provides an important contribution to benthic deep-sea ecosystem functioning. Proc Natl Acad Sci USA, 2015, 112: E2014–E2019
- 66 He T, Li H, Zhang X. Deep-sea hydrothermal vent viruses compensate for microbial metabolism in virus-host interactions. mBio, 2017, 8: e00893-17
- 67 López-Pérez M, Haro-Moreno J M, Gonzalez-Serrano R, et al. Genome diversity of marine phages recovered from Mediterranean metagenomes: Size matters. PLoS Genet, 2017, 13: e1007018
- 68 Winter C, Garcia J A L, Weinbauer M G, et al. Comparison of deep-water viromes from the atlantic ocean and the mediterranean sea. PLoS One, 2014, 9: e100600
- 69 Hurwitz B L, Sullivan M B. The pacific ocean virome (POV): A marine viral metagenomic dataset and associated protein clusters for quantitative viral ecology. PLoS One, 2013, 8: e57355
- 70 Anantharaman K, Duhaime M B, Breier J A, et al. Sulfur oxidation genes in diverse deep-sea viruses. Science, 2014, 344: 757-760
- 71 Suttle C A. Marine viruses-Major players in the global ecosystem. Nat Rev Microbiol, 2007, 5: 801-812
- 72 Danovaro R, Dell'Anno A, Corinaldesi C, et al. Virus-mediated archaeal hecatomb in the deep seafloor. Sci Adv, 2016, 2: e1600492
- 73 Anderson R E, Sogin M L, Baross J A. Evolutionary strategies of viruses, bacteria and archaea in hydrothermal vent ecosystems revealed through metagenomics. PLoS One, 2014, 9: e109696
- 74 Hurwitz B L, Brum J R, Sullivan M B. Depth-stratified functional and taxonomic niche specialization in the 'core' and 'flexible' Pacific Ocean Virome. ISME J, 2015, 9: 472–484
- 75 Jian H, Xiao X, Wang F. Role of filamentous phage SW1 in regulating the lateral flagella of *Shewanella piezotolerans* strain WP3 at low temperatures. Appl Environ Microbiol, 2013, 79: 7101–7109
- 76 Lefkowitz E J, Dempsey D M, Hendrickson R C, et al. Virus taxonomy: The database of the international committee on taxonomy of viruses (ICTV). Nucleic Acids Res, 2018, 46: D708–D717
- 77 Hurwitz B L, Hallam S J, Sullivan M B. Metabolic reprogramming by viruses in the sunlit and dark ocean. Genome Biol, 2013, 14: R123
- 78 Rastelli E, Dell'Anno A, Corinaldesi C, et al. Quantification of viral and prokaryotic production rates in benthic ecosystems: A methods comparison. Front Microbiol, 2016, 7: 1501
- 79 Tangherlini M, Dell'Anno A, Zeigler Allen L, et al. Assessing viral taxonomic composition in benthic marine ecosystems: Reliability and efficiency of different bioinformatic tools for viral metagenomic analyses. Sci Rep, 2016, 6: 28428
- 80 Roux S, Brum J R, Dutilh B E, et al. Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses. Nature, 2016, 537: 689–693
- 81 Orcutt B N, Sylvan J B, Knab N J, et al. Microbial ecology of the dark ocean above, at, and below the seafloor. MicroBiol Mol Biol Rev, 2011, 75: 361–422
- 82 Zhang R, Wei W, Cai L. The fate and biogeochemical cycling of viral elements. Nat Rev Microbiol, 2014, 12: 850-851
- 83 Corinaldesi C. New perspectives in benthic deep-sea microbial ecology. Front Mar Sci, 2015, 2: 17

1608

Characteristics and ecological functions of deep-sea viruses

Huahua Jian¹ & Xiang Xiao^{1,2,3*}

¹ State Key Laboratory of Microbial Metabolism, School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China;

² State Key Laboratory of Ocean Engineering, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China;

³ Laboratory for Marine Biology and Biotechnology, Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology, Qingdao 266071, China

* Corresponding author, E-mail: zjxiao2018@sjtu.edu.cn

Believed to be the most abundant ($\sim 10^{30}$) biological agents in the ocean, viruses play an important role in microbial metabolism, prokaryotic mortality, and nutrient recycling in marine ecosystems, thereby significantly influencing the geochemical cycles of our planet. The importance of viruses in the surface ocean has been well recognized, however we are just beginning to understand the viral role and the underlying mechanism in the deep ocean. As an essential part of the marine environment, the abyssal ocean has extensive material and energy exchanges with the upper ocean and the deep biosphere, and they constitute an integral whole of the marine ecosystem. With an average depth of approximately 3800 m, the benthic environment is characterized by total darkness, low temperature (<4°C), and high hydrostatic pressure (>10 MPa). The deep-sea inhabited microorganisms, including viruses, are believed to develop unique strategy to survive under multiple extreme environmental stresses. Studies on deep-sea viruses have revealed their abundance, diversity, and important ecological functions. In this review, advances in research on deep-sea viruses are summarized into four parts: general features, relationship between environmental factors and deep-sea viruses, isolation and characterization of representative viruses, and significant influences of the viriobenthos on the physiological and ecological function of deepsea microorganisms. In general, the functions of viruses in the deep-sea environment mainly include two aspects: First, the regulation of material and energy cycle (viral shunt) and the dynamic change in ecosystem composition (balance of microbial communities) modulated by viral lysis; second, the expression of viral metabolic related genes (auxiliary metabolism) and the effect of viruses on host physiological activities (environmental adaptability). The former has been widely recognized, but the influence and molecular mechanism of the latter in the extreme deep-sea environment need to be further investigated. Here, we propose research directions and challenges in this field to undertake in future studies. Notably, the relationship between environmental factors and deep-sea viruses remains poorly understood. A deep-sea viralhost model system must be developed to investigate the underlying regulatory mechanism of gene expression and the interaction between deep-sea viruses and their hosts under extreme environmental conditions. At present, the number of isolated deep-sea viruses is less than 30, which is below 1% of the total number of viruses in the International Virus Classification Database. In terms of classification, most of the isolated deep-sea viruses belong to *Caudovirales*, and nearly no representatives have been identified yet from other viral orders. Furthermore, deep-sea viruses have been rarely subjected to in-depth study possibly because of very few benthic microorganisms with genetic operating system. In addition to maximizing the use of existing virus-host systems, scholars must focus on isolating other representative deepsea viruses. Although our understanding on viriobenthos is still far from complete, data provided here encourage us to hypothesize that viruses are the key component of the benthic ecosystem and play an indispensable role in the deep ocean and deep biosphere.

deep-sea virus, ecological function, viral shunt, auxiliary metabolism, environmental adaptation

doi: 10.1360/N972018-01150

1609