

# 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

## The progress of the effects of ocean virus on microbial community composition and biogeochemical cycles

李升康<sup>1,2</sup>, 李传标<sup>1,2</sup>

(1. 汕头大学 广东省海洋生物技术重点实验室, 广东 汕头 515063; 2. 汕头大学 海洋生物研究所, 广东 汕头 515063)

中图分类号: Q938.1

文献标识码: A

文章编号: 1000-3096(2013)03-0117-05

海洋病毒是海洋生态系统中丰度最高的一类生物体,其总数高达  $4 \times 10^{30}$  个,是细菌丰度的 5~20 倍<sup>[1]</sup>,其中绝大部分病毒为细菌病毒(噬菌体)<sup>[2]</sup>。海洋病毒在海洋生态系统中极其丰富(可达  $10^6 \sim 10^9$  个/mL),是海洋生态系统中数量最庞大的生物体。研究表明,数量庞大的病毒在调节微生物种群结构与多样性,参与微食物环形成,促进微生物间遗传物质的传递与协同进化,以及影响海洋生物地球化学循环等方面发挥着重要作用<sup>[3-5]</sup>。

本文将重点综述近年来海洋病毒在影响海洋微生物群落结构,海洋病毒在生物地球化学循环中的作用等方面的研究进展,以阐明海洋病毒在海洋生态系统中的重要生态地位及功能。

### 1 病毒的感染和微生物群落的组成

病毒在任何环境下都能感染可利用的宿主群落,有研究表明微生物病毒能够感染不同的物种和不同的种属的宿主细胞(浮游动物,浮游植物,真核藻类,细菌,原核藻类等)<sup>[6]</sup>。例如,一些噬藻体能够侵染不同的菌体包括蓝细菌(聚球藻,原绿球藻)和某些不同蓝细菌属的菌株<sup>[7]</sup>。病毒能够利用宿主体内的物质和能量合成自身物质,并完成装配、增殖进而裂解宿主细胞,释放子代病毒颗粒,造成宿主细胞的病变和死亡进而调节微生物种群的大小。

病毒的感染能够使宿主细胞的裂解,也能够使病毒的基因组整合到宿主细胞中<sup>[8]</sup>,从而改变了宿主细胞的生理特征<sup>[2, 9-10]</sup>。裂解性噬菌体能使特异的宿主微生物种群丰度降低<sup>[11]</sup>,进而改变微生物群落的组成<sup>[12-13]</sup>。

普遍被大家接受的一个假说叫“Kill-the-Winner”<sup>[11]</sup>,该假说认为病毒与宿主存在一一对应的关系。浮游病毒在水体环境中能够随机吸附并感染宿主细胞,感染频率的高低与宿主细胞密度呈显著的正相关。有研究表明噬菌体-细菌之间的相互作用存在一个特异的模块和嵌套模式<sup>[14]</sup>。该嵌套的模式存在着一个层次的感染能力(在病毒)和感染的易感性(在细菌)。在海洋环境中,病毒通过随机吸附、感染、裂解优势的宿主细胞来完成自身的增殖,能够控制特异物种的过度繁殖,从而调节和维持着微生物群落的多样性组成<sup>[15]</sup>。另一方面,病毒对宿主的感染相对较为复杂,病毒-宿主交叉传染性表明病毒能够感染许多种微生物宿主;同样,微生物可以被多种病毒感染。

在对大西洋、南太平洋及黑海的海底沉积物及其上覆水的病毒研究中,发现由病毒感染引起的细菌死亡平均高达 80%<sup>[16]</sup>。海洋病毒,尤其是海洋噬菌体,可以改变宿主细胞的表型,主要通过基因转导或者溶原状态等方式。这种溶原状态在大多数的海洋生态系统尤其是在不适应宿主生存的环境中都得到了证实。在溶原状态下,病毒的核酸可以整合到宿主的基因组中,导致原核宿主的表型改变。

海洋病毒的存在使噬菌体-微生物出现共进化,从而实现基因的水平横向转移。噬菌体和真核藻类病毒<sup>[17]</sup>都已经被证实能够携带,转移许多种宿主基

收稿日期: 2012-10-23; 修回日期: 2012-12-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(41176103)

作者简介: 李升康(1975-),男,湖北恩施人,博士,副教授,主要从事海洋微生物研究工作,电话:0754-82902485, E-mail: lisk@stu.edu.cn

因<sup>[18]</sup>。目前大多数的研究都集中在病毒对其宿主细胞生理特性的改变的负面影响上,然而最近的研究表明,病毒能以某些未知的和潜在的正面的方式促进宿主细胞的新陈代谢,免疫,分布及进化<sup>[19-20]</sup>。基因组研究表明,噬菌体中含有大量的致病基因,包括一些促进抗生素耐药性、毒性、宿主黏附和宿主入侵的基因。而病毒的宿主细菌,用这些基因扩展他们的生态区位。此外,海洋病毒中除了含有致病基因外,还有许多未知途径的新陈代谢和功能基因,这些基因通过水平转移最终整合到微生物宿主中。

目前而言,受限于研究技术和手段,大部分海洋病毒与微生物群落的相互作用还缺乏直接的实验数据。海洋病毒对海洋微生物群落原位(*insitu*)组成的影响,有望通过基因组学和宏基因组学手段得到更进一步的阐明。

## 2 病毒的感染与碳、营养物质循环的动态变化

对海洋生态系统的深入研究发现,病毒对自养和异养微生物的裂解会释放出大量胞内的可溶性有机物(Dissolved Organic Matter, DOM)。这些物质又可以通过微食物环的作用被异养细菌重新利用,转化为颗粒性有机物 POM(Particle Organic Matter, POM),从而使得细菌生产力和营养物质又重新回到或保持在正常水平,在“微食物环”中形成一个“病毒回路”<sup>[21]</sup>,通过病毒回路不仅能够促进 C、N、P 的循环,还能够促进 Fe、Zn 等微量元素的循环。例如,病毒对宿主微生物的裂解过程中能够产生有机复合铁(Organically Complexed Iron, OCI),这类铁比无机铁和 EDTA-Fe 更易吸收,生物利用率更高,加快了 Fe 元素的循环。

病毒诱导致微生物死亡,从而直接影响生态环境的功能改变。这主要表现在:微生物的裂解使有机碳和其他营养物质重新流回环境中,其中包括大量碳、氮、磷等含量丰富的核酸与蛋白质等,这种重定向被称为病毒回路(viral shunt)。海洋中通过病毒回路进行碳循环可以达到 25%<sup>[21]</sup>。这种病毒回路导致环境中的营养物质不能被高等生物有效的利用,但是能够被大部分的异氧细菌利用,并释放出能够被浮游植物快速吸收的营养物质,从而影响微食物网过程,促进碳、氮等元素在微生物间循环<sup>[22]</sup>。而光合作用所固定的碳有 6%~26%经过“病毒回路”作用

回流到海洋 DOM 库,海洋 DOM 库中的碳量与大气的碳量相当,可见海洋病毒对全球碳循环的影响之大<sup>[5]</sup>。

另外,最近的研究表明,细胞的营养物质通过病毒的作用转变成一系列的溶解有机物质 DOM,间接改变了海洋生态系统中溶解有机物质的相对分布,并可能间接地影响了微生物种群的生长。一个有趣的假设是异氧生物和自养生物可能受到病毒裂解的刺激<sup>[23-26]</sup>,这些裂解产物的释放刺激异氧生物某个亚群的生长和真核自养生物生长<sup>[27]</sup>。病毒感染如何促进自养或异养生物生长将是未来研究的重要领域,这对阐明碳在海洋环境中是如何循环利用和转移至关重要。当然,病毒感染对营养物质的循环也是至关重要的,因为已经有研究表明生物营养元素的释放(包括 N 和 Fe<sup>[22, 28]</sup>)能够维持生态系统的生产力。一定条件下,营养物质的有效利用限制了碳元素的生产。

病毒感染也能够改变某些宿主的新陈代谢方式。如噬藻体入侵原绿球藻或聚球藻时能够使其光合速率增大,推测是改变了碳固定的速率。在细胞水平上的研究已经证明噬菌体在细胞内能够改变宿主新陈代谢的方式<sup>[29-30]</sup>。越来越多的实验证明,海洋病毒具有重要的生态作用。由于病毒的数量往往大被其感染的微生物宿主几个数量级,几乎所有的海洋微生物群体都有可能被病毒感染<sup>[31-32]</sup>。病毒裂解海洋生物,可以加强溶解性有机质的循环,减少碳源向高营养级的运输以及从光合层输出颗粒性有机碳等<sup>[33]</sup>,这些都对全球碳循环带来较大的影响。病毒对微量营养物质的浓缩有着重要的影响作用,比如,铁可通过病毒裂解细胞<sup>[22]</sup>或者作为成核中心促进了其吸附和沉淀<sup>[34]</sup>。病毒的裂解作用产生溶解有机物 DOM(如单体,寡聚体和多聚体,胶体物质和细胞碎片等),避免死亡的微生物以颗粒的形式直接沉降到海底,这有利于保存真光层中一些限制性营养盐(如 N、P、Fe 等),这对于真核生物尤为重要。除此之外,病毒还影响着海洋生态系统中颗粒物的分布和沉降,以及通过促进二甲基硫的生成影响全球气候变化<sup>[5]</sup>。

## 3 病毒在海洋食物链和生物地球化学循环中的作用

病毒的入侵经常伴随着宿主细胞的死亡,因此这就意味着病毒是海洋微生物致死的重要原因。病毒介导的原核生物致死,在水层中和底泥中致死

率经常是 10%~30%和将近 100%，而对水体表层的异养细菌的致死率为 10%~50%，对真核藻类的致死率为 25%~100%<sup>[9, 35-36]</sup>。病毒还能感染微型浮游动物<sup>[37]</sup>，病毒还与浮游植物致死率，浮游植物水华及海洋中赤潮的消退有关<sup>[1, 38-39]</sup>。

病毒进入微生物食物链的模式及病毒介导微生物的降解，有助于微生物量转移进入到溶解有机质中<sup>[11, 40]</sup>。这就影响了营养物质的循环，改变了原核生物利用有机碳(OC)的途径<sup>[2, 4, 9]</sup>，这就避免了微生物量进入到更高的营养水平<sup>[41]</sup>。

有研究认为蓝藻属聚球藻和原绿球藻大约占了全球 25%的光合作用<sup>[42]</sup>。通过噬蓝藻病毒基因测序发现，这些病毒基因组中普遍含有参与光合作用的基因(包括: *hli*, *psbA*, *psbD* 等)<sup>[43]</sup>。这些基因都能够编码光合体系 II(PSII)核心反应中心的蛋白质 D1, D2。D1 蛋白是一个非常有趣的蛋白，因为在 PSII 体系中是一个最不稳定的蛋白，经常受到生成的限制。但在感染宿主的过程中，噬菌体编码的 D1 蛋白能够被表达，从而利用光合蛋白保持宿主细胞的活性。这些编码的 *psbA* 和其他光合作用基因被认为是能够为噬菌体的增殖提供必需的能量。有研究表明在海洋环境中大约有 60% *psbA* 基因实际上是来源于噬菌体。经过粗略的计算，在全球总的光合作用中，大约有 10%来源于噬菌体的 *psbA* 基因。

最近的研究表明在深海海底的生态系统中病毒的生产力是非常高的，而且病毒的介导的细菌死亡率极高。病毒介导的原核生物致死率随着水深的增加而增大，在 1000m 以下水体中，几乎所有的原核异氧细菌的生产力已经转移进入到有机物碎屑中。病毒的回路在全球的水体中每年释放 0.37~0.63Gt 的碳，这些碳是深海生态系统中异变有机物的来源<sup>[13]</sup>。这个过程维持高丰度的原核生物量和并为原核生物的新陈代谢做出重要的贡献，使这个系统能够应对深海极其有限的生物资源的生态系统。

海洋病毒导致的细菌溶解，是初级生产者与消费者参与 C、N 循环重要途径之一。细菌含有相对较高的核酸，其 N 和 P 含量较浮游植物丰富。病毒感染可以增加海水中可利用的有机氮和有机磷的浓度，从而影响浮游植物对营养的吸收过程，最终影响初级生产。对于这一过程的研究，有助于了解海洋地球化学循环以及全球变暖问题。海洋中病毒含量相当丰富，其寿命很短。病毒死亡后，会形成溶解

态的营养物质，重新进入微生物环。不能成功侵入细菌的病毒，可成为核酸和氨基酸的重要来源。海洋病毒的存在加速了细菌循环，使其能够多次利用海水中的营养，对细菌“无效循环”(碳流在细菌、病毒和溶解有机碳之间的反复循环流动)的形成起了很大的作用。

## 4 展望

海洋病毒学是一门新兴的学科，研究者们已经认识到海洋病毒在海洋生态系统中调节微生物群落、促进海洋微生物食物环和生物地球化学循环中的重要作用，但是目前而言，对这其中的作用过程和机制仍然有待于进一步深入研究。随着更大尺度上的生态调查的进行及现代分子生物学技术手段(如基因组学，蛋白组学)的应用，病毒在元素循环中的贡献、致宿主死亡率的准确判断及病毒多样性的阐明<sup>[44]</sup>，必将促使海洋病毒学进入更迅猛的发展时期。

### 参考文献:

- [1] Fuhrman J A. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects [J]. Nature, 1999, 399: 541-548.
- [2] Weinbauer M G. Ecology of prokaryotic virus [J]. FEMS Microbiol Rev, 2004, 28:127-181.
- [3] 张永雨, 黄春晓, 杨军,等. 海洋微生物与噬菌体的相互关系[J]. 海洋通报, 2011, 14: 1071-1079.
- [4] 王斐, 郑天凌, 洪华生. 海洋病毒在微生物食物环中的重要作用[J]. 海洋科学, 1998, 4: 41-43.
- [5] Suttle C A. Marine virus-major players in the global ecosystem [J]. Nature Rev Microbiol, 2007, 5: 801-812.
- [6] Weitz J S, Wilhelm S W. Ocean viruses and their effects on microbial communities and biogeochemical cycles [J]. F1000 Biol Rep, 2012, 4:17.
- [7] Sullivan M B, Waterbury J B, Chisholm S W. Cyanophages infecting the oceanic cyanobacterium *Prochlorococcus* [J]. Nature, 2003, 424(6952): 1047-1051.
- [8] Rohwer F, Prangishvili D, Lindell D. Roles of viruses in the environment [J]. Environ Microbiol, 2009, 11(11): 2771-2774.
- [9] Wommack K E, Colwell R R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems [J]. Microbiol Mol Biol Rev, 2000, 64(1): 69-113.
- [10] Williamson S J, Paul J H. Environmental factors that influence the transition from lysogenic to lytic exist-

- tence in the  $\phi$ HSIC /*Listonella pelagia* marine phage-host system [J]. *Microb Ecol*, 2006, 52(2): 217–225.
- [11] Thingstad T F, Lignell R. Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2004, 13: 19–27.
- [12] Steward G F, Smith D C, Azam F. Abundance and production of bacteria and viruses in the Bering and Chukchi Seas [J]. *Mar Ecol Progress Series*, 1996, 131: 287–300.
- [13] Tuomi P, Kuuppo P. Viral lysis and grazing loss of bacteria in nutrient- and carbon-manipulated brackish water enclosures [J]. *J Plankton Res*, 1999, 21(5): 923–937.
- [14] Flores C O, Meyer J R, Valverde S, et al. Statistical structure of host- phage interactions [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2011, 108(28): 288–297.
- [15] Mühling M, Fuller N J, Millard A, et al. Genetic diversity of marine *Synechococcus* and co-occurring cyanophage communities: evidence for viral control of phytoplankton [J]. *Environ Microbiol*, 2005, 7(4): 499–508.
- [16] Danovaro R, Dell'Anno A, Corinaldesi C, et al. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems [J]. *Nature*, 2008, 454: 1084–1087.
- [17] Monier A, Claverie J M, Ogata H. Horizontal gene transfer and nucleotide compositional anomaly in large DNA viruses [J]. *BMC Genomics*, 2007, 8:456–471.
- [18] Paul J H. Prophages in marine bacteria: dangerous molecular time bombs or the key to survival in the seas [J] *ISME J*, 2008, 2:579–589.
- [19] Partensky F, Hess W R, Vaulot D. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance [J]. *Microb Mol Biol Rev*, 1999, 63: 106–127.
- [20] Waldor M K, Mekalanos J J. Lysogenic conversion by a filamentous phage encoding *cholera* toxin [J]. *Science*, 1996, 272: 1910–1914.
- [21] Wilhelm S W, Suttle C A. Viruses and nutrient cycles in the sea - viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs [J]. *Bioscience*, 1999, 49(10):781–788.
- [22] Poorvin L, Rinta-Kanto J M, Hutchins D A, et al. Viral release of iron and its bioavailability to marine plankton [J]. *Limnol Oceanogr*, 2004, 49(5):1734–1741.
- [23] Jiao N, Herndl G J, Hansell D A, et al. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean [J]. *Nature Rev Microbiol*, 2010, 8(8):593–599.
- [24] Weinbauer M G, Bonilla-Findji O, Chan A M, et al. *Synechococcus* growth in the ocean may depend on the lysis of heterotrophic bacteria [J]. *J Plankton Res*, 2011, 33(10): 1465–1476.
- [25] Corinaldesi C, Dell'Anno A, Danovaro R. Viral infections stimulate the metabolism and shape prokaryotic assemblages in submarine mud volcanoes [J]. *ISME J*, 2011, 6(6): 1250–1259.
- [26] Brussaard C P, Wilhelm S W, Thingstad F, et al. Global-scale processes with a nanoscale drive: the role of marine viruses [J]. *ISME J*, 2008, 2(6): 575–578.
- [27] Gobler C J, Hutchins D A, Fisher N S, et al. Release and bioavailability of C, N, P, Se, and Fe following viral lysis of a marine chrysophyte [J]. *Limnol Oceanogr*, 1997, 42(7): 1492–1504.
- [28] Shelford E J, Middelboe M, Møller E F, et al. Virus-driven nitrogen cycling enhances phytoplankton growth [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2012, 66:41–46.
- [29] Llewellyn C A, Evans C, Airs R L, et al. The response of carotenoids and chlorophylls during virus infection of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) [J]. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2007, 344(1):101–112.
- [30] Evans C, Pond D W, Wilson W H. Changes in *Emiliania huxleyi* fatty acid profiles during infection with *E. huxleyi* virus 86: physiological and ecological implications [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2008, 55(3):219–228.
- [31] Brussaard C P. Viral control of phytoplankton populations--a review [J]. *J Eukaryot Microbiol*, 2004, 51(2): 125–138.
- [32] 何蕾, 殷克东, 林志芬, 等. 黄海春季海洋病毒的空间分布特征[J]. *海洋科学*, 2011, 35(2):10–16.
- [33] Middelboe M, Riemann L, Steward G F. Virus-induced transfer of organic carbon between marine bacteria in a model community [J]. *Aquat Microb Ecol*, 2003, 33: 1–10.
- [34] Daughney C J, Châtellier X, Chan A, et al. Adsorption and precipitation of iron from seawater on a marine bacteriophage (PWH3A-P1) [J]. *Mar Chem*, 2004, 91: 101–115.

- [35] Corinaldesi C, Dell'Anno A, Danovaro R. Viral infection plays a key role in extracellular DNA dynamics in marine anoxic systems [J]. *Limnol Oceanogr*, 2007, 52: 508–516.
- [36] Corinaldesi C, Dell'Anno A, Danovaro R. Early diagenesis and trophic role of extracellular DNA in different benthic ecosystems [J]. *Limnol Oceanogr*, 2007, 52: 1710–1717.
- [37] Massana R, del Campo J, Dinter C, et al. Crash of a population of the marine heterotrophic flagellate *Cafeteria roenbergensis* by viral infection [J]. *Environ Microbiol*, 2007, 9: 2660–2669.
- [38] Brussaard C P, Noordeloos A A, Sandaa R A, et al. Discovery of a dsRNA virus infecting the marine photosynthetic protist *Micromonas pusilla* [J]. *Virology*, 2004, 319: 280–291.
- [39] Cai W, Wang H, Tian Y, et al. Influence of a bacteriophage on the population dynamics of toxic dinoflagellates by lysis of algicidal bacteria [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2011, 77(21):7837–7840.
- [40] Miki T, Nakazawa T, Yokokawa T, et al. Functional consequences of viral impacts on bacterial communities: a food-web model analysis [J]. *Freshwater Biol*, 2008, 53: 1142–1153.
- [41] Bratbak G, Thingstad T F, Heldal M. Viruses and the microbial loop [J]. *Microb Ecol*, 1994, 28: 209–221.
- [42] Allewalt J P, Bateson M M, Revsbech N P, et al. Effect of temperature and light on growth of and photosynthesis by *Synechococcus* isolates typical of those predominating in the Octopus Spring microbial mat community of Yellowstone national park [J]. *Appl Environ Microbiol*, 2006, 72:544–550.
- [43] Bidle K D, Haramaty, L, Ramos J B, et al. Viral activation and recruitment of metacaspases in the unicellular coccolithophore, *Emiliania huxleyi* [J]. *Proc Natl Acad Sci USA* 2007, 104: 6049–6054.
- [44] 李洪波, 肖天, 林凤翱. 海洋浮游病毒的研究方法[J]. *海洋科学*, 2010, 34(9): 97-101.

(本文编辑: 梁德海)