马里亚纳海沟浮游病毒垂直分布及动态变化*

李中石[1]　汪　岷[1, 2①]　罗志祥[1]　刘　璐[1]　夏　骏[1]　宫　政[1]　姜　勇[1, 2①]
邵红兵[1]　陈洪涛[3]　田纪伟[4, 5]

(1. 中国海洋大学海洋生命学院　青岛　266003; 2. 中国海洋大学海洋生物多样性与进化研究所　青岛　266003;　3. 中国海洋大学化学化工学院　青岛　266100; 4. 物理海洋教育部重点实验室(中国海洋大学)　青岛　266003; 5. 青岛海洋科学与技术国家实验室　青岛　266003)

摘要　为探究马里亚纳海沟浮游病毒生态特征的垂直变化规律，本研究于 2015 年 12 月采集马里纳亚海沟表层到 8727m 共六层水样，对浮游病毒丰度，浮游细菌丰度，微微型浮游植物丰度以及裂解性浮游病毒生产力进行了分析。流式细胞技术分析结果表明，马里亚纳海沟各层浮游病毒丰度范围为 1.27×10^5—1.93×10^6VLP/mL，其中表层丰度最高，随后逐渐降低，最低值出现在 3699m 处。而在深渊海沟区域内病毒丰度略有上升，最深处 8727m 病毒丰度为 2.85×10^5VLP/mL。马里亚纳海沟裂解性浮游病毒生产力变化范围为 2.86×10^4—4.21×10^5VLP/(mL·h)，其垂直分布呈现出与浮游病毒丰度相似的趋势，生产力最高值出现在表层，随后在相对较低的水平变动，而在深渊海沟区域内随深度略微上升，8727m 处生产力为 4.08×10^4VLP/(mL·h)。同时本文根据假定的研究区域浮游病毒平均裂解量及宿主平均有机物质含量计算出病毒导致的细菌死亡率(VMM)以及相应的有机碳和有机氮释放量，其中 VMM 变化范围为 1.59×10^3—2.34×10^4cells/(mL·h)，8727m 处 VMM 为 2.27×10^3cells/(mL·h)。而每小时病毒导致的细菌死亡数在总细菌数量中占比在 8727m 处最低，为 4.6%，这表明浮游病毒在深海环境中的侵染活性相对较低，可能由于极端环境下浮游病毒多以溶源状态存在。在深渊海沟内部观察到相对较高的浮游病毒丰度以及相对较低的病毒生产力水平，表明该水域浮游病毒死亡率较低，这或许与海沟内温度极低且环境相对隔离有关。各层浮游病毒丰度及生产力与环境因子间相关性分析结果表明，浮游病毒丰度和生产力均与浮游细菌丰度表现出较高的正相关关系($P<0.05$)，同时病毒生产力也表现出与温度的显著正相关性，表明浮游病毒的活跃程度主要依赖于宿主细胞的浓度以及海水温度。

关键词　马里纳亚海沟；海洋浮游病毒；病毒生产力；流式细胞仪技术
中图分类号　Q178　　doi: 10.11693/hyhz20180400105

自然海洋中深度超过 6000m 的深海区域主要存在于深渊海沟区域，地形上的相对隔离使得这些深渊海沟环境条件独特。之前的研究表明在海沟区域内，除海沟底部极高的静水压力(最深处高达 11197db)外，温度、盐度等多数物理化学因子并未表现出较明显的差异(Taira *et al*, 2005; Jamieson *et al*, 2010)。独特而极端的环境状况使得深渊海沟成为研究深海生态系统最佳区域。挑战者深渊(Challenger Deep)位于马里亚纳海沟，作为世界上最深的区域，数十年前就受到了深海研究者的广泛关注。有研究发现马里亚纳海沟底部沉积物中存在极高的微生物碳循环率(Glud *et al*, 2013)；而海沟中新分离的嗜压

*青岛海洋科学与技术国家实验室鳌山科技创新计划项目，2016ASKJ14 号；中央高校基本业务费，201562018 号；国家自然科学基金项目，41076088 号；国家海洋局全球变化与海气相互作用专项“西太平洋中南部水体综合调查冬季航次”，GASI-02-PAC-ST-MSwin 号。李中石，硕士研究生，E-mail: pm494@hotmail.com
① 通讯作者：汪　岷，博士，教授，E-mail: mingwang@ouc.edu.cn；姜　勇，博士，副教授，E-mail: yongjiang@ouc.edu.cn
收稿日期：2018-04-27，收修改稿日期：2018-08-04

菌种则表现出与浅层海水中的近亲极为不同的基因组成(Lauro *et al*, 2007); 浅层海水与深渊区域海水微生物群落也表现出明显的差异性(Nunoura *et al*, 2015)。但是, 和其他区域相比, 深渊海沟的生态学研究依然有很大的空缺。

海洋浮游病毒, 作为海洋中数量最为丰富的类群, 在全球海洋生态系统中扮演着至关重要的角色(Wommack *et al*, 2000; Suttle, 2005)。关于海洋浮游病毒的研究越来越受到关注, 但是却很少涉及深海极端环境下的浮游病毒。有报道表明数千米海底的沉积物中, 病毒通过提供活性有机物质对沉积物中的生物化学循环起到重要作用(Danovaro *et al*, 2008; Dell'Anno *et al*, 2015)。Nunoura 等(2015)对于马里亚纳海沟的研究也揭示了深渊海沟水体中存在较高的病毒丰度以及较高的 VBR(virus-bacteria rate, 病毒细菌比)。为了更全面地揭示浮游病毒在深渊海沟极端环境下的生态动力学特征, 本文对马里亚纳海沟挑战者深渊水体浮游病毒丰度以及浮游病毒生产力进行了研究, 并分析了浮游病毒裂解宿主的营养物质释放及浮游病毒与环境因子间的相关关系。

1 材料与方法

1.1 研究区域

本研究的海水样品于 2015 年 12 月采集自马里亚纳海沟最深处挑战者深渊(11.34830°N, 142.19160°E), 调查站位如图 1。共采集 6 个层次样品, 水深分别为 0、991、1759、3699、5367 及 8727m。海水温度、盐度、深度等环境参数由船载 CTD(SBE19-CTD)测得。

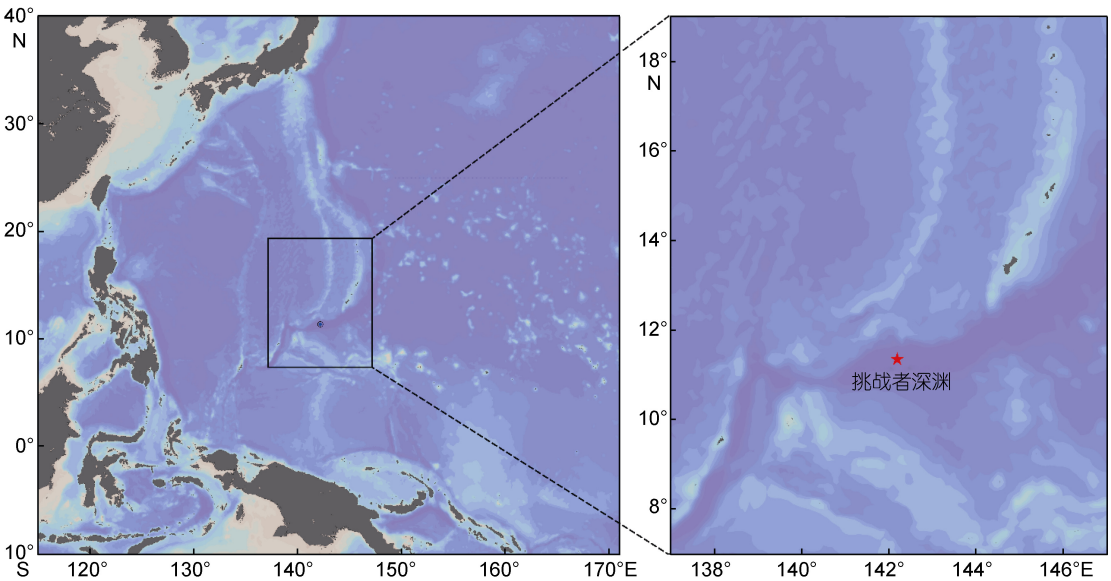

图 1 马里亚纳海沟研究站位示意图

Fig.1 The research station in the Mariana Trench

1.2 微微型浮游植物丰度、细菌丰度、浮游病毒丰度

对于微微型浮游植物丰度样品, 采集 3.5mL 海水样品加入多聚甲醛溶液使终浓度为 1%。对于细菌和浮游病毒丰度样品, 采集 4.9mL 海水样品加入终浓度为 0.5%戊二醛溶液。两类样品均暗置 30min 固定后, 使用液氮进行速冻, 保存于−80°C 冰箱中。丰度测定使用 Beckman 公司 FC500 MPL 型流式细胞仪, 微微型浮游植物丰度样品加入荧光微球内参后直接进行测定, 浮游病毒、细菌丰度样品使用 SYBR Green I 核酸染剂染色后进行测定(Marie *et al*, 1999)。

1.3 病毒生产力

裂解性病毒生产力使用稀释培养法(dilution technique)进行测定(Wilhelm *et al*, 2002, 2010)。600mL 海水样品过 20μm 孔径筛绢后, 使用 0.22μm 孔径聚偏二氟乙烯(PVDF)膜包切向流系统处理, 对海水样品中的细菌进行浓缩, 同时过滤得到无菌海水。再使用 30kDa 孔径切向流膜包对无菌海水进行处理得到无病毒海水。将无病毒海水与浓缩细菌海水混合得到稀释培养体系, 每层分装于三个 50mL 离心管中作为平行样品。使用恒温金属浴在原位海水温度下对培养体系进行避光培养 24h, 并从 0h 起每 3h 取样一次, 每个培养体系取样 4.9mL, 所取样品的处理和

测试方法同病毒丰度样品。

裂解性浮游病毒生产力的计算方法公式如下，其中 VP 代表病毒生产力(viral production)，$V_{\max_n}$ 与 $V_{\min_n}$ 分别代表在第 n 个病毒丰度净增长过程中病毒丰度的最大值和最小值，$t_{\max_n}$ 与 $t_{\min_n}$ 分别代表第 n 个病毒丰度净增长过程结束和开始的时间:

$$\mathrm{VP}=\frac{1}{n}\left(\frac{V_{\max_1}-V_{\min_1}}{t_{\max_1}-t_{\min_1}}+\frac{V_{\max_2}-V_{\min_2}}{t_{\max_2}-t_{\min_2}}+\cdots+\frac{V_{\max_n}-V_{\min_n}}{t_{\max_n}-t_{\min_n}}\right)$$

计算得到培养体系中的裂解性病毒生产力后根据培养体系与原位海水中的细菌丰度换算为原位海水的裂解性病毒生产力。

1.4　VMM 及有机物质释放量

病毒导致的细菌死亡率(VMM, virus-mediated bacteria mortality)由裂解性浮游病毒生产力除以裂解量(burst size)得到。本研究根据 Parada 等(2006)的数据假定研究站位平均病毒裂解量为 18。每小时病毒导致的浮游细菌的折损率通过 VMM 除以原位海水中的浮游细菌丰度得到。病毒裂解宿主的碳释放量及氮释放量通过 VMM 乘细菌平均碳含量及氮含量得到。根据 Fukuda 等人(1998)的测定结果，本研究中假定研究区域的细菌平均碳含量为 12.8fg/cell，平均氮含量为 1.8fg/cell。

1.5　统计分析

本文对病毒生产力以及浮游病毒丰度与生物因子和环境因子之间的相关关系进行了分析，使用的方法为斯皮尔曼等级相关(Spearman correlation)，使用的软件为 SPSS statistics V22。结果中 P 值小于 0.05 判定为显著相关。

2　结果

2.1　环境因子

马里亚纳海沟环境因子垂直分布情况如图 2a—2j。其中温度从表层的 28°C 到 3699m 降低到 1.5°C，在更深的海沟区域内变化较小。盐度随深度整体表现出轻微的上升趋势，而溶解氧在 991m 处降低到 2.77mg/L 后在 5367m 明显升高。磷酸盐在 991m 处明显降低到最低值后又随深度逐渐升高；硅酸盐的最低点出现在 3699m 处，在海沟区域内同样表现出随深度升高的趋势；而硝酸盐在 991m 以深表现出较高的水平，但是在 3699m 处出现波动。

2.2　微微型浮游植物丰度、浮游细菌丰度及浮游病毒丰度

微微型浮游植物丰度垂直分布状况如图 2k, 2l 所示。表层聚球藻丰度为 1133.3cells/mL，微微型真核藻类丰度为 111.1cells/mL，而在 991m 以深的海水中并未观察到明显的聚球藻和微微型真核藻类分布。聚球藻和微微型真核藻类表现出相似的趋势，即从表层到 991m 骤然降低后在极低的范围内波动。微微型浮游植物的分布主要依赖于光照强度，而在数千米深的深渊海沟区域则为完全无光照的环境，也就导致结果中几乎检测不到微微型浮游植物存在。

浮游细菌及浮游病毒丰度垂直分布状况如图 3 所示。其中浮游细菌丰度随水深变化幅度较大，各层平均浮游细菌丰度为 7.34×10^4cells/mL 最高值出现在表层，为 2.32×10^5cells/mL。随后在 991m 处大幅降低后在 1759m 处出现小幅的高值后继续降低，最低值 2.12×10^4cells/mL 出现在 5367m 处，而在深渊海沟内部则表现出轻微的上升趋势。

浮游病毒丰度变化趋势与浮游细菌基本一致，同样在表层出现最高值，为 1.93×10^6VLP/mL，随后病毒丰度逐渐降低，在 3699m 处出现最低值 1.27×10^5VLP/mL，而在深渊海沟区域内则表现出均匀的上升趋势，最深处 8727m 丰度为 2.85×10^5VLP/mL，各层次平均病毒丰度为 0.50×10^6 VLP/mL(图 3)。在西太平洋不同深度海水中浮游病毒丰度要普遍高于其他大洋，而本文表层浮游病毒丰度与其他太平洋海域进行的浮游病毒调查结果处于同一水平(Wommack *et al*, 2000; Corinaldesi *et al*, 2003)，而深海环境中浮游病毒分布受到上层海水环流、横向平流，浮游病毒的不同生活等多重因素影响，往往表现出较大的差异性(Magagnini *et al*, 2007; Parada *et al*, 2007)本研究在海沟深层的病毒丰度结果略小于 Nunoura 等(2015)在马里亚纳海沟的结果，但是深渊海沟区域内变化趋势均表现为小幅的上升趋势。

病毒与细菌丰度比值(virus-bacteria rate, VBR)是衡量浮游病毒和宿主相互关系的重要指标，通常在 3—10 之间，一般 VBR 较高值往往出现在表层海水中营养盐丰富，初级生产力较高的海域(Arístegui *et al*, 2009)。马里亚纳海沟各水层 VBR 变化幅度较大，范围为 2.93—8.58，并呈现从表层到深层先降低后增加的趋势，最深处海水中 VBR 值为 5.76。有研究表明在大西洋中心区域 VBR 随深度增加而升高，在

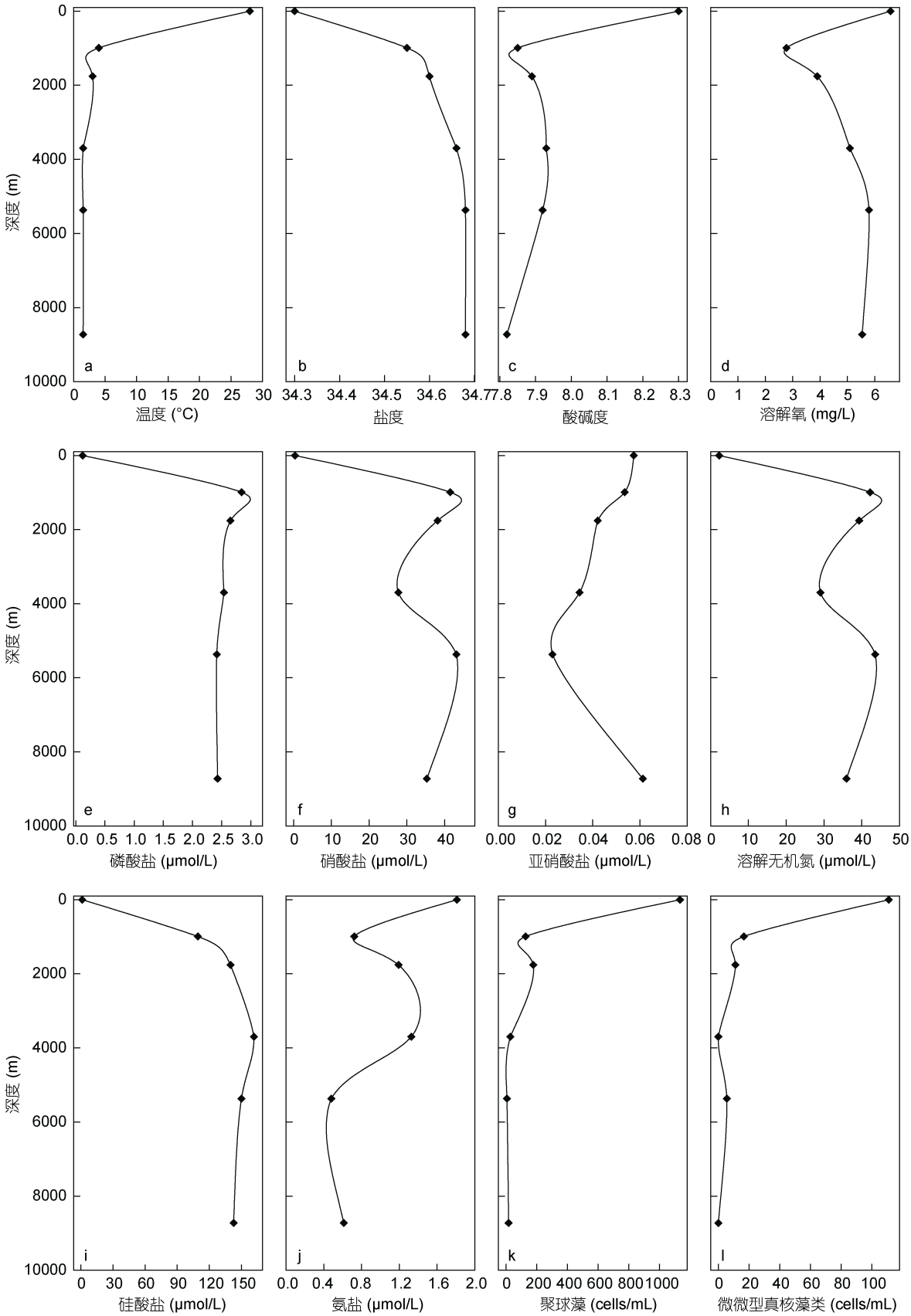

图 2 马里亚纳海沟环境因子及微微型浮游植物丰度垂直分布

Fig.2 Vertical distribution of environmental parameters and picoplankton abundance in the Mariana Trench

3500m 深海区域甚至达到 100 以上(Parada *et al*, 2007), 而 Nunoura 等(2015)的结果也在数千米的深渊海沟区域内检测到了较高的 VBR 值(>10), 这与本文深海区域研究结果略有差异。

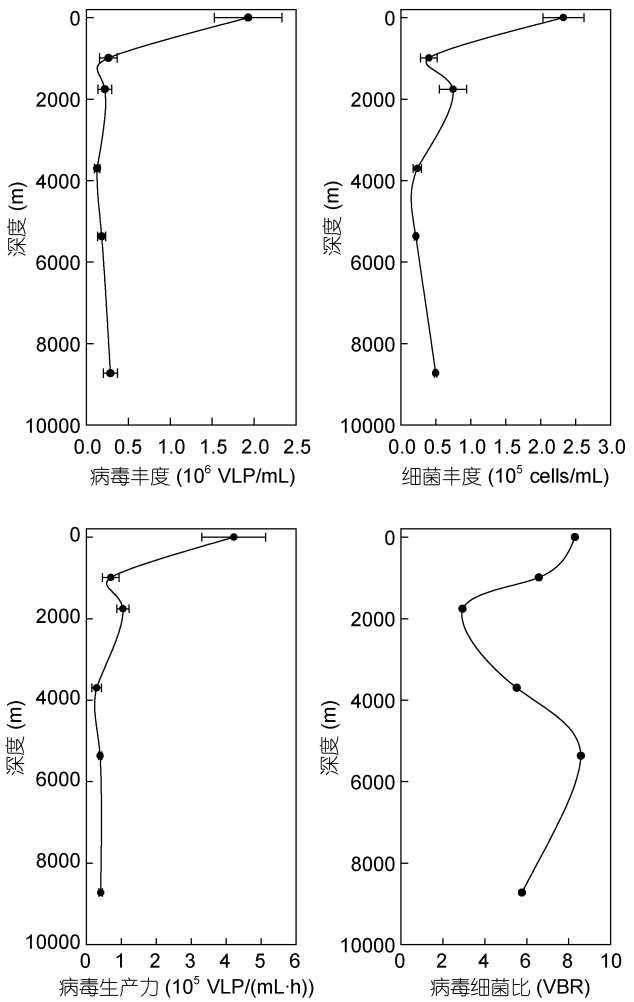

图 3　浮游细菌丰度、浮游病毒、病毒生产力以及 VBR 垂直分布

Fig.3　Vertical distribution of bacterioplankton, virioplankton, viral production and VBR in the Mariana Trench

2.3　浮游病毒生产力

马里亚纳海沟裂解性浮游病毒生产力垂直分布情况如图 3 所示。各层次平均生产力为 1.17×10^5VLP/(mL·h), 其中生产力最高值 4.21×10^5VLP/(mL·h)出现在表层, 而最低值 2.86×10^4VLP/(mL·h)出现在 3699m 处。从表层到最深层, 病毒生产力表现出与浮游病毒丰度、浮游细菌丰度较为一致的变化趋势, 即从表层到 991m 大幅降低, 而在 1759m 小幅升高后继续降低到 3699m 的最低点, 在深渊海沟区域内病毒生产力表现出随深度轻微的升高趋势, 但是变化幅度相对较小, 最深处 8727m 病毒生产力为 4.08×10^4VLP/(mL·h)。本研究中浅层浮游病毒生产力结果与西太平洋其他研究结果基本一致(Rowe *et al*, 2012), 而深海病毒生产力略低于已有研究(Li *et al*, 2014)。

病毒周转时间(virus turnover time)如表 1, 由原位病毒丰度除以病毒生产力计算得到, 可以大致反应一个区域内浮游病毒的相对活跃度。病毒周转时间在研究站位的不同深度差异较大, 其中最低值出现在 1759m 层, 仅为 2.09h, 而最深层 8727m 则出现了最高的病毒周转时间, 为 6.99h。3699m 以深的病毒周转时间均在 4h 以上且逐渐升高, 表明深渊海沟深处浮游病毒活跃度相对较低。

2.4　VMM 以及有机物质释放量

VMM 以及病毒导致的有机物质释放量如表 1。由于 VMM 根据裂解性病毒生产力和平均病毒裂解量计算得到, 其随深度的变化趋势与病毒生产力一致, 变化范围为 1.59×10^3—2.34×10^4cells/(mL·h), 平均为 6.52×10^3cells/(mL·h)。每小时病毒导致的浮游细菌的折损率可以在一定程度上表现出浮游病毒对于宿主数量的动态影响, 其在研究站位最高值 10.3%出现在海沟区域内的 5367m, 而最低值 4.6%则为更深处的 8727m; 该结果随深度的变化趋势与病毒生产力及细菌丰度略有不同, 除了 5367m 处的高值外, 基本表现出从表层到底层逐渐降低的趋势。

表 1　病毒周转时间、细菌死亡率 VMM、细菌折损率以及有机物质释放量

Tab.1　Virus turnover time, VMM, bacteria loss per hour and organic matter release

深度 (m)	病毒周转时间 (h)	细菌死亡率 VMM (10^4 cells/(mL×h))	每小时细菌折损率 (%)	碳释放量 [μg/(L·h)]	氮释放量 [μg/(L·h)]
0	4.575	2.341	10.1	2.997	0.421
991	3.759	0.386	9.7	0.494	0.069
1759	2.087	0.580	7.8	0.742	0.104
3699	4.454	0.159	6.9	0.203	0.029
5367	4.630	0.218	10.3	0.279	0.039
8727	6.989	0.227	4.6	0.290	0.041

溶解有机碳(DOC)及溶解有机氮(DON)的释放量变化趋势与 VMM 和病毒生产力一致, DOC 释放量变化范围为 0.49—7.19μg/(L·d), 平均为 2.02μg/(L·d); 而 DON 释放量变化范围为 0.07—1.01μg/(L·d), 平均为 0.28μg/(L·d)。该结果与 Evans 等(2012)在南大洋进行的研究结果一致[0.02—7.5μg/(L·d)]。而根据王泽华等(2018)关于马里亚纳海沟溶解有机物的研究结果计

算，每天病毒裂解宿主的 DOC 释放量平均约占总 DOC 的 0.5%左右，其中最低值出现在 5367m 处，约为 0.1%，最高值出现在表层，约为 1.0%，而最深处 8727m 则略有上升，约为 0.2%。由于深海环境中溶解有机碳多为惰性碳，并不参与微食物环的物质能量流动(Jiao *et al*, 2010)，而这或许导致了深海区域病毒裂解释放的有机碳在总 DOC 中较低的占比。

2.5 浮游病毒丰度、病毒生产力与环境因子和生物因子的相关关系

浮游病毒丰度、裂解性病毒生产力与各环境因子及生物因子间的相关性分析结果见表 2。其中浮游病毒丰度与浮游细菌丰度以及亚硝酸盐表现出较为显著的正相关关系，与硅酸盐则表现出显著的负相关关系(P<0.05)。而病毒丰度与温度、深度等环境因子及微微型真核藻类丰度等生物因子则并未表现出明显的相关性。

表 2 浮游病毒丰度、病毒生产力与环境因子和生物因子的相关关系

Tab.2 Spearman correlation analysis between viral abundance/production and biotic/abiotic parameters

	病毒丰度		病毒生产力 n	
	R_s	P	R_s	P
深度	–0.371	0.234	–0.714	0.055
温度	0.638	0.087	**0.880**	0.014
盐度	–0.464	0.177	**–0.754**	0.042
溶解氧	0.314	0.272	0.086	0.436
酸碱度 pH	–0.143	0.394	0.086	0.436
微微型真核藻类丰度	0.551	0.129	**0.841**	0.018
聚球藻丰度	0.543	0.133	**0.829**	0.021
细菌丰度	**0.771**	0.036	**0.886**	0.009
磷酸盐	–0.314	0.272	–0.086	0.436
硝酸盐	–0.371	0.234	–0.257	0.311
亚硝酸盐	**0.886**	0.009	0.543	0.133
铵盐	0.2	0.352	0.429	0.198
硅酸盐	**–0.829**	0.021	**–0.943**	0.002

注: R_s为相关系数; P 为相关性结果的显著度。其中相关性结果表现显著(P<0.05)的加粗表示。

裂解性病毒生产力的相关性分析结果表明，病毒生产力与温度和浮游细菌丰度表现出较高的正相关关系。海水温度、病毒粒子浓度以及宿主细胞浓度的升高都将导致病毒粒子与相应宿主细胞接触概率的增大，也就在一定程度上意味着较高的病毒生产力。同时微微型浮游植物也表现出与病毒生产力较高的正相关关系，这一点与两者纵向分布的相似趋势相吻合。同时病毒生产力也表现出了与硅酸盐有较为明显的负相关关系。本研究结果中一些相关性分析结果却很难明确原因，比如硅酸盐与浮游病毒丰度和病毒生产力之间显著的负相关关系，这一点在一些其他海洋浮游病毒研究结果中同样存在(Li *et al*, 2014)，但是其产生原因却并不清楚。

3 讨论

海洋浮游病毒的生存主要依赖对宿主细胞的侵染和裂解，其分布及活跃程度与宿主细胞的浓度和生态系统的营养状况息息相关。研究表明在寡营养的开阔大洋区域及温度较低的深海区域，浮游病毒丰度相对较低，且基本呈现随深度逐渐降低的趋势(Lara *et al*, 2017)。本文中 0—3699m 的浮游病毒丰度结果与之相符，但是在深渊海沟区域内则观察到浮游病毒丰度的上升趋势，这可能是由于海沟相对封闭的生态环境下，通过长期进化而形成了适应极端环境的独特微生物群落和相应病毒群落。本文在 5000m 以下的深渊海沟区域内检测到了裂解性病毒生产力略微上升的趋势，但是相对于浮游细菌丰度以及浮游病毒丰度的增加，生产力水平仍然较低。较低的生产力水平与较高的病毒丰度在一定程度上表明该区域的病毒死亡率(viral decay)较低，这一点与之前文献中观察到的深海中较低的病毒死亡率相符(Parada *et al*, 2007)，这可能与深渊海沟内部更低的温度以及更封闭和保守的海水环境有关(Wei *et al*, 2018)。最深层较长的病毒周转时间以及较低的每小时病毒导致的细菌折损率表明，在极深环境下浮游病毒对细菌的裂解并不活跃，这可能是由于在深海极端环境下，细菌本身代谢活动并不活跃，或者浮游病毒主要以溶源性侵染形式存在，这在之前的研究中也有提到(Weinbauer, 2004)。由于深海有机碳主要来源于上层海水颗粒有机碳的沉降作用，但是有机碳的沉降随深度逐渐降低(Lamborg *et al*, 2008)，而在深渊海沟区域内，仅仅通过沉降作用作为碳源已经很难维持异养生物的代谢活动(Burd *et al*, 2010)。本研究在 5367m 以深的海沟内部观察到病毒裂解释放的碳含量在总 DOC 中所占比例的小幅上升，这或许说明了浮游病毒在深渊环境中对物质能量循环具有更高的贡献度。但是在整个水柱中，深层海水病毒裂解释放的碳在总 DOC 中占比的整体水平相比于表层更低，这可能与深海环境中本身较低的裂解性浮游病毒生产力与深海 DOC 中较高比例的惰性有机碳含

量有关(Jiao *et al*, 2010)。对于浮游病毒丰度及生产力与环境因子的相关性分析结果表明, 病毒生产力与宿主细胞浓度以及温度关系密切, 这可能由于病毒粒子接触相应宿主细胞概率的增大以及宿主细胞本身代谢活动活跃导致。

4　结论

浮游病毒丰度在整个水柱变化范围为 1.27×10^5—1.93×10^6VLP/mL, 表层最高, 而在 3699m 以深的深渊区域内浮游病毒丰度呈现出小幅上升的趋势, 最深层病毒丰度为 2.85×10^5VLP/mL。裂解性浮游病毒生产力的变化范围为 2.86×10^4—4.21×10^5VLP/(mL·h), 从表层到深层变化趋势与病毒丰度基本一致, 但在深渊区域内上升幅度较小, 8727m 最深处裂解性病毒生产力为 4.08×10^4VLP/ (mL·h)。病毒周转时间变化范围为 2.09—6.99h, 在 3699m 以深病毒周转时间较长且随深度略有升高; 而病毒导致的浮游生物折损率基本表现出从表层到深层逐渐降低的趋势, 这都表明浮游病毒的侵染裂解行为在深渊内相对并不活跃, 可能是由于极端环境中浮游病毒多以溶源性侵染形式存在。而病毒导致的 DOC 释放量在海水总 DOC 中的占比在表层观察到 1%的相对高值, 深层则在较低水平波动(0.2%), 这或许与深层海水中大比例的惰性有机碳含量有关。在深渊海沟内部, 较高的病毒丰度以及较低的生产力水平表明该水域中病毒死亡率较低, 这可能是由于海沟内温度极低且环境相对封闭, 导致该水域生态相对稳定但活跃度较低。

参　考　文　献

王泽华, 邹　立, 陈洪涛等, 2018. 马里亚纳海沟水体溶解有机物的垂直分布特征. 中国海洋大学学报, 48(2): 85—90

Arístegui J, Gasol J M, Duarte C M *et al*, 2009. Microbial oceanography of the dark ocean's pelagic realm. Limnology and Oceanography, 54(5): 1501—1529

Burd A B, Hansell D A, Steinberg D K *et al*, 2010. Assessing the apparent imbalance between geochemical and biochemical indicators of meso- and bathypelagic biological activity: what the @$#! is wrong with present calculations of carbon budgets? Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 57(16): 1557—1571

Corinaldesi C, Crevatin E, Del Negro P *et al*, 2003. Large-scale spatial distribution of virioplankton in the Adriatic Sea: testing the trophic state control hypothesis. Applied and Environmental Microbiology, 69(5): 2664—2673

Danovaro R, Dell'Anno A, Corinaldesi C *et al*, 2008. Major viral impact on the functioning of benthic deep-sea ecosystems. Nature, 454(7208): 1084—1087

Dell'Anno A, Corinaldesi C, Danovaro R, 2015. Virus decomposition provides an important contribution to benthic deep-sea ecosystem functioning. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 112(16): E2014—E2019

Evans C, Brussaard C P D, 2012. Regional variation in lytic and lysogenic viral infection in the southern ocean and its contribution to biogeochemical cycling. Applied and Environmental Microbiology, 78(18): 6741—6748

Fukuda R, Ogawa H, Nagata T *et al*, 1998. Direct determination of carbon and nitrogen contents of natural bacterial assemblages in marine environments. Applied and Environmental Microbiology, 64(9): 3352—3358

Glud R N, Wenzhöfer F, Middelboe M *et al*, 2013. High rates of microbial carbon turnover in sediments in the deepest oceanic trench on Earth. Nature Geoscience, 6(4): 284—288

Jamieson A J, Fujii T, Mayor D J *et al*, 2010. Hadal trenches: the ecology of the deepest places on Earth. Trends in Ecology & Evolution, 25(3): 190—197

Jiao N Z, Herndl G J, Hansell D A *et al*, 2010. Microbial production of recalcitrant dissolved organic matter: long-term carbon storage in the global ocean. Nature Reviews Microbiology, 8(8): 593—599

Lamborg C H, Buesseler K O, Valdes J *et al*, 2008. The flux of bio- and lithogenic material associated with sinking particles in the mesopelagic "twilight zone" of the northwest and North Central Pacific Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 55(14—15): 1540—1563

Lara E, Vaqué D, Sà E L *et al*, 2017. Unveiling the role and life strategies of viruses from the surface to the dark ocean. Science Advances, 3(9): e1602565

Lauro F M, Chastain R A, Blankenship L E *et al*, 2007. The unique 16S rRNA genes of piezophiles reflect both phylogeny and adaptation. Applied and Environmental Microbiology, 73(3): 838—845

Li Y, Luo T, Sun J *et al*, 2014. Lytic viral infection of bacterioplankton in deep waters of the western Pacific Ocean. Biogeosciences, 11(9): 2531—2542

Magagnini M, Corinaldesi C, Monticelli L S *et al*, 2007. Viral abundance and distribution in mesopelagic and bathypelagic waters of the Mediterranean Sea. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 54(8): 1209—1220

Marie D, Cpd B, Thyrhaug R *et al*, 1999. Enumeration of marine viruses in culture and natural samples by flow cytometry. Applied and Environmental Microbiology, 65(1): 45—52

Nunoura T, Takaki Y, Hirai M *et al*, 2015. Hadal biosphere: insight into the microbial ecosystem in the deepest ocean on Earth. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 112(11): E1230—E1236

Parada V, Herndl G J, Weinbauer M G, 2006. Viral burst size of heterotrophic prokaryotes in aquatic systems. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 86(3): 613—621

Parada V, Sintes E, van Aken H M *et al*, 2007. Viral abundance,

decay, and diversity in the meso- and bathypelagic waters of the north Atlantic. Applied and Environmental Microbiology, 73(14): 4429—4438

Rowe J M, DeBruyn J M, Poorvin L *et al*, 2012. Viral and bacterial abundance and production in the Western Pacific Ocean and the relation to other oceanic realms. FEMS Microbiology Ecology, 79(2): 359—370

Suttle C A, 2005. Viruses in the sea. Nature, 437(7057): 356—361

Taira K, Yanagimoto D, Kitagawa S, 2005. Deep CTD casts in the challenger deep, Mariana trench. Journal of Oceanography, 61(3): 447—454

Wei W, Zhang R, Peng L *et al*, 2018. Effects of temperature and photosynthetically active radiation on virioplankton decay in the western Pacific Ocean. Scientific Reports, 8(1): 1525

Weinbauer M G, 2004. Ecology of prokaryotic viruses. FEMS Microbiology Reviews, 28(2): 127—181

Weinbauer M G, Rowe J M, Wilhelm S W, 2010. Determining rates of virus production in aquatic systems by the virus reduction approach. In: Wilhelm S W, Weinbauer M G, Suttle C A eds. Manual of Aquatic Viral Ecology. Waco: American Society of Limnology and Oceanography

Wilhelm S W, Brigden S M, Suttle C A, 2002. A dilution technique for the direct measurement of viral production: a comparison in stratified and tidally mixed coastal waters. Microbial Ecology, 43(1): 168—173

Wommack K E, Colwell R R, 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. Microbiology and Molecular Biology Reviews, 64(1): 69—114

VERTICAL DISTRIBUTION AND DYNAMIC VARIATION OF VIRIOPLANKTON IN THE MARIANA TRENCH

LI Zhong-Shi[1], WANG Min[1, 2], LUO Zhi-Xiang[1], LIU Lu[1], XIA Jun[1], GONG Zheng[1], JIANG Yong[1, 2], SHAO Hong-Bing[1], CHEN Hong-Tao[3], TIAN Ji-Wei[4, 5]

(1. *College of Marine Life Science*, *Ocean University of China*, *Qingdao* 266003, *China*; 2. *Institute of Evolution and Marine Biodiversity*, *Ocean University of China*, *Qingdao* 266003, *China*; 3. *College of Chemistry and Chemical Engineering*, *Ocean University of China*, *Qingdao* 266100, *China*; 4. *Key Laboratory of Physical Oceanography* (*Ocean University of China*), *Ministry of Education*, *Qingdao* 266003, *China*; 5. *Qingdao National Laboratory for Marine Science and Technology*, *Qingdao* 266003, *China*)

Abstract To investigate the vertical variation of virioplankton and viral production in the Mariana Trench, six water samples were collected in December 2015 at the Mariana Trench from 0 to 8727m. The abundances of virioplankton, bacterioplankton, picophytoplankton, and lytic viral production were analyzed. The results show that the virioplankton abundance in the Mariana Trench ranged 1.27×10^5—1.93×10^6VLP/mL. The abundance of the surface layer was the highest and then decreased gradually with depth and the lowest at 3699m. The abundance of virus in the hadal trench area increased slightly. The virus abundance in the deepest layer at 8727m was 2.85×10^5VLP/mL. The lytic viral production in the Mariana Trench varied from 2.86×10^4 to 4.21×10^5VLP/(mL·h), and its vertical distribution showed a similar trend to virioplankton abundance: the highest production in the surface, followed by a relatively low level of variation, but a slight increase in the hadal trench area; the production at 8727m was 4.08×10^4VLP/(mL·h). At the same time, the virus-mediated bacteria mortality (VMM), and the related organic carbon and organic nitrogen release were calculated based on the assumed burst size and mean organic matter content of host cells. The VMM variation range was 1.59×10^3—2.34×10^4cells/(mL·h), and the VMM at 8727m was 2.27×10^3cells/(mL·h). The bacterial loss caused by virus per hour at 8727m was 4.6%, being the lowest. This indicates that the virioplankton has a relatively low infection activity in a deep-sea environment, which is probably due to the high rate of lysogenic infection of virioplankton in an extreme environment. The relatively high virus abundance and relatively low viral production rates observed in the hadal trench area indicated low viral decay rates, which might be correlated with the very low temperature and isolated environment. Correlation analysis between virus abundance-and-production and environmental factors in each layer showed that both virioplankton abundance and production were positively correlated with the bacterioplankton abundance ($P<0.05$), and so did the viral production with temperature, which indicates that the activity of virioplankton depends mainly on the host cell concentration and seawater temperature.

Key words Mariana Trench; marine virioplankton; viral production; flow cytometry