

DOI: 10.13376/j.cbbs/2014017

文章编号: 1004-0374(2014)02-0107-05

病毒及其生态功能

张全国

(北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875)

摘要: 病毒被认为是地球上数量最多的生物类群。在海洋生态系统中, 研究人员确认了病毒巨大的数量和遗传多样性以及对很多原核生物和部分真核生物死亡率的重要贡献; 建立起病毒影响生物地球化学循环的概念模型; 也开始研究病毒及其生态系统功能对全球变化的响应和反馈作用。然而, 人们对于土壤病毒生态学的研究严重滞后, 甚至对于土壤病毒的多度和分布、环境影响因子等基本信息的了解都很有限。土壤蕴含巨量的可溶性和不可溶性有机物, 土壤病毒应该会对土壤微生物的死亡率有重要贡献, 并因此对土壤碳循环产生深远影响, 因而将土壤病毒纳入到已有的生态系统生态学模型中将促进我们对土壤碳循环的理解。

关键词: 生物地球化学过程; 碳循环; 病毒; 海洋; 微生物; 土壤

中图分类号: Q938; Q939.4

文献标志码: A

Viruses and their ecological effects

ZHANG Quan-Guo

(State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

Abstract: Viruses have been recognized as the most abundant biological entities on Earth. Studies of marine viruses have shown that viruses are of very high abundance and genetic diversity, and viruses make great contribution to the mortality of prokaryotic and eukaryotic microbes. There have been both empirical data and conceptual models for understanding the impact of viruses on biogeochemical processes in the sea; the responses of marine viruses to global changes have also received much attention. Soil viruses, however, have been studied very poorly. We have yet little information about the abundance, distribution, and environmental response of soil viruses. It is known that soils contain a great amount of organic matters, and may function as an important carbon source. Soil viruses may regulate the abundance and activity of soil microbes, with profound consequence for global carbon cycles. It is thus crucial to integrate viruses into ecosystem ecology, either in the sea or on the land.

Key words: biogeochemical process; carbon cycles; viruses; marine; microbes; soil

1 病毒及人们对病毒的研究历史

病毒一般个体很小, 长度在 20~200 nm 之间, 由遗传物质 (单链或双链的 DNA 或 RNA) 和蛋白外衣组成。病毒自身没有代谢功能, 无法获取和储存能量, 必须依赖宿主的细胞机器实现增殖。病毒中的大部分是侵染细菌的噬菌体。病毒被认为是地球上数量最多的一类生物, 仅在海洋里的数量估计超过 10^{30} [1-2]。人们在 20 世纪初发现病毒之后迅速将它作为对付致病细菌的手段, 这一医学应用在 20 世纪 40 年代抗生素大规模生产之后被忽视, 近来

由于细菌抗生素抗性进化又重新受到重视 [3]。在 20 世纪 40 年代之后, 少数噬菌体成为遗传学研究的重要工具。在此期间, Hershey 和 Chase [4] 使用大肠埃希氏菌和 T2 噬菌体开展的工作, 排除了蛋白质作为遗传物质的可能性。在 20 世纪后期, 人们开

收稿日期: 2013-12-04

基金项目: 国家自然科学基金项目(31222010, 3103-0014, 31121003)

通信作者: E-mail: zhangqg@bnu.edu.cn; Tel: 010-58802308

始意识到病毒的生态重要性。在水体生态系统(尤其是海洋)中开展的工作表明,病毒是地球上重要的遗传资源库^[5-7],对生物地球化学循环有重要影响^[8-13],是横向基因传递的重要使者^[14-15],等等。研究也表明全球环境变化也正在对病毒群落造成影响,而这种影响的生态后果还不太清楚^[16]。迄今为止,人们对土壤病毒的生态学研究还非常薄弱^[17]。

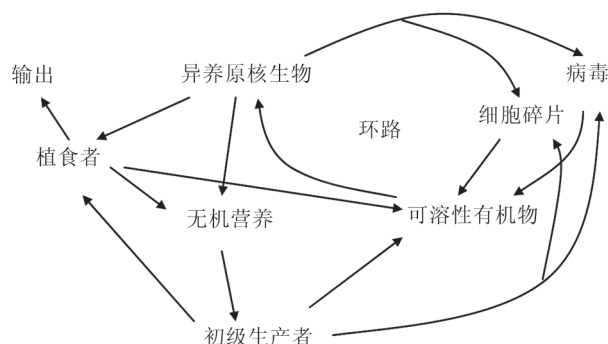
2 海洋病毒的生态学

人们估计海洋表层水体中病毒密度往往可以达到 $10^{10}/\text{L}$,是细菌数量的10倍以上。病毒数量分布的空间和时间模式与细菌高度一致,如海岸水体中病毒数量高于远洋水体、表层水体高于深层水体、在海冰中高于冰下水体、在赤潮过程中病毒数量快速上升^[10],等等。病毒是原核微生物数量的重要控制者,如一般认为海洋表层水体中异养细菌的死亡率的10%~50%是病毒贡献的,而在不利于原生生物的环境中(比如氧含量较低的深层水体)这一数字可以达到50%~100%^[2,9,18-19]。

病毒对细菌以及浮游藻类造成杀伤的同时也会产生深远的生态后果。首先,病毒造成的捕食可能是原核生物群落物种组成的重要决定因素。水体被认为是相对均质的环境,很多物种竞争为数不多的几种限制性资源且可以实现共存(被称为浮游生物悖论),生态学家曾经主要以环境随时间的波动来解释这种多样性的维持^[20]。虽然捕食在维持群落物种多样性中的作用一直受到重视,但是此前人们普遍认为浮游生物主要面临泛化类型捕食者(比如浮游动物是浮游植物的捕食者)的控制,而泛化捕食者对猎物群落物种多样性的维持的贡献可能是有限的。而病毒一般都是很专一的捕食者,考虑病毒在内,浮游生物多样性的维持的最可能解释大概就是专一性捕食者的控制作用:任何数量大幅增加的物种受到的专一性捕食作用会增强,进而使该物种的个体数量受到压制(“kill the winner”过程);当然,病毒捕食造成的选择压力也可以导致宿主物种进化出抗性,而这种抗性往往付出适合度代价,比如降低生长速率,这一过程也可以促进物种共存^[10,21-22]。其次,病毒捕食作用对生态系统物质循环产生重要影响,而这种影响不同于传统食物网理论考虑的真捕食者的作用。第一,病毒捕食作用降低了海洋生态系统的生物量生产。病毒的杀伤降低了包括浮游藻类在内的微生物的生物量,可能在短期尺度上导致海洋表层水体的光合效率下降,尤其影响了高营

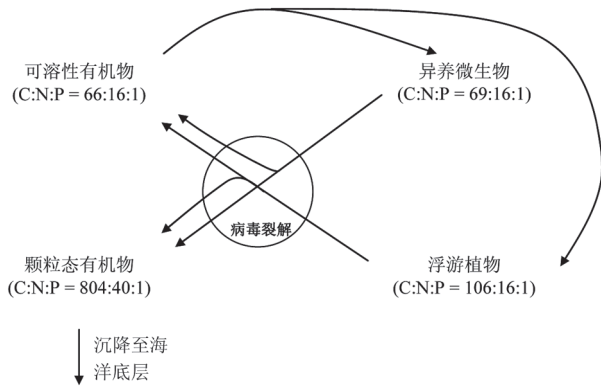
养级生物的生物量生产。病毒对宿主进行裂解式杀伤,而非真捕食者是吸收式利用。宿主细胞被病毒裂解之后,释放出病毒颗粒,并产生细胞碎片。细胞碎片中的可溶性有机物和颗粒态有机物释放到环境中,可溶性有机物可以重新被异养原核生物(主要是细菌——也就是病毒的捕食对象)利用,这样物质循环形成一个半封闭的微生物环路(microbial loop):异养原核生物被病毒杀死,释放的养分再被异养原核生物迅速利用。当然,这一环路需要来自浮游藻类固定的碳的支撑^[9-10,19](图1)。病毒对浮游藻类的裂解(捕食)使得流向植食动物以及大型动物的养分和能量减少,这一环路的存在使得养分更多地以微生物的形式存在,使得藻类固定的碳更多地通过微生物的呼吸而流失。病毒使得流向高营养级的能量减少的这一效果也称为病毒转轨(viral shunt)^[2,13]。第二,病毒的裂解式捕食行为也使得海洋表层可以向底层输出更多的碳。微生物宿主被病毒裂解后产生的细胞碎片中,可溶性有机物(比如核酸和蛋白质组成的细胞器)富含氮、磷等养分,这些物质可以迅速被微生物再次利用,而颗粒态有机物(如细胞壁)富含碳,这些有机物更可能沉降至氧含量很低的海底,在那里稳定保存(图2)。这个过程也称为生物碳泵(biological pump)^[2]。所以,病毒尽管导致海洋浮游藻类数量受到压制,但是在长期尺度上可能还是使得海洋生态系统能够更有效地固定碳。

以上所述主要针对裂解性病毒。事实上很多病毒是温和性的,它们大多数情况下不导致宿主细胞裂解,而是跟随宿主细胞的增殖而增殖,在少数情况下裂解宿主,并侵染新的宿主细胞。这类病毒行为的一个重要后果称为转导(transduction)^[23]——



这一环路使得流向大型浮游动物的能量减少。

图1 海洋水体中病毒捕食微生物造成的碳循环微生物环路



病毒裂解使得来自浮游生物(光合自养以及异养微生物)的有机物进入两个库:碳含量低而氮磷等营养元素含量高的可溶性有机物和碳含量高而氮磷等营养元素含量低的颗粒态有机物。前者更容易在水体表层被微生物重新利用,而后者相对于前者更容易沉降到水体底层。

图2 海洋水体中生物碳泵效应

微生物横向基因传递的一种形式。病毒在某个宿主细胞内可能会获得宿主的一段基因物质,并将它传递到另一个宿主细胞体内。横向基因传递可以认为是一种遗传重组,使得自然选择可以作用的遗传变异增加,但是目前对这个过程对微生物的适应性进化及其生态后果的影响了解还较少。

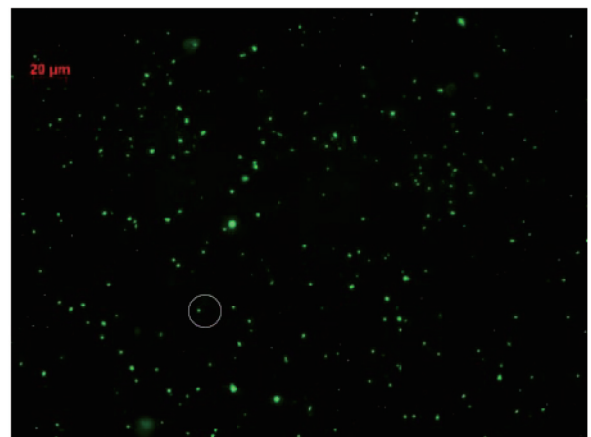
在全球变暖情景下,病毒可能与其宿主有着不同的响应,如病毒可能因为其结构非常简单而对较高的温度比较敏感。温度升高一方面加快宿主生长而促进病毒的增殖,另一方面可能会加快病毒在环境中的衰减(decay)——即死亡^[24-26]。再如,环境的富营养化可以导致宿主生长加速进而加快病毒的增殖,但也可能会影响宿主细胞的化学组成进而影响病毒的生长^[27-28]。海洋病毒在各种环境变化下发生响应,进而导致特定的生态后果,可能反过来影响海洋环境的变化。对这些响应和反馈过程的研究正在增加,但是目前还没有普遍性的结论^[16]。

3 土壤病毒生态学的研究现状

人们对土壤病毒的生态学的研究远远落后于对海洋病毒的研究^[17]。以前对土壤病毒的研究主要限于和农作物病理以及生物控制相关的病毒类群的研究,主要关注特定病毒与其宿主关系的研究^[29-31],而对环境病毒群落水平上多样性维持、生态功能等方面的研究很少^[32-33]。目前对土壤病毒的多度和分布、环境影响因子等基本信息的了解仍然有限,病毒对土壤微生物死亡率的贡献以及对土壤微生物群落结构的影响还了解甚少。

土壤环境和水体环境的巨大差异意味着不可能简单地根据海洋病毒研究的结果对土壤病毒的生态学进行推断。比如,由于土壤相对于水体有着极高的黏滞性和异质性,且病毒颗粒容易吸附于土壤颗粒,土壤中病毒的迁移率可能很低^[34-35],这有可能导致土壤中病毒对宿主造成的下行控制强度与海洋中相比更弱一些^[36]。再如,土壤中的颗粒态有机物会在原地储存多年,而不像在水体那样可以沉降到氧含量很低的水底,这意味着陆地植物固定的碳时刻都有被微生物分解的可能。土壤病毒不大可能像海洋病毒那样通过生物碳泵作用促进碳的固定。

笔者在中国内蒙古典型草地针对土壤细菌和病毒开了一些研究。对病毒数量进行测量主要使用比较成熟的荧光染色计数(图3)和流式细胞计数方法。从目前已获得的一些数据(未发表)可以发现几点现象。首先,土壤中病毒的数量比细菌高一个数量级,可能土壤中病毒对细菌死亡率的贡献和海洋中相当。其次,如果使用稀释的方法获得稀有类群被剔出的微生物群落,并重新种植到已灭菌土壤,经过一段时间生长之后,多样性更低的群落的细菌生物量反而更高。这意味着土壤中的营养资源本可以支撑更高的细菌生物量生产,而微生物群落内的生态学关系限制了细菌的数量,最可能的原因就是包括病毒在内的捕食者的存在对细菌数量进行了压制(而剔除部分类群的实验操作更可能导致处于更高营养级的生物类群的灭绝)。再次,实验发现在土壤中施加特定的茶叶提取物压制病毒数量之后,土壤的呼吸速率会有小幅的上升。这意味着土壤病毒对土壤有机物分解的净作用可能是降低分解速率。



白色圆圈内呈绿色的荧光色斑点,即为一个被SYBR Green I 染色的噬菌体颗粒。照片由卢函姝提供。

图3 土壤病毒荧光显微照片(×630)

最后, 依托多伦全球变化多因子实验^[37-38], 发现土壤温度的小幅上升可以导致细菌数量上升而病毒数量小幅下降。也许可以基于这些结果进行一个非常大的推测: 温度升高可能会通过降低病毒对土壤细菌的控制而导致土壤碳排放增加。无论这一推测最终是否成立, 这些结果表明, 把土壤病毒纳入到已有的土壤生态学研究是非常必要。

4 总结和展望

病毒的数量之高, 本身就表明了它的生态重要性。在海洋生态系统开展的大量工作也清楚地表明了病毒在控制微生物多样性、生态系统生产力以及养分循环等方面发挥了不容忽视的作用; 而全球变暖肯定也会通过影响病毒这个路径而对生态系统过程产生影响。把病毒纳入到已有的生态系统模型中将意义重大。而关于土壤病毒生态学的研究远远落后, 需要科学家给予更多关注。也许有一天, 病毒与其他微生物一道, 不仅仅成为生态学家研究的主要生物类群, 甚至成为保护生物学家关注的焦点。

[参 考 文 献]

- [1] Breitbart M, Rohwer F. Here a virus, there a virus, everywhere the same virus? *Trends Microbiol*, 2005, 13(6): 278-84
- [2] Suttle CA. Viruses in the sea. *Nature*, 2005, 437(7057): 356-61
- [3] Summers WC. Bacteriophage therapy. *Annu Rev Microbiol*, 2001, 55: 437-51
- [4] Hershey AD, Chase M. Independent functions of viral protein and nucleic acid in growth of bacteriophage. *J Gen Physiol*, 1952, 36(1): 39-56
- [5] Frost LS, Leplae R, Summers AO, et al. Mobile genetic elements: the agents of open source evolution. *Nat Rev Microbiol*, 2005, 3(9): 722-32
- [6] Willner D, Thurber RV, Rohwer F. Metagenomic signatures of 86 microbial and viral metagenomes. *Environ Microbiol*, 2009, 11(7): 1752-66
- [7] Angly FE, Felts B, Breitbart M, et al. The marine viromes of four oceanic regions. *PLoS Biol*, 2006, 4(11): e368
- [8] Paul JH, Sullivan MB. Marine phage genomics: what have we learned? *Curr Opin Biotechnol*, 2005, 16(3): 299-307
- [9] Suttle CA. Marine viruses - major players in the global ecosystem. *Nat Rev Microbiol*, 2007, 5(10): 801-12
- [10] Fuhrman JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*, 1999, 399(6736): 541-8
- [11] Anesio AM, Bellas CM. Are low temperature habitats hot spots of microbial evolution driven by viruses? *Trends Microbiol*, 2011, 19(2): 52-7
- [12] Marston MF, Pierciey FJ, Shepard A, et al. Rapid diversification of coevolving marine *Synechococcus* and a virus. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2012, 109(12): 4544-9
- [13] Wilhelm SW, Suttle CA. Viruses and nutrient cycles in the sea - viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs. *BioScience*, 1999, 49(10): 781-8
- [14] Weinbauer MG, Rassoulzadegan F. Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environ Microbiol*, 2004, 6(1): 1-11
- [15] Rohwer F, Thurber RV. Viruses manipulate the marine environment. *Nature*, 2009, 459(7244): 207-12
- [16] Danovaro R, Corinaldesi C, Dell'Anno A, et al. Marine viruses and global climate change. *Fems Microbiol Rev*, 2011, 35(6): 993-1034
- [17] Kimura M, Jia ZJ, Nakayama N, et al. Ecology of viruses in soils: past, present and future perspectives. *Soil Sci Plant Nutri*, 2008, 54(1): 1-32
- [18] Weinbauer MG. Ecology of prokaryotic viruses. *Fems Microbiol Rev*, 2004, 28(2): 127-81
- [19] Proctor LM, Fuhrman JA. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*, 1990, 343(6253): 60-2
- [20] Hutchinson GE. The paradox of the plankton. *Am Nat*, 1961, 95: 137-45
- [21] Hennes KP, Suttle CA, Chan AM. Fluorescently labeled virus probes show that natural virus populations can control the structure of marine microbial communities. *Appl Environ Microbiol*, 1995, 61(10): 3623-7
- [22] Waterbury JB, Valois FW. Resistance to co-occurring phages enables marine *synechococcus* communities to coexist with cyanophages abundant in seawater. *Appl Environ Microbiol*, 1993, 59(10): 3393-9
- [23] Jiang SC, Paul JH. Gene transfer by transduction in the marine environment. *Appl Environ Microbiol*, 1998, 64(8): 2780-7
- [24] Nagasaki K, Yamaguchi M. Effect of temperature on the algicidal activity and the stability of HaV (*Heterosigma akashiwo* virus). *Aquat Microb Ecol*, 1998, 15(3): 211-6
- [25] Wells LE, Deming JW. Effects of temperature, salinity and clay particles on inactivation and decay of cold-active marine Bacteriophage 9A. *Aquat Microb Ecol*, 2006, 45(1): 31-9
- [26] Proctor LM, Okubo A, Fuhrman JA. Calibrating estimates of phage-induced mortality in marine-bacteria- ultrastructural studies of marine bacteriophage development from one-step growth experiments. *Microb Ecol*, 1993, 25(2): 161-82
- [27] Wilson WH, Carr NG, Mann NH. The effect of phosphate status on the kinetics of cyanophage infection in the oceanic cyanobacterium *Synechococcus* sp. WH7803. *J Phycol*, 1996, 32(4): 506-16
- [28] Clasen JL, Elser JJ. The effect of host *Chlorella* NC64A carbon: phosphorus ratio on the production of *Paramecium bursaria* *Chlorella Virus-1*. *Freshwater Biol*, 2007, 52(1): 112-22
- [29] Novikova NI, Pavlova EA, Limeshchenko EV. Phage sensitivity and host-range of rhizobium strains isolated from root-nodules of temperate legumes. *Plant Soil*, 1993, 151(1): 45-53

- [30] Ashelford KE, Norris SJ, Fry JC, et al. Seasonal population dynamics and interactions of competing bacteriophages and their host in the rhizosphere. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66(10): 4193-9
- [31] Keel C, Ucurum Z, Michaux P, et al. Deleterious impact of a virulent bacteriophage on survival and biocontrol activity of *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 in natural soil. *Mol Plant Microbe Interact*, 2002, 15(6): 567-76
- [32] Williamson KE, Radosevich M, Wommack KE. Abundance and diversity of viruses in six Delaware soils. *Appl Environ Microbiol*, 2005, 71(6): 3119-25
- [33] Allen B, Willner D, Oechel WC, et al. Top-down control of microbial activity and biomass in an Arctic soil ecosystem. *Environ Microbiol*, 2010, 12(3): 642-8
- [34] Moore RS, Taylor DH, Reddy MM, et al. Adsorption of reovirus by minerals and soils. *Appl Environ Microbiol*, 1982, 44(4): 852-9
- [35] Goyal SM, Gerba CP. Comparative adsorption of human enteroviruses, simian rotavirus, and selected bacteriophages to soils. *Appl Environ Microbiol*, 1979, 38(2): 241-7
- [36] Gomez P, Buckling A. Bacteria-phage antagonistic coevolution in soil. *Science*, 2011, 332(6025): 106-9
- [37] Bai W, Wan S, Niu S, et al. Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Glob Change Biol*, 2010, 16(4): 1306-16
- [38] Niu S, Wu M, Han Y, et al. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytol*, 2008, 177(1): 209-19