

DOI: 10.3724/cbls.2026058

CSTR: 32203.14.cbls.2026058

文章编号: 1004-0374(2026)03-0413-15

·特约综述·



肖湘,上海交通大学讲席研究员,尚思探索学者,上海交通大学深部生命与资源研究院院长,上海交通大学深部生命国际研究中心主任。2001年至今一直从事深海微生物研究,推动我国在该领域走向国际前沿。建设了具有自主知识产权的全海深深海微生物研究平台体系,解决资源获取“分不出、养不活、存不住”的困境,获中国大洋协会成立20周年“突出贡献”奖。提出原创“共适应”理论,揭示抗氧化是深海生命适应与演化的核心。2020年起承担国家自然科学基金委第一个深海生命方向的创新群体项目“深海及深部生物圈”。2021年发起并领衔“深渊计划”(MEER)计划,研究成果以封面专辑形式发表于*Cell*杂志。迄今共发表SCI论文200余篇。曾担任多个航次的首席科学家,先后开展了热液、冷泉、深渊等典型生境调查,到达过马里亚纳海沟、雅浦海沟和克马德克海沟底部。2025年12月—2026年2月还参加了中国第42次南极考察队南极内陆科考任务。



蹇华晔,上海交通大学研究员,博士生导师。主要研究方向为深海病毒的诱导调控机制、与宿主相互作用关系及其生态学功能。目前已发表学术论文63篇,其中(共同)第一/通讯作者33篇,发表在*Nat Commun*、*ISME J*、*iMeta*等本领域重要期刊。参与已授权专利3项,参编专著/译著4部。近年来主持国家自然科学基金面上项目、水圈重大研究计划培育项目、国家重点研发计划项目子课题等共6项。先后参加“蛟龙号”西南印度洋、“奋斗者号”克马德克海沟及蒂阿曼蒂娜海沟等载人深潜科考航次,累计海上工作175天。2018年获海洋科学技术奖一等奖(3/15),2024年入选上海市东方英才计划拔尖项目。现任中国生物工程学会噬菌体技术专委会委员、上海市生态学会理事、上海市微生物学会环境微生物学及海洋微生物学专委会委员。

## 海洋热液生态系统病毒多样性与生态功能研究进展

杜鑫成<sup>1,2</sup>, 曹钦媛<sup>1,2</sup>, 肖 湘<sup>1,2\*</sup>, 蹇华晔<sup>1,2\*</sup>

(1 上海交通大学生命科学技术学院,深部生命与资源研究院,微生物代谢全国重点实验室,教育部代谢与发育科学国际合作联合实验室,上海 200240; 2 上海交通大学海南研究院,三亚 572024)

**摘要:** 海洋热液生态系统是地球上最极端的生态环境之一,孕育着丰富且独特的微生物与病毒群落。现有研究表明,热液病毒具有高丰度、高多样性、高新颖性等显著特征,并通过“病毒分流”作用与辅助代谢基因深度参与微生物群落动态调控、物质循环与能量流动等关键生态过程。本综述总结了近年来有关热液病毒的多样性、群落结构特征、病毒-宿主互作机制及生态功能的最新进展,并展望了未来待解决的关键科学问题与潜在发展方向,期望为推动热液生物圈研究的深入发展提供参考。

**关键词:** 海洋热液;病毒;多样性;生态功能

**中图分类号:** Q938 **文献标识码:** A

收稿日期: 2025-10-25; 修回日期: 2026-01-07

基金项目: 国家自然科学基金重大研究计划集成项目(92451303); 国家重点研发计划项目(2021YFF0501302); 自然资源部海洋生态系统动力学重点实验室开放研究基金(MED202403)

\*通信作者: E-mail: zjxiao2018@sjtu.edu.cn(肖湘); jiandy@sjtu.edu.cn(蹇华晔)

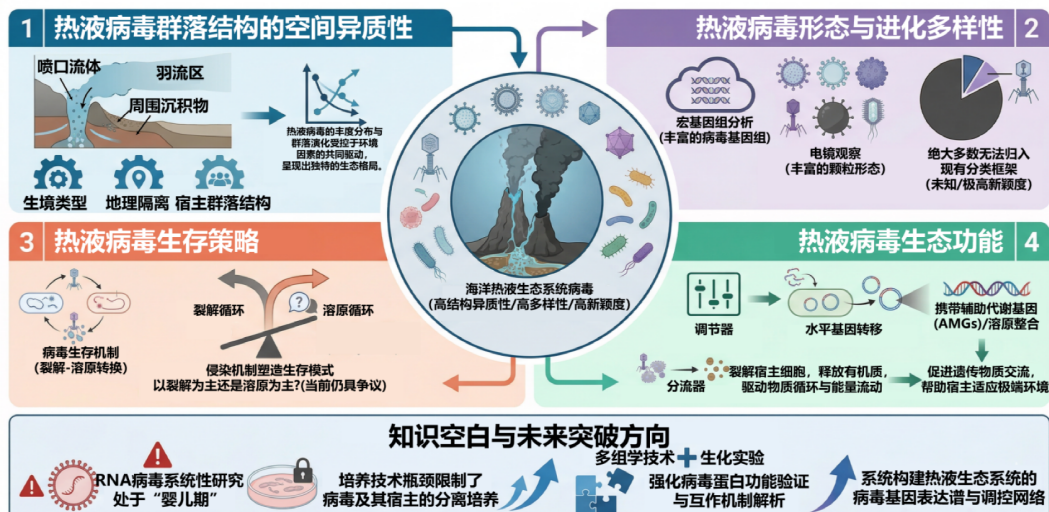
# Advances in the study of viral diversity and ecological functions in marine hydrothermal ecosystem

DU Xin-Cheng<sup>1, 2</sup>, CAO Qin-Yuan<sup>1, 2</sup>, XIAO Xiang<sup>1, 2\*</sup>, JIAN Hua-Hua<sup>1, 2\*</sup>

(1 State Key Laboratory of Microbial Metabolism, Institution of Deep Life and Resource Investigation, Joint International Research Laboratory of Metabolic & Developmental Sciences (Ministry of Education), School of Life Sciences and Biotechnology, Shanghai Jiao Tong University, Shanghai 200240, China; 2 Hainan Research Institute, Shanghai Jiao Tong University, Sanya 572024, China)

**Abstract:** Marine hydrothermal ecosystems represent some of the most extreme environments on Earth, harboring diverse and unique microbial and viral communities. Existing studies have demonstrated that hydrothermal viruses exhibit distinct characteristics, including high abundance, vast diversity, and remarkable novelty. These viruses deeply participate in key ecological processes, such as microbial community dynamics, biogeochemical cycling, and energy flow, through the "viral shunt" effect and the carrying of auxiliary metabolic genes (AMGs). This review summarizes recent progress in the diversity, community structure, virus-host interaction mechanisms, and ecological functions of hydrothermal viruses. It further discusses key scientific questions and potential future directions, aiming to provide a comprehensive reference for advancing research within the hydrothermal biosphere. Based on a systematic synthesis of representative studies, current research progress on hydrothermal viruses is categorized into the following four core sections. First, significant spatial heterogeneity. The abundance distribution and evolutionary trajectory of hydrothermal viruses are jointly driven by habitat types, geographic isolation, and host community structures, resulting in unique ecological patterns. Second, extraordinary morphological and evolutionary diversity. Metagenomic data indicate that the vast majority of hydrothermal viruses cannot be assigned to existing taxonomic frameworks; among classifiable groups, *Caudoviricetes* represent the predominant double-stranded DNA (dsDNA) viral taxa in these environments. Third, unique life-history strategies. The survival modes of hydrothermal viruses are shaped by their infection mechanisms and life-history strategies (lytic or temperate). Whether hydrothermal viruses are predominantly virulent or temperate remains a matter of debate and is yet to be conclusively determined. Fourth, multidimensional ecological functions. Acting as "regulators" of the ecosystem, viruses maintain community stability through flexible switching between lytic and lysogenic cycles. Furthermore, they facilitate horizontal gene transfer among hosts by carrying AMGs or integrating into host genomes via lysogenic pathways, thereby promoting genetic exchange and functional innovation to help hosts adapt to extreme hydrothermal conditions. Despite substantial progress, critical knowledge gaps remain. Systematic research on hydrothermal RNA viruses is still in its infancy, leaving the full diversity of the virosphere partially unrevealed. Additionally, bottlenecks in cultivation techniques have limited the successful isolation of hydrothermal viruses and their microbial hosts, constraining in-depth analysis of their biological traits. Looking forward, breakthroughs in hydrothermal viral research will depend on the deep integration of multidisciplinary approaches. By combining multi-omics technologies with biochemical experiments, researchers can strengthen the functional validation of viral proteins and the resolution of virus-host interaction mechanisms. This will enhance the accuracy of functional inference for unknown viral genes, ultimately leading to the systematic construction of viral gene expression profiles and regulatory networks in hydrothermal ecosystems.

## 海洋热液生态系统病毒多样性与生态功能研究进展



**Key words:** marine hydrothermal ecosystem; viruses; diversity; ecology

自1977年人类首次在东太平洋加拉帕加斯断裂带近2 500米水深处发现热液喷口起,海洋热液生态系统的神秘面纱逐步被揭开。近年来,研究者在多类海洋热液喷口(古老喷口与现代喷口)区相继识别出丰富而独特的生物群落,以及与热液活动相关的古生物证据。其中,有研究发现部分古代微生物化石的地质记录或可追溯至约37.7亿年前,为探讨地球早期生命的出现与演化提供了关键线索(该结论仍在学界持续检验与讨论)。由此,深海热液喷口被广泛视为研究生命起源及其适应极端环境机制的理想天然实验室,具有重要的科学研究价值。

病毒是海洋中最丰富的生物体,在表层海水中丰度可达 $10^7$ 病毒样颗粒(virus like particles, VLPs)/mL。自21世纪初以来,随着海洋科考采样与病毒组学技术的进步,热液病毒的研究得到了迅速的发展,显著加深了人们对其多样性的认识。现有证据表明,海底热液生态系统中的病毒丰度相较周围背景海水更高,且群落组成具有高度多样性。值得关注的是,病毒携带的辅助代谢基因(auxiliary metabolic genes, AMGs)可能深度参与了微生物宿主的多种关键代谢途径,包括碳、氮、硫循环以及甲烷生成等,从而影响物质循环与能量流动的效率与方向。因此,病毒在热液生态系统的元素循环和能量传递中扮演着至关重要的角色,是维持该生态系统运转的关键因素之一。本文综述了海洋热液生态系统中病毒的最新进展,包括其群落特征与生态功能,并讨论了未来亟待解决的科学问题与研究方向。

## 1 热液生态系统简介

海底热液喷口是地球上最极端的环境之一,具有高温、高压和缺氧等典型特征,其孕育的热液生态系统自太古宙以来在古代与现代海洋中持续发挥重要作用,也被认为是地球生命起源的潜在环境之一<sup>[1-3]</sup>。冷海水沿洋壳扩张带的裂隙渗入地壳深部,在高温高压条件下与岩石发生广泛的水岩反应,形成富含金属元素和还原性气体(如硫化氢、甲烷、氢气和氨气)的热液流体(hydrothermal fluid)。这些流体经裂缝喷出后,与低温海水混合形成热液羽流(hydrothermal plume),产生显著的温度梯度和化学势梯度,从而孕育出高度活跃且具有极高生产力的热液生态系统,同时也是重要的矿产资源富集区,

对地球科学和生命科学研究均具有重要意义<sup>[4,5]</sup>。在热液羽流冷却过程中,溶解的金属硫化物及其他矿物质(deposit)因物理化学条件改变而沉淀,受局部地质构造与流体动力学过程调控,形成形态多样的喷口结构,如高耸的“黑烟囱”“白烟囱”(chimney),以及丘状、层状的硫化物和矿化沉积物(sediment)<sup>[6]</sup>。这些结构不仅丰富了海底地貌,也为早期生命化石的保存与研究提供了有利环境<sup>[7]</sup>,并使热液喷口周围大量化能自养微生物(注:本文中“微生物”均指原核微生物)快速繁殖并形成肉眼可见的微生物席(microbial mats),同时为一些携带共生化能自养微生物的动物(symbiotic animals)提供了生存基础。上述生物群落与环境组分与周围的海水(seawater)共同构建了独特的海底热液生态系统。

全球海洋热液喷口主要分布于大洋中脊、火山岛弧及弧后盆地等多种构造环境,几乎可出现在所有深度的海底,并与火山、海山和大陆裂谷密切相关<sup>[8]</sup>。截至2020年3月25日,全球已发现64个热液区(hydrothermal fields),共记录721处热液喷口(vent sites)<sup>[9]</sup>,其中绝大部分为活跃热液喷口( $n=666$ )。太平洋分布有452处喷口(南太平洋242处、北太平洋210处),是热液喷口数量最多的大洋;其中劳弧后盆地(Lau Basin)以72处喷口成为全球喷口密度最高的单一区域。已知热液喷口的水深范围介于1 m至5 800 m之间,绝大部分位于深海环境,构成典型的深海热液生态系统(deep-sea hydrothermal ecosystem)。浅海热液生态系统(shallow-sea hydrothermal ecosystem,  $\leq 200$  m)仅零星分布于琉球岛弧(Ryukyu Arc)、马里亚纳岛弧(Mariana Arc)、希腊爱琴海地弧(Hellenic Arc, Aegean Sea)以及班达-巽他岛弧(Banda/Sunda Arc)等局部区域(浅海与深海热液在水深、温度、光照以及溶解氧等关键环境因子上存在显著差异,除非特别说明,本文所提及的“热液生态系统”均指深海热液生态系统)。

热液生态系统具有极端的理化条件,栖息其中的生物需具备特殊的环境适应机制,因而该环境富集了大量具有独特适应性的生物,尤以微生物最为显著。微生物在此扮演着基础但核心的生态角色,既包括自由生活的个体,也涵盖寄生于动物共生体以及构成微生物席的细胞群体。与主要依赖光合作用驱动的海洋表层生态系统不同,热液生态系统的

初级生产力主要由微生物的化能自养作用支撑,其微生物群落结构通常由少数优势类群主导,例如原核微生物中*Pseudomonadota*门和*Campylobacterota*门的成员,可通过氧化热液流体中的还原性化合物(如甲烷、金属硫化物、氨氮、氢气与亚铁离子等),固定碳、硫、氮、氢及金属等元素,并为整个生态系统提供能量基础,从而驱动多种生物地球化学循环过程<sup>[10,11]</sup>。除原核生物外,真核微生物(如真菌)在热液生态系统中也具有较高多样性,其参与Fe、Mn等金属循环,并可能通过分泌铁载体影响矿物形成<sup>[12]</sup>。热液微生物还通过共生、捕食或悬浮摄食等方式支撑着复杂的动物群落:如管虫、贻贝、蛤类、虾、藤壶和蟹等底栖生物多依赖与化能自养菌的内/外共生关系获取能量<sup>[13]</sup>。值得注意的是,许多热液物种也分布于冷泉等深海生态系统,暗示深海生物间复杂的进化联系<sup>[14]</sup>。目前,在热液环境中已分离获得的病毒微生物宿主涵盖了原核和真核两大类。其中,原核微生物宿主(古菌与细菌)在纲水平上的分类包括*Thermococci*、*Bacilli*、*Campylobacteria*、*Thermotogae*、*Alphaproteobacteria*和*Archaeoglobi*。在这些类群中,*Thermococci*、*Thermotogae*和*Archaeoglobi*通常分布在高温环境,而*Bacilli*、*Campylobacteria*和*Alphaproteobacteria*则广泛存在于多种生态环境中。真核微生物宿主主要来源于*Amoebozoa*门的*Acanthamoeba*属。这些多样化的微生物宿主揭示了热液生态系统中病毒宿主谱的广泛性与复杂性。

热液生态系统中的微生物通过多种代谢途径进行物质循环活动。在碳循环方面,卡尔文-本森-巴斯姆(Calvin-Benson-Bassham, CBB)循环、还原性三羧酸(reductive tricarboxylic acid, rTCA)循环、3-羟基丙酸(3-hydroxypropionic acid, 3-HP)循环以及还原性乙酰辅酶A途径(Wood-Ljungdahl pathway, WL途径)组成了碳固定网络<sup>[15]</sup>。此外,也存在利用地热辐射进行厌氧光合作用的罕见光合细菌(如绿硫细菌),体现了生命在极端环境下的高度适应性<sup>[16]</sup>。甲烷代谢在碳循环中尤为关键:产甲烷古菌(如*Methanocaldococcus*属、*Methanopyrus*属)利用氢气和二氧化碳合成甲烷,深刻影响碳循环活动<sup>[17]</sup>;而厌氧甲烷氧化古菌(anaerobic methanotrophic archaea, ANME)则常与硫酸盐还原菌协同氧化甲烷,有效抑制温室气体释放<sup>[18]</sup>。此外,*Deferribacteres*纲和

*Thermotogae*纲等异养微生物可利用有机酸、蛋白质等作为碳源与能量来源维持生长,近年的原位富集技术也揭示了大量难以纯化培养的新型异养微生物类群<sup>[19]</sup>。硫循环在热液生态系统能量流动中占据核心地位。热液喷口释放的还原性硫化物(如硫化氢)为*Campylobacterota*门、*Gammaproteobacteria*纲和*Aquificae*门等硫氧化菌提供电子供体,通过Sox、Dsr等酶系统将硫化物逐步氧化为硫酸盐,驱动能量流动与硫循环<sup>[20]</sup>。同时,*Thermococcales*目、*Thermotogales*目和*Deltaproteobacteria*纲等类群以硫或硫酸盐为电子受体,氧化氢气或有机物,形成完整的硫循环网络<sup>[20,21]</sup>;部分微生物还通过硫化物歧化反应扩展了微生物获取能量的生态位<sup>[21,22]</sup>。此外,氢循环、氮循环与金属还原也依赖微生物多样化的代谢能力,共同促进复杂的热液生态系统功能<sup>[23]</sup>。

热液生态系统也被认为是地球生命最可能的起源环境之一。加拿大魁北克努武吉图克(Nuvvuagittuq)绿岩带中37.7亿~42.8亿年前的铁质沉积岩被认为是古代海底热液喷口沉淀物,从中发现的微米级赤铁矿管状和丝状结构与现代热液喷口中的丝状微生物高度相似,且轻碳同位素信号表明这些岩石中存在同位素偏轻的碳,是生命活动的经典地球化学证据。综合证据表明,该沉积物记录了37.7亿年前热液环境中的生物活动<sup>[24]</sup>。因此,热液生态系统不仅是研究极端环境中生物多样性与适应机制的重要平台,其矿化沉积物及相关化石亦为早期生命演化研究提供了宝贵证据,在揭示地球生命历史及全球生物地球化学循环过程中具有不可替代的科学价值<sup>[1,24]</sup>。

## 2 海洋热液生态系统中的病毒群落结构分布特征

热液生态系统中的病毒群落表现出高度的新颖性与显著的空间异质性<sup>[25,26]</sup>,其丰度分布、群落结构与演化受生境类型、地理隔离以及宿主群落结构的共同驱动。热液喷口附近的水体中通常具有极高病毒丰度,并呈现显著的空间梯度分布。Ortmann等<sup>[27]</sup>的研究显示,在胡安·德富卡洋脊(Juan de Fuca Ridge) Endeavour段,活跃喷口区的病毒丰度可达 $9.12 \times 10^6 \sim 6.19 \times 10^7$  VLPs/mL,喷口上方的羽流区病毒丰度可达 $3.50 \times 10^6$  VLPs/mL,均显著高于周围深海背景水体(约 $2.94 \times 10^6$  VLPs/mL),且病毒/原核微

生物丰度比(virus/prokaryote ratio, VPR)随着热液羽流组分的稀释而降低<sup>[27]</sup>。病毒丰度与VPR在热液喷口环境的梯度变化可能源于热液流体输入提供的丰富化学能(如氢气、硫化氢、甲烷等)驱动的高宿主丰度。

Yoshida-Takashima等<sup>[28]</sup>的研究表明,在冲绳海槽(Okinawa Trough)Hatoma Knoll热液区的附着物生境(包括烟囱外壁微生物膜、共生大型生物体表、微生物席)中,病毒丰度与微生物丰度具有显著正相关关系( $r = 0.889, p < 0.001$ ),但VPR普遍低于1,远低于浮游生境和背景水体;且烟囱内部结构的病毒丰度常低于检测界限。该丰度分布特征表明,热液附着生境的病毒群落结构与浮游生境截然不同,其病毒颗粒丰度较低。此外,不同宏生物聚集区之间也存在明显的病毒群落分布差异。例如,多毛类动物聚集区水体的病毒丰度高于蟹类区,而贻贝区病毒丰度最低。生境类型不仅影响着热液生态系统病毒整体的丰度分布特征,也影响着病毒的群落组成结构。不同生境中病毒的丰度和主导类群存在明显差异:在高温的烟囱体和沉积物中,病毒群落的丰度和多样性均极高,其中有尾病毒占绝对主导地位。而在热液羽流中,除有尾病毒外,微小噬菌体科(*Microviridae*)也表现出较高的丰度和广泛分布性<sup>[25,26]</sup>。

热液病毒群落具有强烈的地理隔离特征,不同喷口间的病毒丰度差异显著:在Clam Bed、S&M和Salut三个喷口中<sup>[27]</sup>,病毒丰度最高与最低值可相差一个数量级以上,可能源于病毒群落分布受到不同喷口化学组成、流体性质及微生物群落结构的调控。Langwig等<sup>[26]</sup>的结果显示,绝大多数病毒在地理分布上具有独特性,极少病毒能在相距遥远的喷口间共享,而相邻热液区中的病毒在系统发育上更为相似。Cheng等<sup>[25]</sup>指出,超过71%的病毒属级分类簇(viral clusters, VCs)仅存在于单一喷口。此外,相似生境的病毒丰度模式具有趋同的分布特征,这与既往关于热液羽流微生物群落与背景海水样品中的微生物群落分布结构相似的结论一致<sup>[29]</sup>。

特殊的理化环境、强烈的地理隔离以及病毒-宿主互动共同塑造了热液病毒独特的多样性模式。首先,深海环境的物理屏障和热液喷口的点状分布造成了严重的地理隔离,极大限制了病毒的长距离扩散,从而促进地方性病毒谱系的形成。其次,已有大

规模热液病毒宏基因组研究均表明,热液病毒以烈性(virulent)为主<sup>[25,26]</sup>,而烈性病毒通常具有较短的生命周期和更窄的宿主范围,这进一步限制了其传播能力,加剧了热液病毒在地理位置上的特有性。此外,热液病毒与宿主之间也存在着紧密互动,病毒主要感染环境中的关键功能微生物类群,如*Campylobacterota*门和*Gammaproteobacteria*纲<sup>[25,26]</sup>。宿主微生物的分布、丰度和代谢功能(如硫、氢氧化作用)直接受到热液环境变化的调控,反过来也驱动病毒群落组成的演化,形成“环境-宿主-病毒”三者间的共演化关系。因此,热液病毒的多样性格局是由其极端物理化学环境、地理隔离和与特有宿主的紧密互动共同塑造的。

深度也是影响热液病毒群落分布的重要环境因素。与浅海热液生态系统相比,深海热液生态系统中热液流体与背景海水间的病毒丰度差异更为显著。Yoshida-Takashima等<sup>[28]</sup>发现,在Hatoma Knoll热液区中,病毒丰度和VPR随热液流体比例增加而上升,表明深海环境中热液流体输入对病毒群落规模具有显著的增强效应。相比之下,在浅海热液生态系统中这类差异相对较小。例如在冲绳竹富岛(Taketomi island)主喷口内病毒丰度约为 $2.6 \times 10^6$  VLPs/mL (VPR=12.1),混合区为 $1.0 \times 10^6 \sim 1.4 \times 10^6$  VLPs/mL (VPR=6~8),而背景海水为 $1.1 \times 10^6$  VLPs/mL (VPR=4.28)。这些结果显示,浅海热液区的病毒丰度及VPR与背景环境差距有限。在某些浅海热液喷口处,VPR甚至低于背景值,提示烈性病毒规模在浅海环境中可能受到抑制,而温和性(temperate)病毒在此类环境中更具优势<sup>[28]</sup>。此外,针对热液沉积物生境的研究进一步丰富了人们对浅海热液病毒分布的认识。在地中海Panarea和印尼苏拉威西(Sulawesi)等浅海热液区,沉积物或沉淀物中的病毒丰度通常为 $2.7 \times 10^8 \sim 5.2 \times 10^8$  VLPs/g, VPR范围为0.8~12.7。与水体环境相似,这些沉积样品的VPR往往在喷口处最低,并随着与喷口距离的增加而升高<sup>[30]</sup>。

### 3 海洋热液生态系统中的病毒多样性

已有的观察结果仍显示热液病毒在形态上展现出高度的多样性,已报道的不同形态的病毒包括杆状病毒(*Rudiviridae*)<sup>[31,32]</sup>、丝状病毒(*Lipothrixviridae*)<sup>[31]</sup>、柠檬形病毒(感染*Pyrococcus*

和 *Thermococcus* 的病毒)<sup>[32,33]</sup>、有尾病毒(原 *Myoviridae*、原 *Siphoviridae* 和原 *Podoviridae*), 目前 ICTV 已撤销这三个病毒科<sup>[34-38]</sup>、球形包膜病毒 (*Globuloviridae*)<sup>[31]</sup>、滴状病毒 (*Guttaviridae*)<sup>[31]</sup> 以及多形性病毒(如 *Pleolipoviridae*) 等<sup>[39]</sup>。如此丰富的形态类型表明, 热液环境为多种病毒提供了适宜的生存与演化条件, 其中以有尾病毒最为常见。此外, 目前大多数热液病毒蛋白仍缺乏功能的实验验证与注释。已进行功能鉴定的蛋白普遍表现出耐热性, 这可能与其对高温环境的适应性密切相关。

截至目前, 已有 15 株来源于海洋热液环境的病毒被成功分离与鉴定, 展现出广泛的宿主谱系与显著的形态多样性(图 1)。2003 年, Geslin 等<sup>[40]</sup> 报道了首个从深海沉积物中分离的热液病毒 PAV1, 具有柠檬形外观, 宿主为 *Pyrococcus* 属成员。随后, 一系列有尾病毒相继被发现, 例如从沉积物和海水中分离的 BVW1<sup>[34]</sup>、GVE1<sup>[34]</sup>、GVE2<sup>[41]</sup> 和 D6E<sup>[42]</sup>, 其宿主分别为芽孢杆菌属 (*Bacillus*: BVW1) 和地芽孢杆菌属 (*Geobacillus*: GVE1、GVE2、D6E)。从深海烟囱环境中分离的 TPV1<sup>[33]</sup> (宿主: *Thermococcus* 属)、MPV1<sup>[43]</sup> (宿主: *Marinitoga* 属) 以及 NrS-1<sup>[38]</sup>

(宿主: *Nitratiruptor* 属) 进一步扩展了热液病毒的多样性。近年来, 多株感染嗜热厌氧菌的温和病毒也被鉴定, 包括 vB\_Rhks\_P1<sup>[44]</sup> (宿主: *Rhodovulum* 属)、MCV1/2<sup>[45]</sup> (宿主: *Marinitoga* 属)、PVJ1<sup>[37]</sup> (宿主: *Psychrobacillus* 属) 以及 SNW-1<sup>[46]</sup> (宿主: *Sulfurimonas* 属)。此外, 来自深海烟囱的 AvPV1 为多形性病毒<sup>[39]</sup>, 宿主为古菌 *Archaeoglobus* 属。值得注意的是, 2025 年 Santini 等<sup>[47]</sup> 报道的 *Pacmanvirus lostcity* 是首株从热液生态系统中分离的真核病毒, 具有高达 395.71 kb 的基因组, 呈二十面体对称结构, 宿主为 *Acanthamoeba castellanii* (表 1)。

宏基因组学研究表明, 热液病毒多样性表现出显著的“未知性”特征: 对多类热液样本中重建的大量病毒基因组<sup>[25,26]</sup> 的分析显示绝大多数热液病毒尚无法归入现有分类体系; 在可分类的病毒中, 有尾病毒纲 (*Caudoviricetes*) 是热液环境中最主要的双链 DNA (dsDNA) 病毒类群<sup>[25,26]</sup>。目前, 尽管基于宏基因组和宏病毒组的热液病毒研究已有一定积累, 但多数仍处于初级阶段。如表 2 所示, 迄今仅有十余项研究报道了热液环境中的病毒群落, 样品类型包括流体、沉积物、烟囱内部流体、热液羽流、

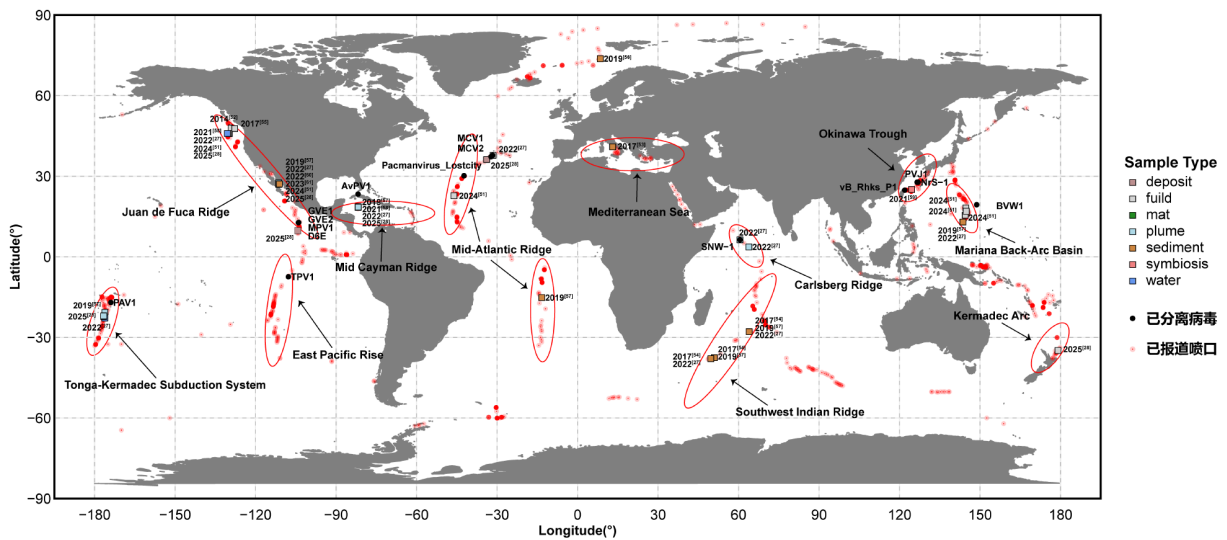


图 1 海洋热液生态系统病毒分离培养及组学研究的地理位置

黑色圆点表示从热液生态系统中分离的病毒; 正方形代表热液病毒的宏组学分析报道, 不同的颜色代表不同的样本类型, 数字代表参考文献年份, 中括号上标为参考文献编号, 与下文表 2 对应; 红色椭圆圈与弥散散点分别代表目前已知的主要海洋热液区与热液喷口(数据来源于 MARHYS Database 3.0<sup>[9]</sup>)。

Figure 1 Geographic distribution of viral isolation, cultivation, and omics studies in marine hydrothermal ecosystems

Black circles indicate viruses isolated from hydrothermal ecosystems. Squares represent omics analyses of hydrothermal viruses, with different colors denoting different sample types. The numbers denote the publication years, and the bracketed superscripts refer to the corresponding references. Red ellipses and diffuse scatter points mark the currently known major marine hydrothermal fields and vent sites (data source: MARHYS Database 3.0<sup>[9]</sup>).

表 1 已分离培养的海洋热液生态系统病毒  
Table 1 Isolated and cultured viruses from marine hydrothermal ecosystems

年份	名称	生存类型	基因组(kb)	稳定期病毒颗粒数 (VLPs/mL)	病毒颗粒尺寸(nm)	分离区域	水深(m)	分离环境	形态	宿主	宿主培养温度(°C)
2003	PAV1	温和性	18.1(线性)	1.6×10 <sup>6</sup>	头部:120×80 尾部:15	North Fiji Basin	2 000	烟囱	柠檬形	<i>Pyrococcus abyssi</i> GE23 <sup>A</sup>	85
2006	BVW1	烈性	~18(线性)	NA	头部:70 尾部:300×15	West Pacific	5 060	沉积物	头尾型	<i>Bacillus</i> sp. W13	65
2006	GVE1	烈性	~41(线性)	NA	头部:130 尾部:180×30	East Pacific Rise	3 083	海水	头尾型	<i>Geobacillus</i> sp. E26323	65
2008	GVE2	烈性	40.86(线性)	NA	NA	East Pacific Rise	3 083	海水	头尾型	<i>Geobacillus</i> sp. E263	65
2010	D6E	烈性	49.34(线性)	NA	头部:60 尾部:60×16 尾丝:60×4	East Pacific Rise	3 083	海水	头尾型	<i>Geobacillus</i> sp. E263	65
2012	TPV1	温和性	21.59(线性)	诱导前:2×10 <sup>8</sup> UV诱导:~10 <sup>11</sup>	头部:140×80 尾部:15	East Pacific Rise	2 700	烟囱	柠檬形	<i>Thermococcus pieurii</i> <sup>A</sup>	80
2013	NrS-1	温和性	37.16(线性)	诱导前:2×10 <sup>7</sup> MMC诱导:~10 <sup>9</sup>	头部:64 尾部:210×10	Iheya North	1 000	烟囱	头尾型	<i>Nitratiraptor</i> sp. SB155-2	55
2015	MPV1	温和性	43.7(线性)	诱导前:1.11×10 <sup>8</sup> MMC诱导:~3×10 <sup>9</sup>	头部:55 尾部:200×10	East Pacific Rise	2 630	烟囱	头尾型	<i>Marinitoga piezophila</i> KA3	65
2016	vB_Rhks_P1	温和性	38.77(线性)	NA	头部:61 尾部:93	Kueishantao Islet	25	海水	头尾型	<i>Rhodovulum</i> sp. P5	NA
2018	MCV1	温和性	53.41(线性)	诱导前:5×10 <sup>7</sup> MMC诱导:~10 <sup>9</sup>	头部:50 尾部:200×10	Mid-Atlantic Ridge	1 700	定植装置	头尾型	<i>Marinitoga camini</i> DV1197	60
2018	MCV2	温和性	50.31(线性)	诱导前:5×10 <sup>7</sup> MMC诱导:~5×10 <sup>9</sup>	头部:60 尾部:230×10	Mid-Atlantic Ridge	840~870	烟囱	头尾型	<i>Marinitoga camini</i> DV1155	65
2022	PVJ1	温和性	53.19(线性)	诱导前:NA MMC诱导:~1.93×10 <sup>11</sup>	头部:60 尾部:120×20 尾丝:20	Okinawa Trough	958	沉积物	头尾型	<i>Psychrobacillus</i> sp. GC2J1	28
2024	SNW-1	温和性	37.1(环状)	NA	NA	Carlsberg Ridge	NA	喷口	头尾型	<i>Sulfurimonas indica</i> NW79	28
2024	AvPV1	温和性	17.98(环状)	NA	53	Mid-Atlantic Ridge	3 500	烟囱	多形性	<i>Archaeoglobus veneficus</i> SNP6 <sup>A</sup>	75
2025	Paemanvirus Lostcity	烈性	395.71(线性)	NA	150~200	Lost City	700~800	烟囱	二十面体对称	<i>Acanthamoeba castellanii</i> <sup>E</sup>	NA

宿主类型: E, 真核微生物; A, 古菌。诱导方法: UV, 紫外线; MMC, 丝裂霉素C。NA: 数据未知。

Host type: E, eukaryotic microorganisms; A, archaea. Induction method: UV, ultraviolet irradiation; MMC, mitomycin C. NA: data not available.

表2 基于宏基因组与宏转录组的海洋热液生态系统中的病毒研究报告

Table 2 Metagenomic- and metatranscriptomic-based studies of viruses in marine hydrothermal ecosystems

时间	组学类型	病毒鉴定方法	样本量	样品类型	病毒数量	病毒丰度	水深(m)	主要病毒(纲)	地理位置
2024 <sup>[48]</sup>	MT	LucaProt	71	流体、海水、沉积物、羽流	98 <sup>a</sup>	NA	1 500-4 869	NA	Axial Seamount, JdFR; Main Endeavour Field, JdFR; Von Damm, MCR; Piccard Beebe, MCR; Guaymas Basin, EPR; Northern Mariana Trough, MBAB Main Endeavour Field, JdFR Zannone hydrothermal field, MS
2014 <sup>[49]</sup>	MG	BLAST	1	流体	NA	NA	2 198	NA	Lost City, MAR; Longqi, SWIR
2017 <sup>[50]</sup>	MG	tBLAST	2	微生物席、沉积物	NA	(0.42±0.03)×10 <sup>9</sup> VLP/g (微生物席)、 (2.11±0.23)×10 <sup>9</sup> VLP/g (沉积物)	130	Caudoviricetes	Eastern flank JdFR Loki's Castle, MAR
2017 <sup>[51]</sup>	MV	BLASTn、BLASTx	3	沉积物	20 499 <sup>a</sup>	NA	2 219-2 958	NA	Lost City, MAR; Longqi, SWIR
2017 <sup>[52]</sup>	MG	VirSorter	2	流体	304 <sup>b</sup>	(9±7)×10 <sup>4</sup> VLP/mL	2 650	Caudoviricetes	Eastern flank JdFR
2019 <sup>[53]</sup>	MG	BLASTp、MAFFT、LINSI	3	沉积物	23 <sup>c</sup>	NA	3 236-3 283	NA	Loki's Castle, MAR
2019 <sup>[54]</sup>	MG	BLASTn	10	羽流、流体、沉积物	NA	NA	800-4 869	Caudoviricetes, Megaviricetes, Malgrandaviricetes	Lau Basin, TKSS; Guaymas Basin, EPR; Axial Seamount, JdFR; Southern Mariana Trough, MBAB; Von Damm, MCR; Piccard Beebe, MCR; Menez Gwen, MAR; Lost City, MAR; Longqi, SWIR
2021 <sup>[55]</sup>	MG	VirFinder	31	流体、羽流、海水	NA	NA	1 200-4 988	Caudoviricetes, Tokiviricetes	Axial Seamount, JdFR; Piccard Beebe, MCR; Von Damm, MCR
2021 <sup>[56]</sup>	MG	VirSorter、PHASSTER、Prophage Hunter	3	海绵	191 <sup>c</sup>	NA	1 736-1 973	Caudoviricetes, Mounviricetes	Swan site, TK; Crane site, TH. Both in SOT
2022 <sup>[25]</sup>	MG	VirSorter	34	羽流、海水、流体、沉积物	8 847 <sup>a</sup> 、 4 662 <sup>d</sup>	NA	800-4 869	Caudoviricetes, Malgrandaviricetes	Wocan, CR; Tianxiu, CR; Guaymas Basin, EPR; Axial Seamount, JdFR; Lau Basin, TKSS; Southern Mariana Trough, MBAB; MCR; Longqi, SWIR; Menez Gwen, MAR
2022 <sup>[57]</sup>	MG	VIBRANT	1	沉积物	6 756 <sup>a</sup>	NA	2 000	NA	Guaymas Basin, EPR
2023 <sup>[58]</sup>	MG	VirSorter2、VIBRANT	20	微生物席、海水	47 <sup>c</sup>	NA	1 302-2 005	Caudoviricetes	Guaymas Basin, EPR
2025 <sup>[26]</sup>	MG	VIBRANT	52	流体、羽流、矿床	49 962 <sup>#</sup> (63 826 <sup>b</sup> 、 5708 <sup>c</sup> )、 48 878 <sup>d</sup>	NA	800-4 950	Caudoviricetes, Megaviricetes	Guaymas Basin, EPR; Piccard Beebe, MCR; Von Damm, MCR; Lau Basin, TKSS; Axial Seamount, JdFR; Brothers Volcano, KA; Lucky Strike hydrothermal field, MAR

序列单元:a, 病毒重叠群序列, vContig;b, 病毒支架序列, vScaffold;c, 病毒宏基因组组装单元, vMAG;d, 病毒操作分类单元, vOTU. 组学类型:MG, 宏基因组;MV, 宏病毒组;MT, 宏转录组. 热液区:JdFR, Juan de Fuca Ridge;SWIR, Southwest Indian Ridge;EPR, East Pacific Rise;CR, Carlsberg Ridge;MAR, Mid-Atlantic Ridge;MS, Mediterranean Sea;TKSS, Tonga-Kermadec subduction system;MBAB, Mariana Back-Arc Basin;MCR, Mid Cayman Ridge;SOT, Southern Okinawa Trough;TH, Tarama Knoll;TK, Tarama Hill;KA, Kermadec Arc. 病毒数量组成:#, 该研究病毒总量包含5 708个vMAGs, 这些vMAGs由19 572个vScaffolds/分箱获得, 其余44 254个vScaffolds为独立病毒. NA:未知信息. Sequence units: a. Viral contig (vContig); b. Viral scaffold (vScaffold); c. Viral metagenome-assembled genome (vMAG); d. Viral operational taxonomic unit (vOTU). Omics types: MG, metagenome; MV, virome; MT, metatranscriptome. Hydrothermal regions: JdFR, Juan de Fuca Ridge; SWIR, Southwest Indian Ridge; EPR, East Pacific Rise; CR, Carlsberg Ridge; MAR, Mid-Atlantic Ridge; MS, Mediterranean Sea; TKSS, Tonga-Kermadec subduction system; MBAB, Mariana Back-Arc Basin; MCR, Mid-Cayman Ridge; SOT, Southern Okinawa Trough; TH, Tarama Hill; KA, Kermadec Arc. Viral abundance composition: the total viral dataset in this study includes 5 708 vMAGs, which were binned from 19 572 vScaffolds; an additional 44 254 vScaffolds were identified as independent viral sequences. NA: information not available.

海水、海绵生物体和微生物席。然而,这些研究多集中于少数几个典型热液区域(如Juan de Fuca Ridge、Guaymas Basin、Lau Basin、Mid-Cayman Rise等),样品规模有限,且缺乏对全球多样热液环境类型的系统性比较。特别值得注意的是,基于宏转录组学的热液RNA病毒鉴定研究更为稀少,目前仅见于非针对热液环境的研究(如2024年Hou等<sup>[48]</sup>的全球RNA病毒图谱研究)。因此,当前仍需进一步开展系统性的研究,以全面揭示热液病毒在不同环境类型(如流体、沉积物、羽流及共生动物相关环境)中的多样性。

#### 4 海洋热液生态系统中的病毒生存策略

病毒作为一类依赖宿主细胞进行复制的非细胞实体,其生存与增殖必须通过感染宿主细胞实现。病毒与宿主的互作关系决定了病毒的生存策略,该策略由其生活史策略(烈性或温和)与宿主感染模式共同塑造。烈性病毒通过裂解宿主细胞释放子代颗粒,不仅扩增其种群规模,还加速碳、氮、磷、硫等元素的“病毒分流”(viral shunt)过程,直接重塑微生物群落结构;而温和性病毒则通过溶原策略,在环境波动剧烈或宿主活性受抑制的条件下整合进宿主基因组,从而提高在极端环境中的生存适应性。

在生活史策略方面,Cheng等<sup>[25]</sup>和Langwig等<sup>[26]</sup>的研究均表明,热液生态系统中烈性病毒的种类显著多于温和性病毒。具体而言,Cheng等的研究重建了4 488种烈性病毒和174种温和性病毒,Langwig等的研究重建了47 571种烈性病毒与2 391种温和性病毒。Langwig等的研究结果进一步显示,该分布趋势在中高质量等级(烈性:1 505;温和性:328)与完整质量等级(烈性:109;温和性:4)的病毒基因组中均保持一致。然而,Williamson等<sup>[59]</sup>的实验结果显示,经丝裂霉素C(mitomycin C, MMC)诱导后,热液弥散流中的病毒颗粒数显著增加,且可被诱导的宿主比例以及样本比例均高于背景水体。与此同时,Labonté等<sup>[60]</sup>基于单细胞基因组学研究发现,从热液微生物细胞中检测到的病毒均表现出温和性特征:其病毒序列常包含tRNA基因(典型整合位点)或整合酶/重组酶基因(integrase/recombinase),且单细胞扩增信号(MDA反应曲线)未显示出裂解感染特征(如DNA异常扩增),这与表层海洋中约1/3微生物细胞呈现裂解感染信号的情况形成鲜明对比。

综上,目前对热液病毒以烈性还是温和为主这一关键科学问题仍无定论。

在宿主感染方面,热液病毒表现出显著的宿主偏好性与环境依赖性。它们主要感染生态系统中的关键功能类群,且不同生境的病毒-宿主优势组合存在差异:感染*Campylobacterota*门的病毒在富含还原性热液化合物(如硫化氢、硫、氢气)的沉积物和烟囱体中更丰富,感染*Gammaproteobacteria*纲的病毒则在化学物质浓度较低的羽流环境中更占优势,反映了环境-宿主-病毒的协同互作关系<sup>[26]</sup>。这种分布差异反映了病毒群落对宿主群落的紧密依赖,两者丰度表现出显著正相关性。值得注意的是,热液病毒的宿主范围普遍较窄,超过90%的病毒仅能感染单一宿主类群,这种“专性感染”模式进一步强化了特定病毒群落在热液中的生存优势<sup>[26]</sup>。

此外,基于单细胞与转录组学对热液生态系统病毒的基因表达进行研究,发现部分温和性病毒携带金属抗性基因(如抗碲基因,tellurium resistance),可增强宿主在富金属环境中的适应能力<sup>[60]</sup>。当环境压力(如紫外线或化学胁迫)触发温和性病毒由溶原周期进入裂解周期时,会引发大规模宿主细胞死亡。Rastelli等<sup>[50]</sup>在浅海热液沉积物中的实验也发现了类似的现象:温和性病毒诱导显著降低了样品的化能自养碳固定速率,且导致宿主细胞大量死亡<sup>[50]</sup>。因此,尽管烈性病毒在热液生态系统中占主导地位,但温和性病毒通过溶原整合也在病毒群落生存中发挥着重要作用;并且溶原不仅是一种生存策略,还可能作为调控群落生态功能的“开关”,在环境扰动下迅速改变群落结构。

总体而言,热液病毒通过不同的生活史策略实现群落扩增与长期生存;其生境依赖的特异性宿主感染模式,以及环境胁迫下灵活的溶原-裂解转换机制,共同塑造了其独特的生存策略。这些机制不仅促进了病毒对极端环境的持续适应,也深刻影响了宿主的生理状态与群落结构的环境特异性。

#### 5 海洋热液生态系统中病毒的生态功能

在以化能自养为主导能量来源的热液生态系统中,病毒通过与宿主微生物的复杂互作发挥至关重要的生态学功能。它们不仅是重要的微生物群落动态调控因子,也是驱动生物地球化学循环和重塑生态系统能量流动的关键力量(图2)。



图 2 热液生态系统病毒的生态功能

在热液生态系统中,病毒广泛分布于羽流、海水、烟囱体、沉积物、微生物席、岩石及共生体系等多种生境中。它们通过感染热液微生物群落,在生态系统中发挥多重生态功能:一方面,病毒可携带辅助代谢基因或通过溶原途径整合至宿主基因组,促进宿主间的水平基因转移,推动遗传信息交流与功能创新,帮助宿主适应高温、高压、寡营养与缺氧等极端环境;另一方面,病毒通过灵活调控裂解与溶原周期,维持微生物群落的结构与稳定性。同时,病毒通过调节碳、氮、硫等关键元素的生物地球化学循环,参与热液生态系统的物质流动与能量传递过程,成为维系热液生态系统稳态与演化的重要生态驱动力。

Figure 2 Ecological functions of viruses in hydrothermal ecosystems

In hydrothermal ecosystems, viruses are widely distributed across diverse habitats, including hydrothermal plumes, seawater, chimneys, sediments, microbial mats, rocks, and symbiotic systems. By infecting hydrothermal microbial communities, viruses perform multiple ecological functions within the ecosystem. On one hand, they can carry auxiliary metabolic genes or integrate into host genomes through lysogenic pathways, thereby facilitating horizontal gene transfer among hosts, promoting genetic exchange and functional innovation, and helping microorganisms adapt to extreme conditions such as high temperature, high pressure, oligotrophy, and anoxia. On the other hand, viruses regulate the balance between lytic and lysogenic cycles to maintain the structure and stability of microbial communities. Furthermore, by modulating the biogeochemical cycling of key elements such as carbon, nitrogen, and sulfur, viruses participate in the processes of material flow and energy transfer, acting as an essential ecological driver sustaining the stability and evolution of hydrothermal ecosystems.

病毒作为热液微生物群落的主要捕食者和种群调控者,其介导的“病毒分流”过程深刻影响环境中的能量流动和物质循环。Ortmann等<sup>[27]</sup>的开创性研究首次提供了直接证据:在活跃的热液喷口区,VLP的丰度显著高于周围深海海水,这种极高的病毒颗粒丰度暗示热液生态系统中病毒介导的微生物裂解死亡(viral-mediated mortality)比普通海水更加普遍。通过裂解宿主细胞,病毒不仅调控微生物的群落规模和组成,还促进了物质和能量在不同营养环节间的再分配:宿主被裂解后,储存在微生物细胞中的有机碳、氮、磷等元素以溶解性有机质(dissolved organic matter, DOM)的形式释放至环境。该过程绕过传统的食物链,将固定的有机物

供给其他的非宿主微生物利用。此外,当温和性病毒被诱导进入裂解周期时,“病毒分流”效应会显著增强,进而改变热液生态系统的初级生产力与物质循环效率<sup>[50]</sup>。

除调控微生物群落动态外,热液病毒还通过携带AMGs直接干预宿主代谢过程。不同研究对AMGs丰度和功能的报道存在差异:Cheng等<sup>[25]</sup>从热液病毒中鉴定出大量AMGs,涉及碳水化合物、氨基酸、辅因子和维生素代谢,并包括与甲烷、氮、硫代谢相关的功能模块,提示病毒可能通过调控宿主代谢,协助宿主适应羽流中快速变化的化学梯度。值得注意的是,该研究还发现高丰度的tRNA硫醇化修饰基因(如*tusE*),可能通过稳定tRNA结构增强宿主

对高温和酸性环境的耐受性。然而,Langwig等<sup>[26]</sup>研究报道的AMGs数量相对有限,这一差异可能源于样本类型、病毒基因组完整性或分析方法的不同。尽管如此,两项研究均表明AMGs在热液病毒-宿主互动中发挥潜在关键作用<sup>[25,26]</sup>。

AMGs干预的宿主代谢过程主要涉及碳、氮、硫循环。在碳循环方面,由于热液生态系统缺乏光照,碳固定主要依赖化能自养微生物。而病毒基因组中也常见与碳固定相关的AMGs<sup>[49]</sup>,如*rbcL/rbcS*(编码RuBisCO亚基)、*aclAB*(编码ATP柠檬酸裂解酶),以及糖酵解/糖异生途径中的*pgi*(编码葡萄糖-6-磷酸异构酶)和*gapdh*(编码甘油醛-3-磷酸脱氢酶),这些基因可增强CBB循环和rTCA循环效率<sup>[25]</sup>,然而目前尚未在热液病毒基因组中发现直接参与WL途径的AMG。通过促进CO<sub>2</sub>固定与有机碳合成,病毒不仅帮助宿主在高压、缺氧条件下生存,也为自身复制提供代谢优势。在氮循环方面,热液病毒携带*glnA*(编码谷氨酰胺合成酶)、*nirK/nirS*(编码亚硝酸盐还原酶)及*nosZ*(编码一氧化二氮还原酶)等基因<sup>[25]</sup>,可提升宿主在氮源有限或缺氧条件下的氮利用效率;尤其在羽流环境中,病毒携带的氮代谢基因与SUP05类化能自养细菌的代谢途径形成互补,增强反硝化电子传递效率以维持氮循环的稳定性<sup>[61]</sup>。在硫循环方面,热液病毒携带*cysH*(编码硫酸还原酶亚基H)、*cysC*(编码硫酸盐腺苷化酶)、*sat*(编码硫酸酯转移酶)及*dsrA/rdsr*(编码硫代硫酸盐还原酶)等基因,参与硫酸盐还原和硫氧化过程<sup>[62]</sup>。此外,热液病毒携带的*tusE*(编码硫转移蛋白)参与tRNA的2-硫尿苷(s<sup>2</sup>U)修饰,可能提高宿主在高温、酸性和金属富集环境中的蛋白质合成稳定性<sup>[25,26]</sup>,不仅强化了宿主在极端条件下的适应性,也凸显了病毒作为硫代谢基因储库的重要地位。

最后,除了维持宿主种群结构、调控宿主代谢以及影响物质能量循环之外,促进水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)也是热液病毒的重要生态功能。病毒可通过裂解周期介导普遍性转导(transduction)实现基因在宿主间的传播,并通过溶原整合将自身基因组整合进宿主染色体,实现长期共存并赋予宿主新功能<sup>[63]</sup>。特别的是,AMGs本身就是HGT的重要体现和典型产物<sup>[51]</sup>。宏基因组分析显示,热液生态系统富含可移动遗传元件(mobile

genetic elements, MGEs)以及相关功能酶,如:转座酶(transposases)、重组酶、整合酶等。值得注意的是,热液微生物细胞与病毒的宏基因组中携带MGEs的reads比例(微生物细胞:0.31%;病毒:0.25%~0.39%)<sup>[49,64]</sup>显著高于其他环境,比如深海沉积物微生物细胞(0.06%)、海水病毒(0.06%)、淡水病毒(0.15%)<sup>[65-67]</sup>,表明热液环境中的HGT事件频发。同时,热液微生物细胞宏基因组中包含的温和性病毒reads比例(4%)比大部分环境(冰川:3.78%;北大西洋表层海水:2.68%;人类口腔:1.65%;鱼类肠道:0.89%;盐田:0.68%;咸水湖:0.61%)更高<sup>[49]</sup>,表明热液生态系统中的温和病毒丰度及活跃程度较高。这些温和病毒可能通过推动环境内的基因流动,从而提升热液微生物适应多变环境的能力<sup>[49]</sup>。

综上所述,热液病毒通过裂解与溶原策略动态调控微生物群落,作为“病毒分流器”促进物质与能量的再分配,并通过AMGs直接介入碳、氮、硫循环;其介导的水平基因转移在病毒-宿主间构建了高效的基因交流通道(图2)。由此可见,病毒不仅是深海热液系统中活跃的生态参与者,更是维持该极端生态系统稳定与演化的关键因子,而非单纯的寄生者。

## 6 未来研究展望

在病毒学研究中,培养技术是揭示病毒生物学特性及其与宿主互作机制的基础,因为病毒必须依赖宿主细胞的代谢与复制系统才能完成其生命周期,若无法建立稳定的宿主培养体系,病毒的分离、增殖与功能验证均无法开展。与浅海或陆地环境相比,深海热液具有缺氧、高温(局部可达400℃)、高压以及高浓度的硫化物和金属离子等极端而复杂的物理化学条件<sup>[68]</sup>,而实验室难以复现这些极端的生态环境,极大地限制了病毒颗粒与宿主菌株细胞的获取;即便成功获取,转运过程中压力与温度的骤变也容易破坏病毒颗粒和宿主细胞的活性,从而影响后续研究。长期以来,研究者能够从深海热液环境中成功分离培养的病毒及微生物宿主种类非常有限<sup>[32,37,69]</sup>。近年来,随着高压培养技术的快速发展,研究者逐步突破了深海微生物培养的技术瓶颈。例如,高温高压培养装置可在实验室中部分重建深海热液环境条件,从而显著提高极端微生物的存活率与繁殖率<sup>[70]</sup>,为未来分离更多热液宿主及其伴生

病毒奠定了基础,有望进一步填补对热液病毒生命特征认知的空白。

目前,宏组学分析已成为解析热液病毒群落结构、生态功能与物种演化关系的重要手段,极大地拓展对热液病毒的认知。得益于高通量测序与生物信息学工具的发展,研究者无需依赖传统培养方法,即可直接从环境样品中解析病毒的遗传组成。目前,宏基因组学研究不仅从热液生态系统中揭示了大量新颖的病毒基因组<sup>[25,26]</sup>,还发现了其中广泛存在AMGs,为阐明病毒在热液生态系统中对关键元素循环的潜在作用提供了重要证据。然而,当前基于宏基因组学和宏病毒组的病毒基因功能推断仍面临显著挑战:多数病毒基因与蛋白质的功能仍然无法被有效注释,导致对热液病毒功能图谱的认知仍然有限。近年来,人工智能(artificial intelligence, AI)的快速发展为热液病毒研究开辟了新的路径。蛋白质大语言模型(protein large language models, pLLMs),如ESM、ProtBERT等,在功能预测和序列生成方面展现出巨大潜力<sup>[71,72]</sup>,能有效进行快速且高精度的基因与蛋白质功能注释,并通过知识整合推动病毒分类体系的更新,加速了从宏基因组数据到功能解释的转化。

我们认为,未来海洋热液生态系统病毒研究的突破需要依赖多学科的深度融合和共同发展。具体而言,进一步发展原位模拟与极端环境(如高温、高压、缺氧)下的培养等实验技术,将为病毒-宿主纯培养体系的构建提供条件,从而推动病毒蛋白质功能验证与病毒-宿主相互作用机制的解析;充分融合生命科学与人工智能等交叉学科方法,将提升热液病毒未知基因功能推断的比例和准确性;宏基因组和宏病毒组与宏转录组、宏蛋白质组及宏代谢组等多组学数据的有机结合,有望系统性地揭示热液病毒的基因表达图谱与调控网络。病毒作为海洋热液系统中最丰富的生物实体和关键的调控因子,不仅驱动微生物群落演替与基因水平转移,还可能通过调控宿主代谢显著影响甲烷、硫化氢、氢气等温室气体或还原性物质的产生与消耗。在全球气候变化的背景下,海洋热液系统作为深海物质循环与能量流动的关键节点,其生态功能正受到多重环境扰动的潜在影响,这些变化可能通过影响宿主微生物的分布、活性与代谢路径,间接重塑病毒的感染模式、裂解效率与辅助代谢调控能力,进而影响热液生态系统内部

碳、氮、硫等元素的循环通量。因此,深入解析热液病毒的基因功能特征与表达响应机制,不仅有助于理解病毒在维持热液生态系统稳定性及其在全球生物地球化学循环中的作用,还能帮助预测极端生态系统在气候变化压力下的韧性与适应潜力,为完善全球元素循环模型、评估深海对气候变化的反馈作用作出重大贡献。

## 参考文献

- [1] Martin W, Baross J, Kelley D, et al. Hydrothermal vents and the origin of life. *Nat Rev Microbiol*, 2008, 6: 805–14.
- [2] Russell MJ, Hall AJ. The emergence of life from iron monosulphide bubbles at a submarine hydrothermal redox and pH front. *J Geol Soc London*, 1997, 154: 377–402.
- [3] Weiss MC, Sousa FL, Mrnjavac N, et al. The physiology and habitat of the last universal common ancestor. *Nat Microbiol*, 2016, 1: 16116.
- [4] Galley AG, Hannington MD, Jonasson IR. Volcanogenic massive sulphide deposits[M]//Goodfellow WD. Mineral deposits of Canada: A synthesis of major deposit-types, district metallogeny, the evolution of geological provinces, and exploration methods. St. John's: Geological Association of Canada, Mineral Deposits Division, 2007: 141–61.
- [5] Hannington MD, De Ronde CEJ, Petersen S. Sea-floor tectonics and submarine hydrothermal systems[M]//Hedenquist JW. Economic geology 100th anniversary volume. Boulder: Society of Economic Geologists, 2005: 111–41.
- [6] Petersen S, Krättschell A, Augustin N, et al. News from the seabed-geological characteristics and resource potential of deep-sea mineral resources. *Mar Policy*, 2016, 70: 175–87.
- [7] Koschinsky A, Garbe-Schönberg D, Sander S, et al. Hydrothermal venting at pressure-temperature conditions above the critical point of seawater, 5°S on the Mid-Atlantic Ridge. *Geology*, 2008, 36: 615.
- [8] German CR, Petersen S, Hannington MD. Hydrothermal exploration of mid-ocean ridges: Where might the largest sulfide deposits be forming? *Chem Geol*, 2016, 420: 114–26.
- [9] Beaulieu SE, Szafranski KM. Interridge global database of active submarine hydrothermal vent fields version 3.4. PANGAEA, 2020, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.917894>.
- [10] Dubilier N, Bergin C, Lott C. Symbiotic diversity in

- marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nat Rev Microbiol*, 2008, 6: 725–40.
- [11] Sogin EM, Leisch N, Dubilier N. Chemosynthetic symbioses. *Curr Biol*, 2020, 30: R1137–42.
- [12] Connell L, Barrett A, Templeton A, et al. Fungal diversity associated with an active deep sea volcano: Vailulu'u seamount, Samoa. *Geomicrobiol J*, 2009, 26: 597–605.
- [13] Reysenbach A, Shock E. Merging genomes with geochemistry in hydrothermal ecosystems. *Science*, 2002, 296: 1077–82.
- [14] Hilário A, Capa M, Dahlgren TG, et al. New perspectives on the ecology and evolution of siboglinid tubeworms. *PLoS One*, 2011, 6: e16309.
- [15] Minic Z, Thongbam PD. The biological deep sea hydrothermal vent as a model to study carbon dioxide capturing enzymes. *Mar Drugs*, 2011, 9: 719–38.
- [16] Beatty JT, Overmann J, Lince MT, et al. An obligately photosynthetic bacterial anaerobe from a deep-sea hydrothermal vent. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2005, 102: 9306–10.
- [17] Jeanthon C, L'Haridon S, Reysenbach AL, et al. *Methanococcus infernus* sp. nov., a novel hyperthermophilic lithotrophic methanogen isolated from a deep-sea hydrothermal vent. *Int J Syst Bacteriol*, 1998, 48: 913–9.
- [18] Wankel SD, Adams MM, Johnston DT, et al. Anaerobic methane oxidation in metalliferous hydrothermal sediments: influence on carbon flux and decoupling from sulfate reduction. *Environ Microbiol*, 2012, 14: 2726–40.
- [19] Stokke R, Reeves EP, Dahle H, et al. Tailoring hydrothermal vent biodiversity toward improved biodiscovery using a novel *in situ* enrichment strategy. *Front Microbiol*, 2020, 11: 249.
- [20] Yamamoto M, Takai K. Sulfur metabolisms in epsilon- and gamma-*Proteobacteria* in deep-sea hydrothermal fields. *Front Microbiol*, 2011, 2: 192.
- [21] Teske A, Brinkhoff T, Muyzer G, et al. Diversity of thiosulfate-oxidizing bacteria from marine sediments and hydrothermal vents. *Appl Environ Microbiol*, 2000, 66: 3125–33.
- [22] Slobodkin AI, Slobodkina GB. Diversity of sulfur-disproportionating microorganisms. *Microbiology*, 2019, 88: 509–22.
- [23] Zeng X, Alain K, Shao Z. Microorganisms from deep-sea hydrothermal vents. *Mar Life Sci Technol*, 2021, 3: 204–30.
- [24] Dodd M S, Papineau D, Grenne T, et al. Evidence for early life in Earth's oldest hydrothermal vent precipitates. *Nature*, 2017, 543: 60–4.
- [25] Cheng R, Li X, Jiang L, et al. Virus diversity and interactions with hosts in deep-sea hydrothermal vents. *Microbiome*, 2022, 10: 235.
- [26] Langwig MV, Koester F, Martin C, et al. Endemism shapes viral ecology and evolution in globally distributed hydrothermal vent ecosystems. *Nat Commun*, 2025, 16: 4076.
- [27] Ortmann AC, Suttle CA. High abundances of viruses in a deep-sea hydrothermal vent system indicates viral mediated microbial mortality. *Deep-Sea Res PT I*, 2005, 52: 1515–27.
- [28] Yoshida-Takashima Y, Nunoura T, Kazama H, et al. Spatial distribution of viruses associated with planktonic and attached microbial communities in hydrothermal environments. *Appl Environ Microbiol*, 2012, 78: 1311–20.
- [29] Dick GJ, Tebo BM. Microbial diversity and biogeochemistry of the Guaymas Basin deep-sea hydrothermal plume. *Environ Microbiol*, 2010, 12: 1334–47.
- [30] Manini E, Luna GM, Corinaldesi C, et al. Prokaryote diversity and virus abundance in shallow hydrothermal vents of the Mediterranean Sea (Panarea Island) and the Pacific Ocean (north Sulawesi-Indonesia). *Microb Ecol*, 2008, 55: 626–39.
- [31] Baquero DP, Contursi P, Piochi M, et al. New virus isolates from Italian hydrothermal environments underscore the biogeographic pattern in archaeal virus communities. *ISME J*, 2020, 14: 1821–33.
- [32] Geslin C, Le Romancer M, Gaillard M, et al. Observation of virus-like particles in high temperature enrichment cultures from deep-sea hydrothermal vents. *Res Microbiol*, 2003, 154: 303–7.
- [33] Gorlas A, Koonin EV, Biennu N, et al. TPV1, the first virus isolated from the hyperthermophilic genus *Thermococcus*. *Environ Microbiol*, 2012, 14: 503–16.
- [34] Liu B, Wu S, Song Q, et al. Two novel bacteriophages of thermophilic bacteria isolated from deep-sea hydrothermal fields. *Curr Microbiol*, 2006, 53: 163–6.
- [35] Millard AD, Hands-Portman I, Zwirgmaier K. Morphotypes of virus-like particles in two hydrothermal vent fields on the East Scotia Ridge, Antarctica. *Bacteriophage*, 2014, 4: e28732.
- [36] Thiroux S, Dupont S, Nesbø CL, et al. The first head-tailed virus, MFTV1, infecting hyperthermophilic methanogenic deep-sea archaea. *Environ Microbiol*, 2021, 23: 3614–26.
- [37] Liu W, Zheng X, Dai X, et al. Isolation and characterization of the first temperate virus infecting *Psychrobacillus* from marine sediments. *Viruses*, 2022,

- 14: 108.
- [38] Yoshida-Takashima Y, Takaki Y, Shimamura S, et al. Genome sequence of a novel deep-sea vent epsilon-proteobacterial phage provides new insight into the co-evolution of *Epsilonproteobacteria* and their phages. *Extremophiles*, 2013, 17: 405–19.
- [39] Baquero DP, Bignon EA, Krupovic M. Pleomorphic viruses establish stable relationship with marine hyperthermophilic archaea. *ISME J*, 2024, 18: wrac008.
- [40] Geslin C, Le Romancer M, Erauso G, et al. PAV1, the first virus-like particle isolated from a hyperthermophilic archaeote, “*Pyrococcus abyssi*”. *J Bacteriol*, 2003, 185: 3888–94.
- [41] Liu B, Zhang X. Deep-sea thermophilic *Geobacillus* bacteriophage GVE2 transcriptional profile and proteomic characterization of virions. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2008, 80: 697–707.
- [42] Wang Y, Zhang X. Genome analysis of deep-sea thermophilic phage D6E. *Appl Environ Microbiol*, 2010, 76: 7861–6.
- [43] Lossouarn J, Nesbø CL, Mercier C, et al. ‘Ménage à trois’: a selfish genetic element uses a virus to propagate within *Thermotogales*. *Environ Microbiol*, 2015, 17: 3278–88.
- [44] Lin D, Tang K, Han Y, et al. Genome sequence of an inducible phage in *Rhodovulum* sp. P5 isolated from the shallow-sea hydrothermal system. *Mar Genomics*, 2016, 30: 93–5.
- [45] Mercier C, Lossouarn J, Nesbø CL, 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: 577–87.
- [46] Li X, Cheng R, Zhang C, et al. Genomic characterization of SNW-1, a novel prophage of the deep-sea vent chemolithoautotroph *Sulfurimonas indica* NW79. *Genet Mol Biol*, 2024, 47: e20230355.
- [47] Santini S, Lartigue A, Alempic JM, et al. Pacmanvirus isolated from the Lost City hydrothermal field extends the concept of transpoviron beyond the family *Mimiviridae*. *ISME J*, 2025, 19: wraf002.
- [48] Hou X, He Y, Fang P, et al. Using artificial intelligence to document the hidden RNA virosphere. *Cell*, 2024, 187: 6929–42.e16.
- [49] Anderson RE, Sogin ML, Baross JA. Evolutionary strategies of viruses, bacteria and archaea in hydrothermal vent ecosystems revealed through metagenomics. *PLoS One*, 2014, 9: e109696.
- [50] Rastelli E, Corinaldesi C, Dell’Anno A, et al. High potential for temperate viruses to drive carbon cycling in chemoautotrophy - dominated shallow - water hydrothermal vents. *Environ Microbiol*, 2017, 19: 4432–46.
- [51] He T, Li H, Zhang X. Deep-sea hydrothermal vent viruses compensate for microbial metabolism in virus-host interactions. *mBio*, 2017, 8: e00893–17.
- [52] Nigro OD, Jungbluth SP, Lin HT, et al. Viruses in the oceanic basement. *mBio*, 2017, 8: e02129–16.
- [53] Bäckström D, Yutin N, Jørgensen SL, et al. Virus genomes from deep sea sediments expand the ocean megavirome and support independent origins of viral gigantism. *mBio*, 2019, 10: e02497–18.
- [54] Castelán-Sánchez HG, López-Rosas I, García-Suastegui WA, et al. Extremophile deep-sea viral communities from hydrothermal vents: Structural and functional analysis. *Mar Genomics*, 2019, 46: 16–28.
- [55] Thomas E, Anderson RE, Li V, et al. Diverse viruses in deep-sea hydrothermal vent fluids have restricted dispersal across ocean basins. *mSystems*, 2021, 6: e0006821.
- [56] Zhou K, Qian PY, Zhang T, et al. Unique phage-bacterium interplay in sponge holobionts from the southern Okinawa Trough hydrothermal vent. *Environ Microbiol Rep*, 2021, 13: 675–83.
- [57] Rambo IM, Langwig MV, Leão P, et al. Genomes of six viruses that infect Asgard archaea from deep-sea sediments. *Nat Microbiol*, 2022, 7: 953–61.
- [58] Hwang Y, Roux S, Coclet C, et al. Viruses interact with hosts that span distantly related microbial domains in dense hydrothermal mats. *Nat Microbiol*, 2023, 8: 946–57.
- [59] Williamson SJ, Cary SC, Williamson KE, et al. Lysogenic virus-host interactions predominate at deep-sea diffuse-flow hydrothermal vents. *ISME J*, 2008, 2: 1112–21.
- [60] Labonté J, Pachiadaki M, Fergusson E, et al. Single cell genomics-based analysis of gene content and expression of prophages in a diffuse-flow deep-sea hydrothermal system. *Front Microbiol*, 2019, 10: 1262.
- [61] Ahlgren N, Fuchsman C, Roca G, et al. Discovery of several novel, widespread, and ecologically distinct marine *Thaumarchaeota* viruses that encode amoC nitrification genes. *ISME J*, 2019, 13: 618–31.
- [62] Anantharaman K, Duhaime MB, Breier JA, et al. Sulfur oxidation genes in diverse deep-sea viruses. *Science*, 2014, 344: 757–60.
- [63] Lossouarn J, Dupont S, Gorlas A, et al. An abyssal mobilome: viruses, plasmids and vesicles from deep-sea hydrothermal vents. *Res Microbiol*, 2015, 166: 742–52.

- [64] Anderson R, Brazelton W, Baross J. Using CRISPRs as a metagenomic tool to identify microbial hosts of a diffuse flow hydrothermal vent viral assemblage. *FEMS Microbiol Ecol*, 2011, 77: 120–33.
- [65] Rosario K, Nilsson C, Lim YW, et al. Metagenomic analysis of viruses in reclaimed water. *Environ Microbiol*, 2009, 11: 2806–20.
- [66] Angly FE, Felts B, Breitbart M, et al. The marine viromes of four oceanic regions. *PLoS Biol*, 2006, 4: e368.
- [67] Swan BK, Ehrhardt CJ, Reifel KM, et al. Archaeal and bacterial communities respond differently to environmental gradients in anoxic sediments of a California hypersaline lake, the Salton sea. *Appl Environ Microbiol*, 2010, 76: 757–68.
- [68] Georgieva MN, Little CTS, Maslennikov VV, et al. The history of life at hydrothermal vents. *Earth-Sci Rev*, 2021, 217: 103602.
- [69] Geslin C, Romancer ML, Gaillard M, et al. Diversité virale associée aux écosystèmes hydrothermaux océaniques profonds et aux sources chaudes terrestres. *Virologie*, 2005, 9: 357–66.
- [70] Xiao X, Wang J, Ding K. MEER: Extraordinary flourishing ecosystem in the deepest ocean. *Cell*, 2025, 188: 1175–7.
- [71] Hayes T, Rao R, Akin H, et al. Simulating 500 million years of evolution with a language model. *Science*, 2025, 387: 850–8.
- [72] Brandes N, Ofer D, Peleg Y, et al. ProteinBERT: a universal deep-learning model of protein sequence and function. *Bioinformatics*, 2022, 38: 2102–10.