

土壤病毒研究进展及主要生态功能解析

孙岩¹, 王光华², 李彦生², 王新珍³, 向文胜^{4*}

1 东北农业大学 资源与环境学院, 黑龙江 哈尔滨

2 中国科学院东北地理与农业生态研究所, 中国科学院黑土区农业生态重点实验室, 黑龙江 哈尔滨

3 中国科学院遗传与发育生物学研究所, 农业资源研究中心, 河北 石家庄

4 东北农业大学 植物保护学院, 黑龙江 哈尔滨

孙岩, 王光华, 李彦生, 王新珍, 向文胜. 土壤病毒研究进展及主要生态功能解析[J]. 微生物学报, 2025, 65(7): 2771-2784.

SUN Yan, WANG Guanghua, LI Yansheng, WANG Xinzheng, XIANG Wensheng. Research progress and main ecological functions of soil viruses[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(7): 2771-2784.

摘要: 病毒是地球上数量最多的生物实体, 广泛存在于各种生态系统中, 在调控微生物群落组成、影响微生物进化、参与元素生物地球化学循环以及影响动植物病害等方面都发挥了重要的作用。土壤是病毒的重要储存库, 但与海洋等水生生态系统相比, 由于受到土壤异质性、土壤胶体的吸附作用及研究和分析方法的限制, 土壤病毒研究相对滞后。近年来, 分子生物学技术的快速发展及生态学理论的逐渐完善促进了土壤病毒研究的进展, 病毒在土壤生态系统中所发挥的功能逐渐被关注。本文整体上对土壤病毒研究现状及进展进行了综述, 主要包括土壤病毒的种类、土壤病毒研究方法及其在土壤中发挥的主要生态功能。在此基础上, 本文进一步对土壤病毒未来发展趋势及重点研究方向进行了展望。本综述可加深人们对土壤病毒的深入了解, 并为土壤病毒的相关研究提供科学参考。

关键词: 土壤; 病毒多样性; 宏病毒组学; 生态功能

资助项目: 国家自然科学基金(42107144); 黑龙江省自然科学基金(LH2022D002); 黑龙江省博士后基金(LBH-Z21113)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42107144), the Natural Science Foundation of Heilongjiang Province (LH2022D002), and the Heilongjiang Postdoctoral Fund (LBH-Z21113).

*Corresponding author. E-mail: xiangwensheng@neau.edu.cn

Received: 2024-12-06; Accepted: 2025-03-12; Published online: 2025-04-15

Research progress and main ecological functions of soil viruses

SUN Yan¹, WANG Guanghua², LI Yansheng², WANG Xinzheng³, XIANG Wensheng^{4*}

1 School of Resources and Environment, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China

2 Key Laboratory of Mollisols Agroecology, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Harbin, Heilongjiang, China

3 Center for Agricultural Resources Research, Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Shijiazhuang, Hebei, China

4 College of Plant Protection, Northeast Agricultural University, Harbin, Heilongjiang, China

Abstract: Viruses are the most abundant biological entities on Earth and widely exist in various ecosystems. They play a role in regulating microbial community composition, influencing microbial evolution, participating in element biogeochemical cycles, and even causing plant and animal diseases. Soil is an important reservoir of viruses. Due to the limitations of soil heterogeneity, adsorption of soil colloids, and lack of research and analysis methods, the research on soil viruses lags far behind that on viruses in marine or other aquatic ecosystems. In recent years, the rapid development of molecular biology and the gradual improvement of ecological theory have promoted the research on soil viruses, researchers gradually paid attention to the function of viruses in soil ecosystem. In this paper, we summarized the research status and progress of soil viruses in terms of the types, research methods, and ecological functions. On this basis, the future development trends and key research directions of soil viruses were prospected in this paper. This review can deepen people's understanding of soil viruses and provide scientific reference for the research on soil viruses.

Keywords: soil; virus diversity; viromics; ecological functions

病毒个体微小, 结构简单, 主要由蛋白质外壳和核酸物质两部分组成, 无细胞结构, 必须依赖宿主才能复制繁殖。病毒是地球上数量最多的生物实体。据估算, 目前全球病毒数量约为 4.8×10^{31} 个, 广泛存在于海洋、河流、湖泊、两极冰川、永久冻土等各种生态环境中^[1-6]。早在 1989 年, Bergh 等^[7]研究发现海洋环境中存在大量病毒, 随后大量研究对海洋病毒的群落组成、多样性和生态功能进行了报道^[8-9]。相关研究报道海洋中病毒的数量为 $10^5 - 10^7$ VLP (virus-like particles)/mL^[10-11]。相比之下, 土壤环境中病毒丰度较高, 病毒数量约为 $10^7 - 10^{10}$ VLP/g 干土^[12-13]。相比之下, 土壤病

毒生态学发展相对缓慢^[14-16], 究其原因土壤是由固体、液体和气相组成的非均匀系统, 其比例和特定成分在空间和时间上都有很大变化; 通常固体只占土壤体积的一半左右, 剩余的体积由孔隙空间组成, 这些孔隙空间可以被液体、气体或两者的混合物填充^[13]。因此, 土壤具有独特的微观异质性。此外, 土壤湿度、pH 等生物和非生物的土地因子均会对土壤微生物群落结构和微生物活动产生影响^[17-18], 进而对土壤病毒产生影响。因此, 由于受到土壤异质性及土壤胶体的吸附作用等的限制, 土壤病毒研究相对滞后。

近年来, 随着现代分子生物学技术的快速

发展,病毒在土壤生态系统中所发挥的功能逐渐被重视,土壤病毒受到更多科研人员的关注。然而,由于土壤环境的复杂性和技术的不完善,大部分研究属于描述性的,缺乏对土壤病毒及其宿主群落共同模式机制的阐述,以及土壤病毒在土壤中发挥生态作用的有力证据。基于当前土壤病毒的研究现状,本文将从土壤病毒种类、研究方法及生态功能等方面对土壤病毒的研究进展进行综述。

1 土壤病毒种类

1.1 双链 DNA 病毒

土壤中的病毒主要以噬菌体为主,噬菌体携带的遗传物质主要为双链 DNA (double-stranded DNA, dsDNA)、单链 DNA (single-stranded DNA, ssDNA)及 RNA。研究表明,土壤中噬菌体主要以携带 dsDNA 的噬菌体为主^[13,19]。双链 DNA 病毒大小不一,基因组大小范围从几千碱基到几兆碱基^[20]。其中,比较典型的基因组较大的噬菌体是 Raoult 等^[21]在阿米巴变形虫体内发现的咪咪病毒(Mimivirus),其衣壳直径大约为 400 nm,与支原体大小相当;咪咪病毒基因组是线性的双链 DNA 分子,长度为 1 181 404 个碱基对。Jansson 等^[20]通过对 IMG/VR v3 数据库中土壤双链 DNA 病毒序列进行研究,发现大于 1/3 的病毒序列无法进行分类,余下可分类的土壤 DNA 病毒可归为 6 个病毒科,包括自复制短尾噬菌体科(Autographiviridae)、代列尔噬菌体科(Herelleviridae)、肌尾噬菌体科(Myoviridae)、短尾噬菌体科(Podoviridae)、长尾噬菌体科(Siphoviridae)和复层病毒科(Tectiviridae);这些双链 DNA 病毒形态和大小各异;其中,有尾噬菌体数量最多且可侵染多种细菌。此外,有些双链 DNA 病毒除可侵染细菌外,还可侵染古菌及真核生物。因此,生物界的三域包括细菌域(Bacteria)、古菌域(Archaea)及真核生物域

(Eukarya)都是土壤双链 DNA 病毒的潜在宿主。

1.2 单链 DNA 病毒

与双链 DNA 病毒相比,目前对土壤中单链 DNA 病毒的了解非常有限,主要原因是 DNA 测序最初是针对双链 DNA 进行的优化,其将单链 DNA 病毒排除在外^[21]。此外,对土壤 DNA 病毒严格的分类标准也将较小的单链 DNA 病毒排除在外。研究方法的不同也会对单链 DNA 病毒的丰度产生影响,如采用多重置换扩增(multiple displacement amplification, MDA)技术扩增病毒遗传物质时,得到的结果中单链 DNA 病毒丰度较高^[22]。Han 等^[23]对中国 6 个典型农田土壤病毒多样性进行研究,发现这些土壤中的病毒主要以单链 DNA 病毒为主。Jin 等^[24]通过对中国广西和海南红树林土壤病毒多样性研究发现,单链 DNA 病毒较丰富。Trubl 等^[25]采用其他方法研究解冻的永久冻土中的病毒时,发现单链 DNA 病毒只占 4%。上述研究结果的差异主要是由研究方法的不同引起的。因此,需要多种定量方法相结合,对土壤中双链 DNA 和单链 DNA 病毒的相对丰度进行评估。

尽管单链 DNA 病毒丰度较低,但众多研究表明土壤中常见的单链 DNA 病毒属于微小病毒科(Microviridae)、环状病毒科(Circoviridae)和双生病毒科(Genomoviridae)^[22-23,25-27]。与双链 DNA 病毒类似,单链 DNA 病毒也可侵染来自三域的宿主^[20]。土壤中的部分单链 DNA 病毒属于病原体,这些病毒可引起番茄、玉米、甘蔗和蚕豆的病害^[18]。有研究发现,部分侵染真核生物的单链 DNA 病毒是非常稳定的病原体,如双生病毒(Geminiviruses)和矮缩病毒(Nanoviruses),这 2 种病毒可侵染重要的经济作物引起严重的病害,从而使农业生产力下降^[28]。因此,在今后的研究中需要更多地关注单链 DNA 病毒,以便了解其在土壤中的多样性及生态功能。

1.3 RNA 病毒

与 DNA 病毒相比,人们对土壤 RNA 病毒

的多样性及其在生态系统中的作用了解相对较少。然而,随着宏转录组测序技术的出现,大量未被发现的 RNA 病毒进入人们的视野^[29-31]。Starr 等^[32]采集美国加利福尼亚州一年生草地土壤样本,通过对病毒宏转录组数据进行研究,发现 RNA 病毒多样性较高,数量丰富且较活跃,研究人员根据构建的病毒系统发育树,发现大部分 RNA 病毒属于裸露 RNA 病毒科(Narnaviridae)或光滑病毒科(Leviviridae),其中前者主要侵染真菌,后者主要侵染变形菌门(*Proteobacteria*)细菌。此外,通过研究还发现土壤中 RNA 病毒的复制会导致宿主细胞死亡,且这一过程会对土壤碳循环产生影响^[32]。Wu 等^[33]利用多组学技术(包括宏基因组、宏转录组及宏蛋白组)研究草地土壤 DNA 病毒和 RNA 病毒及其对极端土壤湿度的响应,发现美国堪萨斯州 Konza 试验站的草地土壤中 RNA 病毒丰度较高,丰度最高的为呼肠孤病毒科(Reoviridae),其中光滑病毒科病毒多样性较高且在潮湿土壤中数量丰富;并且土壤湿度的极端变化对土壤 DNA 和 RNA 病毒的组成、活性及潜在功能方面均有较大的影响。目前在 RNA 病毒探索方面,研究人员除运用了测序技术外,人工智能(artificial intelligence)技术也在此领域得到了成功的运用。Hou 等^[34]基于研究团队开发的深度学习算法“LucaProt”,对收集到的全球多种生态类型的 10 487 个环境样本宏转录组数据进行挖掘,发现存在高度多样性的 RNA 病毒。

2 土壤病毒研究方法

2.1 土壤病毒形态与丰度观测

近年来,对于病毒的形态学特征研究,研究人员主要通过透射电子显微镜(transmission electron microscope, TEM)进行观测。与此同时,通过荧光电子显微镜(epifluorescence microscopy, EFM)研究病毒的丰度。Williamson 等^[19]采用 EFM 和 TEM 方法对美国东部特拉华州 6 个土壤

样本(包括农田土壤和森林土壤)的丰度及多样性进行了研究,发现森林土壤的病毒数量平均为 $1.31 \times 10^9 - 4.17 \times 10^9$ VLP/g 干土,高于农田土壤的平均病毒数量 $0.87 \times 10^9 - 1.1 \times 10^9$ VLP/g 干土,并且森林土壤在病毒的形态方面更加多样。Swanson 等^[35]采用 EFM 和 TEM 方法对英国苏格兰作物研究所附近的小麦根际土壤的形态多样性及丰度进行了研究,发现病毒形态丰富,包括球状、棒状、丝状和杆状等,此外,病毒数量约为 $1.1 \times 10^9 - 1.2 \times 10^9$ VLP/g 干土,且靠近根部区域病毒与细菌的比例存在显著差异。电子显微技术简便、易操作,是目前观测病毒丰度及形态的主要研究方法,但此方法无法对病毒群体遗传多样性进行精确评估。

2.2 指纹图谱技术的应用

生物技术的快速发展推动了土壤病毒生态学的研究。基于基因组大小差异,采用脉冲场凝胶电泳(pulsed field gel electrophoresis, PFGE)方法,利用琼脂糖凝胶进行分离后产生指纹图谱,通过对指纹图谱进行分析,可解析病毒群落^[36]。采用此方法已对不同生态系统中病毒群落组成进行了相关研究,并取得了一定的研究成果,但此方法无法对基因组大小相似的不同类别病毒或特定基因型进行鉴别^[37]。随机扩增多态性 DNA 标记(random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction, RAPD-PCR)方法采用随机引物对病毒 DNA 进行扩增,扩增后可产生多个扩增子,后续采用电泳方法对扩增产物进行分离,以解析病毒分离物的基因型多样性^[38]。Winget 等^[39]首次将 RAPD-PCR 方法用于环境病毒群落多样性的研究中,成功对切萨皮克湾水体中病毒群落进行解析。Li 等^[40]采用 RAPD-PCR 技术对长期灌溉和施用尿素的稻田土壤中病毒和细菌的动态学进行研究,发现土壤病毒对尿素的添加非常敏感,从而对细菌群落和功能产生影响。虽然研究人员已采用 PFGE 和 RAPD-PCR 方法对不同环境中病毒群落多样性进行了解析,然而这些方法有一定的局限性,

主要原因是此类方法只能够反映特定的病毒基因组多样性, 导致病毒多样性未得到充分全面的评估^[37]。

2.3 分子标记基因的应用

一直以来, 病毒间缺乏通用基因的特点导致无法采用基于 PCR 的方法解析病毒多样性。后来研究人员发现利用病毒某些家族的保守氨基酸片段序列可设计出简并性引物, 然后对相关基因序列进行 PCR 扩增, 此方法可对病毒遗传基因多样性进行研究^[41]。这些基因主要包括 T4 型噬菌体 *g23* 基因^[42]、蓝藻病毒 DNA 聚合酶 DNA *pol* 基因^[43]、蓝藻病毒 *phoH* 基因^[44]、蓝藻病毒 *g20* 基因^[45]和蓝藻病毒 *psbA* 基因^[46]等。这些标记基因有些属于编码结构蛋白的基因, 有些属于辅助代谢基因, 还有些属于聚合酶基因。其中, *g23* 基因编码主要的衣壳蛋白^[47], DNA *pol* 基因编码蓝藻短尾噬菌体 DNA 聚合酶^[48], *phoH* 基因编码噬菌体磷酸盐调节基因^[49], *g20* 基因编码蓝藻肌尾噬菌体壳组装蛋白^[50], *psbA* 基因编码蓝藻噬菌体光合蛋白^[51-52]。以上这些标记基因主要用于海洋及淡水环境中病毒的鉴定及分类, 在土壤环境中应用较少。其中, *g23* 基因是土壤环境中研究噬菌体基因多样性应用较普遍的基因。目前, 在旱地黑土农田土壤^[53-54]、水稻土^[55]及湿地沉积物中^[42]均有相关研究。这些研究表明土壤环境中的 T4 型噬菌体与水生环境中的噬菌体存在较大差异, 且具有系统发育多样性。此外, *pol* 基因和 *phoH* 基因也被应用于评估湿地沉积物中噬菌体基因多样性的研究中^[43-44]。有关以上噬菌体标记基因的研究只能对某一类病毒基因多样性进行解析, 而病毒群体的多样性无法得到评估。

2.4 宏病毒组学技术的应用

由于对环境样本病毒核酸提取后, 可直接采用高通量测序技术进行测序, 目前宏病毒组学技术已发展成为环境病毒生态学研究的主要方法, 是有效替代靶向方法的关键技术^[56-57]。

采用宏病毒组学技术可对病毒群落的组成、结构、多样性及其潜在功能进行解析, 此外还可通过对病毒组序列的拼接及组装发现未报道的病毒信息^[58]。目前, 基于宏病毒组测序研究土壤病毒的主要方法及流程如图 1 所示。近年来, 随着宏病毒组学技术的发展, 其已成为当前研究土壤病毒的主要研究方法。Bi 等^[59]采用宏病毒组测序对我国南方地区红壤根际土与非根际土中病毒多样性进行研究, 发现有尾噬菌体目 (Caudovirales) 是这一地区农田土壤中的主要病毒类型, 根际土与非根际土中病毒群落组成存在显著差异, 且土壤 pH 是驱动病毒群落结构的主要环境因子。Zhao 等^[60]采用宏病毒组技术对我国湖南省稻田土壤和相邻山地土壤中病毒进行对比研究, 发现 Microviridae 是这 2 种土壤样本中丰度最高的病毒, 速效磷含量和 pH 分别是影响山地土壤和水稻土中病毒群落结构的主要因素; 同时发现, 山地土壤中的病毒通过编码代谢基因来降解细胞成分, 而水稻土中的病毒通过编码代谢基因来代谢氨基酸; 此外, 水田中的病毒携带较多碳水化合物活性酶基因, 寄主范围较广。Huang 等^[61]采用宏基因组学和宏病毒组学技术对施用了 9 年猪粪的水稻土壤进行探究, 研究表明与原核生物相比, 病毒群落更加适应土壤养分含量的变化, 土壤养分含量改变了病毒的生活方式策略和在磷及氮代谢中的潜在功能。

目前, 宏病毒组学技术已在小范围单一土壤样品上得到了广泛的应用, 近年来, 在区域大尺度上有关土壤病毒的相关研究也得到了报道。Bi 等^[62]在 2015–2018 年间从我国东部到西部 10 个省份收集了 29 个土壤样本, 包含多种不同的土壤类型, 对不同土壤生物群系的毒力基因进行了研究, 发现跨生物群落的土壤病毒是毒力基因的重要储存库, 这项研究加深了人们对土壤病毒潜在生态作用的了解, 为利用土壤病毒控制病原菌提供了理论依据。Han 等^[27]在 2015–2016 年间采集了我国 19 份土壤样本,

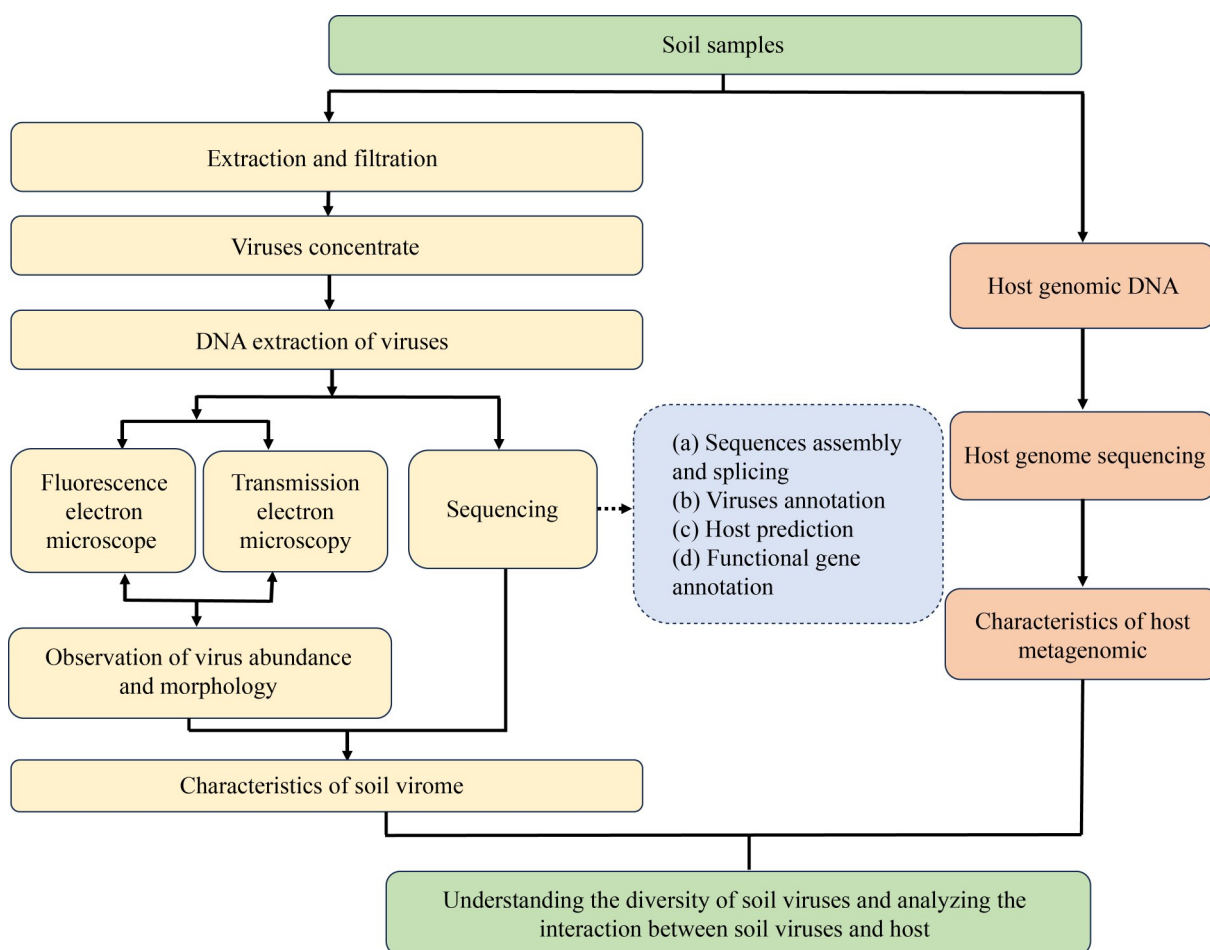


图1 土壤病毒主要研究方法流程图

Figure 1 Flow chart of main research methods of soil viruses.

对土壤病毒的分布及其在磷代谢中发挥的潜在生态作用进行了研究，发现我国土壤病毒群落按照地理位置和气候因素具有明显的分布特征；此外，这些病毒编码的磷代谢基因可能驱动细菌宿主体内自身基因组核苷酸的合成，从而影响土壤生态系统中磷的循环。由于土壤病毒本身的富集及纯化过程较复杂，这也给从大尺度上对土壤病毒的研究增加了难度。因此，研究人员通过收集全球部分土壤宏基因组数据，经过整合分析后提取土壤病毒相关数据，对土壤病毒的多样性及在生态系统中发挥的功能进行了研究。Ma 等^[63]基于全球土壤病毒数据集 (global soil virome, GSV) 对全球 1 824 个土壤宏

基因组进行了分析，发现约有 96.7% 的病毒基因组未得到注释；此外，通过研究发现病毒多样性与宿主群落结构模式存在差异，土壤病毒具有独特的地理分布格局，受环境因子和地理距离影响显著。土壤质地和湿度是影响土壤病毒多样性的关键因素，湿润和半湿润地区的土壤病毒多样性较高。这些发现对于推动土壤病毒生态学发展并整合病毒进入土壤生态系统模型至关重要。Graham 等^[64]从主要的土壤资源库和生态网络中收集了 2 953 份土壤宏基因组样本，研究发现大多数的土壤病毒仍处于未被报道的状态；通过对与生物地球化学循环相关的功能基因的检测，发现病毒对土壤碳及养分循

环具有潜在的影响。综上所述,虽然大尺度上土壤病毒的相关研究已得到了一定的发展,但总体上相关研究仍然欠缺,随着宏病毒组学技术的发展及完善,应扩大研究范围,完善土壤病毒的相关研究,推动土壤病毒生态学进展。表 1 对以上几种病毒研究方法进行了归纳总结。

虽然测序技术的飞速发展极大地推动了土壤病毒学的研究进展,但目前仍然存在部分问题亟待解决:(1) 因病毒基因组较小,病毒富集目前仍是土壤病毒组研究亟待突破的技术难题。目前研究人员多采用微孔滤膜过滤的方式富集病毒,由于较大的病毒颗粒无法透过微孔滤膜,因此此方法易将较大的病毒颗粒排除在外,导致后续缺乏对此类病毒的进一步探究。除此之外,浸提液的选择也会对浸提效果产生影响。(2) 一般直接从土壤样本中提取病毒遗传物质很难满足后续测序的要求,因此需对提取到的病毒遗传物质进行扩增,目前应用较多的是多重置换扩增,但该扩增方法对 ssDNA 病毒具有偏向性,导致不能全面反映土壤中病毒群落的真

实状况。(3) 较其他微生物数据库而言,病毒基因数据库相对有限,且其中土壤病毒占比较小,这导致只有小部分的序列被划分为土壤病毒,其余源于宏病毒组的序列均被列为未知序列,这也是病毒被称为“暗物质”的主要原因之一。基于以上问题,开发适用于土壤宏病毒组研究的方法,规范相关技术流程(主要包括土壤病毒提取及宏病毒组数据分析)至关重要。

3 土壤病毒生态功能

3.1 调控宿主微生物群落组成

根据病毒在宿主中的复制策略,在土壤中一般将病毒分为烈性病毒(主要指烈性噬菌体)和温和病毒(主要指温和噬菌体)。病毒和宿主之间的捕食关系对病毒调控宿主微生物群落至关重要。烈性噬菌体一旦侵入宿主,就会在宿主体内复制,并最终将宿主裂解。因此,在土壤环境中噬菌体对细菌群落起到关键调节作用。Albright 等^[65]经研究发现将病毒添加回原始宿主土壤中,会导致优势微生物种群的丰度大大降低,这表明烈性噬菌体通过“杀死优胜者(kill-

表1 病毒研究方法对比

Table 1 Comparison of viruses research methods

Research methods	Advantages	Limitations	References
Electron microscopy technology	Observing the abundance and morphology of viruses	Inability to accurately assess the genetic diversity of viral communities	[35]
PFGE	Analyzing the composition of viruses communities	Cannot distinguish different categories of viruses with similar genome sizes or viruses with specific genotypes	[36-37]
RAPD-PCR	Analyzing the diversity of viral communities	Insufficient assessment of viral community diversity	[37-40]
PCR amplification of molecular marker genes	Studing the genetic diversity of viruses	Can only analyze the genetic diversity of a certain type of virus, resulting in the inability to evaluate the diversity of the virus population	[41-46]
Viral metagenomics sequencing	Analyzing the composition, structure, diversity, and potential functions of viral communities; discovering previously unreported viral information through the splicing and assembly of viral genome sequences	The virus gene database is relatively limited, which results in only a small portion of sequences being classified as soil viruses	[47-49]

the-winner”^[66]模型抑制宿主的生长；噬菌体在“杀死”优势宿主的同时会为劣势细菌群体提供生长和占据空出生态位的机会。温和噬菌体广泛存在于各种土壤环境中，如草地土壤^[67]、铬污染土壤^[68]等。与烈性噬菌体相对应的是温和噬菌体通过“搭载优胜者(piggyback-the-winner)”^[69]模型调控宿主微生物群落，该模型认为在细菌快速生长繁殖时，温和噬菌体将自身基因整合至宿主细胞中，减少与其他病毒或噬菌体的竞争，通过“整合”获利更多，同时优化了生长条件。因此，病毒可通过溶原过程而非裂解过程与宿主相互作用。

3.2 影响元素生物地球化学循环

病毒裂解宿主时，细胞中含有的可溶性有机物从细胞中释放出来，这些可溶性有机物富含碳、氮、磷、硫等元素，可被其他微生物和植物重新利用，这一过程被称为“病毒路径(viral shunt)”^[11]。Duan 等^[70]对美国田纳西州长期施用氮肥及覆盖种植的土壤中病毒多样性及其与宿主相互作用关系进行了研究，结果表明在长期管理的农业土壤中，病毒通过侵染功能性宿主来影响碳、氮元素循环。Wang 等^[71]对我国黑龙江省、江苏省及广东省 3 个不同地点稻田土壤中噬菌体对养分循环的潜在影响进行了研究，结果表明土壤噬菌体通过裂解宿主菌，即参与氮固定的肠杆菌(*Enterobacter*)，降低了土壤固氮能力，从而影响氮的养分循环过程。Gao 等^[72]对我国广东省高度分层的硫化矿尾矿环境中病毒多样性及其生态功能进行了研究，结果表明尾矿深度影响病毒的分布及群落结构，此外，病毒与宿主及动态环境条件相互作用，并参与硫元素的循环。

土壤病毒除通过裂解宿主参与元素生物地球化学循环过程外，还可通过其携带的辅助代谢基因(auxiliary metabolic genes, AMGs)参与元素循环。研究表明，病毒编码的 AMGs 在感染周期内得到表达，且 AMGs 产物重新编程宿主细胞代谢过程，对生物地球化学循环产生直接

影响^[73-74]。Han 等^[27]对土壤病毒在磷代谢中发挥的潜在作用进行了相关研究，结果表明土壤病毒可编码与磷代谢相关的基因，从而对土壤生态系统中磷的循环产生影响。Bi 等^[59]研究发现农田土壤病毒携带丰度较高的辅助碳水化合物活性酶(carbohydrate-active enzymes, CAZyme)的基因，结果表明病毒编码的 AMGs 可间接参与农田土壤的生物地球化学循环，特别是碳循环。

3.3 介导水平基因转移

病毒介导的水平基因转移(horizontal gene transfer, HGT)是生物多样性和物种形成的重要机制^[75]。病毒通过 HGT 在宿主间传递遗传物质，HGT 在细菌生态和进化中起着重要作用，使细菌能够快速进化并适应不断变化的环境条件^[76]。病毒除了编码与元素循环相关的 AMGs 外，还可编码其他功能基因，并介导这些基因在不同宿主之间的转导，从而增强宿主的适应性^[9,77]。例如，相关研究表明，病毒是土壤环境中抗生素抗性基因(antibiotic resistance genes, ARGs)的主要储存库，且病毒在 ARGs 的传播中发挥重要作用^[78]。Ross 等^[79]对在施用牛粪和生物固体肥料的农田土壤中噬菌体对 ARGs 传播发挥的潜在作用进行了研究，研究结果进一步证实了土壤噬菌体是抗生素耐药基因的重要储存库，并且噬菌体在其介导的抗性基因水平转移中发挥重要作用。Chen 等^[80]对有机肥改良土壤中病毒群落及与病毒相关的抗生素抗性基因进行了研究，结果表明有机肥的施用可以改变病毒群落结构，重构病毒-细菌生态网络，减轻了农田土壤微生物种群中病毒介导的 ARGs 转移，特别是向病原体宿主的转移。Zheng 等^[81]以我国江苏省一处连续 32 年暴露于有机氯农药(organochlorine pesticides, OCPs)污染的土壤为样本，研究了土壤病毒编码的 ARGs 是否在样本中富集，以及病毒 ARGs 是否包含与 OCPs 生物降解相关的基因，结果表明与无污染的土壤样本相比，在被农药污染的土壤样本中病毒编码

的与细菌代谢和生物降解有关的 AMGs 更加丰富和多样, 并且此研究为利用土壤病毒进行污染土壤的生物修复提供了一种新的思路。此外, 当土壤环境受到重金属等污染物污染时, 病毒还可以通过与微生物宿主间的水平基因转移调控细菌对污染物的代谢过程以适应环境变化^[82]。Huang 等^[68]对我国张掖市和泸州市 2 处受铬污染的土壤样本中病毒组及噬菌体与宿主间的相互作用关系进行了研究, 结果表明铬污染改变了病毒及其宿主群落的丰度、多样性及组成, 并且当土壤受到重度铬污染时, 携带重金属抗性基因的噬菌体及其宿主相对丰度增加, 导致极端环境中噬菌体-宿主相互作用发生了从寄生到共生的转变, 此外, 该研究强调了噬菌体在调节微生物种群适应恶劣环境中发挥的重要作用。

3.4 影响宿主代谢过程

病毒可影响和调节宿主的代谢过程, 主要表现为病毒感染宿主细胞后, 会利用宿主细胞的代谢机制来生产自己复制所需的成分。宿主的代谢活动会为病毒的复制服务, 导致宿主自身的代谢途径发生改变。病毒在复制过程中, 会消耗宿主细胞内的各种代谢物, 如氨基酸、核苷酸、糖类等, 进而影响宿主自身的代谢过程^[20]。此外, 土壤病毒影响宿主代谢的另一种方式是通过 AMGs 的表达。这些 AMGs 是维持、促进或缩短代谢途径的关键步骤, 这为宿主细胞和病毒在特定条件下的生态位扩展提供了适应性优势^[83]。例如, 以未污染土壤和重度铬污染的土壤作为研究对象, 发现在较高铬诱导胁迫下, 溶原性噬菌体携带更多有关调节微生物重金属解毒的 AMGs^[68]。Wang 等^[84]利用微塑料污染长期野外控制实验, 以不可降解塑料和可生物降解微塑料污染土壤作对比, 研究了微塑料污染下碳循环变化的微生物机制, 结果表明, 在不可降解塑料处理中, 病毒的裂解增加了碳的可利用性, 且裂解物的引入利于微生物的复杂碳水化合物代谢; 相反, 在可生物降解微塑

料处理中, 病毒通过编码辅助代谢基因增强了主要富营养细菌的碳利用能力, 从而提高土壤微生物固碳潜力。

目前, 大多数研究发现土壤病毒功能主要集中在调控宿主微生物群落组成、影响元素生物地球化学循环、介导水平基因转移及影响宿主代谢过程这几方面(图 2), 但病毒在土壤环境中的其他功能目前仍有待深入探究。更加全面地了解病毒在土壤生态系统中发挥的作用, 有助于挖掘土壤病毒未知的应用价值及潜力。

4 总结与展望

虽然近年来土壤病毒生态学得到了一定的发展, 但现阶段研究人员对土壤病毒的认识及相关研究依然十分有限。基于当前土壤病毒的发展趋势, 今后土壤病毒的研究应着重注意以下几方面。

(1) 当前对土壤病毒的研究主要集中于 DNA 病毒, 对 RNA 病毒的了解相对较少。未来需扩大对土壤 RNA 病毒的研究, 以发现新的 RNA 病毒, 探明 RNA 病毒在土壤中发挥的生态功能, 有助于人们对土壤整体病毒多样性及生态功能进行深入了解。

(2) 目前, 土壤病毒的富集及纯化仍是土壤病毒研究中亟待解决的难题。在今后的研究中开发合适、高效的病毒提取方法至关重要。然而在病毒数据分析方面, 仍需开发更加准确的病毒识别软件, 同时可借助人工智能技术(如先进算法、模型等)以建立完善的病毒数据库, 获得更加准确且可信的数据, 推动病毒生态学发展。

(3) 现阶段土壤病毒的研究多集中在小范围单一土壤样本上, 对大尺度上土壤病毒的研究较欠缺。因此, 今后的研究应逐步扩大研究范围, 增加大尺度上土壤病毒的相关研究, 对于揭示土壤病毒的空间分布格局及地理分异的生态机制至关重要。

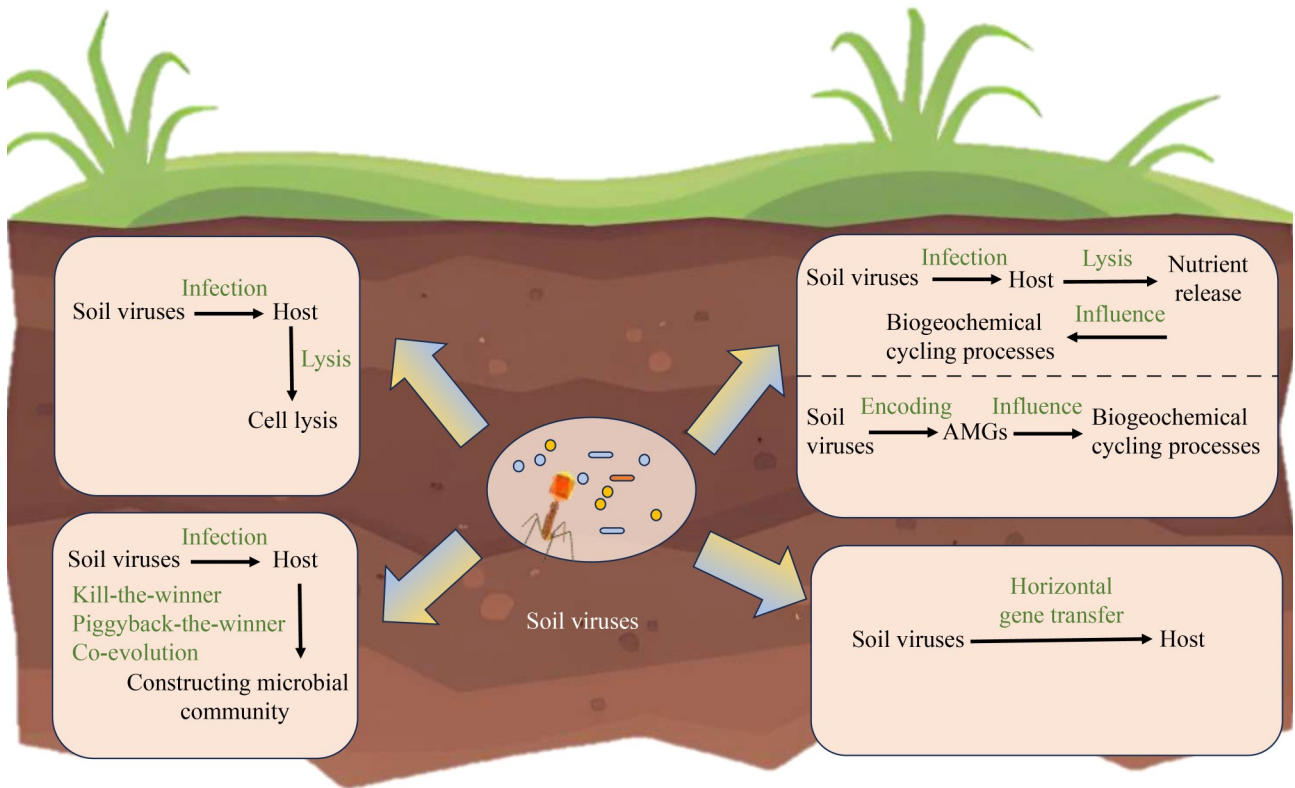


图2 病毒在土壤环境中的主要生态功能

Figure 2 Main ecological functions of viruses in soil environment.

(4) 国际上对土壤病毒的研究更多体现在病毒的形态、丰度及多样性上，多数研究未能将土壤病毒与宿主微生物联系起来。因此，未来研究应加强病毒与其宿主互作机制的研究，进一步探究土壤病毒与宿主微生物的协同进化关系，对深入了解土壤病毒与宿主互作过程及土壤病毒生态功能方面具有重要推动作用。

(5) 相较于其他微生物而言，土壤病毒不仅数量巨大，还携带丰富的基因资源，因此土壤病毒具有广泛的应用价值。目前，噬菌体疗法在医学、畜禽养殖和食品行业中应用较多，而在土壤及土传病害防治方面应用较少。因此，开发针对不同类型致病菌的噬菌体资源，对防控动植物病害、提高土壤质量及生产力、促进噬菌体疗法在农业上的应用意义重大。

作者贡献声明

孙岩：撰写论文；王光华：对论文撰写提供思路及指导，并对论文修改提供了建议；李彦生：对论文修改提供了建议；王新珍：对论文修改提供了建议；向文胜：对论文撰写提供思路及指导，并对论文修改提供了建议。

作者利益冲突公开声明

作者声明不存在任何可能会影响本文所报告工作的已知经济利益或个人关系。

参考文献

- [1] SUTTLE CA. Viruses in the sea[J]. *Nature*, 2005, 437(7057): 356-361.
- [2] EDWARDS RA, ROHWER F. Viral metagenomics[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, 3(6): 504-510.
- [3] PALERMO CN, FULTHORPE RR, SAATI R, SHORT SM. Metagenomic analysis of virus diversity and relative

- abundance in a eutrophic freshwater harbour[J]. *Viruses*, 2019, 11(9): 792.
- [4] RAMOS-BARBERO MD, MARTÍNEZ JM, ALMANSA C, RODRÍGUEZ N, VILLAMOR J, GOMARIZ M, ESCUDERO C, RUBIN SD, ANTÓN J, MARTÍNEZ-GARCÍA M, AMILS R. Prokaryotic and viral community structure in the singular chaotropic salt lake Salar de Uyuni[J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(6): 2029-2042.
 - [5] BUTINA TV, BUKIN YS, KRASNOPEEV AS, BELYKH OI, TUPIKIN AE, KABILOV MR, SAKIRKO MV, BELIKOV SI. Estimate of the diversity of viral and bacterial assemblage in the coastal water of Lake Baikal[J]. *FEMS Microbiology Letters*, 2019, 366(9): fnz094.
 - [6] 刘勇勤, 焦念志, 钟旭, 臧琳, 张锐, 肖湘, 施一, 张志好, 陶晔, 白丽萍, 高变利, 杨芸兰, 黄星煜, 计慕侃, 刘军志, 刘鹏飞, 姚檀栋. 山地与极地冰川表面生态系统 DNA 病毒的多样性与功能[J]. *科学通报*, 2023, 68(20): 2418-2433.
LIU YQ, JIAO NZ, ZHONG X, ZANG L, ZHANG R, XIAO X, SHI Y, ZHANG ZH, TAO Y, BAI LP, GAO BL, YANG YL, HUANG XY, JI MK, LIU JZ, LIU PF, YAO TD. Diversity and function of mountain and polar supraglacial DNA viruses[J]. *Science Bulletin*, 2023, 68(20): 2418-2433.
 - [7] BERGH Ø, BØRSHEIM KY, BRATBAK G, HELDAL M. High abundance of viruses found in aquatic environments[J]. *Nature*, 1989, 340(6233): 467-468.
 - [8] BRUM JR, SULLIVAN MB. Rising to the challenge: accelerated pace of discovery transforms marine virology[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(3): 147-159.
 - [9] SUTTLE CA. Marine viruses: major players in the global ecosystem[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 801-812.
 - [10] WEINBAUER MG. Ecology of prokaryotic viruses[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2004, 28(2): 127-181.
 - [11] WOMMACK KE, COLWELL RR. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64(1): 69-114.
 - [12] TRUBL G, SOLONENKO N, CHITTICK L, SOLONENKO SA, RICH VI, SULLIVAN MB. Optimization of viral resuspension methods for carbon-rich soils along a permafrost thaw gradient[J]. *PeerJ*, 2016, 4: e1999.
 - [13] WILLIAMSON KE, FUHRMANN JJ, WOMMACK KE, RADOSEVICH M. Viruses in soil ecosystems: an unknown quantity within an unexplored territory[J]. *Annual Review of Virology*, 2017, 4(1): 201-219.
 - [14] KUZYAKOV Y, MASON-JONES K. Viruses in soil: nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover and ecosystem functions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 127: 305-317.
 - [15] PRATAMA AA, van ELSAS JD. The 'neglected' soil virome: potential role and impact[J]. *Trends in Microbiology*, 2018, 26(8): 649-662.
 - [16] EMERSON JB. Soil viruses: a new hope[J]. *mSystems*, 2019, 4(3): e00120-19.
 - [17] JANSSON JK, HOFMOCKEL KS. Soil microbiomes and climate change[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(1): 35-46.
 - [18] FIERER N, JACKSON RB. The diversity and biogeography of soil bacterial communities[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103(3): 626-631.
 - [19] WILLIAMSON KE, RADOSEVICH M, WOMMACK KE. Abundance and diversity of viruses in six Delaware soils[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2005, 71(6): 3119-3125.
 - [20] JANSSON JK, WU RN. Soil viral diversity, ecology and climate change[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2023, 21(5): 296-311.
 - [21] RAOULT D, AUDIC S, ROBERT C, ABERGEL C, RENESTO P, OGATA H, SCOLA BL, SUZAN M, CLAVERIE JM. The 1.2-megabase genome sequence of Mimivirus[J]. *Science*, 2004, 306(5700): 1344-1350.
 - [22] KIM KH, BAE JW. Amplification methods bias metagenomic libraries of uncultured single-stranded and double-stranded DNA viruses[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(21): 7663-7668.
 - [23] HAN LL, YU DT, ZHANG LM, SHEN JP, HE JZ. Genetic and functional diversity of ubiquitous DNA viruses in selected Chinese agricultural soils[J]. *Scientific Reports*, 2017, 7: 45142.
 - [24] JIN M, GUO X, ZHANG R, QU W, GAO BL, ZENG RY. Diversities and potential biogeochemical impacts of mangrove soil viruses[J]. *Microbiome*, 2019, 7(1): 58.
 - [25] TRUBL G, ROUX S, SOLONENKO N, LI YF, BOLDUC B, RODRÍGUEZ-RAMOS J, ELOE-FADROSH EA, RICH VI, SULLIVAN MB. Towards optimized viral metagenomes for double-stranded and single-stranded DNA viruses from challenging soils[J]. *PeerJ*, 2019, 7: e7265.
 - [26] REAVY B, SWANSON MM, COCK PJA, DAWSON L, FREITAG TE, SINGH BK, TORRANCE L, MUSHEGIAN AR, TALIANSKY M. Distinct circular single-stranded DNA viruses exist in different soil types[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(12): 3934-3945.
 - [27] HAN LL, YU DT, BI L, DU S, SILVEIRA C, GÜEMES AGC, ZHANG LM, HE JZ, ROHWER F. Distribution of soil viruses across China and their potential role in phosphorous metabolism[J]. *Environmental Microbiome*, 2022, 17(1): 6.
 - [28] MALATHI VG, RENUKA DEVI P. ssDNA viruses: key players in global virome[J]. *Virusdisease*, 2019, 30(1): 3-12.
 - [29] KRISHNAMURTHY SR, JANOWSKI AB, ZHAO GY, BAROUCH D, WANG D. Hyperexpansion of RNA bacteriophage diversity[J]. *PLoS Biology*, 2016, 14(3): e1002409.

- [30] ALLEN LZ, MCCROW JP, ININBERGS K, DUPONT CL, BADGER JH, HOFFMAN JM, EKMAN M, ALLEN AE, BERGMAN B, VENTER JC. The Baltic Sea virome: diversity and transcriptional activity of DNA and RNA viruses[J]. *mSystems*, 2017, 2(1): e00125-16.
- [31] DOLJA VV, KREUZE JF, VALKONEN JPT. Comparative and functional genomics of closteroviruses[J]. *Virus Research*, 2006, 117(1): 38-51.
- [32] STARR EP, NUCCIO EE, PETT-RIDGE J, BANFIELD JF, FIRESTONE MK. Metatranscriptomic reconstruction reveals RNA viruses with the potential to shape carbon cycling in soil[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(51): 25900-25908.
- [33] WU RN, DAVISON MR, GAO YQ, NICORA CD, McDERMOTT JE, BURNUM-JOHNSON KE, HOFMOCKEL KS, JANSSEN JK. Moisture modulates soil reservoirs of active DNA and RNA viruses[J]. *Communications Biology*, 2021, 4(1): 992.
- [34] HOU X, HE Y, FANG P, MEI SQ, XU Z, WU WC, TIAN JH, ZHANG S, ZENG ZY, GOU QY, XIN GY, LE SJ, XIA YY, ZHOU YL, HUI FM, PAN YF, EDEN JS, YANG ZH, HAN C, SHU YL, et al. Using artificial intelligence to document the hidden RNA virosphere[J]. *Cell*, 2024, 187(24): 6929-6942.e16.
- [35] SWANSON MM, FRASER G, DANIELL TJ, TORRANCE L, GREGORY PJ, TALIAISKY M. Viruses in soils: morphological diversity and abundance in the rhizosphere[J]. *Annals of Applied Biology*, 2009, 155(1): 51-60.
- [36] STEWARD GF, AZAM F. Analysis of marine viral assemblages[M]//*Microbial Biosystems: New Frontiers* Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology. Halifax: Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, 1999: 159-165.
- [37] FILIPPINI M, MIDDELBOE M. Viral abundance and genome size distribution in the sediment and water column of marine and freshwater ecosystems[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2007, 60(3): 397-410.
- [38] COMEAU AM, CHAN AM, SUTTLE CA. Genetic richness of vibriophages isolated in a coastal environment[J]. *Environmental Microbiology*, 2006, 8(7): 1164-1176.
- [39] WINGET DM, WOMMACK KE. Randomly amplified polymorphic DNA PCR as a tool for assessment of marine viral richness[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2008, 74(9): 2612-2618.
- [40] LI YT, SUN H, YANG WC, CHEN GX, XU H. Dynamics of bacterial and viral communities in paddy soil with irrigation and urea application[J]. *Viruses*, 2019, 11(4): 347.
- [41] ROHWER F, EDWARDS R. The phage proteomic tree: a genome-based taxonomy for phage[J]. *Journal of Bacteriology*, 2002, 184(16): 4529-4535.
- [42] 李想, 孙岩, 刘俊杰, 姚钦, 王光华. 东北湿地沉积物中 T4 型噬菌体 g23 基因的多样性[J]. *微生物学报*, 2019, 59(2): 364-373.
- LI X, SUN Y, LIU JJ, YAO Q, WANG GH. T4-type bacteriophage g23 genetic diversity in wetland sediments in northeast China[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2019, 59(2): 364-373 (in Chinese).
- [43] LI X, SUN Y, LIU JJ, YAO Q, WANG GH. Molecular diversity of cyanopodoviruses in two coastal wetlands in northeast China[J]. *Current Microbiology*, 2019, 76(7): 863-871.
- [44] LI X, SUN Y, LIU JJ, YAO Q, WANG GH. Survey of the bacteriophage *phoH* gene in wetland sediments in northeast China[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 911.
- [45] JING RY, LIU JJ, YU ZH, LIU XB, WANG GH. Phylogenetic distribution of the capsid assembly protein gene (*g20*) of cyanophages in paddy floodwaters in northeast China[J]. *PLoS One*, 2014, 9(2): e88634.
- [46] WANG XZ, JING RY, LIU JJ, YU ZH, JIN J, LIU XB, WANG XJ, WANG GH. Narrow distribution of cyanophage *psbA* genes observed in two paddy waters of northeast China by an incubation experiment[J]. *Virologica Sinica*, 2016, 31(2): 188-191.
- [47] FILÉE J, TÉTART F, SUTTLE CA, KRISCH HM. Marine T4-type bacteriophages, a ubiquitous component of the dark matter of the biosphere[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(35): 12471-12476.
- [48] ADRIAENSSENS EM, COWAN DA. Using signature genes as tools to assess environmental viral ecology and diversity[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2014, 80(15): 4470-4480.
- [49] GOLDSMITH DB, CROSTI G, DWIVEDI B, McDANIEL LD, VARSANI A, SUTTLE CA, WEINBAUER MG, SANDAA RA, BREITBART M. Development of *phoH* as a novel signature gene for assessing marine phage diversity[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2011, 77(21): 7730-7739.
- [50] ZHONG Y, CHEN F, WILHELM SW, POORVIN L, HODSON RE. Phylogenetic diversity of marine cyanophage isolates and natural virus communities as revealed by sequences of viral capsid assembly protein gene *g20*[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2002, 68(4): 1576-1584.
- [51] LINDELL D, JAFFE JD, JOHNSON ZI, CHURCH GM, CHISHOLM SW. Photosynthesis genes in marine viruses yield proteins during host infection[J]. *Nature*, 2005, 438(7064): 86-89.
- [52] MANN NH, COOK A, MILLARD A, BAILEY S, CLOKIE M. Marine ecosystems: bacterial photosynthesis genes in a virus[J]. *Nature*, 2003, 424(6950): 741.
- [53] LIU JJ, WANG GH, ZHENG CY, YUAN XH, JIN J, LIU XB. Specific assemblages of major capsid genes (*g23*) of T4-type bacteriophages isolated from upland black soils in northeast China[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(9): 1980-1984.
- [54] WANG GH, YU ZH, LIU JJ, JIN J, LIU XB, KIMURA M. Molecular analysis of the major capsid genes (*g23*) of

- T4-type bacteriophages in an upland black soil in northeast China[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2011, 47(3): 273-282.
- [55] LI Y, LIU HY, PAN H, ZHU XY, LIU C, ZHANG QC, LUO Y, DI HJ, XU JM. T4-type viruses: important impacts on shaping bacterial community along a chronosequence of 2 000-year old paddy soils[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 128: 89-99.
- [56] HOLMFELDT K, SOLOMONENKO N, SHAH M, CORRIER K, RIEMANN L, VERBERKMOES NC, SULLIVAN MB. Twelve previously unknown phage genera are ubiquitous in global oceans[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(31): 12798-12803.
- [57] SULLIVAN MB. Viromes, not gene markers, for studying double-stranded DNA virus communities[J]. *Journal of Virology*, 2015, 89(5): 2459-2461.
- [58] COUTINHO FH, SILVEIRA CB, GREGORACCI GB, THOMPSON CC, EDWARDS RA, BRUSSAARD CPD, DUTILH BE, THOMPSON FL. Marine viruses discovered *via* metagenomics shed light on viral strategies throughout the oceans[J]. *Nature Communications*, 2017, 8: 15955.
- [59] BI L, YU DT, DU S, ZHANG LM, ZHANG LY, WU CF, XIONG C, HAN LL, HE JZ. Diversity and potential biogeochemical impacts of viruses in bulk and rhizosphere soils[J]. *Environmental Microbiology*, 2021, 23(2): 588-599.
- [60] ZHAO XL, WANG S, WANG L, ZHU ZK, LIU YL, WANG JK, CHEN JP, GE TD. Contrasting viral diversity and potential biogeochemical impacts in paddy and upland soils[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 199: 105399.
- [61] HUANG X, ZHOU ZC, LIU HY, LI YQ, GE TD, TANG XJ, HE Y, MA B, XU JM, ANANTHARAMAN K, LI Y. Soil nutrient conditions alter viral lifestyle strategy and potential function in phosphorous and nitrogen metabolisms[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 189: 109279.
- [62] BI L, HAN LL, DU S, YU DT, HE JZ, ZHANG LM, HU HW. Cross-biome soil viruses as an important reservoir of virulence genes[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2023, 442: 130111.
- [63] MA B, WANG YL, ZHAO KK, STIRLING E, LV XF, YU YJ, HU LF, TANG C, WU CY, DONG BY, XUE R, DAHLGREN RA, TAN XF, DAI HY, ZHU YG, CHU HY, XU JM. Biogeographic patterns and drivers of soil viromes[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2024, 8(4): 717-728.
- [64] GRAHAM EB, CAMARGO AP, WU RN, NECHES RY, NOLAN M, PAEZ-ESPINO D, KYRPIDES NC, JANSSON JK, McDERMOTT JE, HOFMOCKEL KS, CONSORTIUM SV. A global atlas of soil viruses reveals unexplored biodiversity and potential biogeochemical impacts[J]. *Nature Microbiology*, 2024, 9(7): 1873-1883.
- [65] ALBRIGHT MBN, GALLEGOS-GRAVES LV, FEESER KL, MONTOYA K, EMERSON JB, SHAKYA M, DUNBAR J. Experimental evidence for the impact of soil viruses on carbon cycling during surface plant litter decomposition[J]. *ISME Communications*, 2022, 2(1): 24.
- [66] MURRAY AG, JACKSON GA. Viral dynamics: a model of the effects of size shape, motion and abundance of single-celled planktonic organisms and other particles[J]. *Marine Ecology Progress Series*, 1992, 89: 103-116.
- [67] WU RN, DAVISON MR, NELSON WC, GRAHAM EB, FANSLER SJ, FARRIS Y, BELL SL, GODINEZ I, McDERMOTT JE, HOFMOCKEL KS, JANSSON JK. DNA viral diversity, abundance, and functional potential vary across grassland soils with a range of historical moisture regimes[J]. *mBio*, 2021, 12(6): e0259521.
- [68] HUANG D, YU PF, YE M, SCHWARZ C, JIANG X, ALVAREZ PJJ. Enhanced mutualistic symbiosis between soil phages and bacteria with elevated chromium-induced environmental stress[J]. *Microbiome*, 2021, 9(1): 150.
- [69] KNOWLES B, SILVEIRA CB, BAILEY BA, BAROTT K, CANTU VA, COBIÁN-GÜEMES AG, COUTINHO FH, DINSDALE EA, FELTS B, FURBY KA, GEORGE EE, GREEN KT, GREGORACCI GB, HAAS AF, HAGGERTY JM, HESTER ER, HISAKAWA N, KELLY LW, LIM YW, LITTLE M, et al. Lytic to temperate switching of viral communities[J]. *Nature*, 2016, 531(7595): 466-470.
- [70] DUAN N, RADOSEVICH M, ZHUANG J, DeBRUYN JM, STATON M, SCHAEFFER SM. Identification of novel viruses and their microbial hosts from soils with long-term nitrogen fertilization and cover cropping management[J]. *mSystems*, 2022, 7(6): e0057122.
- [71] WANG YJ, LIU Y, WU YX, WU N, LIU WW, WANG XF. Heterogeneity of soil bacterial and bacteriophage communities in three rice agroecosystems and potential impacts of bacteriophage on nutrient cycling[J]. *Environmental Microbiome*, 2022, 17(1): 17.
- [72] GAO SM, SCHIPPERS A, CHEN N, YUAN Y, ZHANG MM, LI Q, LIAO B, SHU WS, HUANG LN. Depth-related variability in viral communities in highly stratified sulfidic mine tailings[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 89.
- [73] THOMPSON LR, ZENG QL, KELLY L, HUANG KH, SINGER AU, STUBBE J, CHISHOLM SW. Phage auxiliary metabolic genes and the redirection of cyanobacterial host carbon metabolism[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, 108(39): E757-E764.
- [74] SHARON I, BATTCHIKOVA N, ARO EM, GIGLIONE C, MEINDEL T, GLASER F, PINTER RY, BREITBART M, ROHWER F, BÉJÀ O. Comparative metagenomics of microbial traits within oceanic viral communities[J]. *The ISME Journal*, 2011, 5(7): 1178-1190.
- [75] BI L, YU DT, HAN LL, DU S, YUAN CY, HE JZ, HU HW. Unravelling the ecological complexity of soil viromes: challenges and opportunities[J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 812: 152217.
- [76] SUN MM, YUAN SJ, XIA R, YE M, BALCÁZAR JL.

- Underexplored viral auxiliary metabolic genes in soil: diversity and eco-evolutionary significance[J]. *Environmental Microbiology*, 2023, 25(4): 800-810.
- [77] TRUBL G, JANG HB, ROUX S, EMERSON JB, SOLONENKO N, VIK DR, SOLDEN L, ELLENBOGEN J, RUNYON AT, BOLDUC B, WOODCROFT BJ, SALESKA SR, TYSON GW, WRIGHTON KC, SULLIVAN MB, RICH VI. Soil viruses are underexplored players in ecosystem carbon processing[J]. *mSystems*, 2018, 3(5): e00076-18.
- [78] SUBIRATS J, SÀNCHEZ-MELSIÓ A, BORREGO CM, BALCÁZAR JL, SIMONET P. Metagenomic analysis reveals that bacteriophages are reservoirs of antibiotic resistance genes[J]. *International Journal of Antimicrobial Agents*, 2016, 48(2): 163-167.
- [79] ROSS J, TOPP E. Abundance of antibiotic resistance genes in bacteriophage following soil fertilization with dairy manure or municipal biosolids, and evidence for potential transduction[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(22): 7905-7913.
- [80] CHEN ML, AN XL, LIAO H, YANG K, SU JQ, ZHU YG. Viral community and virus-associated antibiotic resistance genes in soils amended with organic fertilizers[J]. *Environmental Science & Technology*, 2021, 55(20): 13881-13890.
- [81] ZHENG XX, JAHN MT, SUN MM, FRIMAN VP, BALCAZAR JL, WANG JF, SHI Y, GONG X, HU F, ZHU YG. Organochlorine contamination enriches virus-encoded metabolism and pesticide degradation associated auxiliary genes in soil microbiomes[J]. *The ISME Journal*, 2022, 16(5): 1397-1408.
- [82] FEINER R, ARGOV T, RABINOVICH L, SIGAL N, BOROVOK I, HERSKOVITS AA. A new perspective on lysogeny: prophages as active regulatory switches of bacteria[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(10): 641-650.
- [83] KIEFT K, ZHOU ZC, ANDERSON RE, BUCHAN A, CAMPBELL BJ, HALLAM SJ, HESS M, SULLIVAN MB, WALSH DA, ROUX S, ANANTHARAMAN K. Ecology of inorganic sulfur auxiliary metabolism in widespread bacteriophages[J]. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 3503.
- [84] WANG L, LIN D, XIAO KQ, MA LJ, FU YM, HUO YX, LIU YJ, YE M, SUN MM, ZHU D, RILLIG MC, ZHU YG. Soil viral-host interactions regulate microplastic-dependent carbon storage[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(45): e2413245121.