

土壤病毒的生态学功能研究进展

陈紫婷^{1,2,3}, 魏亮^{2,3}, 祝贞科^{2,3}, 鲁顺保^{1*}, 葛体达^{2,3}, 王双^{2,3*}

1 江西师范大学 生命科学学院, 江西 南昌

2 宁波大学植物病毒学研究所, 农产品质量安全全国重点实验室, 浙江 宁波

3 浙江省土壤生物功能调控与一体化健康国际科技合作基地, 浙江 宁波

陈紫婷, 魏亮, 祝贞科, 鲁顺保, 葛体达, 王双. 土壤病毒的生态学功能研究进展[J]. 微生物学报, 2025, 65(6): 2401-2417.

CHEN Ziting, WEI Liang, ZHU Zhenke, LU Shunbao, GE Tida, WANG Shuang. Research progress in ecological functions of soil viruses[J]. *Acta Microbiologica Sinica*, 2025, 65(6): 2401-2417.

摘要: 病毒是由蛋白质外壳包被内含遗传物质, 必须寄生在活细胞内才能进行增殖的非细胞型生物实体, 它是地球上数量最多的生物实体之一。土壤是病毒的重要储藏库, 其中以侵染原核生物的噬菌体为主。土壤病毒在调控宿主群落结构、驱动种群进化以及参与土壤元素循环等方面发挥着重要的生态功能。深入理解这些功能及其作用机制, 不仅有助于揭示病毒在土壤生态系统中的重要角色, 还为高效管理土壤环境的健康发展提供科学依据。本文概括了土壤噬菌体通过选择生存策略调控微生物组成和多样性, 同时影响宿主的生存能力和毒力; 介导基因水平转移以及与宿主的相互作用, 影响微生物种群的进化; 通过病毒分流(viral shunt)和携带辅助代谢基因介导元素循环; 以及病毒对植物、动物和人体健康的广泛影响。基于上述分析, 展望了土壤病毒生态学功能未来研究的重点。

关键词: 土壤病毒; 生存策略; 辅助代谢基因; 营养元素循环; 种群进化

资助项目: 国家自然科学基金(42477339, 32260297); 国家重点研发计划(2023YFD1701200)

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (42477339, 32260297) and the National Key Research and Development Program of China (2023YFD1701200).

*Corresponding authors. E-mail: WANG Shuang: wangshuang1@nbu.edu.cn; LU Shunbao: luxunbao8012@126.com

Received: 2025-02-17; Accepted: 2025-05-08; Published online: 2025-05-18

Research progress in ecological functions of soil viruses

CHEN Ziting^{1,2,3}, WEI Liang^{2,3}, ZHU Zhenke^{2,3}, LU Shunbao^{1*}, GE Tida^{2,3}, WANG Shuang^{2,3*}

1 College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang, Jiangxi, China

2 National Key Laboratory of Agricultural Product Quality and Safety, Ningbo University, Institute of Plant Virology, Ningbo University, Ningbo, Zhejiang, China

3 International Science and Technology Cooperation Base for the Regulation of Soil Biological Functions and One Health of Zhejiang Province, Ningbo, Zhejiang, China

Abstract: Viruses, non-cellular biological entities composed of a protein shell and genetic materials, must parasitize living cells to proliferate and are the most numerous biological entities on Earth. Soil is an important reservoir of viruses, predominantly bacteriophages that infect prokaryotes. Soil viruses play crucial ecological roles in regulating host community structure, driving microbial evolution, and mediating biogeochemical cycles. Delving into these functions and their mechanisms not only elucidates the indispensable role of viruses in soil ecosystems but also underpins sustainable soil management. In this paper, we summarized current knowledge on the ecological functions of soil bacteriophages, including (1) host community modulation: selective survival strategies (e.g., lytic-lysogenic switches) that reshape microbial composition and diversity, while altering host virulence and fitness; (2) evolutionary drivers: horizontal gene transfer mediated by viral vectors and host-pathogen coevolution dynamics; (3) biogeochemical catalysts: the viral shunt mechanism, alongside auxiliary metabolic genes enhancing nutrient cycling; (4) cross-kingdom impacts: direct interactions with plant rhizospheres and indirect effects on human health via zoonotic gene dissemination. According to the research progress, we make an outlook on the future research directions regarding the ecological functions of soil viruses.

Keywords: soil viruses; survival mechanisms; auxiliary metabolic gene; nutrient cycling; population evolution

土壤是一个具有高度异质性空间结构的复合生态系统, 拥有广泛的生态位, 成为细菌、真菌、古菌等微生物的主要栖息地, 而这些微生物均受病毒的侵染, 因此土壤也是病毒最主要的分布场所^[1-2]。病毒是由蛋白质外壳包被内含遗传物质, 必须寄生在活细胞内才能进行增殖的非细胞型生物实体, 是微生物死亡的主要驱动因素^[3-5]。据估算, 全球病毒数量可达 4.80×10^{31} , 远高于细胞型生物数量, 是地球上丰度和多样性最高的生物实体, 是细胞代谢、微生物群落特性以及生物地球化学过程的关键调节因素, 对整个生态系统的结构和功能产生极大

影响^[3-4,6]。土壤病毒是指存在于土壤环境中的一类病毒。在土壤生态系统中, 主要的病毒类群是侵染细菌和古菌的噬菌体^[2]。细菌是土壤微生物中数量最多的类型, 细菌群落的多样性是全球生物群落中自然生态系统多功能性的主要驱动力^[2,7]。Jia 等^[8]研究农田和森林生态系统中土壤病毒发现, 相较于原核生物多样性, 土壤中关键噬菌体的多样性对生态系统多功能性的影响更大。研究表明, 噬菌体调控宿主群落结构, 这为调节和优化微生物提供新的途径^[9-10]。此外, 噬菌体感染也能通过改变宿主群落组成或功能改变土壤碳循环, 如裂解宿主细胞释放出

微生物来源碳, 这些碳可能被其他微生物迅速矿化而以 CO_2 形式释放到大气中, 或与土壤矿物质相互作用而保留在土壤中^[11], 是生物地球化学循环的关键调节因素^[12]。同时, 噬菌体是基因水平转移(horizontal gene transfer, HGT)的媒介, 对宿主的适应性和进化具有重要的影响^[13]。综上所述, 病毒在调控土壤微生物群落组成和功能、生物地球化学循环和宿主的进化方面发挥着非常重要的作用。目前, 土壤病毒群落以及功能特征是土壤病毒学的研究热点^[14]。

研究表明, 病毒侵染对水生生态系统产生重大影响^[15]。在陆地生态系统中, 由于土壤物理结构复杂且高度异质, 现有数据库缺乏土壤病毒基因及其同源物, 以及病毒检测技术的局限性, 陆地生态系统中的病毒群落表现出明显的环境特异性, 因而, 相比水生生态系统, 陆地生态系统对病毒感染的研究难度更高^[16-17]。目前, 土壤病毒生态学研究仍处于起步阶段, 系统地评估病毒在陆地生态系统功能中的作用仍具有挑战性^[18]。基于京都基因和基因组百科全书数据库(Kyoto encyclopedia of genes and genomes, KEGG)研究发现, 噬菌体含有的功能基因少于细菌基因组的 1/10, 但其参与细菌近一半的功能代谢过程, 说明噬菌体的功能基因具有复杂性, 以及仍存在很多未挖掘或未知的功能^[19]。随着人们对土壤病毒功能研究重视度的提高, 土壤病毒的许多功能不断被挖掘。因此, 本文聚焦于土壤病毒生态功能的相关研究, 主要综述了土壤病毒调控宿主群落组成及功能、介导土壤营养元素的循环和影响微生物种群进化 3 个方面的功能以及作用机制, 以期全面了解土壤病毒功能提供参考。

1 土壤病毒调控宿主群落结构与功能

根据病毒的生存策略, 可将病毒分为烈性病毒、溶源性病毒和慢性病毒三大类^[20]。烈性

病毒又称裂解性病毒, 只有裂解周期, 一旦感染宿主, 则立即开始复制和生物合成、组装, 并在繁殖周期结束时裂解宿主细胞, 导致宿主死亡, 同时释放子代病毒^[21-22]; 溶源性病毒将自身基因组整合到宿主基因组中, 或以质粒的形式在宿主细胞内存活, 形成与宿主细胞一起复制的原噬菌体, 不产生子代病毒, 但溶源性病毒在外界环境的诱导下可进入裂解周期, 即溶源性病毒转变为裂解性病毒^[20-21]; 慢性病毒不会将自身遗传物质整合到宿主基因组, 但仍会在宿主细胞内进行复制繁殖, 该过程减缓了宿主生长和代谢活动^[20]。土壤病毒生存策略受到土壤养分条件和外界环境因素变化的影响而相互转换^[23-24]。例如, 随着施肥量的增加, 裂解性病毒的比例增加^[25]; 而当环境中宿主丰度降低时, 裂解性噬菌体则转变为溶源性噬菌体^[26]。研究发现, 裂解性噬菌体引起的宿主特异性高感染率和致死率可能是噬菌体-细菌宿主群落结构的主要驱动力, 同时在细菌宿主的功能代谢中发挥着主导作用^[27]。噬菌体由上而下(top down)调控微生物群落结构, 影响噬菌体与宿主之间的内在动态, 且不同生活方式的噬菌体对微生物群落的组成和功能特征产生不同的影响, 从而反馈到生态系统的功能, 间接影响土壤生态功能^[28-32]。

1.1 土壤病毒影响微生物组成和多样性

越来越多的研究表明, 病毒是影响微生物群落组成(物种相对丰度)的关键因素^[33-34]。烈性病毒通过侵染裂解直接控制微生物的多样性和组成, 引起宿主种群的动态变化, 这个过程遵循捕食-被捕食关系的经典规律^[33], 如“杀死优胜者(kill-the-winner, KtW)”模型^[35]。“杀死优胜者”模型认为病毒通过抑制或裂解优势微生物种群, 降低生态系统中优势物种的增殖率, 使有限资源被充分利用, 限制微生物群落单一化发展, 从而提高丰度较低的群落占比, 最终保持了细菌群落的多样性^[1,35-38]。研究发现噬菌体减少了优势细菌类群, 增加了细菌群落的多样性, 与

“杀死优胜者”模型相一致^[39]。此外,大量噬菌体添加实验发现,添加噬菌体会明显改变土壤细菌群落组成以及多样性,例如增加细菌群落的丰富度和多样性^[40-42]。相反,有研究表明无论添加哪种外源噬菌体都不会改变细菌群落的 α 和 β 多样性^[43]。这些不一致的结果可能源于添加噬菌体的种类、浓度及溶液中的其他物质对宿主群落的直接或间接影响,也可能是外源噬菌体与自然条件下的噬菌体在作用方式或强度上的差异,导致宿主群落多样性产生不同响应。此外,通过宏病毒组分析发现,噬菌体侵染降低了宿主丰度,改变宿主群落结构,从而影响宿主的代谢能力以及其驱动的生物地球化学过程等功能^[4,44-47]。深入研究发现,噬菌体侵染细胞时,不仅通过裂解作用直接破坏宿主细胞,还会通过诱导宿主细胞内超氧自由基含量的增加,间接影响宿主细胞的存活状态^[48-49]。目前,更多的研究关注于噬菌体通过裂解宿主细胞的方式介导微生物死亡而影响微生物群落。研究发现噬菌体能够通过这种方式调控特定宿主,实现特定细菌类群或功能的去除^[50-51],如噬菌体能够特异性调控固氮微生物而限制土壤的固氮能力^[52]。此外,噬菌体还能够选择性地侵染土壤中优势菌群^[19],从而改变微生物群落结构与功能。

噬菌体除了通过直接作用影响宿主种群,也会通过间接作用影响土壤中其他微生物群落。研究发现噬菌体通过感染和裂解宿主细胞,显著影响宿主细胞的密度,从而改变微生物群落内的竞争动态^[53]。例如,噬菌体通过防止病原体垄断生态位空间和稳定根际微生物群落相互作用的方式,控制病原体密度,从而维持土壤微生物群落的多样性^[54]。另外,研究发现宿主细菌被烈性噬菌体感染后,其裂解产物释放到外界环境并被周围的其他微生物迅速利用,促进微生物生长代谢和呼吸作用,从而增加微生物多样性^[6,9,55-56]。

病毒对微生物群落产生影响,反过来,微

生物也会对病毒群落产生影响,两者存在紧密的相互作用。研究发现细菌多样性的显著下降可能通过减少噬菌体的潜在宿主范围^[57],进而影响噬菌体的存活能力。类似地,在微生物生长过程中可能因微生物吸附作用的减弱而降低了噬菌体的密度,或产生的某些代谢产物导致部分噬菌体的消亡^[58]。此外,宿主微生物会改变噬菌体的生存策略,当宿主细胞的活性状态不佳或数量偏低时,噬菌体偏向于选择以溶源状态生存^[51]。也就是说,当宿主细菌丰度减少时会显著增加噬菌体与细菌的比例,这种现象符合“搭乘优胜者(piggyback-the-winner, PtW)”模型,这种策略会引起噬菌体种群动态不稳定^[1,59-60]。

1.2 土壤病毒影响宿主的生存能力

土壤病毒能够通过改变生存策略(溶原转化)或者引入特定的功能基因到宿主细胞,从而增强宿主的感染能力或生存能力。溶源性噬菌体使细菌能够在广泛的资源波动范围内共存,提高细菌的生存能力^[61]。因此,裂解性噬菌体在不适宜其产生裂解作用的环境条件下,能够通过改变生存策略转换为对环境因素抵抗力更高的溶源性噬菌体,协助宿主细胞抵御各种外界胁迫因素,提高了宿主的生存能力。病毒除了通过改变生存策略,也可以将自身携带的某种独特基因载入宿主基因,增强宿主的适应能力。基于病毒基因组分析发现,在高浓度铬胁迫下,裂解性噬菌体携带更多重金属解毒的辅助代谢基因(auxiliary metabolic genes, AMGs),帮助微生物在重金属环境中存活和发挥解毒功能^[62]。类似地,不同的病毒能够广泛地分布在沙漠各地,是因为其潜在地传播关键的抗压能力和代谢基因以确保宿主的生存,从而实现病毒自身的存活^[63]。同样的研究发现,在不同的生态和地理环境中鉴定到携带多磷酸激酶(poly phosphate kinase, Ppk)基因的病毒 contig,表明它们有潜力在不同的环境和营养条件下增强宿主功能^[64]。相反地,也有研究发现宿主的生存

取决于病毒的清除以及宿主自身组织损伤情况^[65]。在病毒感染期间补充甘露糖可能通过重新调控宿主细胞的葡萄糖代谢失调, 调节细胞能量, 减轻炎性组织损伤, 从而促进宿主细胞存活^[65]。噬菌体为了自身的生存也会保持或提高宿主的生存能力。噬菌体利用细菌毒素-抗毒素系统来控制噬菌体选择裂解或溶原策略, 同时又不损害宿主的生存能力^[66]。然而, 是改变土壤病毒生存策略还是将特定的功能基因载入宿主细胞对提高宿主生存能力效果更佳, 尚无答案。

1.3 土壤病毒影响宿主菌株毒力

土壤病毒通过溶原转换、基因水平转移(如抗菌性基因或毒力基因)或与宿主细胞相互作用而产生某种效应(如协同效应), 影响宿主菌株的致病性或毒力。在溶原转换方面, 研究发现 β -棒状杆菌(*β -Corynebacterium*)噬菌体通过溶原转换使白喉棒状杆菌(*Corynebacterium diphtheriae*)获得毒力, 成为致病菌, 对农业生产造成不利影响^[67]。在基因水平层次, 需要考虑噬菌体编码的 AMGs 对病原菌毒力和竞争力的影响, 如噬菌体编码的 AMGs 会携带致病因子, 引发植物患病^[68]。也有研究表明, 噬菌体编码的 hopAR1 效应蛋白使不同丁香假单胞菌(*Pseudomonas syringae*)基因型之间能够传递毒力因子^[69]。原噬菌体, 也称前噬菌体, 是指整合于宿主菌基因组中的噬菌体^[70], 其含有许多辅助基因, 约占噬菌体泛基因组的 9.5%, 这些基因涉及噬菌体和细菌的新陈代谢和毒力^[68]。研究发现, 在前噬菌体的诱导下显著增加了金黄色葡萄球菌(*Staphylococcus aureus*)毒力基因的表达^[71]。此外, 也有一些噬菌体不含有任何抗菌性或毒力基因, 但也会对宿主菌株的毒力性和致病性产生影响, 这类噬菌体由于自身独有的特性在农业生产上的应用比较广泛。

噬菌体已经成为农业、食品、动物和人类抗菌性疾病最有前途和最安全的生物制剂之一^[43]。噬菌体疗法已在烟草^[60]、番茄^[72]和猕猴

桃^[73]的细菌性病害防治中成功应用, 并取得显著效果。然而, 单一噬菌体防治存在局限性, 更具广谱适应性的噬菌体鸡尾酒疗法正快速发展。噬菌体鸡尾酒疗法通过组合 3 种及以上噬菌体协同杀灭细菌^[74], 目前已在医学临床研究中广泛应用, 并逐步拓展到农业土传病害防治领域。研究发现, 含有类似荚膜病毒外壳但未编码有害基因的噬菌体(IC12、IG49、AN01、LG08 和 LG11)都能够在防治果园枯萎病中稳定发挥作用, 而将这些噬菌体联合对果树枯萎病进行防治时的防治效果更好, 能感染超过 98.0% 的放射形农杆菌(*Agrobacterium radiobacter*)^[75]。噬菌体鸡尾酒疗法对病原菌的防治效果更好, 可能是因为联合使用不同噬菌体对病原菌产生协同抑制作用^[42]。增加噬菌体鸡尾酒的施用次数能够显著减少细菌性枯萎病的发病率, 施用 1 次噬菌体鸡尾酒可显著减少细菌性枯萎病 40.0% 的发病率, 而施用 3 次噬菌体鸡尾酒的效果则更大(84.0%); 同时, 噬菌体施用频次的增加还提高了土著根际微生物群落的多样性, 并富集了抵御病原菌的细菌类群^[42]。目前, 噬菌体鸡尾酒疗法在农作物细菌性疾病防治中逐步应用, 但这种疗法对土壤微生态环境稳定性的影响仍缺乏系统性研究。

2 土壤病毒介导土壤元素循环

作为最丰富的生物实体, 病毒越来越被认为是全球生物地球化学营养循环的主要驱动力^[76]。土壤病毒由于独特的结构及生活方式, 对土壤营养元素循环的影响机制异于土壤中其他微生物。土壤病毒通过侵染方式在细胞水平或基因水平上调控营养元素的循环, 提高了调控过程的层次性或复杂性。近年来, 噬菌体介导土壤关键营养元素的循环转化机制逐渐成为新的研究热点^[77]。土壤病毒介导土壤元素循环的方式主要有 2 种(图 1): (1) 通过病毒分流(viral shunt)直接影响土壤中碳、氮、磷、硫等营养元素的作用过程; (2) 通过携带辅助代谢基因

间接对元素作用过程产生影响,从而介导元素循环。

2.1 通过病毒分流影响土壤元素循环

研究表明,绝大多数土壤细菌都会受到噬菌体的感染^[6]。Roy 等^[78]研究发现,羊牧区土壤噬菌体感染细胞的平均频率(23.0%)显著高于水体环境(0.7%–9.0%)。病毒感染裂解土壤微生物细胞,引起微生物死亡而释放大量的碳、氮、磷、硫等营养元素到环境中,并最终被其他细菌或植物所吸收利用,推动着土壤生命元素循环,这一过程称为病毒分流^[6]。病毒分流将微生物种群的生物量碳返回溶解性有机碳库^[79],可能是土壤碳循环的主要贡献者^[6]。研究发现病毒裂解释放大量病毒颗粒和细胞碎片到外界环境中,影响着大部分微生物(高达 40.0%)的生物量^[4],同时,也会将宿主细胞物质释放到溶解性有机碳库中^[76],影响营养物质的可用性^[80]。此外,这一过程促进微生物残体的形成和积累^[81],

进而对形成稳定性土壤有机质(soil organic matter, SOM)和增加土壤碳储存发挥关键作用^[4]。已有研究证明,在土壤养分受限条件下微生物残体可作为微生物的潜在养分库^[4]。该过程可能与病毒编码宿主降解细胞成分的基因有关^[80]。然而,由于噬菌体特殊的元素组成以及生活方式,噬菌体的侵染作用会在微观尺度上导致化学计量比 C/N/P 不平衡,并在宏观尺度上对磷限制产生影响^[6],且发现噬菌体对环境中磷水平的敏感性大于细菌^[82]。此外,病毒侵染引起的微生物死亡除了释放营养物质,也会释放大量的胞内酶^[6],提高土壤酶活性,从而促进营养元素的分解代谢。研究发现噬菌体和细菌群落的动态存在紧密的耦合关系,病毒-宿主比率与养分周转率呈正相关,例如高病毒-宿主比峰值会引起有机物的高效降解,促进养分周转^[30]。此外,病毒通过病毒分流影响土壤 N 的有效性的发挥。如在肠杆菌属(*Enterobacter*) phage-NJ 的

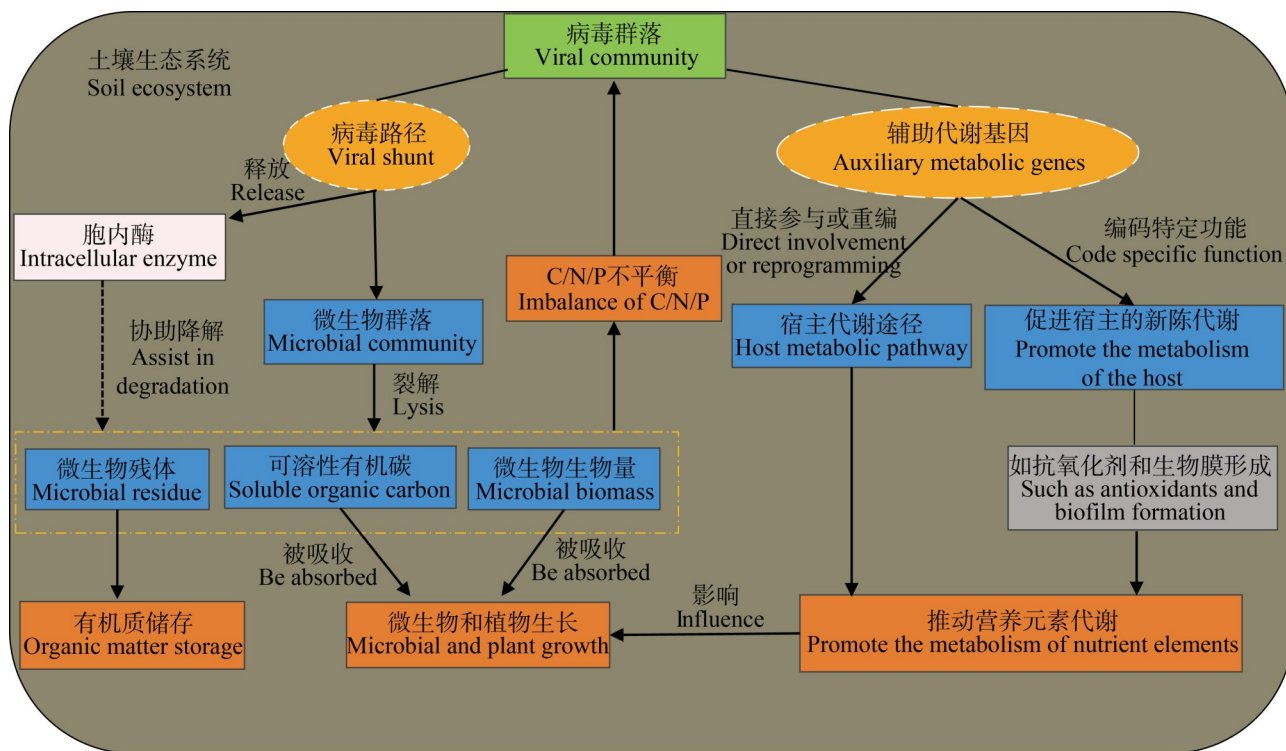


图1 土壤病毒介导土壤营养元素循环

Figure 1 Soil viruses mediate the cycles of soil nutrient elements.

分离和接种实验中发现, 该噬菌体裂解固氮宿主菌, 从而降低了土壤的固氮能力^[83]。类似的研究发现, 病毒裂解根瘤菌抑制其固氮功能, 并引发病毒分流, 协助根系与微生物竞争土壤中的氮^[6,9]。

噬菌体在土壤有机碳矿化过程发挥重要作用。相比于细菌, 噬菌体(如 T4 噬菌体)可更好地预测有机碳矿化^[84]。最近一些病毒富集液添加试验研究发现, 添加活性病毒显著降低土壤 CO₂ 矿化量^[81,85-86], 且随活性病毒添加浓度的增加, 土壤 CO₂ 矿化量降低^[87]。这可能是噬菌体的裂解作用降低细菌丰度和多样性, 从而抑制了由细菌新陈代谢驱动的土壤有机碳矿化^[81,84]。相反, 研究发现噬菌体感染增加了土壤 CO₂ 的释放量, 这是因为噬菌体裂解细菌后释放大量的营养物质, 从而促进活性细菌的生长代谢, 最终增加了土壤总呼吸^[88]。噬菌体对土壤有机质矿化产生不同的影响, 可能是因为不同的土壤性质对噬菌体裂解作用以及裂解产物的降解效率存在差异。噬菌体裂解细菌时, 抑制了土壤细菌群落新陈代谢, 而当裂解产物被降解成细菌可吸收利用的营养物质时, 则促进了细菌群落新陈代谢, 因而噬菌体对细菌群落的新陈代谢是起着促进作用还是抑制作用, 以及这 2 种作用强度大小受土壤具体环境条件的影响, 同时需要考虑不同的环境条件是否会促进溶源性噬菌体转换为烈性噬菌体。因此, 未来可进一步探究哪些土壤性质对噬菌体裂解作用和裂解产物降解作用起着主导作用, 从而推断出影响噬菌体介导土壤碳矿化过程的关键环境因子。

2.2 通过携带辅助代谢基因间接参与土壤元素循环

辅助代谢基因(AMGs)起源于细菌细胞, 但由噬菌体携带, 以增强噬菌体自身和宿主的适应性。噬菌体编码的 AMGs 种类繁多, 例如抗生素抗性基因(antibiotic resistance genes, ARGs),

且不同 AMGs 之间具有一定的互补功能^[57,89]。在土壤元素循环功能方面, 这些基因参与土壤碳、氮、硫循环^[17,89-90]。噬菌体可编码一系列参与宿主代谢途径的基因, 并根据这些基因对环境条件和宿主代谢能力的响应情况, 选择性地携带相应的辅助代谢基因^[57], 从而可能导致宿主代谢通量的变化^[13]。例如, DNA 病毒通过裂解细胞和表达关键的 AMGs 调节细菌生物量, 影响细菌群落结构, 进而推动营养循环^[84]。此外, 噬菌体通过编码 AMGs 直接参与或重编宿主的代谢途径, 通常有利于提高宿主细胞的适应能力和代谢能力^[4]。研究发现噬菌体编码的 AMGs 在特定功能类别中的表达作用高于原核生物, 从而促进宿主的新陈代谢, 例如抗氧化剂和生物膜的形成, 以及维生素 B₁₂ 的生物合成^[57]。同时, 噬菌体的生存策略会影响噬菌体携带的辅助代谢基因与宿主代谢基因的相关性。研究发现, 烈性噬菌体的辅助代谢基因与宿主代谢基因的相关系数为 0.59, 是溶源性病毒的 3 倍, 表明病毒与细菌群落之间存在生态相互作用, 同时也表明烈性噬菌体可能会改变宿主的新陈代谢^[27,91]。相反, 在稻田土壤中发现 70.4% 的代谢基因存在于溶源性病毒中, 这可能是因为稻田土壤中溶源性病毒的比例大于烈性病毒的比例^[80]。

由于土壤病毒影响复杂有机物的降解, 例如病毒通过富集参与降解复杂化合物的微生物类群[如假单胞菌属(*Pseudomonas*)、厌氧柱状菌属(*Anaerocolumna*)和柄杆菌属(*Caulobacter*)], 从而促进碳的矿化^[39], 因此土壤病毒可作为碳动态的预测因子^[4]和土壤有效养分循环的指标^[84]。基于病毒开放阅读框(open reading frame, ORF)的功能基因注释, 发现 35.4%–38.7% 的 ORF 与宿主代谢有关^[91]。进一步的研究发现, 病毒携带的 AMGs 和碳水化合物活性酶(CAZymes)基因可能有助于宿主分解复杂的碳水化合物, 为病毒繁殖提供能量^[80]。其中, CAZymes 基因在病毒参与元素循环方面的作用

越来越受到学者的广泛关注。病毒的 CAZymes 基因广泛存在于感染不同门类细菌的噬菌体中, 这些基因通过病毒侵染注入宿主, 改变细菌的新陈代谢, 间接促进土壤的生物地球化学循环, 尤其是碳循环^[92-93]。通过宏病毒组分析, 研究中国南方红树林土壤病毒群落^[92]和抽穗期玉米根际土壤病毒群落^[93], 发现具有“碳水化合物运输和代谢”功能的基因相对丰度均发生明显变化, 且大部分 CAZymes 基因具有糖苷水解酶活性。其中有些基因被鉴定为溶菌酶或几丁质酶, 利于降解宿主细胞壁^[93], 这可能增加土壤中微生物衍生碳^[85]。除了单独进行宏病毒分析外, 还结合了病毒富集液添加实验, 为进一步研究病毒对有机物的降解作用提供证据。在添加病毒富集液后, 碳固定和碳降解相关基因的丰度均发生了明显变化, 但不同浓度的病毒富集液对基因丰度的影响不同^[87]。

不同的土壤环境条件影响土壤病毒所携带基因的丰度以及种类。虽然底层土壤病毒的密度较低, 但其含有 AMGs 的丰度是表层土壤病毒组的 16 倍, 表明底层土壤病毒高度调控微生物的代谢过程^[91]。在 C/N 比值较低的环境条件下, 拥有氨基酸代谢相关 AMGs 功能的病毒丰度偏高, 而当 C/N 比值较高时, 拥有碳水化合物代谢、脂质代谢和碳固定代谢相关 AMGs 功能的病毒丰度偏高, 表明碳源的可用性可能是预测病毒编码特定 AMGs 的一个重要因素^[57]。

3 土壤病毒影响土壤微生物种群的进化

噬菌体除了影响细菌种群的组成, 也成为细菌进化的重要驱动因素, 因为它们不仅通过侵染对宿主施加高选择压力, 而且通过溶原转化、转导(transduction)和宿主基因破坏等机制将自身基因整合到细菌基因组中^[35]。同时, 病毒基因不断突变, 并利用基因水平转移在宿主间进行遗传物质交流, 最终促进微生物种群的进

化^[3]。从进化的角度而言, 选择可以同时作用于宿主细菌和噬菌体, 例如, 当噬菌体侵染提高了宿主细菌的适应性, 选择则倾向于增加这两者的相互作用, 从而推进微生物种群的进化^[10]。病毒除了通过介导 HGT, 也通过改变与宿主细菌之间的相互作用对微生物种群进化过程产生影响。

3.1 土壤病毒介导基因水平转移

病毒侵染宿主时向宿主细胞引入新的基因, 从而引起宿主细胞基因重组的过程称为病毒介导的 HGT, 即转导^[33]。转导是土壤病毒介导 HGT 的主要方式^[44], 促使遗传物质在宿主细胞间进行交流^[94], 并有利于宿主菌群获得对自身有益或更加多元的功能基因^[77,95]。大量研究证明病毒与宿主之间存在 HGT。例如, 系统发育分析发现, 病毒的多磷酸激酶 *Ppk* 基因与细菌多磷酸激酶 *Ppk* 基因之间关系密切, 表明存在 HGT^[64]。类似地, 基于系统进化分析发现, 病毒多糖脱乙酰酶 3 与不动杆菌(*Acinetobacter* sp.) 的多糖脱乙酰酶聚集在一起, 表明这种含有多糖脱乙酰酶 3 的 AMGs 可能来自感染该细菌的噬菌体^[92]。除了通过测序分析推断病毒介导 HGT 的存在, 也有实验提供了可能的证据。在分离并分析水稻土壤中 41 个固氮螺菌属(*Azospirillum* sp.) 菌株(属于 TSH58 菌株)的基因组时, 发现在反硝化诱导条件下位于移动遗传元件(mobile genetic elements)上的反硝化功能基因 *nirK* 积极转录, 证明噬菌体通过转导使反硝化功能基因在不同微生物群落间传播, 对土壤氮循环的周转产生影响^[96]。另外, 研究发现噬菌体通过转导提高根瘤菌的代谢能力, 增强了植物共生固氮作用, 从而有利于增加输入土壤的氮素通量^[97]。由此可见, 病毒介导基因水平转移是土壤中一种常见的现象, 通过载入基因影响宿主的功能, 对改变土壤生态功能发挥着重要作用。

目前, 关于病毒介导 HGT 的研究主要集中在抗性基因。土壤生态系统是环境中抗性基因

的重要源和汇^[3],也是抗性 HGT 的重要热区^[98]。土壤噬菌体作为病毒的关键类群,通过介导 ARGs 的水平转移成为驱动环境中 ARGs 扩散的核心传播者^[44,98]。研究发现,噬菌体通过转导方式转移抗性基因,使病原菌获得耐药性或增加病原菌的耐药性^[98-99],而当抗性基因转移至人类病原菌,则对人类健康产生威胁^[3]。类似地,共感染(多个噬菌体同时感染一个宿主细胞)可能调动宿主的抗生素耐药基因^[100]。此外,研究发现携带不同 ARGs 的噬菌体与同一宿主有关联,这可能会促进耐多药病原菌的出现^[101]。相反,也有研究表明噬菌体通过增加宿主对高突变率的选择,减缓抗生素耐药性的产生^[102]。产生这些不同的结果可能与噬菌体同宿主的相关作用有关。进一步研究噬菌体与宿主相互作用发现,噬菌体与致病菌和抗生素耐药菌有明显的联系^[103],其中,约有 32.57% 具有裂解活性的噬菌体能够感染微生物宿主^[104]。此外,噬菌体通过转导方式实现在不同宿主菌之间转移基因^[105]。已有研究发现,噬菌体介导的 HGT 可以发生在相距较远的细菌细胞之间,这对 ARGs 从外部环境传播到宿主的过程发挥着重要作用^[99],且发现噬菌体对 ARGs 具有偏好性,而不是随机发生的^[106]。此外,人类活动会影响噬菌体在不同土壤环境介质之间的传播,从而改变土壤微生物群落结构和 ARGs 的分布^[3],并最终影响噬菌体与宿主之间 ARGs 的 HGT。除了噬菌体,古细菌病毒也通过转导促进了微生物基因组之间遗传物质的水平转移^[107]。

土壤病毒除了作为 HGT 的载体,其裂解宿主细胞后释放的 DNA 也具有 HGT 的能力。病毒侵染裂解宿主细胞,释放裸露的 DNA 到环境中,成为胞外游离 DNA。只有当感受态细菌存在时游离的 DNA 才能被自然感受态细胞吸收和整合,这种方式称为转化,此方式会引起微生物发生遗传变异,进而推动微生物种群进化^[44,92]。同时,研究发现噬菌体裂解释放宿主的 DNA,然后该 DNA 发生的转化过程具有特异

性^[92]。总之,噬菌体是宿主进化的基因库,能够赋予宿主新的功能,促进了宿主的进化^[13]。相比之下,病毒介导 HGT 受到很多因素的影响,例如适宜基因转移的环境条件和保持游离 DNA 活性的条件等,且由于土壤环境的高度异质性,限制了病毒的 HGT 作用^[44]。目前,土壤病毒对 HGT 的影响主要有 2 种方式。相比于噬菌体裂解释放宿主 DNA 而引起的 HGT 对微生物种群进化的影响,噬菌体作为 HGT 载体对微生物种群进化的贡献是否更大,有待进一步探究。

3.2 土壤病毒与宿主细菌的相互作用

土壤病毒与土壤微生物耦合关系的研究在揭示土壤生态功能方面发挥着重要的作用^[3]。为了抵抗噬菌体感染和溶解,土壤细菌产生了很多抗性和防御机制,持续变异和选择以提高自身适应能力,而噬菌体则进化出了许多克服它们的方法,形成反适应策略,导致了一场长期的、共同进化的军备竞赛,称为红皇后假说(Red Queen hypothesis)^[108-110]。具体而言,在自然环境下经过病毒与宿主之间极其复杂、漫长和多样化相互作用,宿主微生物在与病毒对抗过程中进化出多种防御机制,同时病毒为攻破宿主的防线而持续更新自身侵染机制;此外,环境因素通过影响病毒的生存能力以及策略,间接对病毒侵染宿主微生物的能力产生影响,从而促进病毒-宿主的共同进化^[109,111]。有研究首次提供抗噬菌体先天免疫的证据,揭示了噬菌体-宿主之间的动态变化^[112]。噬菌体侵染细菌过程首先吸附在细菌表面^[10]。细菌为防止噬菌体的吸附已进化出多种方法,如失去噬菌体受体、降低受体的表达、通过突变修饰受体或通过掩盖受体来产生阻断噬菌体吸附的蛋白质^[113]。当噬菌体成功吸附到细菌表面时,细菌迅速改变自身表面的渗透性,阻止噬菌体的遗传物质注入到细菌细胞^[114]。如果噬菌体成功地将遗传物质注入感染细菌,细菌则启动第二道防线,识别噬菌体核酸,并通过限制性修饰(restriction

modification, RM)系统或规律性成簇间隔的短回文重复序列及相关蛋白 (clustered regularly interspaced short palindromic repeats/CRISPR-associated protein, CRISPR/Cas)系统分别对已识别的病毒进行DNA降解或适应性免疫^[10,109,115]。若噬菌体突破这些防线并调控宿主开始合成噬菌体自身的蛋白时,细菌的其他防御系统可以检测病毒蛋白并触发细胞死亡,从而消除噬菌体的感染,同时促进周围未感染细菌的存活^[116]。病毒应对细菌持续进化的防御机制的策略是不断修改目标受体,或改变自身与宿主微生物相互作用的结构,使病毒能够再次与宿主微生物进行有效的相互作用^[33,117]。在分析南极土壤宏基因组时发现,噬菌体能够通过增强自身甲基转移酶基因的表达,促使甲基转移酶帮助噬菌体规避宿主的限制修饰系统,从而感染宿主^[112]。然而,对于衡量土壤病毒与宿主细菌相互作用的研究仍是难点问题。研究亚热带森林土壤病毒的群落特征发现,病毒与宿主微生物群落通过相互适应和制约,从而使两者保持在较稳定的水平上^[14]。然而,这是基于病毒和宿主微生物群落丰度变化的比较,无法提供直接的证据证明出现这种丰度变化一定是由病毒和宿主之间的相互作用造成的,因而有待进一步深入发掘更能体现病毒与宿主相关作用的指标。

4 土壤病毒影响植物、动物和人类健康

目前,微生物活动在驱动生物地球化学循环和促进植物健康方面发挥重要作用的热点研究区是根际^[118]。根际是地球上最复杂的微生物栖息地,由植物根系、土壤以及由细菌、古菌、病毒和微型真核生物组成的多样化微生物联合体构成一个综合网络^[119]。其中,病毒-根际相互作用是一个新兴研究领域^[120]。病毒在根际微生物组中含量丰富,土壤不同生

境对病毒群落的组成产生重大影响^[121]。研究发现,土壤病毒在越靠近作物根系区域活性越高,并发现土壤病毒可能对宿主新陈代谢重新编程,影响植物与微生物之间的相互作用,表明病毒可能具有土壤生态位特异性^[118]。此外,土壤含水量、土壤盐度、植物群落、根际微生物群组、生物炭改良剂以及氮素的添加等因素都会对土壤病毒群落结构和活性产生影响^[118,120-122]。然而,病毒动态对根际微生物组成也产生影响^[120],如土壤病毒通过对植物产生拮抗或协同作用,从而与植物共同塑造根系微生物组^[118,123]。

土壤病毒是人类健康的危害之一^[16],且人类健康不是孤立的,而是与动物、植物和环境的健康息息相关^[124]。由于病毒自身不具备自主运动能力,主要依靠气流、水流、其他物质(如微塑料)和生物的携带在环境中被动迁移^[44,125]。微塑料是一类影响生态系统平衡和人类健康的新兴污染物^[126-127],它极易被土壤动物摄入并在体内积累,通过食物链迁移、转化和富集进入人体,对人类健康和生态构成潜在威胁^[128-130]。研究发现,高达(98.6±0.2)%的剂量病毒可被微塑料吸附,且原始微塑料和紫外线老化的微塑料都显著延长病毒的吸附时间和增强病毒的感染性^[125]。微塑料通过表面吸附作用富集土壤病毒,并作为生物载体促进病毒跨物种迁移,使土壤病毒沿植物-动物-人类的营养链传递,导致潜在的跨物种病毒感染的健康风险。此外,土壤的空间异质性、病毒与宿主细胞的吸附作用、土壤胶体等物质的吸附作用也会影响病毒流动性^[78,125,131]。

5 总结与展望

土壤噬菌体由于较高的丰度和多样性以及独特的生活策略等,对生态系统的功能产生深远影响。土壤噬菌体通过生存策略的选择或调节宿主的代谢过程影响微生物的组成、生存能力和毒力水平,同时其丰度的高低影响这些方

面作用的强度。在介导土壤营养物质循环方面, 病毒通过裂解宿主导致大量营养物质释放到外界环境, 进而影响这些营养物质的循环过程, 或者病毒通过将自身携带的 AMGs 基因载入宿主细胞, 调节宿主细胞对营养物质的代谢水平。此外, 土壤病毒能够在细胞水平或基因水平上推动微生物种群进化历程。另外, 在农业生产上, 依据噬菌体对宿主微生物的作用开发了一种安全的防治农作物细菌性疾病的生物制剂, 但该技术对土壤微生态环境的健康稳定的研究仍非常有限, 亟待体系化开展相关方面的研究。由于土壤的异质性和复杂性, 以及病毒自身的复杂特性, 目前对土壤病毒生态功能研究的广度和深度仍非常有限, 今后对土壤病毒生态功能的研究, 可重点关注如下几个方面。

(1) 提升宏病毒组学精度并强化宏基因组整合, 解析病毒功能基因与宿主互作机制, 进一步发掘病毒在土壤生态系统的新功能。由于宏病毒组学对病毒测序长度和质量有限, 导致宏病毒组学的精确性偏低, 以及病毒基因数据库信息有限, 使测定基因信息与数据库的比对成功率 and 功能基因的鉴定结果非常有限, 因此亟待通过延长测序长度和提高测序质量提高病毒测序技术的精确度。同时, 通过与目前较成熟的宏基因组结合, 和基于已有的病毒与宿主相互作用理论知识, 推断并鉴定出病毒新的功能基因, 不断扩充基因数据库。

(2) 提高病毒-宿主关联预测技术水平, 结合转录组学深入理解病毒与宿主相互作用的机制。由于大多数土壤病毒尚未被培养, 其信息仅来源于宏基因组重叠群或宏基因组组装基因组, 病毒与宿主的相互作用通常只能通过计算模拟进行预测^[11]。因此, 计算模拟水平的精确度和范围将直接影响病毒-宿主关联预测结果的真实性, 提高模拟效果非常重要。此外, 可再结合转录组学对模拟结果进行检验。然而, 转录组学在土壤病毒的研究非常匮乏, 对于计算模拟技术结合转录组学的研究更为缺乏, 有待未来

进一步研究。

(3) 强化与现代科学技术的结合, 将有利于改变研究土壤病毒的维度和实现突破性的发现。有研究利用人工智能(artificial intelligence, AI)大语言模型助力破解病毒蛋白功能, 显著提高注释准确性^[132]。这种技术已运用于研究海洋病毒, 缺乏对土壤病毒的研究, 将来可将该技术应用于土壤病毒, 有助于扩大土壤病毒功能研究的广度和深度。此外, 有学者利用 AI 技术(特别是深度学习算法)发现了新的病毒种类, 对扩充病毒库具有突破性意义^[133], 目前关于 AI 技术在土壤病毒的研究尚未得到广泛应用。

(4) 加强利用宏基因组稳定同位素探测, 揭示土壤病毒参与元素循环的过程, 同时可结合实时荧光定量 PCR 跟踪(或定量)宿主和病毒对元素输入的动态响应, 从而实现全面了解病毒影响土壤元素循环过程, 甚至实现定量评估土壤病毒在生物地球化学循环的潜力。目前, 稳定同位素标记主要集中应用于土壤病毒参与碳和氮循环的研究, 而对磷和其他元素循环的研究较缺乏。其中, 磷元素是病毒结构组成的重要元素, 而病毒颗粒对保留土壤磷元素具有非常重要的作用, 因此, 病毒参与磷循环的研究将是未来的重要研究方向。

作者贡献声明

陈紫婷: 论文撰写、绘图和修改; 魏亮: 参与讨论部分写作; 祝贞科: 负责对纳入文献进行深度分析; 鲁顺保: 论文指导和审阅; 葛体达: 论文指导和审阅; 王双: 综述选题、论文框架构思和确定、论文审阅和修订、获取基金和项目管理。

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] 高瑞川, 胡敏, 李芳柏, 陈冠虹, 方利平. 土壤噬菌体的研究进展及生态功能解析[J]. 华南农业大学学报, 2022, 43(5): 1-11.
GAO RC, HU M, LI FB, CHEN GH, FANG LP. Research progress and ecological function of phages in soil[J]. Journal of South China Agricultural University, 2022, 43(5): 1-11 (in Chinese).
- [2] 王光华. 掀开土壤生物“暗物质”: 土壤病毒的神秘面纱[J]. 中国科学院院刊, 2017, 32(6): 575-584.
WANG GH. Lift mysterious veil of soil virus: ‘dark matter’ of soil biota[J]. Bulletin of Chinese Academy of Sciences, 2017, 32(6): 575-584 (in Chinese).
- [3] 王光华, 刘俊杰, 朱冬, 叶茂, 朱永官. 土壤病毒的研究进展与挑战[J]. 土壤学报, 2020, 57(6): 1319-1332.
WANG GH, LIU JJ, ZHU D, YE M, ZHU YG. A review of researches on viruses in soil—advancement and challenges[J]. Acta Pedologica Sinica, 2020, 57(6): 1319-1332 (in Chinese).
- [4] LIANG XL, RADOSEVICH M, DeBRUYN JM, WILHELM SW, McDEARIS R, ZHUANG J. Incorporating viruses into soil ecology: a new dimension to understand biogeochemical cycling[J]. Critical Reviews in Environmental Science and Technology, 2024, 54(2): 117-137.
- [5] 徐志伟, 魏云林, 季秀玲. 病毒宏基因组学研究进展[J]. 微生物学通报, 2020, 47(8): 2560-2570.
XU ZW, WEI YL, JI XL. Advances in viral metagenomics[J]. Microbiology China, 2020, 47(8): 2560-2570 (in Chinese).
- [6] KUZUYAKOV 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.
- [7] DELGADO-BAQUERIZO M, REICH PB, TRIVEDI C, ELDRIDGE DJ, ABADES S, ALFARO FD, BASTIDA F, BERHE AA, CUTLER NA, GALLARDO A, GARCÍA-VELÁZQUEZ L, HART SC, HAYES PE, HE JZ, HSEU ZY, HU HW, KIRCHMAIR M, NEUHAUSER S, PÉREZ CA, REED SC, et al. Multiple elements of soil biodiversity drive ecosystem functions across biomes[J]. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(2): 210-220.
- [8] JIA P, LIANG JL, LU JL, ZHONG SJ, XIONG T, FENG SW, WANG YT, WU ZH, YI XZ, GAO SM, ZHENG J, WEN P, LI FL, LI YY, LIAO B, SHU WS, LI JT. Soil keystone viruses are regulators of ecosystem multifunctionality[J]. Environment International, 2024, 191: 108964.
- [9] 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.
- [10] WANG XF, TANG YK, YUE XF, WANG S, YANG KM, XU YC, SHEN QR, FRIMAN VP, WEI Z. The role of rhizosphere phages in soil health[J]. FEMS Microbiology Ecology, 2024, 100(5): fae052.
- [11] HAZARD C, ANANTHARAMAN K, HILLARY LS, NERI U, ROUX S, TRUBL G, WILLIAMSON K, PETTRIDGE J, NICOL GW, EMERSON JB. Beneath the surface: unsolved questions in soil virus ecology[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2025, 205: 109780.
- [12] CARREIRA C, LØNBORG C, ACHARYA B, ARYAL L, BUIVYDAITE Z, BORIM CORRÊA F, CHEN TT, LORENZEN ELBERG C, EMERSON JB, HILLARY L, KHADKA RB, LANGLOIS V, MASON-JONES K, NETHERWAY T, SUTELA S, TRUBL G, WAKANG'ERI A, WANG RQ, WHITE RA, WINDING A, et al. Integrating viruses into soil food web biogeochemistry[J]. Nature Microbiology, 2024, 9(8): 1918-1928.
- [13] HURWITZ BL, U'REN JM. Viral metabolic reprogramming in marine ecosystems[J]. Current Opinion in Microbiology, 2016, 31: 161-168.
- [14] 严雨亭. 亚热带森林土壤病毒的群落特征及潜在生态功能[D]. 福州: 福建师范大学硕士学位论文, 2023.
YAN YT. Community characteristics and potential ecological functions of soil viruses in subtropical forests[D]. Fuzhou: Master's Thesis of Fujian Normal University, 2023 (in Chinese).
- [15] ZIMMERMAN AE, HOWARD-VARONA C, NEEDHAM DM, JOHN SG, WORDEN AZ, SULLIVAN MB, WALDBAUER JR, COLEMAN ML. Metabolic and biogeochemical consequences of viral infection in aquatic ecosystems[J]. Nature Reviews Microbiology, 2019, 18(1): 21-34.
- [16] JANSSON JK, WU RN. Soil viral diversity, ecology and climate change[J]. Nature Reviews Microbiology, 2022, 21(5): 296-311.
- [17] ROUX S, EMERSON JB. Diversity in the soil virosphere: to infinity and beyond? [J]. Trends in Microbiology, 2022, 30(11): 1025-1035.
- [18] LIANG XL, WANG YF, XIE NH, WANG S, ZHANG Y, RADOSEVICH M. Studying soil viral ecology under an ecosystem services framework[J]. Applied Soil Ecology, 2024, 197: 105339.
- [19] 郑晓璇. 有机氯农药污染土壤噬菌体-细菌群落相互作用机制研究[D]. 南京: 南京农业大学硕士学位论文, 2021.
ZHENG XX. Interaction mechanism of phage and bacterial communities in organochlorine pesticide contaminated soils[D]. Nanjing: Master's Thesis of Nanjing Agricultural University, 2021 (in Chinese).
- [20] SAUSSET R, PETIT MA, GABORIAU-ROUTHIAU V, de PAEPE M. New insights into intestinal phages[J]. Mucosal Immunology, 2020, 13(2): 205-215.
- [21] ELOIS MA, da SILVA R, von TÖNNEMANN PILATI G, RODRÍGUEZ-LÁZARO D, FONGARO G. Bacteriophages as biotechnological tools[J]. Viruses, 2023, 15(2): 349.
- [22] BATINOVIC S, WASSEF F, KNOWLER SA, RICE DTF, STANTON CR, ROSE J, TUCCI J, NITTAMI T, VINH A, DRUMMOND GR, SOBEY CG, CHAN HT, SEVIOUR RJ, PETROVSKI S, FRANKS AE. Bacteriophages in natural and artificial environments[J]. Pathogens, 2019, 8(3): 100.
- [23] GUAJARDO-LEIVA S, SANTOS F, SALGADO O,

- REGEARD C, QUILLET L, DÍEZ B. Unveiling ecological and genetic novelty within lytic and lysogenic viral communities of hot spring phototrophic microbial mats[J]. *Microbiology Spectrum*, 2021, 9(3): e0069421.
- [24] PAYET JP, SUTTLE CA. To kill or not to kill: the balance between lytic and lysogenic viral infection is driven by trophic status[J]. *Limnology and Oceanography*, 2013, 58(2): 465-474.
- [25] 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.
- [26] ABDULRAHMAN ASHY R, AGUSTÍ S. Low host abundance and high temperature determine switching from lytic to lysogenic cycles in planktonic microbial communities in a tropical sea (red sea)[J]. *Viruses*, 2020, 12(7): 761.
- [27] ZHANG J, SHANG JY, LIU BB, ZHU D, LI QF, YIN L, OHORE OE, WEN SB, DING CF, ZHANG YC, YUE ZF, ZOU YK. Hot spots of resistance: transit centers as breeding grounds for airborne ARG-carrying bacteriophages[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2024, 480: 136165.
- [28] LENOIR L, PERSSON T, BENGTTSSON J, WALLANDER H, WIRÉN A. Bottom-up or top-down control in forest soil microcosms? Effects of soil fauna on fungal biomass and C/N mineralisation[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2007, 43(3): 281-294.
- [29] HOWARD-VARONA C, HARGREAVES KR, ABEDON ST, SULLIVAN MB. Lysogeny in nature: mechanisms, impact and ecology of temperate phages[J]. *The ISME Journal*, 2017, 11(7): 1511-1520.
- [30] LIAO HP, LIU C, AI CF, GAO T, YANG QE, YU Z, GAO SM, ZHOU SG, FRIMAN VP. Mesophilic and thermophilic viruses are associated with nutrient cycling during hyperthermophilic composting[J]. *The ISME Journal*, 2023, 17(6): 916-930.
- [31] SANTOS-MEDELÍN C, BLAZEWCZ SJ, PETTRIDGE J, FIRESTONE MK, EMERSON JB. Viral but not bacterial community successional patterns reflect extreme turnover shortly after rewetting dry soils[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2023, 7(11): 1809-1822.
- [32] CROWTHER TW, STANTON DWG, THOMAS SM, A'BEAR AD, HISCOX J, JONES TH, VOŘÍŠKOVÁ J, BALDRIAN P, BODDY L. Top-down control of soil fungal community composition by a globally distributed keystone consumer[J]. *Ecology*, 2013, 94(11): 2518-2528.
- [33] 韩丽丽, 曹苗苗, 毕丽, 张丽梅, 贺纪正. 土壤病毒的研究进展与应用前景[J]. *科技导报*, 2022, 40(3): 75-86.
- [34] HAN LL, CAO MM, BI L, ZHANG LM, HE JZ. Research advances and application prospect of soil viruses[J]. *Science & Technology Review*, 2022, 40(3): 75-86 (in Chinese).
- [35] SUTTLE CA. Viruses in the sea[J]. *Nature*, 2005, 437(7057): 356-361.
- [36] WINTER C, BOUVIER T, WEINBAUER MG, THINGSTAD TF. Trade-offs between competition and defense specialists among unicellular planktonic organisms: the “killing the winner” hypothesis revisited[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2010, 74(1): 42-57.
- [37] Van GOETHEM MW, SWENSON TL, TRUBL G, ROUX S, NORTEN TR. Characteristics of wetting-induced bacteriophage blooms in biological soil crust[J]. *mBio*, 2019, 10(6): e02287-19.
- [38] CHEVALLEREAU A, PONS BJ, van HOUTE S, WESTRA ER. Interactions between bacterial and phage communities in natural environments[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2021, 20(1): 49-62.
- [39] ZHAO XL, LIANG XL, ZHU ZK, YUAN ZF, YU SX, LIU YL, WANG JK, MASON-JONES K, KUZYAKOV Y, CHEN JP, GE TD, WANG S. Phages affect soil dissolved organic matter mineralization by shaping bacterial communities[J]. *Environmental Science & Technology*, 2025, 59(4): 2070-2081.
- [40] BRAGA LPP, SPOR A, KOT W, BREUIL MC, HANSEN LH, SETUBAL JC, PHILIPPOT L. Impact of phages on soil bacterial communities and nitrogen availability under different assembly scenarios[J]. *Microbiome*, 2020, 8(1): 52.
- [41] ZHANG R, WEINBAUER MG, QIAN PY. Viruses and flagellates sustain apparent richness and reduce biomass accumulation of bacterioplankton in coastal marine waters[J]. *Environmental Microbiology*, 2007, 9(12): 3008-3018.
- [42] WANG XF, WANG S, HUANG MC, HE YL, GUO SS, YANG KM, WANG NQ, SUN TY, YANG HW, YANG TJ, XU YC, SHEN QR, FRIMAN VP, WEI Z. Phages enhance both phytopathogen density control and rhizosphere microbiome suppressiveness[J]. *mBio*, 2024, 15(6): e0301623.
- [43] THAPA MAGAR R, LEE SY, SONG YR, LEE SW, OH CS. Minimal adverse effects of exogenous phage treatment on soil bacterial communities[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 195: 105250.
- [44] 吴汉卿, 阮楚晋, 韩苗, 王钢. 土壤病毒之奥秘: 研究进展、挑战及未来展望[J]. *微生物学报*, 2024, 64(6): 1824-1847.
- [45] LIANG XL, ZHANG YY, WOMMACK KE, WILHELM SW, DeBRUYN JM, SHERFY AC, ZHUANG J, RADOSEVICH M. Lysogenic reproductive strategies of viral communities vary with soil depth and are correlated with bacterial diversity[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 144: 107767.
- [46] 祁慧鹂, 郑晓璇, 孙明明, 王金锋, 马迎飞, 朱冬, 王风贺, 蒋新, 叶茂. 土壤宏病毒组的研究方法与进展[J]. *土壤学报*, 2021, 58(3): 568-577.

- QI HY, ZHENG XX, SUN MM, WANG JF, MA YF, ZHU D, WANG FH, JIANG X, YE M. Review in the soil virus metagenome analytical methods and progress[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2021, 58(3): 568-577 (in Chinese).
- [47] SEGOBOLA J, ADRIAENSSENS E, TSEKOA T, RASHAMUSE K, COWAN D. Exploring viral diversity in a unique South African soil habitat[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8: 111.
- [48] CASTLEDINE M, BUCKLING A. Critically evaluating the relative importance of phage in shaping microbial community composition[J]. *Trends in Microbiology*, 2024, 32(10): 957-969.
- [49] SAMADDAR S, GREWAL RK, SINHA S, GHOSH S, ROY S, DAS GUPTA SK. Dynamics of mycobacteriophage-mycobacterial host interaction: evidence for secondary mechanisms for host lethality[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 82(1): 124-133.
- [50] SRINIVASIAH S, LOVETT J, GHOSH D, ROY K, FUHRMANN JJ, RADOSEVICH M, WOMMACK KE. Dynamics of autochthonous soil viral communities parallels dynamics of host communities under nutrient stimulation[J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2015, 91(7): fiv063.
- [51] WANG XF, WEI Z, YANG KM, WANG JN, JOUSSET A, XU YC, SHEN QR, FRIMAN VP. Phage combination therapies for bacterial wilt disease in tomato[J]. *Nature Biotechnology*, 2019, 37(12): 1513-1520.
- [52] ELWIN A, BUKOSKI JJ, JINTANA V, ROBINSON EJZ, CLARK JM. Preservation and recovery of mangrove ecosystem carbon stocks in abandoned shrimp ponds[J]. *Scientific Reports*, 2019, 9: 18275.
- [53] MORELLA NM, GOMEZ AL, WANG G, LEUNG MS, KOSKELLA B. The impact of bacteriophages on phyllosphere bacterial abundance and composition[J]. *Molecular Ecology*, 2018, 27(8): 2025-2038.
- [54] FEDERICI S, NOBS SP, ELINAV E. Phages and their potential to modulate the microbiome and immunity[J]. *Cellular & Molecular Immunology*, 2020, 18(4): 889-904.
- [55] FUHRMAN JA. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects[J]. *Nature*, 1999, 399(6736): 541-548.
- [56] MIDDELBOE M, RIEMANN L, STEWARD GF, HANSEN V, NYBROE O. Virus-induced transfer of organic carbon between marine bacteria in a model community[J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2003, 33: 1-10.
- [57] QI HY, LV JH, LIAO JQ, JIN JH, REN Y, TAO Y, WANG DS, ALVAREZ PJJ, YU PF. Metagenomic insights into microalgae-bacterium-virus interactions and viral functions in phycosphere facing environmental fluctuations[J]. *Water Research*, 2025, 268: 122676.
- [58] 蒋艳, 赵炳梓. 细菌生长过程中的病毒消失行为研究[J]. *土壤*, 2013, 45(3): 522-528.
JIANG Y, ZHAO BZ. Effects of bacterial growth process on virus removal[J]. *Soils*, 2013, 45(3): 522-528 (in Chinese).
- [59] MIRZAEI MK, MAURICE CF. Ménage à trois in the human gut: interactions between host, bacteria and phages[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(7): 397-408.
- [60] HUANG BB, GE L, XIANG D, TAN G, LIU LJ, YANG L, JING YF, LIU QS, CHEN W, LI Y, HE HX, SUN HZ, PAN Q, YI K. Isolation, characterization, and genomic analysis of a lytic bacteriophage, PQ43W, with the potential of controlling bacterial wilt[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1396213.
- [61] VOIGT E, RALL BC, CHATZINOTAS A, BROSE U, ROSENBAUM B. Phage strategies facilitate bacterial coexistence under environmental variability[J]. *PeerJ*, 2021, 9: e12194.
- [62] 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.
- [63] HWANG Y, RAHLFF J, SCHULZE-MAKUCH D, SCHLOTTER M, PROBST AJ. Diverse viruses carrying genes for microbial extremotolerance in the Atacama desert hyperarid soil[J]. *mSystems*, 2021, 6(3): e00385-21.
- [64] LI J, SUN YC, ZHANG QF, LIU SN, LIU P, ZHANG XX. Unveiling the potential role of virus-encoded polyphosphate kinases in enhancing phosphorus removal in activated sludge systems[J]. *Water Research*, 2025, 268: 122678.
- [65] LIANG RH, YE ZW, QIN ZZ, XIE YB, YANG XM, SUN HR, DU QH, LUO P, TANG KM, HU BD, CAO JL, WONG XH, LING GS, CHU H, SHEN JG, YIN FF, JIN DY, CHAN JF, YUEN KY, YUAN SF. PMI-controlled mannose metabolism and glycosylation determines tissue tolerance and virus fitness[J]. *Nature Communications*, 2024, 15: 2144.
- [66] GULER P, BENDORI SO, BORENSTEIN T, AFRAMIAN N, KESSEL A, ELDAR A. Arbitrium communication controls phage lysogeny through non-lethal modulation of a host toxin-antitoxin defence system [J]. *Nature Microbiology*, 2024, 9(1): 150-160.
- [67] BOYD EF. Chapter 4 bacteriophage-encoded bacterial virulence factors and phage-pathogenicity island interactions[J]. *Advances in Virus Research*, 2012, 82: 91-118.
- [68] GREENROD STE, STOYCHEVA M, ELPHINSTONE J, FRIMAN VP. Global diversity and distribution of prophages are lineage-specific within the *Ralstonia solanacearum* species complex[J]. *BMC Genomics*, 2022, 23(1): 689.
- [69] HULIN MT, RABIEY M, ZENG ZY, VADILLO DIEGUEZ A, BELLAMY S, SWIFT P, MANSFIELD JW, JACKSON RW, HARRISON RJ. Genomic and functional analysis of phage-mediated horizontal gene transfer in *Pseudomonas syringae* on the plant surface[J]. *New Phytologist*, 2023, 237(3): 959-973.
- [70] 黎庶, 胡福泉. 前噬菌体[J]. *微生物学通报*, 2009, 36(3): 432-438.
LI S, HU FQ. Prophages[J]. *Microbiology China*, 2009, 36(3): 432-438 (in Chinese).
- [71] Van HOUTE S, BUCKLING A, WESTRA ER. Evolutionary ecology of prokaryotic immune

- mechanisms[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2016, 80(3): 745-763.
- [72] AHMAD AA, ADDY HS, HUANG Q. Biological and molecular characterization of a jumbo bacteriophage infecting plant pathogenic *Ralstonia solanacearum* species complex strains[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 741600.
- [73] LUO JY, DAI DJ, LV LQ, AHMED T, CHEN L, WANG YL, AN QL, SUN GC, LI B. Advancements in the use of bacteriophages to combat the kiwifruit canker phytopathogen *Pseudomonas syringae* pv. *actinidiae*[J]. *Viruses*, 2022, 14(12): 2704.
- [74] FERNÁNDEZ L, GUTIÉRREZ D, RODRÍGUEZ A, GARCÍA P. Application of bacteriophages in the agro-food sector: a long way toward approval[J]. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2018, 8: 296.
- [75] CHANTAPAKUL B, SABARATNAM S, WANG SY. Isolation and characterization of bacteriophages for controlling *Rhizobium radiobacter*-causing stem and crown gall of highbush blueberry[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2024, 15: 1437536.
- [76] LI Y, WATANABE T, MURASE J, ASAKAWA S, KIMURA M. Identification of the major capsid gene (g23) of T4-type bacteriophages that assimilate substrates from root cap cells under aerobic and anaerobic soil conditions using a DNA-SIP approach[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 63: 97-105.
- [77] 夏蓉, 郑晓璇, 叶茂, 朱冬, 张辉, 朱春梧, 胡锋, 孙明明. 噬菌体对土壤碳氮元素循环转化影响的研究进展[J]. *土壤*, 2021, 53(4): 661-671.
- XIA R, ZHENG XX, YE M, ZHU D, ZHANG H, ZHU CW, HU F, SUN MM. Advances in effects of bacteriophages on transformation of carbon and nitrogen in soil[J]. *Soils*, 2021, 53(4): 661-671 (in Chinese).
- [78] ROY K, GHOSH D, DeBRUYN JM, DASGUPTA T, WOMMACK KE, LIANG XL, WAGNER RE, RADOSEVICH M. Temporal dynamics of soil virus and bacterial populations in agricultural and early plant successional soils[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 1494.
- [79] JOVER LF, EFFLER TC, BUCHAN A, WILHELM SW, WEITZ JS. The elemental composition of virus particles: implications for marine biogeochemical cycles[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2014, 12(7): 519-528.
- [80] 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.
- [81] ZHOU ZY, LIANG XL, ZHANG N, XIE NH, HUANG YS, ZHOU YH, LI BX. The impact of soil viruses on organic carbon mineralization and microbial biomass turnover[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 202: 105554.
- [82] 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.
- [83] 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.
- [84] WEI XM, GE TD, WU CF, WANG S, MASON-JONES K, LI Y, ZHU ZK, HU YJ, LIANG C, SHEN JL, WU JS, KUZYAKOV Y. T4-like phages reveal the potential role of viruses in soil organic matter mineralization[J]. *Environmental Science & Technology*, 2021, 55(9): 6440-6448.
- [85] OSBURN ED, BAER SG, EVANS SE, McBRIDE SG, STRICKLAND MS. Effects of experimentally elevated virus abundance on soil carbon cycling across varying ecosystem types[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 198: 109556.
- [86] TONG D, WANG YJ, YU HD, SHEN HJ, DAHLGREN RA, XU JM. Viral lysing can alleviate microbial nutrient limitations and accumulate recalcitrant dissolved organic matter components in soil[J]. *The ISME Journal*, 2023, 17(8): 1247-1256.
- [87] HUANG X, BRAGA LPP, DING CX, YANG BK, GE TD, DI HJ, HE Y, XU JM, PHILIPPOT L, LI Y. Impact of viruses on prokaryotic communities and greenhouse gas emissions in agricultural soils[J]. *Advanced Science*, 2024, 11(48): 2407223.
- [88] WANG S, YU SX, ZHAO XY, ZHAO XL, MASON-JONES K, ZHU ZK, REDMILE-GORDON M, LI Y, CHEN JP, KUZYAKOV Y, GE TD. Experimental evidence for the impact of phages on mineralization of soil-derived dissolved organic matter under different temperature regimes[J]. *Science of The Total Environment*, 2022, 846: 157517.
- [89] COOK R, HOOTON S, TRIVEDI U, KING L, DODD CER, HOBMAN JL, STEKEL DJ, JONES MA, MILLARD AD. Hybrid assembly of an agricultural slurry virome reveals a diverse and stable community with the potential to alter the metabolism and virulence of veterinary pathogens[J]. *Microbiome*, 2021, 9(1): 65.
- [90] SHARON I, BATTCHIKOVA N, ARO EM, GIGLIONE C, MEINNEL 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.
- [91] LIANG XL, WAGNER RE, ZHUANG J, DeBRUYN JM, WILHELM SW, LIU F, YANG L, STATON ME, SHERFY AC, RADOSEVICH M. Viral abundance and diversity vary with depth in a southeastern United States agricultural ultisol[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 137: 107546.
- [92] 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.
- [93] 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.
- [94] PETERS DL, LYNCH KH, STOTHARD P, DENNIS JJ. The isolation and characterization of two *Stenotrophomonas maltophilia* bacteriophages capable of

- cross-taxonomic order infectivity[J]. *BMC Genomics*, 2015, 16(1): 664.
- [95] 韩丽丽, 贺纪正. 病毒生态学研究进展[J]. *生态学报*, 2016, 36(16): 4988-4996.
HAN LL, HE JZ. Advances in viral ecology research[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(16): 4988-4996 (in Chinese).
- [96] JANG J, SAKAI Y, SENOO K, ISHII S. Potentially mobile denitrification genes identified in *Azospirillum* sp. strain TSH58[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2019, 85(2): e02474-18.
- [97] 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.
- [98] 陈莫莲, 安新丽, 杨凯, 朱永官. 土壤噬菌体及其介导的抗生素抗性基因水平转移研究进展[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2267-2274.
CHEN ML, AN XL, YANG K, ZHU YG. Soil phage and their mediation on the horizontal transfer of antibiotic resistance genes: a review[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(6): 2267-2274 (in Chinese).
- [99] MUNIESA M, COLOMER-LLUCH M, JOFRE J. Could bacteriophages transfer antibiotic resistance genes from environmental bacteria to human-body associated bacterial populations? [J]. *Mobile Genetic Elements*, 2013, 3(4): e25847.
- [100] MOLINA F, MENOR-FLORES M, FERNÁNDEZ L, VEGA-RODRÍGUEZ MA, GARCÍA P. Systematic analysis of putative phage-phage interactions on minimum-sized phage cocktails[J]. *Scientific Reports*, 2022, 12: 2458.
- [101] 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.
- [102] TAZZYMAN SJ, HALL AR. Lytic phages obscure the cost of antibiotic resistance in *Escherichia coli*[J]. *The ISME Journal*, 2015, 9(4): 809-820.
- [103] XIA R, YIN XL, BALCAZAR JL, HUANG D, LIAO JQ, WANG DS, ALVAREZ PJJ, YU PF. Bacterium-phage symbiosis facilitates the enrichment of bacterial pathogens and antibiotic-resistant bacteria in the plastisphere[J]. *Environmental Science & Technology*, 2025, 59(6): 2948-2960.
- [104] KANG YT, WANG J, ZHU CZ, ZHENG MQ, LI ZJ. Unveiling the genomic diversity and ecological impact of phage communities in hospital wastewater[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2024, 477: 135353.
- [105] DION MB, OECHSLIN F, MOINEAU S. Phage diversity, genomics and phylogeny[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 18(3): 125-138.
- [106] LIU JL, LIU P, FENG FL, ZHANG JX, LI FL, WANG MZ, SUN YX. Evaluation of potential ARG packaging by two environmental T7-like phage during phage-host interaction[J]. *Viruses*, 2020, 12(10): 1060.
- [107] TOUCHON M, MOURA de SOUSA JA, ROCHA EP. Embracing the enemy: the diversification of microbial gene repertoires by phage-mediated horizontal gene transfer[J]. *Current Opinion in Microbiology*, 2017, 38: 66-73.
- [108] BERNHEIM A, SOREK R. The pan-immune system of bacteria: antiviral defence as a community resource[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2019, 18(2): 113-119.
- [109] STERN A, SOREK R. The phage-host arms race: shaping the evolution of microbes[J]. *BioEssays*, 2011, 33(1): 43-51.
- [110] BRUM JR, SULLIVAN MB. Rising to the challenge: accelerated pace of discovery transforms marine virology[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2015, 13(3): 147-159.
- [111] ZHANG YY, HUANG CX, YANG J, JIAO NZ. Interactions between marine microorganisms and their phages[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2011, 56(17): 1770-1777.
- [112] BEZUIDT OKI, LEBRE PH, PIERNEEF R, LEÓN-SOBRINO C, ADRIAENSSENS EM, COWAN DA, van de PEER Y, MAKHALANYANE TP. Phages actively challenge niche communities in Antarctic soils[J]. *mSystems*, 2020, 5(3): e00234-20.
- [113] ROSTØL JT, MARRAFFINI L. (ph)ighting phages: how bacteria resist their parasites[J]. *Cell Host & Microbe*, 2019, 25(2): 184-194.
- [114] LABRIE SJ, SAMSON JE, MOINEAU S. Bacteriophage resistance mechanisms[J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2010, 8(5): 317-327.
- [115] HAMPTON HG, WATSON BNJ, FINERAN PC. The arms race between bacteria and their phage foes[J]. *Nature*, 2020, 577(7790): 327-336.
- [116] GAO LA, WILKINSON ME, STRECKER J, MAKAROVA KS, MACRAE RK, KOONIN EV, ZHANG F. Prokaryotic innate immunity through pattern recognition of conserved viral proteins[J]. *Science*, 2022, 377(6607): eabm4096.
- [117] KOSKELLA B, BROCKHURST MA. Bacteria-phage coevolution as a driver of ecological and evolutionary processes in microbial communities[J]. *FEMS Microbiology Reviews*, 2014, 38(5): 916-931.
- [118] MUSCATT G, HILTON S, RAGUIDEAU S, TEAKLE G, LIDBURY IDEA, WELLINGTON EMH, QUINCE C, MILLARD A, BENDING GD, JAMESON E. Crop management shapes the diversity and activity of DNA and RNA viruses in the rhizosphere[J]. *Microbiome*, 2022, 10(1): 181.
- [119] AHKAMI AH, ALLEN WHITE R, HANDAKUMBURA PP, JANSSON C. Rhizosphere engineering: enhancing sustainable plant ecosystem productivity[J]. *Rhizosphere*, 2017, 3: 233-243.
- [120] WANI AK, RAHAYU F, ALKAHTANI AM, ALRESHIDI MA, YADAV KK, PARNIDI, FAUZIAH L, MURIANINGRUM M, AKHTAR N, MUFIDAH E, SUPRIYADI, RAHAYU DM, SINGH R. Metagenomic profiling of rhizosphere microbiota: unraveling the plant-soil dynamics[J]. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2024, 133: 102381.

- [121] TER HORST AM. Soil- and plant-associated viral ecology in natural and managed systems [D]. Davis: University of California, Davis, 2023.
- [122] SANTOS-MEDELLIN C, ZINKE LA, TER HORST AM, GELARDI DL, PARIKH SJ, EMERSON JB. Viromes outperform total metagenomes in revealing the spatiotemporal patterns of agricultural soil viral communities[J]. The ISME Journal, 2021, 15(7): 1956-1970.
- [123] KOSKELLA B, TAYLOR TB. Multifaceted impacts of bacteriophages in the plant microbiome[J]. Annual Review of Phytopathology, 2018, 56: 361-380.
- [124] BANERJEE S, van der HEIJDEN MGA. Soil microbiomes and one health[J]. Nature Reviews Microbiology, 2022, 21(1): 6-20.
- [125] LU J, YU ZG, NGIAM L, GUO JH. Microplastics as potential carriers of viruses could prolong virus survival and infectivity[J]. Water Research, 2022, 225: 119115.
- [126] THOMPSON RC, COURTENE-JONES W, BOUCHER J, PAHL S, RAUBENHEIMER K, KOELMANS AA. Twenty years of microplastic pollution research—What have we learned?[J]. Science, 2024, 386(6720): ead12746.
- [127] 丁佳妍, 刘翔宇, 陈旭文, 汤磊, 高彦征. 环境中微塑料的微生物降解机制与生物强化[J]. 地学前缘, 2025, 32(3): 248-262.
DING JY, LIU XY, CHEN XW, TANG L, GAO YZ. Biodegradation mechanisms and biological enhancement of microplastics in the environment[J]. Earth Science Frontiers, 2025, 32(3): 248-262 (in Chinese).
- [128] LIU ML, FENG JG, SHEN YW, ZHU B. Microplastics effects on soil biota are dependent on their properties: a meta-analysis[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2023, 178: 108940.
- [129] SONG Y, CAO CJ, QIU R, HU JN, LIU MT, LU SB, SHI HH, RALEY-SUSMAN KM, HE DF. Uptake and adverse effects of polyethylene terephthalate microplastics fibers on terrestrial snails (*Achatina fulica*) after soil exposure[J]. Environmental Pollution, 2019, 250: 447-455.
- [130] HUERTA LWANGA E, GERTSEN H, GOOREN H, PETERS P, SALÁNKI T, van der PLOEG M, BESSELING E, KOELMANS AA, GEISSEN V. Microplastics in the terrestrial ecosystem: implications for *Lumbricus terrestris* (*Oligochaeta*, *Lumbricidae*) [J]. Environmental Science & Technology, 2016, 50(5): 2685-2691.
- [131] WANG G, OR D. Aqueous films limit bacterial cell motility and colony expansion on partially saturated rough surfaces[J]. Environmental Microbiology, 2010, 12(5): 1363-1373.
- [132] FLAMHOLZ ZN, BILLER SJ, KELLY L. Large language models improve annotation of prokaryotic viral proteins[J]. Nature Microbiology, 2024, 9(2): 537-549.
- [133] 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.