

◆ 综述类 ◆

珊瑚礁相关病毒的研究进展^{*}陈 骁^{1**}, 王 晨¹, 叶沛沅², 颜云榕³

(1. 华南农业大学海洋学院, 广东广州 510642; 2. 上海海洋大学海洋科学学院, 上海 201306; 3. 广东海洋大学水产学院, 广东湛江 524088)

摘要:珊瑚礁被称为海洋中的“热带雨林”,是海洋生态系统中的核心组成部分之一。珊瑚礁病毒包含珊瑚本身感染的病毒和珊瑚共生生物(如藻类、细菌等)感染的病毒,对于珊瑚礁健康与疾病、生长与死亡起着独特而重要的作用,在维持珊瑚礁生态系统的物质循环和能量流动等生态学功能方面起着潜在作用。由于技术的局限以及关注度较低等原因,有关珊瑚礁病毒的研究较少。近年来,随着高通量测序技术的发展,宏转录组和宏基因组逐渐成为研究珊瑚礁病毒多样性及其生态学功能的重要方法之一。本文对国内外相关研究进行总结和归纳,拟为珊瑚礁病毒后续研究提供新的方向和思路,同时指导我国珊瑚礁的保护以及修复。

关键词:珊瑚礁 病毒 珊瑚疾病 宏转录组 宏基因组

中图分类号:Q939.4 文献标识码:A 文章编号:1002-7378(2021)03-0178-08

DOI:10.13657/j.cnki.gxkxyb.20210927.007

0 引言

珊瑚礁生态系统是独特的海洋生态系统,是由珊瑚本身、珊瑚骨架所形成的水下构造物及生活在其中的海洋生物和相应的环境所构成^[1],也是地球上生物多样性极高的生态系统之一。此外,珊瑚也是结构极简单的后生动物之一,其消化循环腔中存在不同的微生物。由于不同珊瑚的消化循环腔构造复杂多样,珊瑚群落中存在极高的微生物多样性,包括细菌、古菌、单细胞原生动、病毒在内的多种微生物与珊瑚之间

形成了复杂而持久的共生关系^[2]。这些活体微生物与珊瑚的健康息息相关,它们彼此之间构成一张相互联系的网络,组成一个完整的珊瑚礁生态系统。虽然珊瑚礁海域仅占海洋总面积的0.1%,但是珊瑚礁凭借其复杂的空间分布^[3],为25%的海洋生物物种提供栖息地^[4],其中主要为鱼类和无脊椎动物。《中国珊瑚礁状况报告2019》^[5]显示,我国海域内大约有 $3.8 \times 10^4 \text{ km}^2$ 的珊瑚礁,这些珊瑚礁对海洋自然环境、社会经济发展、科学研究等方面有非常重要的价值,也有非同一般的战略意义。

数十年内,由于全球变暖程度加重以及人类活动

收稿日期:2021-06-06

^{*} 国家自然科学基金项目(41666008)和北部湾海洋渔业资源科学考察项目(广东省科技厅2018B030320006)资助。

【作者简介】

陈 骁(1979-),男,教授,主要从事海洋生物研究,E-mail:chenxiao@scau.edu.cn。

【**通信作者】

【引用本文】

陈骁,王晨,叶沛沅,等.珊瑚礁相关病毒的研究进展[J].广西科学院学报,2021,37(3):178-185.

CHEN X, WANG C, YE P Y, et al. Research Progress of Coral Reef-related Viruses [J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences, 2021, 37(3): 178-185.

的影响导致我国的珊瑚礁普遍处于衰退状态。珊瑚礁生态系统的健康是由构成珊瑚礁基础架构的造礁珊瑚及其胞内共生体——虫黄藻互惠互利的共生关系维系的。造礁珊瑚为虫黄藻提供无机营养盐和庇护所,而虫黄藻通过光合作用为珊瑚提供有机营养物质等。随着微生物学的发展,人们发现“环境-珊瑚-共生微生物”的动态体系对于珊瑚的健康至关重要,而微生物在维持珊瑚生长、繁殖、免疫和防御等方面起到至关重要的作用^[6]。这种由珊瑚和多种微生物有机结合形成的微生物群落被称为珊瑚共生微生物功能体(Coral holobiont),简称珊瑚共生体^[2]。珊瑚共生体是维持珊瑚健康和海洋生态系统稳定的重要因素^[7]。研究表明,海洋病毒的生产能直接影响细菌的生产力,病毒感染在造成细菌、浮游生物裂解死亡的同时会产生可溶性有机物(Dissolved Organic Carbon, DOM),这些有机物又能继续促进细菌的繁殖。珊瑚虫作为原生动物,不仅能摄食异养细菌及微型自养生物,同时也能摄食病毒^[8]。因此,研究珊瑚与其相关病毒的相关性,对珊瑚的健康稳定十分重要,有利于全面深刻地认识与理解珊瑚礁。

病毒作为由一个核酸长链和蛋白质外壳构成的非细胞生命形态,是地球上最丰富的生物实体。表层海水中通常含有 1×10^7 个/mL的病毒颗粒,丰度随深度的增加而减少^[9],这些病毒每天导致10%–20%的海洋生物死亡^[10,11]。在海洋环境中,病毒不仅可以作为细胞生物的路原体和共生体发挥重要作用,而且还可以对宿主和病毒之间的共生程度进行复杂的环境控制^[12,13]。海洋病毒通过影响宿主生物,进而通过下行效应间接但强烈地影响海洋生态系统。由于病毒的结构简单、个体极小,又难以被检测、分离和培养,因此很长一段时期里海洋病毒研究进展缓慢。随着高通量测序技术的发展,宏基因组和宏转录组方法成为研究海洋病毒的利器。Shi等利用宏转录组学在9个动物门220种无脊椎宿主动物中发现1445种全新的RNA病毒,重新定义了无脊椎动物RNA病毒圈^[14];从186种鱼类中发现了214种与已知哺乳动物病毒具有直接同源关系的病毒,显示这些病毒伴随着脊椎动物进化而进化,具有长期的共进化历史^[15]。这些研究中发现的病毒大部分是海洋生物病毒,它们之间的遗传进化关系及其与宿主生物之间的共进化历史让人们更深刻地了解海洋病毒本身的特征和生命的早期起源^[16,17]。

目前我国珊瑚礁基本都处于“一般”或者“差”的

状况,外界产生的胁迫已经超出珊瑚礁群落的承受范围,甚至短期内已经难以恢复^[18]。从病毒学研究角度看,一个不健康的生态系统会导致病毒与宿主的内在平衡被打破,病毒载量提高;而从生态系统保护的角度看,对受损珊瑚礁生态系统病毒的研究能够更快地发现影响生态系统健康的病毒病原体,为该生态系统的修复提供新的思路。因此,本文总结相关研究,展示有关珊瑚礁相关病毒多样性及功能的研究现状,拟为以后的研究提供理论基础和研究方向。

1 珊瑚礁病毒的概况

1.1 珊瑚礁相关病毒的多样性

病毒是珊瑚礁的重要组成部分之一^[19],Wilson等^[12]研究首次证明在热带珊瑚中存在病毒样颗粒(Virus-like Particles, VLPs)。这项研究利用透射电子显微镜在健康和热应激的珊瑚组织中均观察到病毒样颗粒,并发现在不同状态(健康和热应激)的珊瑚中,病毒的丰度和大小有一定的区别。随后,Marhave等^[20]发现健康及白化珊瑚*Diploria strigose*(现学名为*Pseudodiploria strigosa*)中疱疹样病毒的序列占比高达总序列的4.3%和7.6%,然而在其他海洋生境中,疱疹样病毒的序列比例并不高。这意味着疱疹样病毒在珊瑚礁生态系统中有着独特的地位和生理作用,但其是否有潜在的致病性仍需后续的研究证实。从上述研究中可知,能够感染珊瑚的病毒种类较多,而且不同环境可能有利于特定病毒或病毒群的繁殖。

Wood-charlson等^[21]通过对珊瑚病毒组、转录组及宏基因组数据进行分析,从世界各地的珊瑚中发现60多个病毒科,大约占目前所有已发现病毒科的58%。Correa等^[22]发布了珊瑚礁共生鞭毛藻相关病毒的第一个基因组报告,并首次在珊瑚群落中发现RNA病毒。但珊瑚的核心病毒组则仅有3个主要病毒谱系(双链DNA病毒组I,单链DNA病毒组II和逆转录病毒组IV),包括大约9–12个病毒科^[22]。同时,对珊瑚礁生态系统病毒的宏基因组学研究表明,珊瑚共生功能体相关病毒中长尾病毒科(Siphoviridae)、肌病毒科(Myoviridae)和短尾病毒科(Podoviridae)占据优势地位^[23,24]。珊瑚礁,甚至珊瑚礁生态系统中相关病毒的研究起步都较晚,直到近20年内才逐渐开始^[25],并且缺乏整体性的研究。病毒多样性不是狭义地指病毒种类(或基因),而是病毒数量、分布和基因的多样性,这三者相互关联。珊瑚礁病毒

的多样性、功能和承担的角色还未被完全了解,尤其是国内几乎没有这方面的研究成果,因此有待后续深入探索。

1.2 病毒在珊瑚共生体中的存在方式

珊瑚礁病毒能侵染珊瑚礁共生体中的所有组分,不同的病毒其侵染宿主的方式也有所不同。从侵染方式来说,侵染珊瑚共生体的病毒可以分为两类:裂解性病毒和溶原性病毒^[25]。裂解性病毒直接感染宿主细胞并大量复制,最终导致宿主细胞的裂解,释放出病毒后代。溶原性病毒则在感染后将自身基因组整合到宿主基因组上以前病毒的形式存在,并在之后的特定时间点被激活,形成裂解性病毒。裂解性病毒和溶原性病毒之间可以相互转化,溶原性病毒可以转化为裂解性病毒导致宿主细胞的裂解和死亡,裂解性病毒也可以向溶原性病毒转化。2016年 Knowles 等^[26]研究表明在海洋特定微生物密度增加时,裂解性病毒更倾向于转化为溶原性病毒,赋予宿主某些竞争优势,维持其在微生物群落中的优势。

从宿主选择方面来说,拟菌病毒科(Mimiviridae)主要感染珊瑚中的原生物;藻类 DNA 病毒科(Phycodnaviridae)主要感染藻类细胞;肌病毒科(Myoviridae)和长尾病毒科(Siphoviridae)可能主要以细菌、放线菌、厚壁菌和变形菌为宿主;肝病毒科(Hepadnaviridae)和 Troviridae 则可能主要以珊瑚为宿主^[27]。从生存位置方面来说,珊瑚表面的黏液层可能是病毒增殖的一个非常有利的栖息地,促进了裂解性和溶原性病毒的生存和繁殖^[28]。

2 珊瑚礁病毒的功能

2.1 珊瑚礁与共生微生物的相互作用

珊瑚表面有一层富含多糖和糖蛋白的黏液层,可以作为珊瑚与外界环境的隔离层。大量研究表明,在珊瑚表面黏液层中存在着丰富多样的细菌和病毒,其中病毒丰度明显高于周围区域。珊瑚黏液层中病毒的丰度大约为 $0.1 \times 10^7 - 3 \times 10^7$ 个/mL,细菌的丰度则为 $2 \times 10^6 - 5 \times 10^6$ 个/mL,是周围海水中微生物丰度的 10-100 倍^[28,29]。表面黏液层能为珊瑚提供营养优势,减少和避免紫外线辐射的伤害,而致病性细菌会利用黏液层释放的化学分子,靶向特定的珊瑚物种。此外,黏液层对珊瑚维持健康,甚至是清除表面沉积物、机会病原体以及重新补充共生微生物起着关键作用。在人类活动和气候的变化压力下,外界环境的改变会破坏珊瑚黏液层中病毒丰度,致病菌就

会有机会大量繁殖,影响珊瑚的健康^[30]。

周进等^[31]研究表明珊瑚共生微生物参与生物地球化学循环,可调控珊瑚的生态行为,提高珊瑚抗病性等,对珊瑚礁生态系统的稳定起到非常重要的作用。珊瑚可以捕食获取微量元素和其他必需物质,同时共生微生物能为珊瑚提供这些必要的营养物质和一些必需维生素来维持珊瑚共生体的稳态。然而,作为珊瑚共生体中非常重要的一部分,针对珊瑚相关病毒功能的研究却十分缺乏,病毒承担了何种生态角色目前仍不够明确。上述研究能够帮助我们从珊瑚与微生物互作的角度,理解和探讨目前全球范围内珊瑚礁急剧衰退现象背后的机制。

2.2 病毒与珊瑚疾病

病毒是导致宿主疾病的主要病原体类型之一。由于技术的局限,目前有关珊瑚疾病的研究中,相关病毒的作用并未有定论。在已被定义和描述的 20 多种珊瑚疾病中,没有一种疾病被明确鉴定为是由病毒感染直接导致的^[32]。但在一些珊瑚疾病的发生过程中,病毒的丰度或颗粒直径等指标发生显著的变化,这说明珊瑚疾病与病毒之间存在着某种关联。例如,在患有白化综合征的珊瑚中,病毒样颗粒的含量比健康珊瑚增加约 30%,并且这种丰度的变化具有一定的特征——患病珊瑚中病毒样颗粒主要由两种类型组成,而这种情况在健康珊瑚中并不明显^[33]。在患病珊瑚中小的二十面体病毒样颗粒物(Virus-like Particles, VLP)比在健康珊瑚中更加丰富,但真核及原核微生物的丰度没有明显增加,推测病毒可能是导致白斑综合征的病原体^[34]。此外,在珊瑚白色瘟疫、黄带病的一些相关研究中,病毒被认为以某种方式参与其中^[35,36]。另外, Daniels 等^[37]指出珊瑚白色瘟疫疾病可能是一种促进继发性细菌感染的病毒相关疾病,虽然目前还无法将白色瘟疫归因于某一种确定的病原体,但是在患病珊瑚中病毒的多样性显著提高,单链 DNA 病毒占据明显优势,患病珊瑚组织中可导致抗病毒反应的 RNA 解旋酶 DDX60 上调等多项证据表明病毒可能参与其中。

除真核生物病毒外,噬菌体和噬藻体也对珊瑚的健康和疾病状态有影响:它们通过感染与珊瑚相关的原核生物(如细菌和共生藻类等),调控宿主的丰度、毒力等,间接影响珊瑚的健康。2001年, Wilson 等^[38]首次在海葵的共生虫黄藻中发现病毒样颗粒,并推断珊瑚的白化可能是由于病毒感染珊瑚共生藻类所导致的。此外,病毒可能参与珊瑚黑带病的致病

过程。黑带病是一种由蓝细菌致病菌群诱发的珊瑚疾病, 目前已经成为全球珊瑚礁衰退的主要因素之一^[39]。Buerger等^[40]研究发现, 在导致珊瑚黑带病的蓝细菌基因组内有多个含有潜在毒力基因的前噬菌体区域, 这可能在一定程度上增加了蓝细菌的毒力。近年来, 越来越多的研究证明前噬菌体与珊瑚疾病存在密切的联系。由于珊瑚礁的微生物化趋势加剧, 噬菌体的溶原性转变也呈现高速增长趋势。前噬菌体提供的毒力基因有助于细菌识别并入侵其他生物, 表明在珊瑚礁中噬菌体是疾病发生的媒介^[41]。珊瑚弧菌(*Vibrio coralliilyticus*)作为已确认的珊瑚疾病病原体之一, 其不同菌株间致病性的变化也与前噬菌体有关。不同珊瑚弧菌菌株之间有着较高的基因组多样性, P1菌株基因组中的几个噬菌体基因在其他菌株中并不存在, 这表明珊瑚弧菌的毒力变化是由前噬菌体驱动的^[42]。由于细菌中调控噬菌体表达的转录因子发生上调, 因此Daniels等^[37]认为在珊瑚白色瘟疫的发生过程中, 前噬菌体可能参与了促进细菌毒力的过程。此外, 在有关珊瑚白化综合征的研究中也可发现溶原性病毒增强了宿主细菌的毒力^[43,44]。

前述研究显示珊瑚礁中的病毒具有高度的多样性和较高的丰度, 在一定程度上证明这些病毒与珊瑚疾病之间存在联系, 因此病毒可能是珊瑚疾病的原发性、继发性或共感染因子^[29]。由于不符合科赫法则^[45], 目前不能得出这些病毒就是导致珊瑚疾病的病原体的明确结论。如何确认特定病毒在特定疾病中扮演的具体角色, 目前仍是相关学科研究的重难点之一。

2.3 病毒与珊瑚生态系统的稳定关系

大量研究集中于病毒如何导致珊瑚疾病或死亡, 但也有少量的研究证实病毒参与维持珊瑚的健康。2009年, Oppen等^[46]提出假说, 认为病毒可能作为珊瑚共生功能体的一部分, 帮助珊瑚保持健康状态。特定噬菌体可针对性裂解某种特定的致病细菌, 防止其过度增殖而导致珊瑚产生疾病^[47]。Barr等^[48]建立的模型显示动物(包括珊瑚)表面黏液层中的噬菌体已经成为珊瑚先天免疫系统的一部分, 黏液层中的噬菌体通过裂解原核生物, 从而限制其入侵和感染。另外, 噬菌体可以通过控制致病菌丰度而预防珊瑚疾病的发生, 因此通过某种方式增加珊瑚中特定噬菌体的丰度似乎是预防和治疗珊瑚疾病的良好措施。Efrony等^[49,50]在实验室内展开了有关珊瑚疾病噬菌

体疗法的研究, 结果显示在实验条件下, 噬菌体能有效杀死致病菌, 帮助珊瑚对抗疾病。所以, 把珊瑚与珊瑚共生体作为一个整体研究是必要的。

2012年, Atad等^[51]针对珊瑚的类白色瘟疫疾病, 在红海开展小规模噬菌体疗法实验, 实验初步表明噬菌体BA3能够显著抑制珊瑚类白色瘟疫疾病的进展及其向邻近珊瑚群落的传播, 表明利用噬菌体疗法原位治疗珊瑚疾病是可行的。2008年和2009年, Sussman等^[52,53]发现6种新的导致珊瑚白色综合征的弧菌科病原体, 并证明弧菌产生的锌金属蛋白酶会导致珊瑚共生体的快速光失活, 可能在石珊瑚弧菌致病中发挥重要作用。2013年, Cohen等^[54]研究发现噬菌体YC是能够特异性地引发珊瑚白色综合征的病原体之一, 并且证明添加噬菌体YC可以预防由珊瑚弧菌导致的珊瑚幼体白色综合征, 其可能的机制是通过阻止锌金属蛋白酶的表达而保护珊瑚共生体的光系统。因此, 噬菌体疗法对于抑制珊瑚的白色病原体有一定的可行性。

此外, 珊瑚黑带病也可能通过噬菌体疗法治疗。Buerger等^[55]在珊瑚黑带病中检测出大量黑带病相关的T4噬菌体, 进一步发现这些噬菌体能够感染黑带病病原细菌。黑带病相关噬菌体虽然可以通过溶原性感染、毒力基因整合等方式提高珊瑚黑带病的致病性, 但是有些噬菌体也可以通过裂解黑带病相关细菌, 降低其丰度, 从而减轻珊瑚黑带病的症状。因此, 如果能够向感染黑带病的珊瑚接种特定的噬菌体, 降低病原体的丰度, 或许是黑带病治疗的新方案。

珊瑚礁作为海洋的重要组成部分, 是地球生态系统稳定不可或缺的因素。利用珊瑚礁病毒对其他生物的影响维持珊瑚礁生态系统的稳态可能是珊瑚礁疾病治疗的新思路, 噬菌体疗法是一种很有前景的尝试。由于病毒对宿主选择的专一性, 噬菌体疗法相对传统药物治疗等手段来说, 对其他生物的影响较小, 因此不太容易对珊瑚礁生态系统中的微生物群落结构造成更大的冲击。除此之外, 能否借用噬菌体疗法的思路, 利用真核生物病毒减弱或消除某些入侵物种或污损生物对珊瑚礁的破坏, 实现珊瑚礁的“精准医疗”也是相关研究可能的发展方向之一。

2.4 病毒与珊瑚共生体的代谢关系

病毒还可能参与珊瑚共生体中某些组分的代谢过程。有研究发现, 红海珊瑚宏基因组和宏转录组数据中存在与珊瑚共生体代谢过程相关的病毒基因^[56]。其中, 有两种病毒基因*psbA*和*psbD*可以编

码参与光合作用过程的重要蛋白质,这些蛋白质可以帮助宿主细胞保持光合作用活性,并且可以缓解热应激对共生藻类光合系统的损害^[57]。此前的研究已经证明该类基因主要发现于噬菌体中,据估算海洋中60%的 *psbA* 基因来源于噬菌体^[58]。在珊瑚共生体中,依然存在着大量未知功能的微生物种群,相关病毒的研究工作仍需进一步深入。

3 展望

近年来,珊瑚疾病灾害频发,全球珊瑚大面积白化、死亡,珊瑚礁面积锐减。作为海洋中生物多样性最高的区域,珊瑚的加速死亡对于海洋生态环境、海洋生物多样性以及海洋环境稳态等方面来说是难以接受的灾难。虽然传统观点认为造成珊瑚大量死亡主要与环境恶化、气温升高等有关,但包括病毒在内的病原微生物作用仍是不可忽视的一个方面。从已有研究可以看出,作为珊瑚共生体的重要组成成分之一,病毒参与了珊瑚礁生物地球化学循环。珊瑚礁病毒在维持珊瑚健康、导致珊瑚疾病和死亡等方面起着至关重要的作用。总而言之,病毒一方面可以感染珊瑚细胞,导致珊瑚细胞的死亡;另一方面又可以作为珊瑚免疫系统的一部分,感染并杀死入侵珊瑚礁的病原微生物细胞。

目前,珊瑚礁病毒的相关研究仍然处于初级阶段,珊瑚礁病毒的多样性仍未被完全描述,其所承担的角色、发挥的功能及机制仍不清晰。我国珊瑚礁生态系统的健康状况不容乐观。如何控制珊瑚礁病毒保持珊瑚共生体相对稳态,抑制由病毒直接或间接导致的珊瑚疾病,以及如何利用噬菌体防治珊瑚疾病等问题,将是珊瑚礁病毒相关研究的热门方向。因此,希望后续研究能够从病毒的角度发现缓解和解决珊瑚礁疾病的有效措施,为我国珊瑚礁保护及修复提供新的思路。

参考文献

- [1] SPALDING M D, GRENFELL A M. New estimates of global and regional coral reef areas [J]. *Coral Reefs*, 1997, 16(4): 225-230.
- [2] BOURNE D G, MORROW K M, WEBSTER N S. Insights into the coral microbiome: Underpinning the health and resilience of reef ecosystems [J]. *Annual Review of Microbiology*, 2016, 70: 317-340.
- [3] GRAHAM N A J, NASH K L. The importance of structural complexity in coral reef ecosystems [J]. *Coral Reefs*, 2013, 32(2): 315-326.
- [4] MOUILLOT D, PARRAVICINI V, BELLWOOD D R, et al. Global marine protected areas do not secure the evolutionary history of tropical corals and fishes [J]. *Nature Communications*, 2016, 7: 10359. DOI: 10. 1038/ncomms10359.
- [5] 中国太平洋学会珊瑚礁分会. 中国珊瑚礁状况报告 2019 [R]. (2020-09-07). <http://www.ehaizhu.com/sf.html?projectid=209&username=2DDBF9DB959&articleid=CFAC20CC299B4297A314B4BB7AEAA62C>.
- [6] 林姿君, 杜小鹏, 曾艳华, 等. 珊瑚共生细菌稳定性调节机制研究进展 [J]. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(4): 857-866.
- [7] CORREA A M S, WELSH R M, THURBER R L V. Unique nucleocytoplasmic dsDNA and + ssRNA viruses are associated with the dinoflagellate endosymbionts of corals [J]. *The ISME Journal*, 2013, 7(1): 13-27.
- [8] GRASIS J A. The intra-dependence of viruses and the holobiont [J]. *Frontiers in Immunology*, 2017, 8: 01501. DOI: 10. 3389/FIMMU. 2017. 01501.
- [9] WOMMACK K E, COLWELL R R. Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2000, 64(1): 69-114.
- [10] SUTTLE C A. Marine viruses – major players in the global ecosystem [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2007, 5(10): 801-812.
- [11] MUNN C B. Viruses as pathogens of marine organisms – from bacteria to whales [J]. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 2006, 86(3): 453-467.
- [12] WILSON W H, DALE A L, DAVY J E, et al. An enemy within? Observations of virus-like particles in reef corals [J]. *Coral Reefs*, 2005, 24(1): 145-148.
- [13] ROOSSINCK M J. Move over, bacteria! Viruses make their mark as mutualistic microbial symbionts [J]. *Journal of Virology*, 2015, 89(13): 6532-6535.
- [14] SHI M, LIN X D, TIAN J H, et al. Redefining the invertebrate RNA virosphere [J]. *Nature*, 2016, 540(7634): 539-543.
- [15] SHI M, LIN X D, CHEN X, et al. The evolutionary history of vertebrate RNA viruses [J]. *Nature*, 2018, 556(7700): 197-202.
- [16] WOLF Y I, SILAS S, WANG Y J, et al. Doubling of the known set of RNA viruses by metagenomic analysis of an aquatic virome [J]. *Nature Microbiology*, 2020, 5(10): 1262-1270.

- [17] VLOK M, LANG A S, SUTTLE C A. Marine RNA virus quasispecies are distributed throughout the oceans [J]. *MSphere*, 2019, 4(2): e00157-19. DOI: 10.1128/mSphereDirect.00157-19.
- [18] 孙有方, 雷新明, 练健生, 等. 三亚珊瑚礁保护区珊瑚礁生态系统现状及其健康状况评价[J]. *生物多样性*, 2018, 26(3): 258-265.
- [19] MESSYASZ A, ROSALES S M, MUELLER R S, et al. Coral bleaching phenotypes associated with differential abundances of nucleocytoplasmic large DNA viruses [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2020, 7: 555474. DOI:10.3389/FMARS.2020.555474.
- [20] MARHAVER K L, EDWARDS R A, ROHWER F. Viral communities associated with healthy and bleaching corals [J]. *Environmental Microbiology*, 2008, 10(9): 2277-2286.
- [21] WOOD-CHARLSON E M, WEYNBERG K D, SUTTLE C A, et al. Metagenomic characterisation of viral communities in corals: Mining biological signal from methodological noise [J]. *Environmental Microbiology*, 2015, 17(10): 3440-3449.
- [22] CORREA A M S, AINSWORTH T D, ROSALES S M, et al. Viral outbreak in corals associated with an *in situ* bleaching event: Atypical herpes-like viruses and a new megavirus infecting *Symbiodinium* [J]. *Front Microbiol*, 2016, 7: 00127. DOI: 10.3389/FMICB.2016.00127.
- [23] VEGA THURBER R L, BAROTT K L, HALL D, et al. Metagenomic analysis indicates that stressors induce production of herpes-like viruses in the coral *Porites compressa* [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(47): 18413-18418.
- [24] WEYNBERG K D, WOOD-CHARLSON E M, SUTTLE C A, et al. Generating viral metagenomes from the coral holobiont [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2014, 5: 00206. DOI: 10.3389/fmicb.2014.00206.
- [25] THURBER R V, PAYET J P, THURBER A R, et al. Virus-host interactions and their roles in coral reef health and disease [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2017, 15(4): 205-216.
- [26] KNOWLES B, SILVEIRA C B, BAILEY B A, et al. Lytic to temperate switching of viral communities [J]. *Nature*, 2016, 531(7595): 466-470.
- [27] BARR J J, AURO R, FURLAN M, et al. Bacteriophage adhering to mucus provide a non-host-derived immunity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(26): 10771-10776.
- [28] NGUYEN-KIM H, BETTAREL Y, BOUVIER T, et al. Coral mucus is a hot spot for viral infections [J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2015, 81(17): 5773-5783.
- [29] SWEET M, BYTHELL J. The role of viruses in coral health and disease [J]. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2017, 147: 136-144.
- [30] TANG K H, ZHAN W E, ZHOU Y Q, et al. Antagonism between coral pathogen *Vibrio coralliilyticus* and other bacteria in the gastric cavity of scleractinian coral *Galaxea fascicularis* [J]. *Science China Earth Sciences*, 2020, 63(1): 157-166.
- [31] 周进, 晋慧, 蔡中华. 微生物在珊瑚礁生态系统中的作用与功能[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(3): 919-930.
- [32] BUERGER P, OPPEN M V. Viruses in corals: Hidden drivers of coral bleaching and disease? [J]. *Microbiology Australia*, 2018, 39(1): 9-12.
- [33] PATTEN N L, HARRISON P L, MITCHELL J G. Prevalence of virus-like particles within a staghorn scleractinian coral (*Acropora muricata*) from the Great Barrier Reef [J]. *Coral Reefs*, 2008, 27(3): 569-580.
- [34] LAWRENCE S A, DAVY J E, WILSON W H, et al. *Porites* white patch syndrome: Associated viruses and disease physiology [J]. *Coral Reefs*, 2015, 34(1): 249-257.
- [35] SOFFER N, BRANDT M E, CORREA A M, et al. Potential role of viruses in white plague coral disease [J]. *The ISME Journal*, 2014, 8(2): 271-283.
- [36] CERVINO J, GOREAU T J, NAGELKERKEN I, et al. Yellow band and dark spot syndromes in Caribbean corals: Distribution, rate of spread, cytology, and effects on abundance and division rate of zooxanthellae [J]. *Hydrobiologia*, 2001, 460(1/3): 53-63.
- [37] DANIELS C A, BAUMGARTEN S, YUM L K, et al. Metatranscriptome analysis of the reef-building coral *Orbicella faveolata* indicates holobiont response to coral disease [J]. *Frontiers in Marine Science*, 2015, 2: 00062. DOI: 10.3389/fmars.2015.00062.
- [38] WILSON W H, FRANCIS I, RYAN K, et al. Temperature induction of viruses in symbiotic dinoflagellates [J]. *Aquatic Microbial Ecology*, 2001, 25(1): 99-102.
- [39] 杨红强, 沈建伟, FEIXUE F U, 等. 黑带病可能导致了永兴岛北部礁坪珊瑚的衰退[J]. *中国科学, 地球科学*, 2014, 44(4): 642-653.

- [40] BUERGER P, WOOD-CHARLSON E M, WEYNBERG K D, et al. CRISPR-Cas defense system and potential prophages in cyanobacteria associated with the coral black band disease [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2016, 7: 02077. DOI: 10.3389/fmicb.2016.02077.
- [41] SILVEIRA C B, COUTINHO F H, CAVALCANTI G S, et al. Genomic and ecological attributes of marine bacteriophages encoding bacterial virulence genes [J]. *BMC Genomics*, 2020, 21: 126. DOI: 10.1186/s12864-020-6523-2.
- [42] SANTOS E O, ALVES N J R, DIAS G M, et al. Genomic and proteomic analyses of the coral pathogen *Vibrio coralliilyticus* reveal a diverse virulence repertoire [J]. *The ISME Journal*, 2011, 5(9): 1471-1483.
- [43] WEYNBERG K D, VOOLSTRA C R, NEAVE M J, et al. From cholera to corals: Viruses as drivers of virulence in a major coral bacterial pathogen [J]. *Scientific Reports*, 2015, 5: 17889. DOI: 10.1038/srep17889.
- [44] BEN-HAIM Y, THOMPSON F L, THOMPSON C C, et al. *Vibrio coralliilyticus* sp. nov., a temperature-dependent pathogen of the coral *Pocillopora damicornis* [J]. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2003, 53(1): 309-315.
- [45] FALKOW S. Molecular Koch's postulates applied to bacterial pathogenicity—a personal recollection 15 years later [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2004, 2(1): 67-72.
- [46] OPPEN M J H, LEONG J A, GATES R D. Coral-virus interactions: A double-edged sword? [J]. *Symbiosis*, 2009, 47(1): 1-8.
- [47] BOURNE D G, GARREN M, WORK T M, et al. Microbial disease and the coral holobiont [J]. *Trends in Microbiology*, 2009, 17(12): 554-562.
- [48] BARR J J, AURO R, FURLAN M, et al. Bacteriophage adhering to mucus provide a non-host-derived immunity [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, 110(26): 10771-10776.
- [49] EFRONY R, LOYA Y, BACHARACH E, et al. Phage therapy of coral disease [J]. *Coral Reefs*, 2007, 26(1): 7-13.
- [50] EFRONY R, ATAD I, ROSENBERG E. Phage therapy of coral white plague disease: Properties of phage BA3 [J]. *Current Microbiology*, 2009, 58(2): 139-145.
- [51] ATAD I, ZVULONI A, LOYA Y, et al. Phage therapy of the white plague-like disease of *Favia fava* in the Red Sea [J]. *Coral Reefs*, 2012, 31(3): 665-670.
- [52] SUSSMAN M, WILLIS B L, VICTOR S, et al. Coral pathogens identified for white syndrome (WS) epizootics in the Indo-Pacific [J]. *PLoS One*, 2008, 3(6): e2393. DOI: 10.1371/journal.pone.0002393.
- [53] SUSSMAN M, MIEOG J C, DOYLE J, et al. *Vibrio* zinc-metalloprotease causes photoinactivation of coral endosymbionts and coral tissue lesions [J]. *PLoS One*, 2009, 4(2): e4511. DOI: 10.1371/journal.pone.0004511.
- [54] COHEN Y, POLLOCK F J, ROSENBERG E, et al. Phage therapy treatment of the coral pathogen *Vibrio coralliilyticus* [J]. *Microbiology Open*, 2013, 2(1): 64-74.
- [55] BUERGER P, WEYNBERG K D, WOOD-CHARLSON E M, et al. Novel T4 bacteriophages associated with black band disease in corals [J]. *Environmental Microbiology*, 2019, 21(6): 1969-1979.
- [56] CARDENAS A, YE J, ZIEGLER M, et al. Coral-associated viral assemblages from the central Red Sea align with host species and contribute to holobiont genetic diversity [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2020, 11: 572534. DOI: 10.3389/fmicb.2020.572534.
- [57] WEYNBERG K D, LAFFY P W, WOOD-CHARLSON E M, et al. Coral-associated viral communities show high levels of diversity and host auxiliary functions [J]. *PeerJ*, 2017, 5: e4054. DOI: 10.7717/peerj.4054.
- [58] 李升康, 李传标. 海洋病毒在海洋微生物群落及生物地球化学循环中的作用研究进展 [J]. *海洋科学*, 2013, 37(3): 117-121.

Research Progress of Coral Reef-related Viruses

CHEN Xiao¹, WANG Chen¹, YE Peiyuan², YAN Yunrong³

(1. College of Marine Sciences, South China Agriculture University, Guangzhou, Guangdong, 510642, China; 2. College of Marine Sciences, Shanghai Ocean University, Shanghai, 201306, China; 3. College of Fisheries, Guangdong Ocean University, Zhanjiang, Guangdong, 524088, China)

Abstract: Coral reefs, known as tropical rainforests in the ocean, are one of the core components of the marine ecosystem. Coral reef viruses contain viruses infected by corals themselves and viruses infected by coral symbionts (such as algae, bacteria, etc.), which play a unique and important role in coral reef health and disease, growth and mortality, and play a potential role in maintaining the ecological functions of coral reef ecosystems such as material circulation and energy flow. There are few studies on coral reef viruses due to technical limitations and low attention. In recent years, with the development of high-throughput sequencing technology, the metatranscriptome and metagenome have gradually become one of the important methods to study the viral diversity and ecological functions of coral reefs. This article summarized the relevant studies at home and abroad to provide new directions and ideas for the following studies of coral reef viruses, and guide the protection and restoration of coral reefs in China.

Key words: coral reef, virus, coral diseases, metatranscriptome, metagenome

责任编辑:米慧芝



微信公众号投稿更便捷

联系电话:0771-2503923

邮箱:gxkxyxb@gxas.cn

投稿系统网址:<http://gxkx.ijournal.cn/gxkxyxb/ch>