

# Les virus aquatiques

Stéphan Jacquet

Les virus aquatiques sont reconnus aujourd'hui comme l'entité biologique la plus abondante de la biosphère. Ils sont principalement composés de phages, c'est-à-dire de virus qui infectent les procaryotes, majoritairement représentés par les bactéries hétérotrophes et autotrophes (par exemple *Prochlorococcus*, *Synechococcus* et autres cyanobactéries), les archées étant comparativement moins abondantes à l'exception de certains environnements spécifiques. Ces virus abondent dans tous les milieux aquatiques (où ils constituent le « virioplancton »), qu'ils modifient, influencent et contrôlent au travers de leurs rôles d'agents à l'origine d'une mortalité cellulaire importante, du recyclage de la matière organique et d'une diversification des communautés microbiennes. Depuis la découverte de leur importance quantitative à la fin des années 1980, deux décennies de recherche ont permis d'apprécier – seulement en partie – combien ces entités jouent des rôles clés dans les grands cycles biogéochimiques ou encore dans la structuration et l'évolution des communautés microbiennes ou planctoniques aquatiques. Les recherches taxonomiques et métagénomiques ont mis en lumière l'incroyable diversité des virus aquatiques qui, la plupart du temps, se sont avérés appartenir à des espèces inconnues des bases de données et donc nouvelles.

## 1. Abondance et dynamique virale

L'observation directe et le dénombrement des virus sont essentiellement possibles grâce à la microscopie électronique, la microscopie à épifluorescence et la cytométrie en flux. La détermination du taux d'infection par dénombrement des plages de lyse, combinée avec la méthode du « nombre le plus probable » (décomptes « viables » qui déterminent la capacité des virus à lyser un hôte cultivable), a été utilisée régulièrement pour l'analyse de l'eau, mais plus rarement en écologie, car ces méthodes ne sont pas efficaces pour énumérer les assemblages naturels de virus et sous-estiment fortement leur abondance.

On sait aujourd'hui que les concentrations virales varient entre moins de  $10^4$  et plus de  $10^8$  virus.mL<sup>-1</sup>. Si l'on considère une valeur moyenne de  $10^7$  virus.mL<sup>-1</sup>, l'ensemble des écosystèmes aquatiques contient, à un instant donné, un nombre total de virus d'environ  $10^{30}$ , soit à peu près 90 % de l'ensemble des particules planctoniques contenant des acides nucléiques, mais seulement moins de 10 % de leur biomasse carbonée, à

cause de la petite taille des virus (équivalent tout de même à 200 millions de tonnes de carbone). On estime par ailleurs que chaque jour, environ  $10^{28}$  nouveaux virions sont produits. Les sédiments constituent aussi potentiellement un important réservoir viral (avec respectivement 0,5 et  $28,7 \cdot 10^{28}$  virus pour les sédiments superficiels lacustres et marins) et il semble que les virus puissent y demeurer infectieux pendant une longue période, pouvant aller au-delà de 100 ans pour certains.

L'abondance virale, qui peut être vue comme un équilibre dynamique entre production et processus à l'origine de pertes ou d'un déclin, augmente avec la productivité de l'écosystème. Ainsi, les concentrations baissent, en général, depuis les eaux marines côtières jusqu'au grand large et depuis la surface jusqu'aux eaux les plus profondes. L'abondance virale peut toutefois être plus élevée au fond des mers ou des lacs – où les virus sont généralement les seuls prédateurs de bactéries – qu'en surface. Des concentrations virales relativement faibles sont retrouvées dans les lacs de haute montagne (sources chaudes) ou dans certains lacs polaires par exemple. Notons enfin qu'il n'y a qu'une différence faible en termes de production virale entre les systèmes marins et d'eau douce.

L'abondance des virus aquatiques n'est pas constante dans le temps, mais a tendance à fluctuer notamment avec les saisons. Ainsi, on enregistre des pics de concentration durant les périodes printemps-été dans les eaux de surface et, à l'inverse, un déclin important en automne-hiver. En effet, au printemps, la photopériode et la température de l'eau augmentent, ce qui se traduit par une plus grande activité photosynthétique et donc par une exsudation accrue de carbone organique dissous d'origine algale; il en résulte une augmentation de la production bactérienne, ce qui favorise la prolifération virale. Le début de l'automne, accompagné d'un fort mélange des eaux de surface, est également souvent caractérisé par d'importantes concentrations virales.

Dans la plupart des écosystèmes aquatiques, les virus sont bien plus abondants que les bactéries. Cette prédominance est généralement quantifiée en déterminant le VBR, c'est-à-dire le rapport entre l'abondance des virus et celle des bactéries. Le VBR varie de 3 à 100, avec une valeur moyenne autour de 25 pour les eaux marines et légèrement supérieure pour les eaux douces. Le VBR est plus élevé dans les environnements les plus productifs et les plus riches en nutriments. Dans les sédiments et dans les systèmes ultra-oligotrophes (lacs de montagne, sources chaudes), le VBR reste souvent très bas (allant de 0,03 à moins de 10), même si les processus d'infection peuvent y être très actifs.

## 2. Les cycles viraux

Trois cycles viraux sont généralement décrits: le cycle lytique, le cycle lysogénique ou tempéré et le cycle chronique. Durant le cycle lytique, une fois que les virus infectieux ont utilisé le métabolisme de la cellule hôte pour se multiplier, les nouveaux virions sont relâchés dans l'environnement quand la cellule éclate. L'infection lysogénique (ou tempérée) implique l'intégration du génome viral dans le génome de la cellule sous forme de prophage. Ce prophage est inductible: il reste dans un état «dormant» jusqu'à ce que des modifications des conditions du milieu de vie de la cellule infectée – qui se traduisent par des modifications de son métabolisme – induisent une reprise du cycle lytique. La

lysogénie est favorisée dans des environnements où l'abondance et/ou la productivité des hôtes est relativement faible, et peut donc être vue comme une « stratégie de survie » pour les virus lorsque les conditions sont défavorables à leur prolifération. Il est donc fort probable que les cycles lytique et lysogénique sont régulés par des facteurs distincts : le premier serait plus dépendant des paramètres environnementaux et de la physiologie de l'hôte, le second serait plus dépendant de la variabilité de la physiologie bactérienne.

Enfin, le troisième type de cycle viral est le cycle chronique, dans lequel les virus sont libérés de façon constante ou épisodique jusqu'à ce que la cellule hôte meure à la suite des dommages créés par les virus. Si ce type de cycle est relativement fréquent et a été bien décrit dans les cellules animales (notamment humaines avec les virus de l'herpès et des hépatites), il est moins bien connu dans les écosystèmes aquatiques. Son existence a toutefois été démontré chez certaines cellules phytoplanctoniques, comme *Emiliana huxleyi* ou encore *Ostreococcus tauri*, chez qui le virus « sort » de la cellule hôte par bourgeonnement.

Les isolats bactériens marins contiennent une forte proportion (43 %) de particules de type prophage inductible. Estimer la fraction de bactéries lysogènes (c'est-à-dire contenant de tels prophages) dans les systèmes aquatiques est une donnée importante, qui a souvent été déterminée indirectement, en ajoutant un agent chimique déclencheur du cycle lytique (mitomycine C par exemple) à un échantillon d'eau et en comparant le nombre de particules totales de virus produites avec un contrôle. De ce point de vue, une variabilité considérable existe entre systèmes aquatiques, avec une proportion de bactéries lysogènes allant de 0,07 % à plus de 90 %. Le prophage peut aussi conférer de nouvelles propriétés aux cellules hôtes – comme, par exemple, un certain degré d'immunité envers certaines infections virales, une capacité de reproduction accrue ou l'acquisition de nouvelles fonctions codées par le génome du prophage – et affecter ainsi la diversité microbienne. Un exemple typique est la toxicité acquise par la bactérie *Vibrio cholera* : le gène « toxique » étant porté par un prophage.

### 3. La morphologie, la morphométrie et le phénotype du virioplancton

Les observations de la diversité de taille et de forme des virus aquatiques sont réalisées par microscopie électronique. Plusieurs milliers d'« espèces virales » ont ainsi été identifiées et décrites à ce jour grâce à cette technique. Comme signalé plus haut les (bactério)phages prédominent. Ils sont généralement constitués par une capsid (tête) isométrique et une queue, leur taille étant comprise entre 30 et 60 nm. Des virus géants (de 200 à plus de 700 nm) ont été décrits dans certains milieux. Ces virus, appelés « girus », sont aujourd'hui très recherchés dans les différentes mers du globe, surtout après la découverte de Mimivirus et de virus équivalents comme Mamavirus, Megavirus, etc (<http://www.giantviruses.org>) qui infectent des organismes protistes. Notons que les milieux dits extrêmes, comme les sources géothermiques ou les milieux hypersalés, sont souvent le refuge d'une large variété de formes peu communes dont les formes filamenteuses, « en bouteille », « en citron », et que ces virus sont généralement des archéovirus (c'est-à-dire spécifiques des archées).

## 4. Génomique virale

Plusieurs approches méthodologiques, qui évoluent constamment, existent pour estimer la diversité virale aquatique grâce à l'étude des génomes, de manière partielle ou totale.

► La PCR-DGGE (amplification en chaîne par polymérisation - électrophorèse sur gel en gradient dénaturant) est une méthode d'empreinte moléculaire, indépendante de la culture utilisée dans l'étude des communautés microbiennes et permettant d'obtenir une information sous forme d'empreinte génétique qui indique qu'il existe une large diversité de virus (plusieurs dizaines de génotypes différents peuvent être détectés dans un seul échantillon de quelques millilitres ou litres) et que beaucoup de phages sont largement représentés dans l'environnement, même dans différents biomes.

► L'électrophorèse sur gel en champ pulsé (PFGE, pour *Pulsed Field Gel Electrophoresis*) est une autre méthode d'empreinte génétique qui peut être utilisée pour déterminer la diversité virale globale. Les génomes viraux présentent des tailles variant de 10 à 850 kb dans les environnements marins et de 12 à 661 kb en eau douce. Cette approche ne permet pas de faire la distinction entre les différents génotypes viraux qui ont des génomes de même taille et elle permet seulement de détecter les virus à ADN double brin les plus abondants, sous-estimant ainsi la diversité virale.

► Les approches métagénomiques, fondées sur le séquençage à haut débit des génomes d'une communauté virale entière présente dans un échantillon, ont permis la description de plusieurs milliers de génotypes viraux dans quelques litres d'eau ou quelques grammes de sédiments (entre 400 et 7000 génotypes dans 200 L d'eau de mer côtière et  $10^6$  génotypes dans 1 kg de sédiment). Dans les différentes études publiées à ce jour, entre 30 et 90 % des séquences virales trouvées n'ont en général aucun homologue dans les bases de données existantes.

► La RAPD-PCR (*Randomly Amplified Polymorphic DNA-PCR*, soit ADN polymorphique amplifié aléatoirement) permet de compenser les inconvénients des méthodes mentionnées ci-dessus, à savoir, typiquement, l'absence de connaissance *a priori* des séquences à amplifier, l'amplification au hasard, la rapidité, etc. Pratique et efficace, mais spécifique des virus à ADN, cette approche pourrait en effet convenir à une utilisation de tous les jours dans des études à haute résolution de la diversité virale dans des milieux variés. Cette méthode reste beaucoup plus limitée que l'approche précédente.

## 5. La mortalité microbienne induite par les virus

Une variété d'approches a été mise au point pour calculer la mortalité bactérienne imputable à la lyse virale, pour mesurer la perte de particules virales dans le temps, ou encore pour déterminer le taux de production de virus. Estimer ces taux de production et la mortalité due aux virus est très important pour comprendre leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (notamment la dynamique des populations) et, en particulier, pour quantifier leur incidence sur les flux de carbone et autres éléments.

Voici quelques-unes de ces approches :

- l'estimation de la fréquence de cellules visiblement infectées (*Frequency of Visibly Infected Cells*, FVIC);
- la détermination du nombre de particules virales relâchées quand une cellule infectée est lysée (plus connue sous le nom de Burst Size ou charge virale), qui permet d'évaluer le lien entre production virale *in situ* et vitesse de lyse de la cellule hôte;
- la mesure du taux de réplication des virus, qui est aussi un bon moyen d'estimer la contribution virale à la mortalité bactérienne. Ce taux peut être estimé de diverses manières: en mesurant la vitesse de perte des virus après empoisonnement des cellules hôtes avec du cyanure de potassium; en mesurant la vitesse de synthèse d'un ADN viral en présence d'un précurseur radioactif; en utilisant des virus inertes fluorescents comme traceurs et, enfin, en utilisant la méthode de dilution.

Même si ces diverses approches peuvent être affectées par des biais, elles ont révélé que les virus sont couramment responsables de la perte quotidienne de 30 à 60% de la biomasse bactérienne, soit 10 à 20% de la production bactérienne dans les systèmes aquatiques.

La mortalité bactérienne due aux virus est souvent d'égale importance avec celle imputable à la prédation par des flagelles hétérotrophes. Elle présente toutefois une forte variabilité d'un écosystème aquatique à l'autre, puisqu'elle peut aller de... 0 à 100%, et ceci est à rapprocher des facteurs environnementaux qui influencent les interactions virus-hôte et à l'abondance et l'état physiologique des hôtes.

## 6. Le rôle des virus dans les cycles biogéochimiques

L'action des phages influence les cycles biogéochimiques. En particulier, ils modifient les échanges entre les pools de carbone organique et de carbone inorganique (**figure 1**). L'inclusion des virus dans les modèles de réseaux trophiques aquatiques est aujourd'hui largement acceptée, même si elle est rarement considérée. On considère que les virus peuvent être responsables, pour les maillons trophiques supérieurs, d'une perte du carbone fixé via la photosynthèse allant jusqu'à 25%, en le redirigeant vers le pool de la matière organique dissoute (DOM). Formulé autrement, une partie des cellules qui pourrait être «broutée» et dont la matière et l'énergie pourraient donc profiter aux maillons trophiques supérieures est «perdue» à cause de l'action lytique des virus qui en les dégradant enrichissent le pool de la matière organique dissoute.

La conséquence importante de ce processus, appelé court-circuit viral, est le retrait d'une partie du carbone du réseau alimentaire classique au profit du réseau microbien. Les virus redistribuent de façon effective les éléments nutritifs venant de larges particules biologiques (bactéries ou algues par exemple) vers la matière particulaire dissoute. Ces composés (matière organique) ne sont cependant pas biologiquement

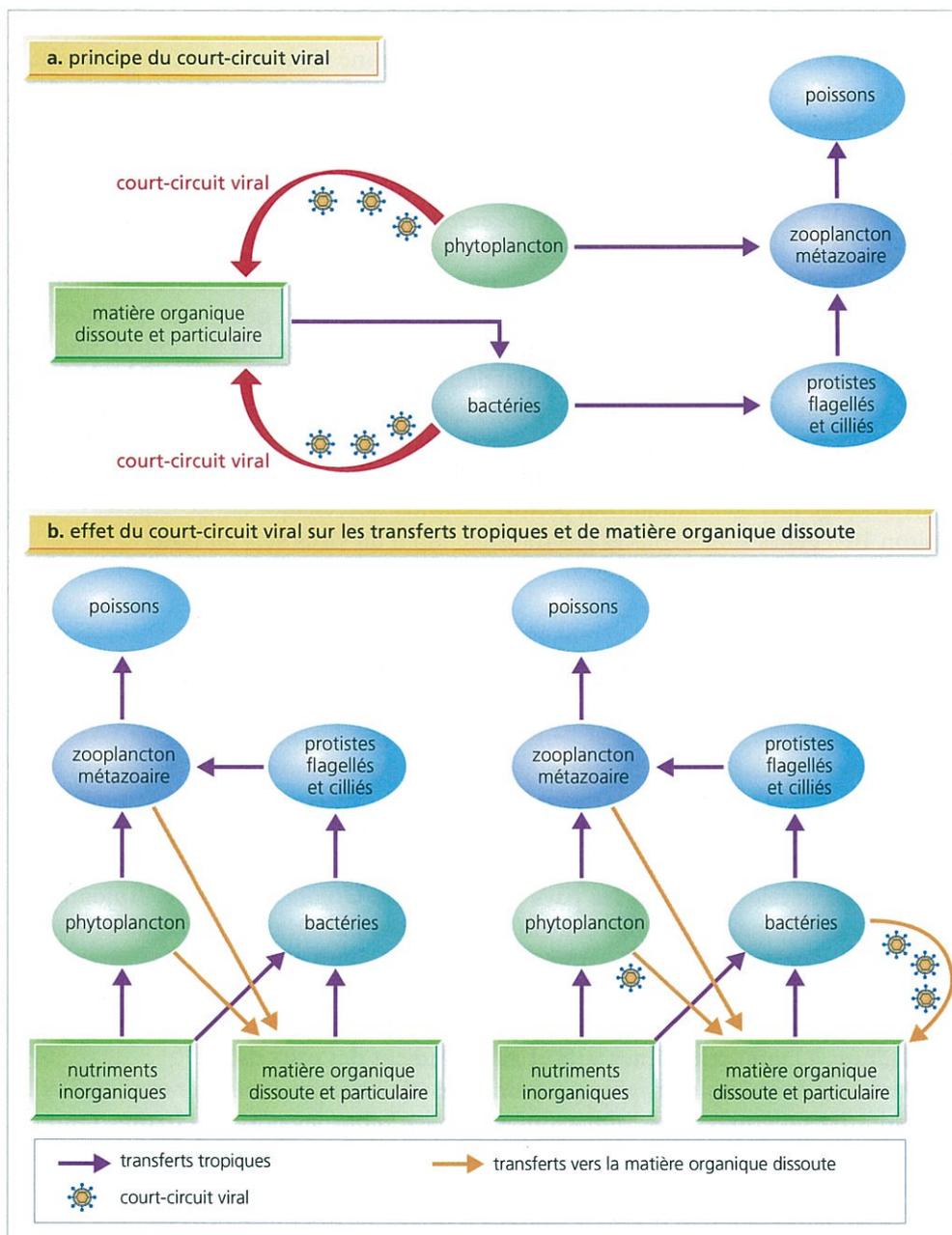
inertes (ou, formulé autrement, inutilisables). Beaucoup de composés contiennent des macro- et des micronutriments (P, N ou Fe par exemple) qui peuvent être rapidement recyclés dans le réseau trophique. Quoi qu'il en soit, les virus contribuent à relâcher de 20 à 30% (et jusqu'à plus de 50%) de la production quotidienne de cette matière organique) dans la colonne d'eau (zone pélagique) par lyse cellulaire.

Mieux comprendre les relations entre la disponibilité des nutriments, la production primaire et la croissance microbienne, la vitesse du cycle lytique et la production de virus est un réel enjeu pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. Ceci est d'autant plus vrai quand on sait que les changements du climat global et le cycle des nutriments affecteront probablement directement ce processus et agiront sur la façon dont les virus fonctionnent pour influencer les processus microbiens dans tous les milieux aquatiques. Ainsi, l'augmentation des températures profitera probablement au métabolisme cellulaire, ce qui se traduira par une production de bactéries accrue. Si tel est le cas, sachant que les relations virus-hôte dépendent de la densité et de l'état physiologique des cellules, on peut émettre l'hypothèse que les interactions entre virus et bactéries seront favorisées. Formulé autrement, on peut s'attendre à des taux de croissance des bactéries qui augmentent, entraînant une production virale accrue. Cela aura un impact sur les cycles biogéochimiques.

## 7. Le rôle des virus dans la composition de la communauté microbienne

Les virus peuvent influencer la diversité génétique des procaryotes suivant plusieurs processus. Ils peuvent affecter la composition de la communauté bactérienne sur le modèle du « killing the winner » (« tuer le gagnant ») en contraignant la prédominance des groupes bactériens les plus abondants, les plus compétiteurs vis-à-vis des autres groupes pour les ressources nutritives. Ce modèle, où les bactéries dominantes (le gagnant) pour l'acquisition de nutriments sont contrôlées (tuées) par les virus, est à la base d'un réseau trophique impliquant, pour chaque maillon bactérien, un compromis entre les stratégies de compétition vis-à-vis des autres bactéries et les stratégies de défense vis-à-vis des virus. En effet, comme les interactions virus-hôtes dépendent de la densité, les groupes bactériens avec de plus forts taux de croissance pourraient conduire à une production accrue de leurs virus spécifiques, ayant comme conséquence un plus fort taux de mortalité par infection virale. Cela permettrait de maintenir la diversité des espèces à l'intérieur de ces communautés, puisque les groupes minoritaires, *a priori* les moins compétitifs pour les ressources, pourraient faire usage des ressources restantes pour croître (en bénéficiant éventuellement de la lyse des cellules des bactéries dominantes). En conséquence, l'abondance (et la diversité) bactérienne serait déterminée par l'équilibre entre la capacité de compétition et la sensibilité aux virus.

Les virus ne sont donc pas uniquement des agents de mortalité et/ou des stimulants de la croissance de populations procaryotes non infectées. Ils sont aussi des vecteurs très importants dans le maintien de la diversité des communautés microbiennes et



**Fig. 1. Une représentation simplifiée du court-circuit viral.** Par leurs activités, les virus représentent de véritables catalyseurs dans les cycles biogéochimiques. Ils court-circuitent le transfert de la matière du phytoplancton et des bactéries vers les niveaux trophiques supérieurs en réduisant les particules vivantes en matière organique dissoute (lyse cellulaire) et en accélérant les processus respiratoires. En outre, non seulement les produits de lyse, mais également les virus sont eux-mêmes des particules riches en azote et en phosphore. La production virale correspond donc à une séquestration de ces éléments dans la colonne d'eau, susceptible de changer leurs proportions au sein de cette dernière, ce qui peut affecter la production primaire essentielle au fonctionnement des réseaux trophique aquatiques.

des moteurs de l'évolution génétique des microorganismes aquatiques. Ainsi, ils peuvent aussi avoir un impact sur la diversité bactérienne via le transfert de gènes entre organismes. Cela peut se produire directement, par transformation, et/ou indirectement, par transduction. La transformation consiste en l'assimilation et l'incorporation d'ADN extracellulaire libre par une cellule procaryote. Entre 17 et 30% de l'ADN dissous dans le milieu aquatique résulte d'une lyse virale, indiquant que l'action lytique virale pourrait être une source majeure d'ADN dissous dans l'environnement, à l'origine d'un important réservoir d'informations génétiques. La transduction peut prendre deux formes. L'une est décrite comme généralisée et l'autre comme spécialisée. Pendant la transduction généralisée, une partie du matériel génétique de l'hôte est intégré par un virus (lytique ou lysogénique) et est transférée dans un nouvel hôte lors d'une infection. Dans le cas d'une transduction spécialisée, une séquence d'ADN hôte-spécifique peut être excisée quand le phage tempéré (lysogénique) retourne en phase lytique (ce processus est connu sous le nom d'induction). Cette séquence d'ADN peut alors être transférée dans un nouvel hôte lors d'une infection ultérieure. Les techniques de séquençage métagénomique ont permis d'estimer que, chaque année dans les océans, environ  $10^{24}$  gènes sont déplacés par transduction d'un virus vers un hôte.

## 8. La thérapie phagique aquatique

Dès les années 1930, les phages ont été utilisés par les médecins pour contrôler/éliminer des populations bactériennes pathogènes pour l'homme. Ce traitement a été largement utilisé dans le monde avant la découverte des antibiotiques. Bien qu'elle ait été progressivement abandonnée par les pays occidentaux séduits par les avantages de l'antibiothérapie, la phagothérapie traditionnelle a continué, au cours du  $xx^e$  siècle, d'être employée et développée dans les pays de l'ancienne Union Soviétique. Aujourd'hui, avec le développement de nombreux cas de résistance bactérienne aux antibiotiques et l'importance accrue des maladies nosocomiales, on assiste à un regain d'intérêt pour les applications médicales de ces thérapies phagiques dans les pays occidentaux. En outre, depuis quelques décennies, le champ d'application de ce type de thérapies s'est élargi à l'agriculture, à l'industrie alimentaire et au traitement des eaux usées.

Des essais de thérapie phagique ont ainsi été effectués pour prévenir et contrôler les infections bactériennes dans l'aquaculture (élevage) chez les poissons (truite, saumon, vivaneau à queue jaune, ayu), les crustacés (homard, crevettes), les mollusques (huître) et chez les coraux. Certains de ces essais se sont avérés concluants et ont abouti à l'utilisation effective de la thérapie phagique. Grâce à l'omniprésence des phages dans les sols, les sédiments et les milieux aquatiques, on dispose d'une importante réserve de « phages candidats », pouvant être potentiellement utilisés pour lutter contre une grande variété d'infections bactériennes.

L'efficacité de la thérapie phagique contre les infections bactériennes dépend de divers paramètres : la pureté de la préparation du phage, l'utilisation de la phase lytique uniquement, la diversité phénotypique et génétique des pathogènes bactériens impliqués dans la pathologie à traiter, la largeur du spectre d'infection du ou des phages utilisés, le

mécanisme et la vitesse de développement de la résistance bactérienne. Mais avec son temps de réponse et son coût relativement faibles, la thérapie phagique apparaît comme un possible traitement futur pour de nombreuses pathologies bactériennes, notamment en milieu aquatique. Dans cette perspective, il est particulièrement important de mieux caractériser, pour les phages impliqués, le spectre de spécificités et le potentiel lytique. En effet, si les bactériophages doivent être utilisés avec succès, le traitement devra impliquer un groupe de phages (« cocktail » de phages) avec un spectre d'action assez large afin de couvrir tous les phénotypes de pathogènes bactériens typiques pour une pathologie donnée. Par ailleurs, comme dans le cadre des applications médicales, il se peut que la meilleure solution soit une combinaison optimisée d'antibiotiques et de phages.

## 9. Conclusion

Les virus représentent selon toute vraisemblance le plus grand réservoir de diversité génétique sur Terre, ce qui a été baptisé « viriosphère ». Les virus aquatiques exercent une influence déterminante sur les réseaux trophiques microbiens et sur les grands cycles biogéochimiques. L'écologie virale aquatique est une science jeune et bon nombre de questions reste encore sans réponse, allant de la compréhension des stratégies de développement viral et de leurs déclencheurs jusqu'à l'influence potentielle des virus aquatiques sur le climat et réciproquement. Ce chapitre n'a fait qu'effleurer l'importance quantitative, qualitative et fonctionnelle des virus aquatiques.

TABLEAU 1. CE QU'IL FAUT RETENIR SUR LES VIRUS AQUATIQUES.

Données biologiques	Chiffres clés	Autres caractéristiques/remarques
Abondance	<ul style="list-style-type: none"> <li>* <math>10^7</math>-<math>10^8</math> part/mL en moyenne</li> <li>* <math>10^8</math>-<math>10^{10}</math> part/g de sédiment</li> <li>* Les virus représentent 95 % du nombre total de particules planctoniques riches en acides nucléiques</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>** <math>4 \times 10^{30}</math> virus dans les océans au total</li> <li>** <math>10^{31}</math> virus dans tous les milieux aquatiques, soit l'équivalent en carbone de 75 millions de baleines bleues</li> </ul>
Production virale	* De $10^5$ à $10^8$ virus/mL par jour	<ul style="list-style-type: none"> <li>Pas de différence entre eaux marines et eaux douces</li> <li>* Turn-over de 0,05 à 30 jours</li> </ul>
Ratio entre virus et bactéries	<ul style="list-style-type: none"> <li>** Entre 3 et 100 (moyenne : 25-35)</li> <li>** Ratio beaucoup plus faible dans les sédiments et les milieux très oligotrophes</li> </ul>	Ce ratio est généralement plus élevée dans les eaux douces. Il est aussi très faible dans les lacs de montagnes et sources chaudes.
Diversité	<ul style="list-style-type: none"> <li>** Plusieurs milliers à millions de génotypes différents dans quelques litres ou gramme de sédiments</li> <li>** Généralement seulement quelques dizaines de génotypes différents sont dominants</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>** Entre 35 et 90% des séquences ADN trouvées sont inconnues des bases de données</li> <li>** Probablement plus de 100 000 virus différents dans l'océan</li> </ul>

Données biologiques	Chiffres clés	Autres caractéristiques/remarques
Taille	** Entre 25 et 300 nm en moyenne, mais il existe des virus géants dépassant 700 nm ** La plupart (phages) sont entre 30 et 70 nm	** La taille du génome varie entre 4 et 630 kb ** 40% des virus à ADN double brin ont un génome compris entre 20 et 40 kb
Ratio CNP (Carbone/Azote/phosphore)	La proportion de C, N et P dans les virus est de 10-4,5-1	Pour les cellules, c'est 106-16-1 (ratio de Redfield)
Génome	** ADN ou ARN, simple ou double brin ** les virus ADN double brin semblent majoritaires	On découvre de plus en plus de virus ADN simple brin et à ARN
Mortalité bactérienne induite	** 10-60 % de la biomasse procaryote lysée (tuée) par jour par les virus, soit 10-20 % de la production bactérienne quotidienne ** Ces valeurs peuvent varier de 0 à 100% suivant les milieux et la période	** La mortalité bactérienne due aux virus est souvent d'égale importance avec celle imputable à la prédation par le zooplancton unicellulaire (flagellés hétérotrophes). ** Le taux de mortalité lié aux virus aquatiques est largement inférieur pour les cyanobactéries et autres autotrophes sauf en cas de terminaison de bloom ( <i>Emiliana huxleyi</i> )
Production et redistribution du carbone	** Les virus sont à l'origine de l'ordre de 10 % du carbone organique dissous ** 0,36-0,63 Gt de carbone organique dissous sont produites par an dans l'océan profond par l'action des virus	** La lyse fournit des quantités variables de matière organique dissoute et particulaire, des nutriments inorganiques et court-circuite le transfert de matière vers le zooplancton unicellulaire ** Ce court-circuit viral affecterait 5-30 % de la production primaire et 20-60 % de la production bactérienne
Nombre d'infection par des phages	10 <sup>23</sup> bactéries seraient infectés chaque seconde dans l'océan	Ce chiffre ne tient pas compte des infections des cellules eucaryotes, pour lesquelles il n'y a pas d'estimation
Taux de mutation des hôtes cellulaires	Il est 10 à 100 fois supérieur en présence de virus co-évoluant avec les cellules hôtes	En l'absence de virus, les cellules évoluent beaucoup moins vite
Échanges génétiques au sein des océans (transductions)	Entre 10 <sup>25</sup> et 10 <sup>28</sup> paires de base d'ADN par an	1 000 000 de transferts génétiques seraient véhiculés chaque jour par les virus dans l'océan
Fréquence de bactéries marines lysogéniques	** 1 à 40%, mais cette valeur peut fluctuer entre 0 et 100 % ** 20% de l'ADN bactérien serait en moyenne d'origine phagique	35 % des bactéries marines contiennent un génome viral fonctionnel, soit plus de 10 <sup>28</sup> bactéries
Tueurs de virus	** Les virus peuvent être tués par d'autres virus (nommés virophages) et pas certains flagellés hétérotrophes	** La régulation biotique des virus est très mal connue