

ENJEUX SCIENCES

LES VIRUS MARINS

SIMPLES PARASITES OU ACTEURS
MAJEURS DES ÉCOSYSTÈMES
AQUATIQUES ?

STÉPHAN JACQUET,
ANNE-CLAIRE BAUDOUX, YVES DESDEVISES, SOIZICK F. LE GUYADER

éditions
Quæ

LES VIRUS MARINS

SIMPLES PARASITES
OU ACTEURS MAJEURS
DES ÉCOSYSTÈMES
AQUATIQUES ?

STÉPHAN JACQUET (COORDINATEUR),
ANNE-CLAIRE BAUDOUX, YVES DESDEVISES,
SOIZICK F. LE GUYADER

Collection Enjeux sciences

Le moustique,
Ennemi public n° 1 ?
Sylvie Lecollinet, Didier Fontenille, Nonito Pagès, Anna-Bella Failloux
2022, 168 p.

Feux de végétation
Comprendre leur diversité et leur évolution
Thomas Curt, Christelle Hély, Renaud Barbero, Jean-Luc Dupuy,
Florent Mouillot, Julien Ruffault
2022, 136 p.

Les zoonoses
Gwenaél Vourc'h, François Moutou, Serge Morand, Elsa Jourdain
2020, 172 p.

Les mondes de l'agroécologie
Thierry Doré, Stéphane Bellon
2019, 176 p.

L'édition de cet ouvrage a bénéficié du soutien financier de l'Ifremer
et de la Direction pour la Science Ouverte (DipSO) d'INRAE pour en permettre
une diffusion large et ouverte.

© Éditions Quæ, 2022

ISBN papier : 978-2-7592-3526-1
ISBN PDF : 978-2-7592-3527-8
ISBN epub : 978-2-7592-3528-5

ISSN : 2267-3032

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex

www.quae.com
www.quae-open.com

Cet ouvrage est diffusé sous licence CC-by-NC-ND 4.0.

Sommaire

| | |
|--|-----|
| Qu'est-ce qu'un virus : en particulier, un virus marin ? | 5 |
| Définition et cycle de vie | 7 |
| Diversité et méthodes d'études | 13 |
| La microdiversité | 18 |
| Les virus sont-ils nombreux dans l'océan ? | 23 |
| Les sédiments : un réservoir de virus ? | 32 |
| Dans les grands fonds | 33 |
| Les zones minimales d'oxygène | 34 |
| Des virus passés sous les radars | 35 |
| Tous les organismes marins sont-ils affectés par les virus ? | 43 |
| Virus de quoi ? | 43 |
| Les abysses en guise d'exemple | 45 |
| Résistance aux virus | 47 |
| Quels rôles jouent les virus dans les écosystèmes marins ? | 51 |
| Les virus, moteurs de diversité génétique | 51 |
| Les virus marins, de redoutables prédateurs | 55 |
| Rôle des virus dans les microbiotes | 58 |
| Les virus marins et les grands cycles biogéochimiques | 60 |
| Réponse des virus aux conséquences du changement climatique | 67 |
| Quelques mots pour résumer | 70 |
| Pourquoi s'intéresse-t-on aux virus marins ? | |
| Applications concrètes | 73 |
| Une solution d'avenir et déjà utilisée : la phagothérapie | 73 |
| Potentiel biotechnologique des virus de microalgues | 75 |
| Quelles grandes questions restent encore sans réponses ? | 81 |
| Les virus sont-ils vivants ? Les virus peuvent-ils être placés dans l'arbre du vivant ? | 81 |
| Pourquoi trouve-t-on des virus sans hôtes ? | 89 |
| Les virus marins (aquatiques) peuvent-ils être dangereux pour l'Homme ? ... | 91 |
| Les virus sont-ils bons pour leurs hôtes ? | 93 |
| Conclusion | 95 |
| Pour en savoir plus (bibliographie succincte) | 99 |
| Remerciements | 109 |
| À propos des auteurs | 111 |



QU'EST-CE QU'UN VIRUS : EN PARTICULIER, UN VIRUS MARIN ?

L'étude des virus est relativement récente. Il y a moins de 100 ans que les virus ont été caractérisés et visualisés à l'aide des premiers microscopes électroniques (1937). Comme le mot virus vient du même terme latin signifiant « poison », ils ont d'abord été, et pendant longtemps, considérés et étudiés comme agents pathogènes, chez les plantes et les animaux, et notamment chez l'Homme. Un virus est un parasite intracellulaire obligatoire ayant besoin d'un organisme vivant pour se répliquer.

L'étude de la diversité virale dans les écosystèmes, notamment les écosystèmes aquatiques, comme composants des communautés microbiennes, est apparue bien plus tard. En effet, il faut attendre les années 1980 pour commencer à entrevoir ce type de recherches. Appréhender la diversité virale supposait des développements méthodologiques permettant d'identifier et si possible de dénombrer des entités non observables et pour l'essentiel non cultivables. Dans un premier temps, la microscopie a mis en lumière la prédominance numérique des virus dans les milieux aquatiques, mais ces approches restaient limitées pour décrire la diversité virale, les formes et tailles des différents virus étant souvent très semblables. La prise de conscience de l'énorme diversité virale est assez récente, en particulier grâce aux développements de la biologie moléculaire et du séquençage haut débit à partir des années 2000. Au cours des deux dernières décennies, les analyses métagénomiques (encadré *Métagénomique*) de la fraction non cellulaire des environnements marins, contenant les virus, ont accru nos connaissances de manière considérable et ont permis de mettre en lumière une diversité génétique très importante, que ce soit des virus à ADN (acide désoxyribonucléique) ou à ARN (acide ribonucléique).

MÉTAGÉNOMIQUE

Il est aujourd'hui possible de déterminer l'incroyable diversité des microorganismes d'un échantillon d'eau de mer en se basant sur leur ADN, là où les techniques dites classiques (la microscopie typiquement) ne permettraient que de l'entrevoir. Mêlant génétique, écologie et informatique, la métagénomique est une technique de séquençage haut débit, couplée à une analyse bioinformatique, qui, contrairement à la génomique (qui ne s'intéresse qu'à des génomes complets, uniques ou en nombre limité), informe sur les génomes de plusieurs individus d'espèces différentes. Il est ainsi possible d'obtenir la composition d'un assemblage microbien, c'est-à-dire quelles espèces sont présentes, leurs abondances et leur diversité, dans un échantillon donné.

Les virus marins ne sont pas fondamentalement différents des virus terrestres, mais l'océan mondial est incroyablement vaste et difficile d'accès. Il renferme une diversité virale potentielle à la fois gigantesque et encore très méconnue. En outre, dans les milieux marins extrêmes, comme les sources hydrothermales, on a montré l'existence d'une importante diversité de virus très singuliers, comme synthétisé dans les revues de Lossouarn *et al.* (2015) ou Gil *et al.* (2021). Les microorganismes extrémophiles (par exemple, ceux vivant dans les milieux très chauds ou très acides) comme les archées sont associés à des virus aux formes jusque-là totalement inhabituelles et aux contenus génétiques uniques. Dans l'océan toujours, certains gènes viraux codent pour des fonctions que l'on ne retrouve pas toujours chez les virus terrestres. On estime aujourd'hui que 50 à 70 % de l'information génétique contenue dans les génomes de virus marins codent pour des fonctions inconnues (certains de ces gènes n'ont en outre jamais été répertoriés dans les banques de données). Il peut donc y avoir des différences entre virus aquatiques et virus continentaux. On aura toutefois compris qu'il n'existe pas une dichotomie stricte entre virus marins (ou plus généralement aquatiques) et virus terrestres.

Raisons techniques et intérêts économiques ou de santé publique ont fait que les virus des vertébrés terrestres ont reçu beaucoup plus d'attention que les virus des milieux aquatiques. Cependant,

nos connaissances sur la diversité et l'évolution des virus des vertébrés sont le plus souvent limitées à ceux trouvés chez les mammifères ou les oiseaux et associés à des pathologies. L'étude des virus à ARN, connus pour leur évolution rapide et leur très large diversité d'hôtes, a montré assez logiquement un lien fort des virus avec l'évolution de leurs hôtes. L'histoire de ces hôtes a le plus souvent commencé dans les océans, où ils ont évolué pendant des millions d'années. Les virus qui leur sont associés ont suivi leur évolution. Les données de paléovirologie (c'est-à-dire la science qui étudie les virus anciens et l'histoire co-évolutive des virus et de leurs hôtes) montrent que la plupart des virus à ARN infectant les vertébrés ont une origine marine et confirment l'intérêt de poursuivre les études décrivant la diversité taxonomique dans cet environnement si l'on veut comprendre l'histoire de l'évolution virale. Ces approches pourraient alors remettre en cause la vision habituelle consistant à associer un virus ou un genre de virus à un hôte unique, si l'on considère que ces hôtes ont eux-mêmes un ancêtre commun. Pour cela, il est important d'acquérir plus de données sur la diversité virale au sein de leurs hôtes mais également à travers le temps.

DÉFINITION ET CYCLE DE VIE

Un virus se définit comme une entité biologique constituée par une molécule d'ADN ou d'ARN simple ou double brin, entourée d'une coque protéique (on parle de capsid ou de capsule) et, dans certains cas, par une enveloppe ou couche lipidique. La définition stipule également qu'un virus ne respire pas, ne se divise pas, ni ne peut se mouvoir activement. De tailles et formes très variées (de quelques centièmes à plus d'un micron et du filament à la bouteille en passant par la forme d'un atterrisseur lunaire typique des bactériophages), on définit aussi un virus par son absence *a priori* de métabolisme propre qui fait de lui un parasite strict, car entièrement dépendant de la machinerie intracellulaire d'un hôte vivant pour se développer et produire une descendance.

La première étape dans le processus d'infection d'un organisme hôte par un virus est assez universelle : elle consiste en un contact

passif, la reconnaissance de l'hôte ciblé par le virus, puis la fixation de ce dernier sur des récepteurs spécifiques (la plupart du temps, des protéines de transport membranaires) et l'injection du matériel génétique dans la cellule. Il existe par la suite différents modes de réplication : cycle lytique vrai, cycle lytique inefficace (où le virus ne lyse pas la cellule), cycle chronique (production de virions¹ sans lyse), cycle lysogénique ou encore cycle pseudo-lysogénique (figure 1).

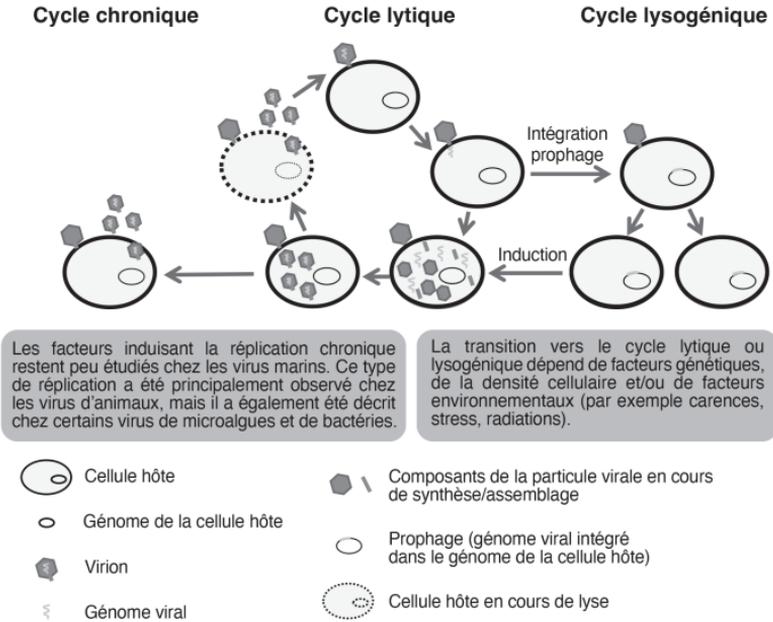


Figure 1. Principaux cycles ou stratégies viraux.

Les cycles lytiques et lysogéniques sont prépondérants chez les virus marins. Comme le montre ce schéma, il n'y a pas de barrière stricte entre cycles, le passage de l'un à l'autre pouvant s'opérer en fonction de la physiologie de la cellule hôte et des conditions environnementales.

Le cycle lytique a été le plus étudié en milieu marin, car rapidement perçu comme celui ayant un rôle fonctionnel important et possiblement mesurable, celui de la mortalité cellulaire et de la redistribution de la matière dans l'environnement proche des

1. Virion : forme « libre » du virus, il s'agit donc de la capsidie et du génome viral qu'elle contient.

organismes infectés. En effet, au cours du cycle lytique, le génome viral induit la synthèse de constituants viraux, dont la réplication du matériel génétique viral. Un certain nombre de virus sont alors produits à l'intérieur de la cellule hôte (ce nombre, appelé *burst size* ou taille d'éclatement, varie de quelques unités à plusieurs milliers) et leur libération s'opère au travers de l'éclatement et donc de la mort de la cellule qui les abritait. On estime aujourd'hui, en moyenne, que la mortalité induite par les virus concerne *a minima* 10 % des microalgues (hors terminaison² des *blooms*³ où ce chiffre peut quasiment atteindre 100 %) et 40 % des bactéries (là encore, les pourcentages sont très variables, en lien avec une multitude de facteurs environnementaux, ou encore avec l'état physiologique et la capacité de résistance de l'hôte). Il est plus difficile de donner un chiffre pour les organismes métazoaires (typiquement le zooplancton), pour lesquels il n'y a encore à ce jour que très peu d'information. À noter que le cycle lytique peut être inefficace quand il est bloqué à un ou plusieurs stades du cycle (par exemple l'adsorption au récepteur, l'entrée du génome viral, la synthèse de la progéniture ou la libération des nouveaux virus). Ce type de cycle, qui n'engendre pas de progéniture infectieuse, pourrait correspondre à un « cul-de-sac » ou plus simplement à l'avortement d'un cycle lytique.

Le second mode de réplication le mieux connu est le cycle lysogénique, où le génome viral intègre le génome de l'hôte. On parle alors de provirus ou prophage qui se reproduit et persiste dans cet état jusqu'à ce qu'un événement environnemental (stress, choc, limitation thermique ou nutritive) entraîne le passage à un cycle lytique. La lysogénie fournirait au virus un moyen de maintenance, un refuge permettant de persister quand les conditions sont défavorables au métabolisme de l'hôte, mais jusqu'à un certain point, car si la cellule hôte va vers une mort certaine, le virus quitte le navire ! Ce mode de réplication pourrait profiter

2. Terminaison : moment où l'efflorescence disparaît, ce qui peut avoir diverses causes dont la lyse virale.

3. Efflorescence (ou *bloom*) : augmentation rapide de la concentration de microorganismes généralement phytoplanctoniques (microalgues ou cyanobactéries) dans un milieu aquatique. Cette prolifération produit souvent une coloration de l'eau (verte, rouge, etc.) due au pigment des espèces concernées.

au virus si l'hôte est faiblement abondant. La cellule hôte peut aussi trouver « avantage » à être occupée par un virus lysogène, car ce dernier peut lui conférer une certaine résistance ou immunité face à une nouvelle infection virale (on parle d'immunité à la surinfection), ou encore de nouvelles fonctions apportées par le génome viral comme des facteurs de virulence (toxines) ou des facteurs d'adaptation à la fluctuation environnementale.

Une variante au cycle lysogénique a été rapportée pour l'environnement marin, la pseudolysogénie, ainsi nommée quand un virus infecte une cellule hôte, mais dans laquelle le génome n'intègre pas le génome cellulaire et reste dans ce qui semble être un état inactif à l'intérieur de la cellule. Ce type de persistance virale apparaîtrait quand la cellule hôte est dans un état physiologique très ralenti, par exemple dans des conditions nutritives très limitantes, si bien qu'aucune réplication virale ne s'opère ici. À notre connaissance, la question de savoir si un cycle lysogénique vrai peut de nouveau se mettre en place si la cellule hôte se retrouve dans un milieu redevenu plus favorable n'a pas de réponse à ce jour.

Un autre mode de réplication qui a pu être mis en évidence chez certains virus est le cycle chronique, en particulier chez certains représentants du phytoplancton (par exemple *Ostreococcus tauri*, *Emiliana huxleyi*, *Micromonas* spp.). Dans ce cas de figure, les virus nouvellement formés à l'intérieur de la cellule hôte sont libérés de manière constante ou épisodique sans éclatement (*burst*) et donc sans mort de la cellule. Cette libération se fait par extrusion ou bourgeonnement d'une partie de la membrane cellulaire. Deux cas de figure ont été rapportés dans la littérature suivant le type d'hôte, avec, pour certains, un phénomène qui conduit au bout de plusieurs cycles au cycle lytique classique et à la mort de l'hôte, alors que pour d'autres une coexistence stable entre l'hôte et le virus semble se mettre en place (mais avec une production virale très faible, soit moins de trois virus relargués par cellule et par jour).

En milieu marin, les habitats sont multiples et les conditions environnementales variables dans l'espace et dans le temps. Cela conditionne et modifie profondément la physiologie des organismes et on sait aujourd'hui que l'état physiologique de l'hôte influence la cinétique et/ou l'alternance du cycle répliatif d'un virus, comme synthétisé dans la revue de Mojica et Brussaard (2014). Ainsi,

on comprend facilement que les virus puissent passer d'un cycle à un autre. Cela a été montré à plusieurs reprises pour le couple bactéries-bactériophages, chez qui l'abondance de l'hôte et sa physiologie cellulaire sont critiques et interviennent dans l'établissement du cycle lysogénique par rapport au cycle lytique. Il apparaît que les environnements productifs sont dominés par des virus lytiques alors que les environnements faiblement productifs, oligotrophes (pauvres en nutriments) ou anoxiques (dépourvus en oxygène dissous), sont plutôt typiques de virus lysogènes. Au moins la moitié des bactéries marines dites cultivables (c'est-à-dire que l'on arrive à isoler et à mettre en culture au laboratoire, ce qui ne représente probablement que moins de 1 % de la diversité bactérienne réelle totale) ont révélé porter des prophages pouvant être induits par un stress chimique ; en d'autres termes, ces bactéries étaient lysogéniques. En 2008, John Paul a avancé l'idée que ces phages intégrés au génome cellulaire constituent de véritables bombes à retardement car pouvant devenir virulents et causer, quand les conditions sont favorables, la mort d'une énorme proportion de cellules/populations.

On a longtemps cru que les modes de reproduction ou cycles étaient très indépendants, si bien qu'on pouvait classer les virus en fonction de leur mode de reproduction. Aujourd'hui, on considère plutôt ces cycles comme formant un *continuum* : les virus peuvent utiliser différentes stratégies d'infection qui dépendent de la densité des populations, de la physiologie cellulaire de l'hôte et, plus généralement, de leur environnement qui influence l'ensemble des interactions biotiques. Toutefois, les mécanismes précis qui déclenchent les transitions entre les cycles lysogénique, lytique ou chronique chez les virus marins restent à ce jour largement inconnus.

Parmi les scénarios, on retient souvent que les infections lytiques suppriment les hôtes à forte croissance, laissant donc une partie de la niche écologique vacante pour le développement des bactéries porteuses de prophages (virus « dormants ») qui fournissent une protection contre les phages lytiques. Comme la densité de ces bactéries intégrant un génome viral (lysogènes) augmente, les phages lysogéniques peuvent acquérir des mutations permettant de s'extirper de la surinfection ou homo-immunité (mécanisme

par lequel un prophage inhibe la seconde infection de son hôte par un autre phage génétiquement proche) et, dès lors, contrôle la population lysogénique. Le développement continu des techniques « omiques » (génomique, transcriptomique, protéomique, métabolomique – encadré *Les « omiques » en quelques mots*) devrait permettre de déterminer si les prophages sont actifs ou dormants et fournir plus d'informations sur les fréquences de lyse et de lysogénie en milieu naturel ainsi que sur les mécanismes de leur dépendance au contexte environnemental.

LES « OMIQUES » EN QUELQUES MOTS

La génomique est la science qui étudie le génome.

La transcriptomique est la science qui étudie la manière dont varie la transcription globale des gènes d'un ensemble d'organismes (ou d'organismes isolés) soumis à des conditions environnementales, expérimentales ou pathologiques variables.

La protéomique s'intéresse à l'étude du protéome, c'est-à-dire à l'ensemble des protéines constituant un organisme vivant dans sa globalité.

La métabolomique est l'étude des interactions entre les protéines et l'ensemble des métabolites (sucres, lipides, biomolécules, etc.) d'une cellule ou d'une entité biologique.

Au cours de la pseudolysogénie, le phage n'entre ni en phase lytique ni en phase lysogénique, mais reste dans la cellule sous la forme d'un élément extra-chromosomique ne se répliquant pas et ne se retrouvant pas dans l'une des cellules filles après division. Il semblerait que ce mode de reproduction puisse se retrouver aussi bien chez les virus à ADN que chez ceux à ARN. Il est observable quand la cellule hôte est dans un environnement limitant en matière de ressources. Dès lors que des conditions plus favorables reviennent, le cycle lytique est de rigueur. Il a été proposé que cette stratégie virale permette aux phages de se protéger des conditions environnementales comme l'effet délétère des ultraviolets (UV).

35 à 50 % des bactéries seraient susceptibles à plusieurs phages. Ainsi, des phages appartenant à des groupes taxonomiques différents peuvent infecter un hôte commun. Des co-infections peuvent

aussi avoir lieu, complexifiant les interactions hôte-virus, avec des conséquences différentes pour leur écologie et leur évolution.

DIVERSITÉ ET MÉTHODES D'ÉTUDES

Initialement, les virus ont été catégorisés selon des critères morphologiques et cette classification est encore utilisée aujourd'hui, bien que de façon limitée. On se plaît encore à séparer les virus ayant un appendice relativement allongé appelé queue et servant à la reconnaissance de la cellule hôte (également nommés virus caudés) de ceux qui n'en ont pas. En 2013, Brum *et al.* rapportaient que ce sont les derniers qui dominent dans les échantillons marins, à hauteur de 50 à 90 %. Parmi les virus caudés, les bactériophages sont majoritaires et ceux-ci continuent aussi d'être discriminés en fonction de la taille et de la flexibilité de leur appendice. On distingue ainsi les siphon-, les myo- et les podoviridés, suivant que la queue du phage est longue et non contractile, longue et contractile, ou courte (figure 2). Cependant ce type de classification phénotypique est loin d'être représentatif de l'incroyable diversité génétique des virus marins, que l'on sait aujourd'hui particulièrement élevée et dont une grande partie est encore inconnue.

L'analyse des séquences nucléotidiques (ADN ou ARN) des virus marins avec les outils de la métagénomique (encadrés *Métagénomique* et *Étudier les virus marins avec l'ADN environnemental*) apporte de nouvelles connaissances. Ainsi, les données de la mission *Tara Oceans* (figure 3) ont révélé une diversité extraordinaire de séquences. Lorsque *Tara* a pris la mer en 2009, les virus étaient connus pour être abondants (1 à 100 milliards de virus par litre d'eau de mer) et l'on estimait qu'ils tuaient environ un tiers des cellules microbiennes dans l'eau de mer chaque jour. Cependant, ces découvertes étaient en grande partie dérivées de dénombrements de particules pseudo-virales (particules d'aspect indiscernable des virus au microscope) et d'expériences d'incubation d'échantillons environnementaux au laboratoire. Au cours de la dernière décennie, une synergie entre technologies de séquençage en évolution rapide et techniques de biologie moléculaire a ouvert la voie à des études mondiales systématiques et quantitatives des « viromes » (ensembles des génomes de virus

présents dans un même échantillon) océaniques. Ces nouvelles capacités ont fait progresser notre connaissance des génomes viraux océaniques de 39 génomes isolés accessibles au public avant *Tara Oceans* à aujourd'hui environ 200 000 populations différentes de virus à ADN à prédominance double brin (séquences dérivées de métagénomes) dans le virome océanique mondial (GOV2).

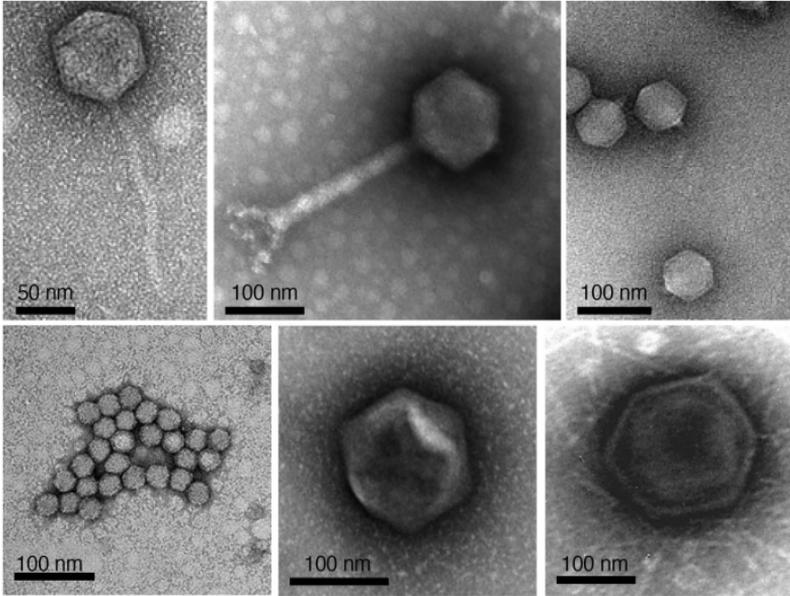


Figure 2. Principaux morphotypes viraux.

Les virus présentés ici ont une forme typique (avec une capsidie protéique icosaédrique) et disposent ou non d'une queue, courte ou longue, rétractile ou pas. Sur la partie haute de la figure, on reconnaît ainsi les trois représentants types de la famille des bactériophages caudés (de gauche à droite : Siphoviridae, Myoviridae et Podoviridae). Les formes du bas sont plus caractéristiques des virus infectant les protistes⁴ (de gauche à droite : Picornaviridae, Phycodnaviridae et virus géant non cultivé). N.B. : il existe d'autres morphologies, souvent plus rares, filamenteuses ou pléomorphes (par exemple, celles de certains virus d'archées, voir tableau 1).

© Baudoux A.-C./Photothèque de la Station Biologique de Roscoff ;

© Schoehn G./Photothèque Institut Biologie Structurale.

4. Les *protistes* ne sont pas un groupe défini phylogénétiquement. Pour des raisons de clarté et de lisibilité, nous avons cependant décidé d'employer ce terme et de ne pas lui adjoindre de guillemets. Ce choix éditorial s'applique également aux termes *procaryotes*, *poissons*, *algues*, *reptiles* ou encore *invertébrés*, qui sont utilisés dans ce livre.



Figure 3. La goélette *Tara* photographée lors de l'une de ses nombreuses missions de recherche sur les virus et autres organismes planctoniques.

Tara Oceans et ses expéditions successives ont beaucoup apporté en matière de découverte du plancton marin, de sa diversité et des interactions entre microorganismes, dont les virus. La goélette, ayant parcouru des milliers de kilomètres tout autour du globe, a ainsi récolté plusieurs milliers d'échantillons d'eau de mer et de plancton dans plusieurs centaines de sites correspondant à une grande variété de provinces biogéographiques de l'océan. Pour en savoir plus, le lecteur intéressé est invité à visiter le site de la fondation : <https://fondationtaraocean.org/>.

© Latreille F./Fondation Tara Ocean.

Pour arriver à ce résultat, la goélette a parcouru pendant trois ans les différents océans qui représentent environ 70 % de la surface de la planète. Au cours de cette mission, plus de 35 000 échantillons d'eau ont été collectés tout autour du globe (encadré *Les découvertes de Tara Oceans*). L'objectif initial était d'obtenir des données de base pour comprendre l'interaction entre les populations de phyto- et zooplancton, de bactéries, d'archées, d'eucaryotes unicellulaires hétérotrophes et bien entendu de virus. Les échantillons ont été fractionnés afin de réaliser des analyses des populations par différentes approches de métagénomique ciblée (le plus souvent, sur une partie de l'ARN 16S ou l'ARN 18S). Il en est ressorti que les communautés virales semblent structurées (probablement indirectement au travers de leurs hôtes) par la température et l'oxygène, et sont transportées passivement par les courants océaniques, conformément à la notion que tout est