

Ekologija virusa u morima

Soža, Iva

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:388697>

Rights / Prava: [In copyright](#) / [Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-19**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek



Ekologija virusa u morima

Viral ecology in marine environment

SEMINARSKI RAD

Iva Soža

preddiplomski studij biologije/undergraduate of biology

Voditeljica: Doc. dr. sc. Zrinka Ljubešić

Neposredna voditeljica: Dr. sc. Sunčica Bosak

Zagreb, 2014.

Sadržaj

I.	Uvod.....	1
II.	Virusi u morima	2
2.1.	'Životni' ciklus	2
2.2.	Abundancija.....	4
2.3.	Diverzitet	5
III.	Uloga virusa u svjetskim morima.....	6
3.1.	Hranidbena mreža	6
3.1.1.	Mortalitet.....	7
3.1.2.	Horizontalni prijenos gena	7
3.2.	Biokemijski ciklusi	8
IV.	Zaključak.....	9
V.	Literatura	10
VI.	Sažetak	13
VII.	Abstract	14

I. Uvod

Oceani, velika morska prostranstva, prekrivaju više od polovice Zemljine površine. Unutar svakog mililitra morske vode možemo pronaći otprilike milijun virusnih čestica. Stoga, virusi predstavljaju najbrojniju skupinu mikroorganizama u morima

Svake se sekunde dogodi otprilike 10^{23} virusnih infekcija u oceanu. Virusnoj infekciji podložne su sve skupine živih organizama, od bakterija do najvećih morskih sisavaca. Kao rezultat tih infekcija, virusi uvelike utječu na sastav morskih zajednica.

Virusi se mogu smatrati članovima hranidbenih lanaca i kompleksnih hranidbenih mreža, te kao takvi pokreću i utječu na biokemijske cikluse. Kontroliraju klimatske procese i predstavljaju silu koja pokreće kruženje energije i nutrijenata u svjetskim morima.

Svojom abundancijom predstavljaju spremnik genetičkog materijala i raznolikosti u oceanu.

Uzevši u obzir sve ove činjenice, izrazito je važno shvatiti virusne procese te procese uzrokovane virusnim djelovanjem i uklopiti ih u razumijevanje bioloških i biokemijskih ciklusa morskog okoliša.

II. Virusi u morima

U jednoj litri morske površinske vode je sadržano najmanje 10 milijardi mikroorganizama i 100 milijardi virusa od kojih je velika većina neidentificirana i neokarakterizirana.

Većina virusa u morima inficira mikroorganizme, koji uključuju bakterije, arheje i mikroeukariote. Virusi igraju važnu ulogu u globalnoj fiksaciji i kruženju ključnih elemenata kao što su ugljik, dušik i fosfor.

Stoga se da zaključiti da virusi igraju kritičnu ulogu u biosferi planeta Zemlje.

2.1. 'Životni' ciklus

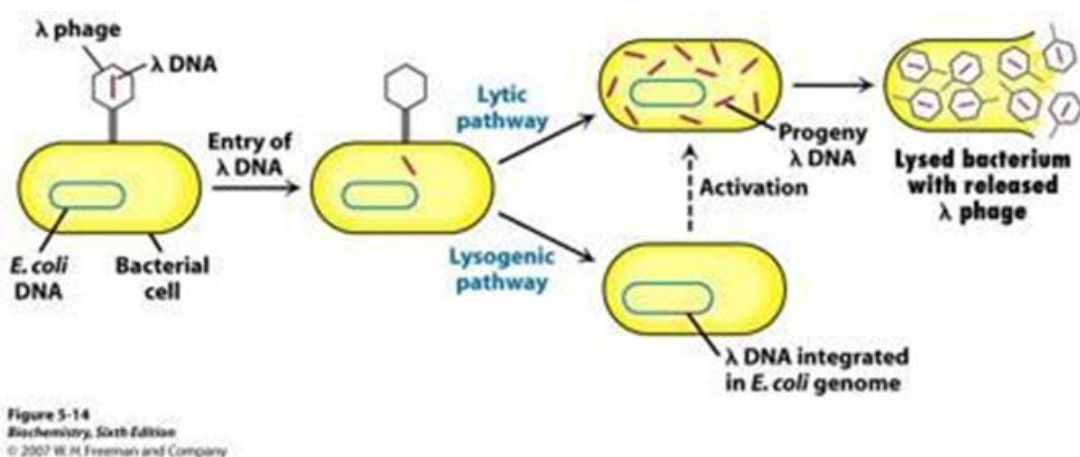
Virusi su općepoznati kao ubojice. Kada ne parazitiraju, nalaze se u neživom, kristalnom stanju. Kada se nalaze u živoj stanici, vlastitim genom utječu na genom stanice domaćina, manipulirajući stanicu da izgrađuje nove virusne čestice sve dok ne preuzmu potpuni metabolizam stanice. Tada nastupa liza i smrt stanice. Ipak, neki virusi ne uzrokuju trenutačnu smrt stanice nakon što su je inficirali. Takvi, lizogeni virusi, formiraju stabilni odnos sa svojim domaćinom, integrirajući se u njihov kromosom ili plazmid. Virusni genom se nalazi u 'umirenom' stanju infekcije, unutar genoma stanice domaćina te ga pritom nazivamo profag. Profag obitava u stanici dok ga neki okidač ne potakne da lizira stanicu (Slika 1.).

Donedavno se smatralo da su litički virusi bitniji od lizogenih, no nekoliko je istraživanja pokazalo da integriranih profaga ima u visokom udjelu u laboratorijskim kulturama morskih bakterija. Pomoću metode kemijske indukcije, pokazalo se da otprilike polovica bakterijskih izolata u sebi sadrži profag (Jiang i Paul 1996). Također, u nekim slučajevima se pokazalo da bakterije sadrže više različitih profaga što upućuje da bi polilizogenija mogla biti nešto uobičajeno u morima (Leitet i sur. 2006). Bioinformatičke analize su identificirale elemente slične profagu u otprilike 50% genoma morskih bakterija (McDaniel i sur. 2008).

Iz perspektive virusa, lizogenija predstavlja prednost u preživljavanju jer im dopušta da se sakriju od nepogodnih uvjeta. Kada se nalazi integriran u stanici, profag je zaštićen od inaktivacije UV- zračenjem i proteolitičke razgradnje. Iako nije toliko očito, i domaćini mogu

imati prednosti iz odnosa sa virusom. Horizontalnim prijenosom gena, virus na domaćina prenosi nove osobine koje doprinose preživljavanju domaćina u nepovoljnim uvjetima kao što je slučaj kod bakterija *Roseovarius nubinhibens* i *Reugeria mobilis* (McDaniel i sur. 2008).

Faktori-okidači lizogenog u lizirajući proces u morskom okolišu su i dalje nepoznati. UV-zračenje može inducirati liziranje stanice domaćina i mogao bi biti glavni faktor u površinskim vodama. Različiti organski otpad, kao što su pesticidi, mogao bi biti okidač u prirodnim populacijama morskih bakterija (Cochran i sur. 1998). Također je predloženo da bi povišene koncentracije određenih nutrijenata (npr. fosfata ili sulfata) mogle kontrolirati lizirajuće i lizogene procese u morskim bakterijama. Ipak, neki eksperimenti su kontradiktorni što ostavlja mjesta za daljnja istraživanja glavnih čimbenika koji utječu na 'životne' cikluse morskih virusa.



Slika 1. Prikaz litičkog i lizogenog virusnog ciklusa

(preuzeto: <http://www.studyblue.com/notes/note/n/ch-9-phages-and-other-viruses/deck/4423883>, pristupljeno 08. rujna 2014.)

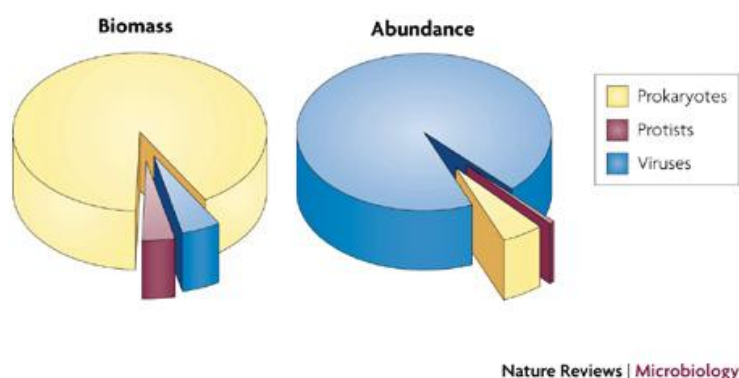
2.2. Brojnost

Brojnost virusa u morima je najučestalija tema dosad objavljenih radova o morskim virusima (Hara i sur. 1991, Maranger i Bird 1995). Upravo je otkriće iznimne brojnosti virusa i dovelo do većeg interesa za morske viruse i njihov utjecaj u moru. U zadnjih dva desetljeća, metode za prebrojavanje virusnih čestica su napredovale od transmisivskog elektronskog mikroskopa do epifluorescencijskog mikroskopa i protočne citometrije.

U prosjeku, u mililitru površinske morske vode se nalazi 10^7 virusnih i sličnih čestica. To čini viruse brojnijim od prokariotskih organizama (bakterija i arheja), koji su druga po redu najbrojnija biološka skupina (Laybourn-Parry i sur. 2007). Sveukupna procjena od otprilike 10^{30} virusa koji obitavaju u oceanima ih čini najbrojnijim predatorima u morskom okolišu.

Zanimljiva je činjenica da zbog svoje male veličine, predstavljaju otprilike 5% prokariotske biomase. Ipak, unatoč svojoj maloj veličini (~100 nm, 10-200 fg), virusi predstavljaju drugu po redu najveću oceansku biomasu, odmah nakon prokariotske biomase što je prikazano na Slici 2 (Suttle 2007).

U svakom okolišu, ukupna virusna abundancija korelira sa abundancijom prokariota i njihovim produktivitetom (koji se mjeri u koncentraciji klorofila a). Virusna abundancija je generalno najveća u eufotičkoj zoni te se eksponencijalno smanjuje s dubinom (Breitbart 2012). Također, abundancija virusa je veća u obalnom području nego na otvorenom moru (Cochlan i sur. 1993). Ipak, iako su virusi očito prisutni u velikom broju, precizna procjena njihove abundancije u stupcu vode i morskom sedimentu i dalje ostaje izazov.



Slika 2. Odnos biomase i abundancije prokariota, protista i virusa (Suttle 2007)

2.3. Diverzitet

Odnosi virusa i domaćina mogu biti jako specifični, stoga je određivanje tipova virusa prisutnih u oceanima jako važno. Bakteriofagi su najučestaliji morski virusi stoga se ulaže veliki napor u kultiviranje bakterija koje virusi napadaju.

Ipak, iako je pregledan veliki broj bakterija kultiviranih u laboratoriju i njihovih specifičnih bakteriofaga (koji su podosta pomogli u shvaćanju virusne ekologije), više od 99% bakterija koje virusi inficiraju i koje nalazimo u morskom okolišu, se ne mogu uzgojiti u kulturi koristeći standardne tehnike izolacija i kultiviranja. Nadalje, bakterije koje se uzgajaju u laboratoriju su rijetko iste vrste koje su dominantne u okolišu. Također, svi virusi ne stvaraju plakove na bakterijskim kulturama koje se mogu identificirati.

Jedno od područja koje je bitno za razumijevanje diverziteta virusa jest diverzitet morskih zajednica. S obzirom da virusi napadaju sve skupine koje u moru nalazimo, jasno je da je virusni genetički diverzitet širokog spektra. Matematički izračuni metagenomskih baza podataka predviđaju stotine tisuća virusnih genotipova u svjetskim oceanima (Angly i sur. 2006). Uzevši u obzir diverzitet morskih prokariotskih i eukariotskih skupina, koji su također veliki, ta predviđanja nisu pretjerana (Irigoien i sur. 2004, Thompson i sur. 2005, Witman i sur. 2004, Worden 2006). Vrlo je vjerojatno da postoje mnogobrojni domaćin-specifični virusi koji inficiraju svaki morski organizam (Moebus 1991, 1992, Sullivan i sur. 2005, Waterbury i Valois 1993, Wilson i sur. 1993).

Znanje o diverzitetu virusa je uvelike unaprijeđeno metagenomičkim pristupom istraživanju virusnih zajednica. Zahvaljujući njihovom malom genomu i nejednakom distribucijom genotipova u morskim uzorcima, rekonstrukcija cjelokupnog virusnog genoma je puno lakša nego rekonstrukcija bakterijskog genoma (Suttle 2007).

Virusni genomi sežu veličinom od 4.4. kilobaza (kb) (Nagasaki i sur. 2004) do 630 kb (Øvreas i sur. 2003). Prema tome, virusni diverzitet u prirodi je opsežan i dinamičan, na razini morfologije, pojedinog gena i potpune veličine genoma.

III. Uloga virusa u svjetskim morima

S obzirom na koncentraciju od otprilike 10 miliona virusnih čestica po mililitru površinske vode, virusi su najabundantniji biološki entiteti u oceanu. Većina tih virusa su bakteriofagi što znači da inficiraju bakterije. Lizirajući bakterijskog domaćina, virusi kontroliraju bakterijsku brojnost, utječu na kompoziciju cijele morske zajednice i imaju veliki utjecaj na globalne biogeokemijske cikluse. Također, virusi utječu na svoje domaćine selektivnošću na rezistenciju, horizontalnim prijenosom gena i manipulacijom bakterijskog metabolizma.

3.1. Hranidbena mreža

Virusi utječu na bakterijske zajednice i njihovu raznolikost preko horizontalnog transfera gena i lize specifičnih domaćina (Weinbauer i Rassoulzadegan 2004). Iako je primarni efekt uklanjanje specifičnog domaćina iz zajednice, sam proces može stvoriti ekološku nišu ili stimulirati rast određenog člana mikrobiološke zajednice preko otpusta razgrađenih organskih tvari iz lizirane domaćinske stanice u okoliš (Middelboe i Lyck 2002).

Interakcije između bakteriofaga i domaćina su prikazane pomoću Lotka-Volterra jednadžbe koja opisuje dinamiku mikrobiološkog sustava. Bakterijske zajednice mogu sadržavati kompetitivne i nekompetitivne članove za životne resurse. U nedostatku predatora, kompetitivni članovi bi dominirali, oduzimajući životne resurse nekompetitivnima. Prisustvo virusa koji parazitiraju na kompetitivnim (aktivnijim) članovima omogućava nekompetitivnim članovima zajednice da dobiju dio resursa za svoje potrebe. Takvu dinamiku u sustavu objašnjava "Kill the Winner" hipoteza prema kojoj je brojnost najaktivnijih bakterija kontrolirana predacijom virusa (Thingstad i Lignell 1997).

Hipoteza objašnjava cikluse koji se ponavljaju u abundanciji specifičnog bakterijskog domaćina i odgovarajućeg domaćina koji prikazuju tipični predator-plijen odnos. Prema tome, virusi sprečavaju potpunu dominaciju neke skupine i omogućavaju veću bioraznolikost morskih zajednica.

3.1.1. Mortalitet

Virusni patogeni inficiraju veliki spektar evolucijski različitih grupa morskih organizama. Neslužbene procjene upućuju da virusi liziraju prosječno 20 do 40% prokariota dnevno (Suttle 1994). Naše znanje je pretežito usmjereno na ekonomske posljedice virusnih zaraza i na zaštitu organizama (najčešće onih vrsta od ekonomske i gospodarske važnosti) koji su ugroženi. U marikulturnoj industriji, virusne zaraze mogu uzrokovati velike gubitke u produkciji. Primjer je virus koji uzrokuje pojavu bijelih mrlji na kozicama (white spot syndrome virus - WSSV) (Flegel 2006). Zanimljivo je da različiti patogeni mogu uzrokovati velike pomore kod jako dobro proučenih organizama. Poznati su virusi koji uzrokuju masovni pomor riba na Aljasci (Meyers i sur. 1999) te virusi koji su odgovorni za pomor kitova u Europi u razdoblju od 1988. do 2002 (Härkönen i sur. 2006).

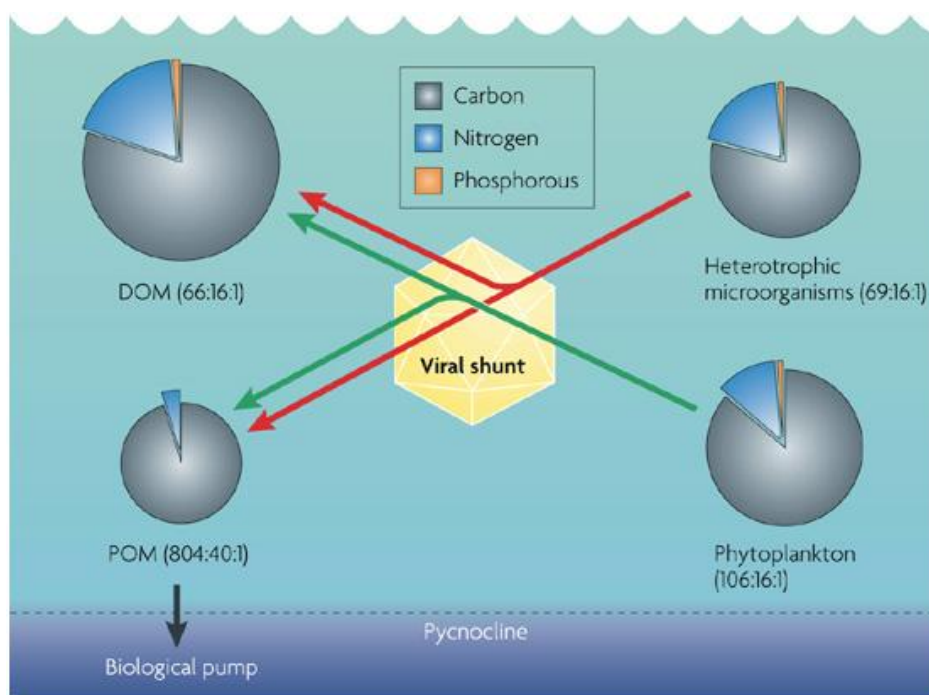
3.1.2. Horizontalni prijenos gena

Virusi mogu uvelike utjecati na diverzitet bakterijskih morskih zajednica prijenosom DNA između domaćina (Jiang i Paul 1998). Lizirajući stanice, virusi pridonose otpuštanju velike količine razgrađene DNA koja se može transformirati u okolišu (Jiang i Paul 1995).

Postoje i virusima slične čestice (GTA- gene transfer agent) koje transportiraju nasumične fragmente bakterijskog genoma novim stanicama unutar procesa sličnog transdukciji. Iako su jako male, vrlo su važne jer indirektno pakiraju dio DNA domaćina i prenose na novu receptorsku stanicu (Lang i Beatty 2007). GTA samo doniraju fragmente domaćinskog DNA u novu stanicu bez da liziraju prethodnu što je vrlo bitno u horizontalnom prijenosu gena prirodnih mikrobioloških zajednica. Takva dinamika je uočena i u estuarijima, obalnim i otvorenima vodama te okolišu koraljnih grebena (McDaniel i sur. 2010).

3.2. Biokemijski ciklusi

Zajednice morskih virusa su ekstremno dinamične. Tijekom inficiranja domaćina i liziranja domaćinske stanice, virusi indirektno utječu na globalno cirkuliranje ugljika i nutrijenata. Lizom bakterijske stanice se oslobađa otopljeni organska tvar (eng. dissolved organic matter - DOM) i suspendirana organska tvar (eng. particulate organic matter - POM). Svaki dan se dogodi otprilike 10^{28} virusnih infekcija pritom ispuštajući i do 10^9 tona ugljika iz živih stanica (Suttle 2007). Svaki dan, prilikom inficiranja i liziranja stanica domaćina, količina ugljika bude konvertirana u DOM. Takva pojava se naziva 'virusna premosnica' (Slika 3). Procijenjeno je da 25% ugljika fiksiranog fotosintezom je došlo putem virusne premosnice koji funkcionira kao morski mikrobiološki reciklirajući sistem koji stimulira kruženje nutrijenata i energije (Fuhrman 1999, Suttle 2005, Wilhelm i Suttle 1999).



Nature Reviews | Microbiology

Slika 3. Virusna premosnica- omjeri prikazuju količine ugljika, dušika i fosfora (Suttle 2007)

IV. Zaključak

Prije samo dva desetljeća, nije se znalo koliko je važna uloga morskih virusa na Zemlji. Nevidljivi ljudskom oku, na granici živog i neživog, dugo vremena su predstavljali zagodnetku za znanstvenike širom svijeta. Razvojem metagenomike, spoznala se njihova velika abundancija te golemi utjecaj u morskom okolišu.

Iako su malih proporcija, brojnošću prevladavaju kao najabundantniji morski predatori, a svojom aktivnošću sudjeluju u pokretanju biogeokemijskih ciklusa ugljika, fosfora i sumpora. Utječu i kontroliraju sastav mikrobioloških zajednica mora i čine većinu genetičkog biodiverziteta mora.

Utjecaj morskih virusa je od iznimne važnosti za ekosustav mora ali i kopna, te naposljetku, i na samu ljudsku zajednicu, a zasigurno je raspon njihove aktivnosti mnogo veći nego što smo svjesni.

Dosad smo saznali kako su virusi veliki 'posrednici' u životnim funkcijama morskih zajednica i abiotičkim čimbenicima mora. Daljnja istraživanja su nužna kako bi smo shvatili kako život u moru funkcionira. Možda nam ta saznanja u budućnosti pomognu u nekim drugim disciplinama kao što su npr. ekologija i očuvanje mora i morskih zajednica.

V. Literatura

1. Angly, F. E., Felts, B., Breitbart, M., Salamon, P., Edwards, R. A., Carlson, C., Chan, A. M., Haynes, M., Kelley, S., Liu, H. (2006). The marine viromes of four oceanic regions. *PLoS biology*. 4. (11). e368.
2. Breitbart, M. (2012). Marine viruses: truth or dare. *Marine Science*. 4.
3. Cochlan, W. P., Wikner, J., Steward, G. F., Smith, D. C., Azam, F. (1993). Spatial distribution of viruses, bacteria and chlorophyll a in neritic, oceanic and estuarine environments. *Marine Ecology-Progress Series*. 92. 77-77.
4. Cochran, P. K., Kellogg, C. A., Paul, J. H. (1998). Prophage induction of indigenous marine lysogenic bacteria by environmental pollutants. *Marine Ecology-Progress Series*. 164. 125.
5. Flegel, T. W. (2006). Detection of major penaeid shrimp viruses in Asia, a historical perspective with emphasis on Thailand. *Aquaculture*. 258. (1). 1-33.
6. Fuhrman, J. A. (1999). Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature*. 399. (6736). 541-548.
7. Hara, S., Terauchi, K., Koike, I. (1991). Abundance of viruses in marine waters: assessment by epifluorescence and transmission electron microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*. 57. (9). 2731-2734.
8. Härkönen, T., Dietz, R., Reijnders, P., Teilmann, J., Harding, K., Hall, A., Brasseur, S., Siebert, U., Goodman, S. J., Jepson, P. D. (2006). A review of the 1988 and 2002 phocine distemper virus epidemics in European harbour seals. *Diseases of Aquatic Organisms*. 68. (2). 115-130.
9. Irigoien, X., Huisman, J., Harris, R. P. (2004). Global biodiversity patterns of marine phytoplankton and zooplankton. *Nature*. 429. (6994). 863-867.
10. Jiang, S. C., Paul, J. H. (1995). Viral contribution to dissolved DN A in the marine environment as determined by differential centrifugation and kingdom probing. *Applied and Environmental Microbiology*. 61. (1). 317-325.
11. Jiang, S. C., Paul, J. H. (1996). Occurrence of lysogenic bacteria in marine microbial communities as determined by prophage induction. *Marine Ecology-Progress Series*. 142. 27.
12. Jiang, S. C., Paul, J. H. (1998). Gene transfer by transduction in the marine environment. *Applied and Environmental Microbiology*. 64. (8). 2780-2787.

13. Lang, A. S., Beatty, J. T. (2007). Importance of widespread gene transfer agent genes in α -proteobacteria. *Trends in microbiology*. 15. (2). 54-62.
14. Laybourn-Parry, J., Marshall, W., Madan, N. (2007). Viral dynamics and patterns of lysogeny in saline Antarctic lakes. *Polar Biology*. 30. (3). 351-358.
15. Leitet, C., Riemann, L., Hagström, Å. (2006). Plasmids and prophages in Baltic Sea bacterioplankton isolates. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 86. (03). 567-575.
16. Maranger, R., Bird, D. F. (1995). Viral abundance in aquatic systems: a comparison between marine and fresh waters. *Marine ecology progress series*. Oldendorf. 121. (1). 217-226.
17. McDaniel, L., Breitbart, M., Mobberley, J., Long, A., Haynes, M., Rohwer, F., Paul, J. H. (2008). Metagenomic Analysis of Lysogeny in Tampa Bay: Implications for Prophage Gene Expression. *PLoS ONE*. 3. (9). e3263.
18. McDaniel, L. D., Young, E., Delaney, J., Ruhnau, F., Ritchie, K. B., Paul, J. H. (2010). High frequency of horizontal gene transfer in the oceans. *Science*. 330. (6000). 50-50.
19. Meyers, T., Short, S., Lipson, K. (1999). Isolation of the North American strain of viral hemorrhagic septicemia virus (VHSV) associated with epizootic mortality in two new host species of Alaskan marine fish. *Diseases of Aquatic Organisms*. 38. 81-86.
20. Middelboe, M., Lyck, P. G. (2002). Regeneration of dissolved organic matter by viral lysis in marine microbial communities. *Aquatic Microbial Ecology*. 27. (2). 187-194.
21. Moebus, K. (1991). Preliminary observations on the concentration of marine bacteriophages in the water around Helgoland. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 45. (4). 411-422.
22. Moebus, K. (1992). Further investigations on the concentration of marine bacteriophages in the water around Helgoland, with reference to the phage-host systems encountered. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 46. (3). 275-292.
23. Nagasaki, K., Tomaru, Y., Katanozaka, N., Shirai, Y., Nishida, K., Itakura, S., Yamaguchi, M. (2004). Isolation and characterization of a novel single-stranded RNA virus infecting the bloom-forming diatom *Rhizosolenia setigera*. *Applied and Environmental Microbiology*. 70. (2). 704-711.
24. Øvreas, L., Bourne, D., Sandaa, R.-A., Casamayor, E. O., Benlloch, S., Goddard, V., Smerdon, G., Heldal, M., Thingstad, T. F. (2003). Response of bacterial and viral

- communities to nutrient manipulations in seawater mesocosms. *Aquatic Microbial Ecology*. 31. (2). 109-121.
25. Sullivan, M. B., Coleman, M. L., Weigele, P., Rohwer, F., Chisholm, S. W. (2005). Three *Prochlorococcus* cyanophage genomes: signature features and ecological interpretations. *PLoS biology*. 3. (5). e144.
 26. Suttle, C. A. (1994). The significance of viruses to mortality in aquatic microbial communities. *Microbial Ecology*. 28. (2). 237-243.
 27. Suttle, C. A. (2005). Viruses in the sea. *Nature*. 437. (7057). 356-361.
 28. Suttle, C. A. (2007). Marine viruses—major players in the global ecosystem. *Nature Reviews Microbiology*. 5. (10). 801-812.
 29. Thingstad, T., Lignell, R. (1997). Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquatic Microbial Ecology*. 13. (1). 19-27.
 30. Thompson, J. R., Pacocha, S., Pharino, C., Klepac-Ceraj, V., Hunt, D. E., Benoit, J., Sarma-Rupavtarm, R., Distel, D. L., Polz, M. F. (2005). Genotypic diversity within a natural coastal bacterioplankton population. *Science*. 307. (5713). 1311-1313.
 31. Waterbury, J. B., Valois, F. W. (1993). Resistance to co-occurring phages enables marine *Synechococcus* communities to coexist with cyanophages abundant in seawater. *Applied and Environmental Microbiology*. 59. (10). 3393-3399.
 32. Weinbauer, M. G., Rassoulzadegan, F. (2004). Are viruses driving microbial diversification and diversity? *Environmental microbiology*. 6. (1). 1-11.
 33. Wilhelm, S. W., Suttle, C. A. (1999). Viruses and Nutrient Cycles in the Sea Viruses play critical roles in the structure and function of aquatic food webs. *Bioscience*. 49. (10). 781-788.
 34. Wilson, W. H., Joint, I. R., Carr, N. G., Mann, N. H. (1993). Isolation and molecular characterization of five marine cyanophages propagated on *Synechococcus* sp. strain WH7803. *Applied and Environmental Microbiology*. 59. (11). 3736-3743.
 35. Witman, J. D., Etter, R. J., Smith, F. (2004). The relationship between regional and local species diversity in marine benthic communities: a global perspective. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 101. (44). 15664-15669.
 36. Worden, A. Z. (2006). Picoeukaryote diversity in coastal waters of the Pacific Ocean. *Aquatic Microbial Ecology*. 43. (2). 165-175.

VI. Sažetak

Virusi predstavljaju najbrojniju skupinu mikroorganizama u morskom okolišu s koncentracijama od otprilike 10^7 čestica po mililitru površinske morske vode.

Lizirajući domaćinsku stanicu, morski bakteriofagi kontroliraju brojnost bakterija i time značajno utječu na globalne biogeokemijske cikluse.

Morski bakteriofagi utječu na svoje domaćine većinom negativno, uzrokujući lizu stanica, ali i pozitivno povećavajući genetsku i fenotipsku raznolikost; prijenosom DNA, manipuliranjem ekspresije gena domaćina te njihovog metabolizma. Također, utječu na ostatak zajednice u morima time što otpuštaju otopljenu organsku tvar koja postaje izvor hranjiva za druge organizme, uvođenjem novog genetičkog materijala i selektivnom rezistencijom.

Morski virusi imaju veliki biodiverzitet i predstavljaju spremnik oceanskog genetičkog materijala.

Tijekom prošla dva desetljeća, morska se virologija unaprijedila od puke znatiželje do priznate znanstvene grane. U budućnosti, morska virologija ima potencijal razvijanja novih saznanja u drugim poljima, od ekologije drugih ekosistema (npr. slatke vode, kopna) do medicine (npr. ljudskog mikrobioma).

VII. Abstract

At concentrations of approximately 10^7 viruses per milliliter of surface water, viruses are the most abundant biological entities in the oceans.

Through lysing their bacterial hosts, marine phages control bacterial abundances and impact global biogeochemical cycles.

Phages influence their hosts through cell lysis, DNA transfer and manipulation of host gene expression and metabolism. Also, phages influence the remaining community through the release of dissolved organic matter, the introduction to novel genetic material and the selection for resistance.

Marine viruses are extremely diverse and represent reservoir of ocean genetic diversity.

Over the past two decades, marine virology has progressed from curiosity to a well-established scientific field. In the future, marine virology has the potential to inform numerous other fields, ranging from ecology of other ecosystems (e.g. freshwater, terrestrial) to medicine (e.g. human microbiome).