

Samenvatting

Mariene micro-organismen vertegenwoordigen het grootste reservoir van organische koolstof in de oceaan en hebben een sturende rol in de kringloop van nutriënten en de stromingen van materie en energie. Klimaatverandering leidt tot opwarming van de bovenste waterlagen (oppervlaktewateren) in zeeën en oceanen, waarbij de resulterende veranderingen in verticale gelaagdheid (stratificatie) van de bovenste waterlaag de structuur en productie van auto- en heterotrofe micro-organismen beïnvloeden. Er is nog maar weinig bekend over de wijze waarop deze toekomstige veranderingen de sterfte (mortaliteit) van mariene micro-organismen beïnvloeden. De verschillende modi van sterfte werken anders door op de cycli van biochemische elementen. Dit heeft weer gevolgen voor de verhouding tussen de productie en respiratie van de oceaan en daarmee dus de efficiëntie waarmee fotosynthetisch vastgelegd organisch koolstof naar hogere trofische niveaus (plek in de voedselketen), of naar de diepzee wordt getransporteerd. De Atlantische Oceaan heeft een noord-zuid gradiënt in stratificatie, is essentieel voor de wereldwijde oceaan circulatie en dient als voornaamste afvoer voor antropogeen koolstofdioxide. Het noordoostelijk deel van de Atlantische Oceaan vormt daarom een ideaal modelsysteem voor de huidige studie, die als doel heeft om de invloed van verticale stratificatie op de sterfte (virale lysis of begrazing) en de onderlinge verhouding van de verschillende wijzen van mortaliteit te onderzoeken.

Het onderzoek in dit proefschrift begint met een uitgebreid overzicht van de huidige kennis van omgevingsfactoren die virus-gastheer interacties in het mariene milieu beïnvloeden. Abiotische en biotische variabelen kunnen invloed uitoefenen op en overleving van mariene virussen en kunnen de fysiologie, productie en de (geografische) verspreiding van de gastheer reguleren. Uiteindelijk reguleren deze aspecten het succes waarmee virussen zich repliceren en verspreiden in het mariene milieu (Hoofdstuk 2). Het review artikel maakt duidelijk dat op dit moment ons vermogen om algemene ecologisch functionele patronen te herkennen die belangrijk zijn in het aansturen van de virus populatiedynamiek op oceanische schaal, wordt belet door de schaarste aan informatie betreffende de individuele omgevingsfactoren en de intensiteit van hun effect.

Om beter te begrijpen wat het belang is van verticale menging en de fysisch-chemische eigenschappen van het zeewater op het structureren van eencellige algen (fytoplankton) gastheerpopulaties, werd over een noord-zuid transect en met hoge resolutie de fytoplanktongemeenschap in de Noordoost Atlantische Oceaan tijdens de lente en zomer in kaart gebracht (Hoofdstuk 3). Verticale stratificatie werd geïdentificeerd als een belangrijke factor die de verticale en geografische

verspreiding van verschillende fytoplankton taxa en grootteklassen bepaalt, wat aangeeft dat toevoeging van de verticale turbulentiestructuur van de waterkolom de biochemische en ecologische modelstudies zal verbeteren. De data ondersteunen de voorspellingen dat (1) klimaatverandering-gerelateerde toename in temperatuur en de uitbreiding van oligotrofe (nutrient-gelimiteerde) gebieden in de oceaan de bijdrage van eukaryote picofytoplankton ($<2\ \mu\text{m}$ diameter) vergroot, terwijl het aantal cryptofyten en diatomeeën afneemt; en (2) dat het verspreidingsgebied van *Prochlorococcus* spp. noordelijk uitbreidt (wat leidt tot veranderingen in de geografische verspreiding van de verschillende populaties van deze eencellige cyanobacteriën). Dit zal waarschijnlijk resulteren in biogeografische veranderingen in virusverspreiding op grote schaal, inclusief een expansie van de V3-virussen die geassocieerd zijn met eencellige cyanobacterie gastheren (Hoofdstuk 4).

Belangrijker nog, simultane metingen van sterftesnelheden door virale lysis en microzoöplankton begrazing, uitgevoerd langs een noord-zuid transect gedurende de zomer (Hoofdstuk 4), laten zien dat (i) virale lysis verantwoordelijk was voor de helft van de mortaliteit in alle fytoplankton groepen, (ii) de gemiddelde sterftesnelheid door virale lysis hoger was voor eukaryote fytoplankton dan voor de prokaryote cyanobacteriën *Prochlorococcus* spp. en *Synechococcus* spp., (iii) omzettingssnelheden van fytoplankton populaties hoog zijn aangezien algeheel de totale sterftesnelheid voor fytoplankton (virale lysis plus begrazing) vergelijkbaar was met de bruto groeisnelheid, en tot slot (iv) de afgenomen virale lysis snelheden in het noorden (58°N) resulteerden in begrazing-gedomineerde algensterfte. Deze resultaten impliceren dat door het opwarmen van de oceaan het ecosysteem op hogere breedtegraden kan verschuiven naar een systeem waarin virale lysis domineert.

Door een methode te optimaliseren voor monsters met kleine concentraties virussen (bijstellen van de pH van de TE-buffer in de verdunningen) verbeterde het aantal getelde virussen in monsters in de Noord-Atlantische Oceaan aanzienlijk in vergelijking met de standaard methode (Hoofdstuk 5). Deze methode was ontwikkeld om virale lysis van de heterotrofe prokaryoten beter te kunnen bestuderen (Hoofdstuk 6). In vergelijking met begrazing was virale lysis de overwegende sterftefactor voor heterotrofe prokaryoten in de oppervlaktewateren van de Noordoost Atlantische Oceaan gedurende de zomer. Lytische infectie (virus vermenigvuldiging en lysis gastheer vindt plaats direct na infectie) was de preferente levensstrategie in de gemixte oppervlakte laag, terwijl lysogenische infectie (uitgestelde lysis door inbouw in gastheer genoom) alleen relevant was in

het chlorofyl-maximum (diepere laag in zuidelijke oligotrofe stations). De data laten een noord-zuid gradiënt zien met een nagenoeg stabiel evenwicht (steady state) met hoge omzetting in het zuiden en netto heterotrofe productie in het noorden. Dit impliceert dat veranderingen in stratificatie dus ook effect zullen hebben op de heterotrofe prokaryote productie.

Het implementeren van de gemeten productie- en verliessnelheden van autotrofe (Hoofdstuk 4) en heterotrofe (Hoofdstuk 5) organismen in een steady-state koolstofmodel laat zien dat in het oligotrofe zuiden 80% van de door fotosynthese vastgelegde koolstof via de virale route ('viral shunt') stroomt, wat meer dan twee keer zoveel is dan in de noordelijke regio. Deze resultaten tonen aan dat virussen een prominentere rol spelen in gestratificeerde (steady-state) mariene ecosystemen dan eerder gedacht.

Algeheel laat dit proefschrift zien dat sterfte door virale lysis een belangrijke factor is in het reguleren van biomassa en productiviteit van mariene microbiële populaties gedurende stratificatie in de zomer in de Noordoost Atlantische Oceaan. Bovendien ondersteunen de data de hypothese die was uiteengezet in dit proefschrift, namelijk dat aanpassingen in microbiële gemeenschappen door veranderingen in verticale stratificatie ten gevolge van wereldwijde opwarming effect hebben op de sterfteprocessen en verspreiding van virussen en predatoren. De verdeling van de vastgelegde koolstof via de verschillende routes van sterfte heeft belangrijke implicaties voor het functioneren van het ecosysteem, omdat elke route de structuur en activiteit van het pelagisch voedselweb op verschillende wijze beïnvloedt. Begrazing transporteert biomassa naar hogere trofische niveauswaarbij als zodanig de algehele efficiëntie en draagkracht van het ecosysteem wordt verhoogd. Anderzijds stimuleert virale activiteit recycling door biomassa naar het reservoir van opgelost organisch koolstof te transporteren alwaar omzetting hiervan door heterotrofe prokaryoten de beschikbaarheid van anorganische nutriënten in oligotrofe oppervlaktewateren van de oceaan vergroot. Ter afsluiting, de data in dit proefschrift tonen aan dat deviaties in de timing en de sterkte van seizoensstratificatie door klimaatverandering het ecosysteem op hogere breedtegraden zal verschuiven naar een systeem waarin lysis door virussen de dominante verliesfactor is. Een toekomstig prominentere rol van sterfte door virale lysis in de noordelijke regio van de Noord Atlantische Oceaan zou dus de export van biologisch koolstof naar de diepzee aanzienlijk verminderen en daarbij zal ook het potentieel van dit belangrijke gebied voor koolstofopslag als langdurige put voor antropogeen koolstofdioxide afnemen.

