

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, NATURALES Y AMBIENTALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Relación entre la variabilidad climática y la dinámica viral en ecosistemas acuáticos

Monografía previa a la obtención del título de Licenciada en Microbiología

Renata Nicole Noboa Aguirre

Quito, 2024

Certifico que la Monografía de la carrera de Microbiología, de la Srta. Renata Nicole Noboa Aguirre ha sido concluida de conformidad con las normas establecidas; por lo tanto, puede ser presentada para la calificación correspondiente.

Firma del tutor de la monografía

Diana Astorga García

Quito, 04 de julio de 2025

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mis padres y a mis hermanas por enseñarme sobre dedicación, entrega y valores; a mis amigos, Josué, Camila y Ainhoa, por enseñarme a amar lo que hago, alentarme siempre y estar conmigo a lo largo de estos cuatro años; a Felipe, porque más que un amigo y apoyo, es mi familia. Agradezco infinitamente a mis profesores Jeny, Martín y Diana por nunca dudar de mí y apoyarme hasta el último día.

TABLA DE CONTENIDOS

1.	RESUMEN	1
----	---------	---

2.	ABSTRACT	2
3.	INTRODUCCIÓN	3
4.	OBJETIVOS	6
4.1.	OBJETIVO GENERAL	6
4.2.	ESPECÍFICOS	6
5.	DESARROLLO TEÓRICO	7
5.1.	ECOSISTEMAS ACUÁTICOS Y COMUNIDADES MICROBIANAS	7
5.2.	DINÁMICA VIRAL EN AMBIENTES ACUÁTICOS	11
5.3.	VARIABILIDAD CLIMÁTICA Y SUS EFECTOS EN LA ECOLOGÍA VIRAL	16
5.4.	HERRAMIENTAS METAGENÓMICAS Y SU APLICACIÓN EN EL ESTUDIO VIRAL 20	
6.	CONCLUSIONES	24
7.	RECOMENDACIONES	26
8.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la parte de la red tròfica oceànica en la que los microorganismos juegan un papel fundamental (Lòpez & Zaballos, 2005)	13
Figura 2. Esquema de la historia evolutiva de los cloroplastos en organismos actuales que realizan fotosíntesis oxigénica en relación con la tasa de mutación sinónima (rS) de las secuencias codificantes de los genes psbA, psbD, psbO y atpA (Ślesak & Ślesak, 2024)	14
Figura 3. Dinámica de la abundancia de virus en experimentos de incremento de temperatura (Frenken et al., 2020)	18

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Ejemplos de aplicaciones y hallazgos metagenómicos en distintas zonas acuáticas	2
--	---

1. RESUMEN

Los virus son componentes esenciales de los ecosistemas acuáticos, donde regulan comunidades microbianas, modulan los ciclos biogeoquímicos y responden de forma sensible a la variabilidad climática. Esta monografía tuvo como objetivo analizar la relación entre la dinámica viral y el cambio climático en ambientes marinos y dulceacuícolas, evaluando su impacto en la estructura y función de las comunidades microbianas. Se desarrolló una revisión bibliográfica de estudios científicos recientes, con énfasis en investigaciones metagenómicas publicadas entre 2015 y 2024. El análisis evidenció que la abundancia, diversidad y replicación viral se ven moduladas por factores como la temperatura, los nutrientes y la estratificación, lo que influye en procesos como la lisis, la transferencia génica y la resiliencia ecosistémica. Asimismo, se destaca el papel de herramientas metagenómicas como la secuenciación *shotgun* y la virómica en la caracterización del viroma y su incorporación en modelos predictivos, fundamentales para anticipar respuestas microbianas ante escenarios de cambio global.

Palabras clave: Cambio climático, comunidades microbianas, ecosistemas acuáticos, metagenómica, virología ambiental.

2. ABSTRACT

Viruses are essential components of aquatic ecosystems, where they regulate microbial communities, modulate biogeochemical cycles, and respond sensitively to climate variability. This monograph aimed to analyze the relationship between viral dynamics and climate change in marine and freshwater environments, assessing their impact on the structure and function of microbial communities. A literature review of recent scientific studies was conducted, focusing on metagenomic research published between 2015 and 2024. The analysis revealed that viral abundance, diversity, and replication strategies are influenced by factors such as temperature, nutrient availability, and water stratification, which affect processes like lysis, gene transfer, and ecosystem resilience. Additionally, metagenomic tools such as shotgun sequencing and viromics were highlighted for their role in characterizing the virome and integrating viral data into predictive models, which are essential for anticipating microbial responses under global change scenarios.

Keywords: Aquatic ecosystems, climate change, environmental virology, metagenomics, microbial communities.

3. INTRODUCCIÓN

Tradicionalmente, los estudios sobre ecosistemas acuáticos han centrado su atención en los procariotas, dada su relevancia en los ciclos biogeoquímicos esenciales, como los del carbono, nitrógeno y oxígeno, y su papel en procesos fundamentales como el flujo de materia y energía (Camacho et al., 2022). Su abundancia, influenciada por la disponibilidad de nutrientes derivados del fitoplancton (Niño & Canosa, 2007), junto con su facilidad de cultivo y análisis mediante técnicas microbiológicas y moleculares, ha favorecido su estudio. En contraste, los virus han sido menos investigados debido a su pequeño tamaño, ausencia de ribosomas y la dificultad para cultivarlos (Danovaro et al., 2011). Sin embargo, investigaciones recientes han demostrado que los virus juegan un rol clave en la regulación de estos ecosistemas, actuando como co-simbiontes y moduladores de procesos metabólicos clave (Zhang et al., 2021). Se ha reportado que la abundancia viral en aguas continentales puede oscilar entre 10^4 y 10^8 virus por mililitro, siendo generalmente mayor en sistemas marinos, especialmente en estuarios y lagos altamente productivos (Peduzzi & Luef, 2009; Parikka et al., 2017).

A pesar del creciente interés en las comunidades víricas, la mayoría de los estudios se han enfocado en ambientes oceánicos, donde variables como la temperatura, el pH, la salinidad y la concentración de oxígeno muestran mayores fluctuaciones (Danovaro et al., 2017). En cambio, los ecosistemas de agua dulce han recibido menos atención, debido su alta heterogeneidad y a la dificultad de establecer modelos generalizables (Sánchez, 2021). La información disponible se concentra en zonas estuarinas y plataformas continentales, donde fenómenos como la escorrentía fluvial, asociados a cambios en las precipitaciones y eventos de inundación, modifican la salinidad, el aporte de nutrientes y la circulación biológica, afectando la dinámica entre virus y hospedadores (Danovaro, et al., 2011).

Un aspecto crucial es que el aumento de la estratificación vertical, inducido por el cambio climático, puede limitar el acceso a nutrientes y alterar las estrategias vitales virales

(como la elección entre ciclos líticos o lisogénicos). Cambios en la salinidad también afectan la proliferación y abundancia viral. Danovaro et al. (2011) sugieren que la correlación entre temperatura y abundancia viral podría utilizarse como indicador del impacto del calentamiento global, afectando tanto a hospedadores como a sus virus asociados (Zhang et al., 2021). Sin embargo, aún persisten preguntas sobre cómo los factores climáticos, como la disponibilidad de oxígeno, la absorción de calor o las corrientes, inciden en la estabilidad de las comunidades víricas.

El análisis de la dinámica viral en ecosistemas acuáticos ha evolucionado con el uso de técnicas como la metagenómica y la metavirómica, que permiten la identificación y caracterización de virus de ADN y ARN presentes en el ambiente. Según López y Fernández (2013), estas herramientas proporcionan información clave sobre la composición, diversidad y estructura de las comunidades víricas en su entorno natural. Estas técnicas han revelado que los virus portan genes implicados en procesos metabólicos como el manejo de ácidos nucleicos, carbohidratos y proteínas, así como en la síntesis de vitaminas y cofactores, especialmente en condiciones de estrés ambiental (Sime-Ngando. 2014). Este estrés puede tener origen físico, por fluctuaciones de temperatura, salinidad y pH, o antropogénico, como la explotación intensiva de recursos hídricos (Espinosa et al., 2004). Además de los virus de ADN de doble cadena (dsDNA), se han identificado virus de ARN de cadena sencilla (ssRNA) y de ADN de cadena sencilla (ssDNA), con estructuras genómicas variadas (Kolundžija et al., 2022). La metagenómica ha permitido establecer que los virus dsDNA, en particular los bacteriófagos de bacterias y arqueas, son los más abundantes en estos entornos (Sánchez, 2021).

Esta investigación resulta pertinente porque contribuye a la comprensión más profunda de los efectos del cambio climático en los ecosistemas acuáticos desde la perspectiva de la ecología viral, un enfoque aún poco explorado. La responsabilidad social radica en su potencial para generar datos útiles en la gestión y conservación de estos

ecosistemas, fundamentales para muchas poblaciones humanas. La originalidad de esta propuesta se basa en la integración de datos virales como abundancia, diversidad y actividad en modelos climáticos, permitiendo correlacionarlos con variables ambientales como temperatura, salinidad y niveles de nutrientes, mediante herramientas de secuenciación de ADN y ARN. Los beneficios incluyen una comprensión más integral del papel de los virus en estos ecosistemas, la posibilidad de identificar efectos adversos del cambio climático y la generación de estrategias de mitigación ambiental. Estos hallazgos podrían tener también un impacto social, dado que muchas comunidades dependen directamente de los recursos hídricos para su sustento (Zhang et al., 2021).

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Establecer la relación entre la variabilidad climática y la dinámica de los virus en ecosistemas acuáticos, considerando su impacto en la estructura y función de las comunidades microbianas.

4.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

4.2.1. Evaluar el papel de los virus en la regulación de poblaciones microbianas en distintos ecosistemas acuáticos y su interacción con factores ambientales.

4.2.2. Analizar el impacto de la variabilidad climática en la composición y dinámica de comunidades virales en ambientes acuáticos a partir de estudios recientes.

4.2.3. Explorar el uso de herramientas metagenómicas para caracterizar la diversidad genética y funcional de los virus en ecosistemas acuáticos y su aplicabilidad en modelos climáticos futuros.

5. DESARROLLO TEÓRICO

5.1. ECOSISTEMAS ACUÁTICOS Y COMUNIDADES MICROBIANAS

Los ecosistemas acuáticos cubren aproximadamente el 70 % de la superficie terrestre y comprenden todos aquellos sistemas cuyo medio físico predominante es el agua (Lahoz, 2024). Su importancia radica en la complejidad de las interacciones entre componentes bióticos, abióticos y fisicoquímicos que determinan la estructura y el funcionamiento del ecosistema. En términos generales, los ecosistemas acuáticos se clasifican en dos grandes grupos según su salinidad: ecosistemas marinos o salobres y ecosistemas de agua dulce.

Los ecosistemas marinos o salobres incluyen océanos, mares y arrecifes de coral. Los ecosistemas de agua dulce comprenden ríos, arroyos, lagos, lagunas, humedales y pantanos. Estos últimos se caracterizan por su baja salinidad y, en algunos casos, por su estacionalidad, que se manifiesta como la aparición o desaparición de cuerpos de agua en función del régimen hídrico anual. A su vez, los ecosistemas de agua dulce se subdividen en ambientes lóticos (ríos, arroyos) y lénticos, en los que el agua permanece relativamente estancada (lagos, lagunas) (WWF, 2018).

Una categoría particular corresponde a los ecosistemas costeros, definidos como las zonas comprendidas entre la línea de costa y la plataforma continental, con profundidades de hasta 200 metros (Barbier, 2017). Estos ecosistemas difieren sustancialmente de los océanos abiertos y las aguas continentales debido a su alta productividad biológica, marcada variabilidad fisicoquímica y la influencia combinada de procesos marinos y terrestres (Mackenzie et al., 2000; Carstensen & Duarte, 2019).

La microbiota constituye un componente clave en las redes tróficas de los ecosistemas acuáticos, particularmente en ambientes marinos, donde su actividad metabólica y biomasa favorecen la regeneración de nutrientes y el mantenimiento del equilibrio ecológico. Los

microorganismos desempeñan funciones esenciales en los ciclos biogeoquímicos del carbono, nitrógeno y fósforo, al participar activamente en el reciclaje de la materia orgánica (De la Cruz-Leyva et al., 2014). Estas comunidades microbianas varían significativamente entre el agua y el sedimento, siendo estas últimas generalmente más diversas. La composición y diversidad también dependen del tipo de cuerpo de agua (lagos, ríos, estuarios) y de factores como la profundidad y la geografía (Gao et al., 2021). Para caracterizar estas comunidades, se utilizan metodologías moleculares basadas en ADN y ARN, que permiten identificar tanto organismos cultivables como no cultivables presentes en un hábitat determinado.

Las comunidades microbianas acuáticas son altamente sensibles a perturbaciones ambientales como la escasez de nutrientes, las variaciones de temperatura (sequías o congelamiento), salinidad, pH o interferencias antrópicas. Estos factores pueden inducir estrés ambiental y provocar la fragmentación de microhábitats, disrupción de límites entre poblaciones o reducciones en la diversidad específica, acompañadas por un aumento en la abundancia de ciertas especies (De la Cruz-Leyva et al., 2014).

Los virus también desempeñan funciones ecológicas fundamentales en los ecosistemas acuáticos, especialmente en la dinámica del carbono y en la regulación de la biodiversidad microbiana. Diversos estudios han identificado que muchos virus acuáticos portan genes metabólicos auxiliares (Auxiliary Metabolic Genes o AMGs). Estos codifican funciones metabólicas esenciales que alteran o complementan el metabolismo del hospedador durante la infección. Algunos AMGs están relacionados con procesos como la fotosíntesis (incluyendo genes funcionales asociados a la fotosíntesis), respiración aerobia y anaerobia, metabolismo de carbohidratos y el ciclo del nitrógeno (Gazitúa et al., 2020; He et al., 2017; Yuan et al., 2024). Esta capacidad de modular rutas metabólicas críticas sugiere una estrecha coevolución con las comunidades microbianas que habitan estos ambientes, e

incluso una función adaptativa en condiciones extremas, como las presentes en fuentes hidrotermales o zonas oceánicas con bajo oxígeno.

Además, la lisis viral de células microbianas favorece la liberación de materia orgánica disuelta (DOM, por sus siglas en inglés), facilitando el reciclaje de nutrientes esenciales en la columna de agua. Se estima que entre el 6 y el 26 % del carbono fijado mediante fotosíntesis es transferido a la DOM por este mecanismo, lo que representa un flujo significativo de energía dentro de las redes tróficas (Sime-Ngando, 2014). Sin embargo, la eficacia de estos procesos depende en gran medida de factores ambientales como la temperatura, la concentración de oxígeno disuelto y la composición de las comunidades microbianas, todos ellos modulados por la variabilidad climática (López & Fernández, 2013).

Los virus acuáticos presentan un amplio espectro de hospedadores, que abarca desde organismos individuales hasta filos completos. Su propagación se basa en la infección y replicación dentro del hospedador, utilizando su maquinaria metabólica, lo que se asocia a su naturaleza obligadamente parasitaria (Goulding, 2023). Evolutivamente, los virus tienden a infectar hospedadores filogenéticamente cercanos; sin embargo, existen excepciones notables. Algunos virus de ARN, por ejemplo, exhiben altas tasas de mutación que les permiten saltar entre especies y adaptarse a hospedadores con nichos ecológicos distintos, lo que genera incongruencias en los árboles filogenéticos construidos a partir de datos virales y de hospedador (Lemieux et al., 2022).

La abundancia viral en los ecosistemas acuáticos es notablemente elevada. Se ha estimado que en el océano profundo existen entre 10^4 y 10^6 partículas virales por mililitro (PV/mL), mientras que, en zonas costeras, sedimentos y regiones polares, donde la diversidad viral es mayor, se han reportado concentraciones de hasta 10^8 PV/mL (Zeddiam et al., 2015). Estas altas densidades virales contribuyen al control de poblaciones bacterianas y planctónicas, regulando así la estructura de las comunidades microbianas.

Además,

estudios

recientes

sugieren que los virus también pueden favorecer la proliferación de ciertas bacterias mediante la transferencia horizontal de genes, proporcionando ventajas adaptativas relacionadas con la reproducción, el metabolismo y la resistencia ambiental (Zeddám et al., 2015).

Las interacciones entre virus, bacterias y fitoplancton son determinantes para la estructura y funcionamiento de las comunidades microbianas, así como para la transferencia de energía y nutrientes en los ecosistemas acuáticos. Estas relaciones inciden directamente en la resiliencia del ecosistema frente a perturbaciones ambientales, incluidas aquellas asociadas a la variabilidad climática. Por ejemplo, en la zona de máxima clorofila, la mortalidad bacteriana es atribuida predominantemente a la depredación por nano flagelados. En cambio, en capas superficiales o en la zona crepuscular, la lisis viral representa la principal causa de muerte bacteriana, alterando tanto su transferencia a niveles tróficos superiores como su reciclaje local (Chang et al., 2024).

Las interacciones entre virus, bacterias y otros microorganismos acuáticos ejercen una influencia decisiva sobre los ciclos biogeoquímicos, en especial el ciclo del carbono. En este proceso, la actividad microbiana determina si el carbono es transferido hacia niveles tróficos superiores o reciclado en las capas inferiores del ecosistema (Wommack & Colwell, 2000). De manera análoga, en el ciclo del fósforo, bacterias, fitoplancton y virus contribuyen a la transformación de las distintas formas químicas de este elemento mediante procesos de asimilación, almacenamiento intracelular y liberación al medio (Duhamel, 2024).

Comprender estas interacciones es fundamental para anticipar el impacto de la variabilidad climática sobre la eficiencia ecológica y la resiliencia de los ecosistemas acuáticos. En este contexto, los virus emergen no solo como agentes reguladores de la diversidad microbiana, sino también como moduladores claves en procesos ecológicos esenciales, cuya alteración podría comprometer la estabilidad funcional de estos ecosistemas.

5.2. DINÁMICA VIRAL EN AMBIENTES ACUÁTICOS

Los virus son las entidades biológicas más abundantes del planeta, con una presencia especialmente significativa en ecosistemas acuáticos. Se estima que sus concentraciones oscilan entre $2,5 \times 10^5$ y $2,5 \times 10^8$ PV/mL, dependiendo del tipo de hábitat (Bergh et al., 1989; Wommack & Colwell, 2000). En aguas oceánicas superficiales y profundas, se han registrado hasta $2,5 \times 10^8$ PV/mL (Williamson et al., 2008). En ambientes dulceacuícolas como ríos, lagos y humedales, la abundancia viral puede variar entre $2,3 \times 10^8$ y $3,8 \times 10^8$ PV/mL (Middelboe et al., 2008). En contraste, en superficies sumergidas, como los sedimentos, se reportan densidades virales más bajas, de entre $1,3 \times 10^6$ y $1,1 \times 10^7$ PV/cm² (Farnell-Jackson & Ward, 2003).

Los bacteriófagos representan una fracción considerable del viroma acuático y juegan un papel esencial en la regulación microbiana, tanto en ecosistemas marinos como continentales. Se estima que los virus son responsables de hasta un 30 % de la mortalidad bacteriana diaria en ambientes marinos (Bravo, 2020), lo que incide directamente en la estructura, composición y dinámica de las comunidades microbianas.

Los análisis metagenómicos han revelado que los bacteriófagos del orden Caudovirales son los más abundantes en ambientes marinos (Lu et al., 2022). Sin embargo, el viroma marino también incluye virus de algas y virus gigantes, especialmente de las familias Mimiviridae y Phycodnaviridae, que representan una fracción significativa de la diversidad viral (Williamson et al., 2008).

Esta diversidad refleja una notable variabilidad genética, en parte atribuible a la presencia de AMGs y a genes derivados de los propios hospedadores. Estos elementos genéticos evidencian la contribución de los virus a la transferencia horizontal de genes, un mecanismo crucial para la diversificación microbiana y la adaptación ecológica (Morimoto et al., 2022).

Los virus se replican mediante dos estrategias: el ciclo lítico y el ciclo lisogénico, cuya prevalencia varía según factores ambientales y la fisiología del hospedador. En el ciclo lítico, el virus infecta a la célula, se replica utilizando su maquinaria y provoca la lisis celular, liberando nuevas partículas virales. Este ciclo predomina cuando hay alta abundancia y actividad de hospedadores, en condiciones ricas en nutrientes, favoreciendo el fenómeno denominado “kill-the-winner” (KtW).

En contraste, durante el ciclo lisogénico, el genoma viral se integra en el ADN del hospedador, permaneciendo latente como profago. Este ciclo es común en ambientes oligotróficos o bajo estrés celular, donde la baja disponibilidad de hospedadores limita la propagación viral directa. Bajo estas condiciones, el virus puede “esperar” hasta que las condiciones mejoren, en un patrón conocido como “Piggyback-the-winner” (PtW) (Zhang et al., 2020).

La dinámica viral en estos ecosistemas se caracteriza por ciclos complejos de infección, replicación y lisis celular, procesos que generan un flujo constante de DOM al ambiente (Figura 1). Este fenómeno, conocido como *shunt* viral, favorece la redistribución de nutrientes y la sucesión ecológica microbiana, al promover el recambio de especies e impedir el dominio de grupos específicos (Ram & Sime-Ngando, 2023). La lisis selectiva también regula la competencia entre especies microbianas, modificando la composición de las comunidades y determinando qué grupos funcionales prosperan o disminuyen (Weinbauer, 2004).

Las interacciones virus-hospedador inciden directamente en el ciclo del carbono, donde la lisis viral incrementa las concentraciones de carbono disuelto (DOC), promoviendo su retención y el reciclaje en la zona fótica. Esto puede incrementar la productividad primaria y la respiración microbiana, pero reducir la eficiencia de la bomba biológica de carbono,

disminuyendo así la transferencia de carbono hacia niveles tróficos superiores (Lønborg et al., 2013; Weitz et al., 2015). De manera similar, la liberación de nutrientes como el nitrógeno y el fósforo durante la lisis viral acelera sus ciclos biogeoquímicos al aumentar su disponibilidad para otros microorganismos y alterar la estequiometría local (Kuzyakov & Mason-Jones, 2018; Wang et al., 2024).

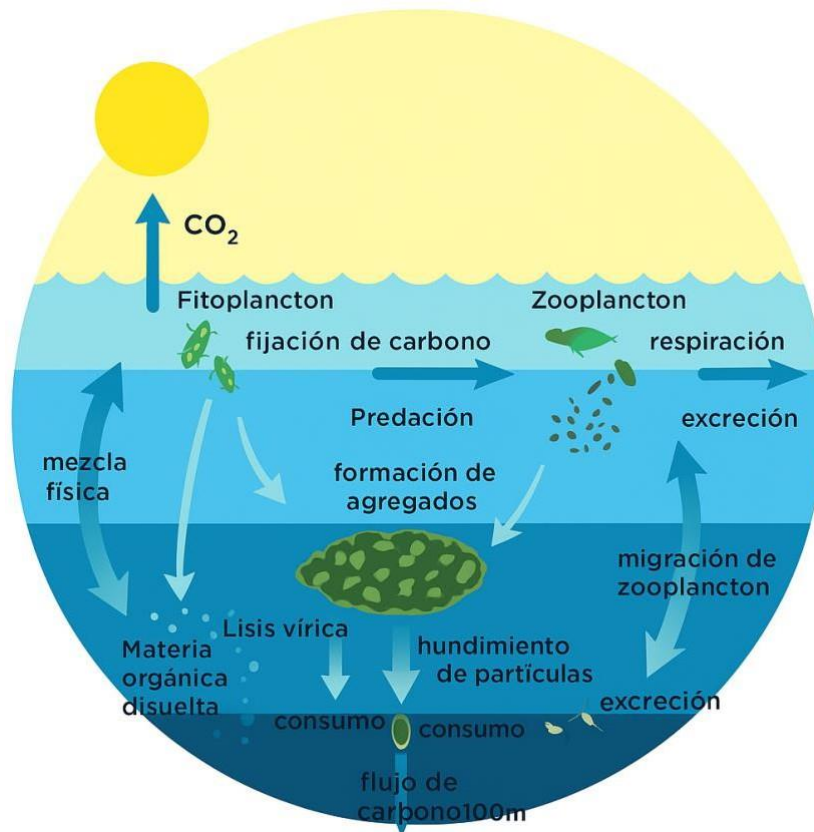


Figura 1. Esquema de la parte de la red trófica oceánica en la que los microorganismos juegan un papel fundamental (López & Zaballos, 2005).

Los virus también cumplen un rol fundamental en la evolución microbiana (Figura 2), mediante la transferencia horizontal de genes. Este proceso ocurre con la movilización de AMGs, algunos de los cuales son conservados. Por ejemplo, los genes *phoH*, *phoU* y *pstS*, vinculados al ciclo del fósforo; así como *psbA* y *psbD*, que codifican las proteínas D1 y D2 del fotosistema II y son esenciales en la fotosíntesis oxigénica (Millard et al., 2004; Ślesak & Ślesak, 2024). Algunos estudios también mencionan genes involucrados en el ciclo del nitrógeno, donde los genes *nirK*, *amoC*, *nasA* y *nrtP* están relacionados con la desnitrificación,

nitrificación, reducción asimilatoria de nitrato y transporte de nitrito en zonas con mínimo oxígeno (Li et al., 2022; Ulloa et al., 2020).

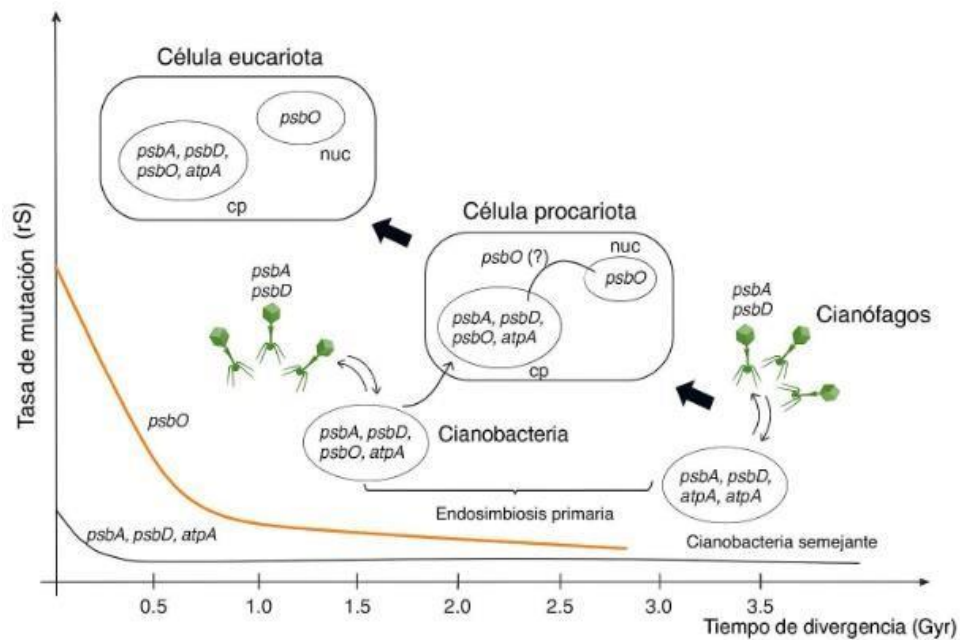


Figura 2. Esquema de la historia evolutiva de los cloroplastos en organismos actuales que realizan fotosíntesis oxigénica en relación con la tasa de mutación sinónima (rS) de las secuencias codificantes de los genes *psbA*, *psbD*, *psbO* y *atpA* (Ślesak y Ślesak, 2024)

Además, algunos AMGs son específicos de determinados hábitats o linajes virales, lo que sugiere un patrón de adaptación local y coevolución con los hospedadores (Yu et al., 2023). En conjunto, estos mecanismos contribuyen significativamente a la plasticidad genética de las comunidades microbianas, favoreciendo su adaptación a condiciones ambientales cambiantes y reforzando la resiliencia ecológica de los ecosistemas acuáticos (Roux et al., 2016). La susceptibilidad de los hospederos y la dinámica viral en ecosistemas acuáticos están fuertemente modulados por diversos factores ambientales, entre ellos la temperatura, la radiación solar, la disponibilidad de nutrientes y la estructura de la comunidad microbiana.

En primer lugar, se ha observado que un aumento en la temperatura puede reducir la relación virus/procarionte, al incrementar la actividad metabólica del hospedador y acelerar la degradación de partículas virales (Parikka et al., 2017). Por otro lado, la intensidad de la luz afecta directamente a la actividad fotosintética y, en consecuencia, a la tasa de infección viral, especialmente en las capas superficiales, donde los hospedadores fototróficos presentan mayor actividad (Shen & Shimizu, 2021).

En cuanto a la disponibilidad de nutrientes, existen dos escenarios: bajo condiciones eutróficas, el aumento en la actividad y abundancia de los hospedadores facilita la replicación viral en la superficie. En contraste, en ambientes oligotróficos, la infección puede mantenerse mediante la lisis de hospedadores de gran tamaño, aunque la tasa de infección disminuye debido a la menor densidad celular.

Finalmente, la estructura de la comunidad microbiana también condiciona la productividad viral. Los virus altamente productivos suelen asociarse a hospedadores de abundancia intermedia o baja, mientras que, en comunidades dominadas por hospedadores muy abundantes, predominan las infecciones lisogénicas, con menor liberación de partículas virales (Coutinho et al., 2019; Varona et al., 2024).

Los virus líticos de fitoplancton cumplen un papel esencial en el control de las floraciones algales. Al provocar la lisis masiva de células fitoplanctónicas, limitan su proliferación excesiva y evitan desbalances ecológicos (Pal et al., 2020; Zhang et al., 2024). Este control viral contribuye a preservar la diversidad funcional de fitoplancton y facilita la sucesión ecológica, permitiendo la coexistencia de distintas especies (Brussaard, 2004; Flynn et al., 2022).

Además, la lisis celular libera nutrientes y materia orgánica disuelta, que son rápidamente reutilizados dentro del *microbial loop*, promoviendo la actividad bacteriana y el

reciclaje eficiente de recursos. Este proceso sostiene la productividad primaria y mejora la eficiencia de las ramas tróficas microbianas (Dikstein et al., 2024; Laber et al., 2018; Vincent et al., 2023).

La coevolución entre virus y hospedadores genera una dinámica constante de adaptación y contra-adaptación. Los hospedadores desarrollan mecanismos de resistencia, mientras que los virus evolucionan estrategias para superarlos, impulsando así la diversificación genética y fenotípica microbiana (Martiny et al., 2014).

Uno de los mecanismos clave en este proceso es la transducción, mecanismo por el que los bacteriófagos transfieren fragmentos de ADN del hospedador empaquetado accidentalmente en nuevas partículas virales. Esta transferencia genética entre células microbianas durante nuevas infecciones promueve la plasticidad genómica y la evolución adaptativa (Miller, 2001).

5.3. VARIABILIDAD CLIMÁTICA Y SUS EFECTOS EN LA ECOLOGÍA VIRAL

La variabilidad climática se refiere a las fluctuaciones naturales del clima que ocurren en escalas temporales que van de meses a décadas. Ejemplos representativos incluyen el fenómeno de El Niño-Oscilación del Sur (ENSO) y las oscilaciones árticas (Yeh et al., 2009). Estas variaciones pueden ser periódicas o aleatorias y no implican necesariamente una tendencia sostenida en el tiempo. No obstante, su efecto sobre los ecosistemas es considerable, pues modifican procesos ecológicos clave que sustentan la estructura y función de la vida microbiana.

A lo largo del tiempo geológico, cambios en los ciclos biogeoquímicos, la radiación solar y eventos como El Niño y La Niña han moldeado las comunidades acuáticas. Sin embargo, en el último siglo, la influencia antrópica, principalmente a través de la emisión de

gases de efecto invernadero, ha intensificado estas alteraciones, provocando modificaciones significativas en variables ambientales como la temperatura, el pH, la salinidad y la oxigenación del agua (IPCC, 2021).

A diferencia de la variabilidad climática, el cambio climático se refiere a alteraciones sostenidas de largo plazo en los patrones climáticos regionales o globales, usualmente asociadas a la actividad humana. Este fenómeno no solo modifica los promedios climáticos, sino que también afecta la frecuencia e intensidad de la variabilidad climática natural, como es el caso de los eventos ENSO más extremos o recurrentes (Cai et al., 2015). Estas condiciones incrementan la ocurrencia de perturbaciones que transforman la estructura y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, afectando procesos como la productividad primaria, la distribución de especies y la frecuencia de floraciones algales nocivas (Collins et al., 2010).

Entre los factores ambientales que más inciden en la composición microbiana se encuentran la temperatura y la estratificación térmica. El aumento de la temperatura intensifica la separación de capas acuáticas, generando gradientes verticales de temperatura y oxígeno. Estos gradientes definen microhábitats diferenciados, donde prosperan determinados grupos microbianos según su tolerancia térmica y requerimientos metabólicos (Shilei et al., 2020). A su vez, la disponibilidad de oxígeno disuelto influye en la actividad de microorganismos aeróbicos y favorece el crecimiento de bacterias anaerobias, lo que altera los ciclos de nutrientes, la descomposición de la materia orgánica y la actividad viral, debido a la estrecha dependencia de los virus del estado fisiológico de sus hospedadores (Zimmerman et al., 2019).

Estas transformaciones afectan directamente la ecología viral. Por ejemplo, el incremento de la temperatura puede aumentar las tasas de replicación viral y adelantar los picos de abundancia viral en comunidades acuáticas, modificando el momento en que ocurren

las infecciones y el reciclaje de carbono y nutrientes (Frenken et al., 2020) (Figura 3). Asimismo, se puede modificar el rango de hospedadores y favorecer la aparición de cepas virulentas con mayor capacidad de dispersión (Labonté & Suttle, 2013). En zonas polares, el derretimiento del hielo perenne ha activado reservorios virales antiguos, mientras que, en regiones tropicales, la intensificación de eventos extremos como huracanes o sequías ha alterado la disponibilidad de nutrientes y la estratificación térmica, modificando la dinámica trófica y la actividad viral (Wigington et al., 2016).

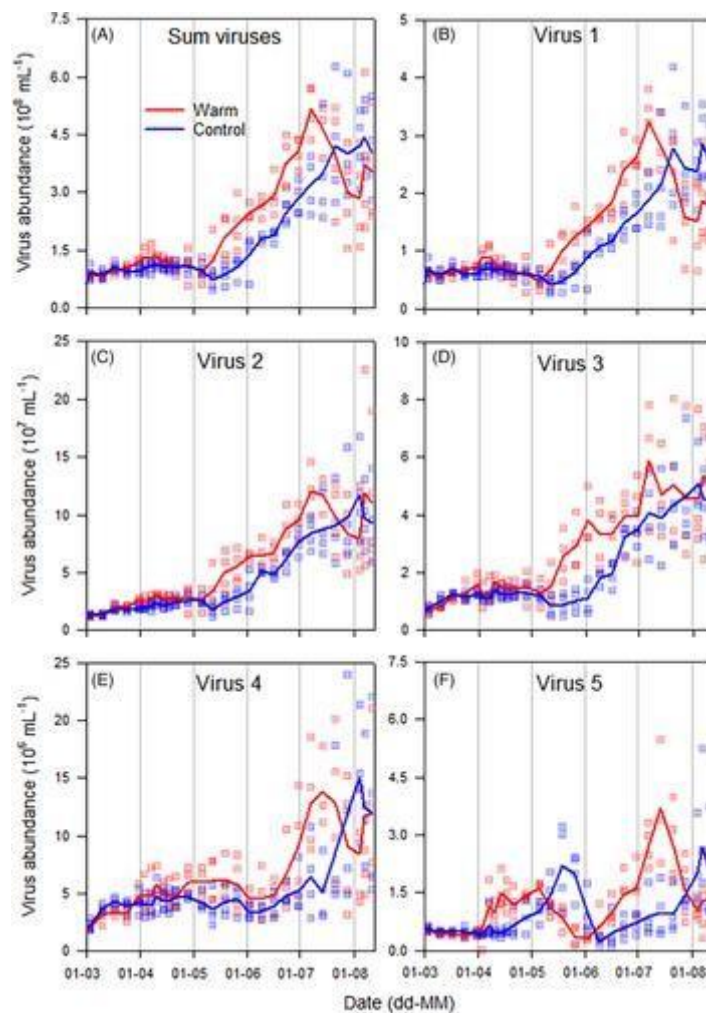


Figura 3. Dinámica de la abundancia de virus en experimentos de incremento de temperatura (Frenken et al., 2020).

Además, se ha documentado que la variabilidad climática puede alterar la conectividad entre hábitats acuáticos, afectando la dispersión de virus y el intercambio genético entre comunidades microbianas (Lemieux et al., 2022). Estos cambios generan una ecología viral altamente dinámica, con posibles repercusiones sobre la biodiversidad, el equilibrio ecológico y los servicios ecosistémicos asociados a la microbiota acuática.

Estudios recientes han revelado patrones estacionales y espaciales complejos en la abundancia y diversidad viral, con la emergencia de nuevos taxones y una gran proporción de virus previamente no descritos, especialmente en regiones sensibles como el Océano Austral (Coutinho et al., 2017; Domínguez et al., 2022; Piedade et al., 2024). Asimismo, el calentamiento de la superficie oceánica y los cambios en los regímenes de circulación están desplazando las provincias genómicas de virus y hospedadores hacia latitudes más altas, favoreciendo la expansión de comunidades tropicales y la disminución de comunidades templadas (Frémont et al., 2022). La alta microdiversidad viral y la aparición de nuevas variantes han sido evidenciadas en series temporales metagenómicas, como las reportadas por Roux et al. (2016), lo que demuestra la plasticidad genética y la capacidad de respuesta de los virus marinos frente al cambio global.

En respuesta a esta complejidad, algunos modelos ecológicos avanzados han comenzado a incorporar la diversidad y los rasgos funcionales de bacterias para mejorar las predicciones sobre funciones ecosistémicas en regiones polares (Kim et al., 2022). Sin embargo, la inclusión explícita de los virus en estos modelos es aún limitada. Su representación suele ser indirecta, a través de sus efectos sobre las poblaciones bacterianas, lo que evidencia la necesidad de profundizar en su estudio e integración (Gregory et al., 2019).

5.4. HERRAMIENTAS METAGENÓMICAS Y SU APLICACIÓN EN EL ESTUDIO VIRAL

La metagenómica es una disciplina que permite el análisis del material genético extraído directamente de muestras ambientales, posibilitando la caracterización de comunidades microbianas complejas sin la necesidad de aislar ni cultivar organismos involucrados (Pérez-Cobas et al., 2020; Zeng et al., 2021). A diferencia de la genómica clásica, que se centra en el análisis de organismos cultivables, este enfoque posibilita el estudio de una diversidad microbiana significativamente mayor, incluyendo organismos clave para comprender procesos ecológicos que, de otro modo, permanecerían inexplorados (Handelsman, 2004; Rubin & Tringe, 2005).

Entre las principales ventajas de la metagenómica frente a otras destaca su capacidad para estudiar la mayoría de los microorganismos presentes en un ambiente, incluidos aquellos no cultivables por métodos tradicionales (Godzik et al., 2010). Asimismo, permite la identificación de nuevas especies, genes y funciones metabólicas, ampliando significativamente el conocimiento sobre la ecología y la fisiología microbianas en entornos específicos (Sharon & Banfield, 2013). Actualmente, su aplicación se extiende a diversas áreas como la microbiología ambiental, clínica y diagnóstico molecular y, de manera destacada, la biotecnología.

En este contexto, las técnicas más utilizadas incluyen:

- Metagenómica *shotgun*, basada en la secuenciación masiva de todo el ADN ambiental, que permite identificar diversidad y funciones genéticas y reconstruir genomas completos (Pérez-Cobas et al., 2020).
- Virómica, un enfoque especializado para el estudio de virus ambientales, que posibilita la caracterización de la diversidad viral, la detección de nuevos virus y el análisis funcional de viromas en distintos ecosistemas (Zeng et al., 2021).

- Análisis de ADNc, orientado al estudio de transcriptomas ambientales, útil para identificar la expresión génica activa y comprender funciones metabólicas en tiempo real dentro de las comunidades microbianas (Zeng et al., 2021).
- Secuenciación de genes ARNr 16S y 18S, para la identificación y clasificación taxonómica de bacterias, arqueas y eucariotas, respectivamente, a partir de regiones altamente conservadas del ADN ribosomal, lo que permite establecer la composición y estructura de comunidades microbianas (Handelsman, 2004).

Las herramientas metagenómicas han revolucionado el estudio de los virus en ecosistemas acuáticos, al permitir su caracterización directa sin necesidad de cultivo previo. Técnicas como la secuenciación masiva (*shotgun*) y el análisis bioinformático de grandes volúmenes de datos han posibilitado la identificación de AMGs, como *psbA* (fotosíntesis), *pmoC* (oxidación de metano) y *katG* (degradación del peróxido de hidrógeno) (Zhou et al., 2025), así como la reconstrucción de genomas virales completos a partir de muestras ambientales (Paez-Espino et al., 2016; Roux et al., 2015). Esta información ha sido fundamental para comprender la estructura, función y dinámica del viroma marino y dulceacuícola, así como su papel en los ciclos biogeoquímicos, la fotosíntesis, el metabolismo de la coevaluación microbiana y la resiliencia de los ecosistemas frente al cambio climático (Heyerhoff et al., 2022).

La metagenómica viral también permite detectar virus emergentes o reactivados, identificar patrones espaciotemporales de abundancia y diversidad, y reconocer la existencia de “provincias virales”, donde ciertos genotipos predominan localmente (Ruiz-Pérez et al., 2019). Esta información es clave para generar modelos predictivos de respuesta ecológica frente a perturbaciones ambientales, lo que refuerza su valor estratégico en programas de monitoreo y conservación de ecosistemas acuáticos vulnerables.

Iniciativas globales como Tara Oceans y el Global Ocean Virome (GOV 2.0) han sido fundamentales para mapear la diversidad y función de viroma marino a escala global. Estos proyectos han identificado AMGs conservados y patrones de distribución que trascienden hábitats y hospedadores, revelando la existencia de un “núcleo global” de genes virales funcionales. Además, han contribuido al modelamiento del impacto de los virus en procesos clave como la productividad primaria y los ciclos biogeoquímicos oceánicos (Heyerhoff et al., 2022; Hurwitz & U'Ren, 2016).

Las herramientas bioinformáticas derivadas de la metagenómica son esenciales para evaluar y predecir los efectos del cambio climático en ecosistemas sensibles. Permiten analizar cómo la variabilidad climática influye en la dinámica viral y microbiana, y anticipar desequilibrios ecológicos, como alteraciones en ciclos biogeoquímicos o floraciones algales. La integración de datos metagenómicos en modelos climáticos mejora la predicción de respuestas ecosistémicas ante fluctuaciones ambientales o cambios en nutrientes. Por ejemplo, estudios recientes han proyectado una menor pérdida de carbono en suelos tropicales gracias a la diversidad funcional y a la aclimatación microbiana (Turner et al., 2021). Además, los perfiles genéticos y funcionales obtenidos pueden utilizarse como bioindicadores en el monitoreo de la salud de los ecosistemas acuáticos (Bansal et al., 2021). Ejemplos puntuales se detallan en la Tabla 1.

La metagenómica se ha consolidado como una herramienta estratégica en la vigilancia ambiental, al permitir un monitoreo integral, no dirigido, de la biodiversidad microbiana y viral. Su capacidad para detectar y cuantificar organismos y genes no cultivables la posiciona como un pilar en la evaluación de la salud ambiental y la respuesta a presiones antropogénicas y climáticas. Además, es eficaz para el seguimiento de genes de resistencia a antibióticos (Vikesland et al., 2025) y de rutas metabólicas implicadas en la degradación de contaminantes, contribuyendo a la gestión de riesgos ambientales. Su integración en programas de monitoreo costero y de aguas continentales proporciona datos de alta resolución que favorecen la toma de decisiones en conservación y manejo de recursos

(Gante et al., 2025; Pugazlendhi et al., 2020). El avance continuo en tecnologías de secuenciación y análisis de datos fortalecerá aún más su inclusión en modelos predictivos, promoviendo la gestión ambiental más proactiva y basada en evidencia (Pop et al., 2025).

Tabla 1. Ejemplos de aplicaciones y hallazgos metagenómicos en distintas zonas acuáticas

Región / Escenario	Hallazgos y aplicaciones metagenómicas
Suelos tropicales	Modelos informados por metagenómica proyectan menor pérdida de carbono con el calentamiento (Turner et al., 2021).
Zonas polares	La metagenómica revela gran diversidad bacteriana y cianobacteriana, incluyendo especies nuevas y adaptaciones a condiciones extremas (Becker & Pushkareva, 2023; Wilmotte et al., 2023).
Ambientes marinos globales (Tara Oceans)	Herramientas como DiTing correlacionan perfiles funcionales microbianos con cambios ambientales, útiles para proyecciones globales (Zhang et al., 2020).

6. CONCLUSIONES

Los ecosistemas acuáticos constituyen sistemas complejos donde interactúan factores bióticos, abióticos y fisicoquímicos para sostener el equilibrio ecológico. En este contexto, los virus emergen como actores fundamentales en la regulación de las comunidades microbianas, la transferencia de energía y la modulación de procesos clave como los ciclos del carbono, nitrógeno y fósforo. Su extraordinaria abundancia, con concentraciones de hasta cientos de millones de partículas por mililitro en aguas superficiales, confirma su protagonismo en la ecología microbiana acuática.

Las estrategias de replicación viral, particularmente los ciclos lítico y lisogénico, determinan la estructura de las comunidades microbianas, favorecen la diversidad funcional y regulan procesos como la transferencia horizontal de genes, la resiliencia ecosistémica y la eficiencia de la bomba biológica de carbono. Estos mecanismos reflejan una coevolución dinámica entre virus y hospedadores, influenciada por condiciones ambientales extremas y por la disponibilidad de recursos.

La variabilidad, incluyendo cambios en la temperatura, el pH, la oxigenación y la disponibilidad de nutrientes, está reconfigurando la diversidad, distribución y actividad viral en ecosistemas marinos y dulceacuícolas. Esto implica desplazamientos biogeográficos, alteraciones en las tasas de infección, el surgimiento de cepas virulentas y una potencial pérdida de diversidad funcional. No obstante, los virus demuestran una notable plasticidad ecológica, adaptándose a nuevas condiciones mediante mutaciones, recombinación genética y transferencia horizontal.

Las herramientas metagenómicas han transformado el estudio del viroma acuático, al permitir la caracterización de virus no cultivables y la integración de datos virales en modelos ecológicos y climáticos. Su aplicación ha revelado la presencia de genes metabólicos

auxiliares (AMGs), perfiles funcionales y patrones de diversidad con implicaciones profundas en los ciclos biogeoquímicos y en la estabilidad ecosistémica. Sin embargo, para alcanzar una comprensión más holística de la dinámica viral, se requiere complementar la metagenómica con análisis transcriptómicos, proteómicos, virómicos y estudios experimentales *in situ*.

Finalmente, la inclusión explícita de los virus en modelos predictivos sobre el impacto del cambio climático sigue siendo incipiente, lo que representa una oportunidad crítica para fortalecer la vigilancia ambiental, anticipar perturbaciones ecológicas y diseñar estrategias de conservación y manejo adaptativo de ecosistemas acuáticos frente a escenarios de cambio global.

7. RECOMENDACIONES

1. Se recomienda incorporar explícitamente variables relacionadas con la ecología viral en los modelos que evalúan los efectos del cambio climático sobre los ciclos del carbono, nitrógeno, fósforo, disponibilidad de nutrientes y estructura de las redes tróficas en ecosistemas acuáticos.

2. Para reflejar la complejidad de los ecosistemas acuáticos, es necesario desarrollar estudios experimentales que integren múltiples factores ambientales simultáneamente (como temperatura, nutrientes, luz, pH y salinidad), y que consideren distintas escalas espaciales y temporales.

3. Se requiere profundizar en cómo la variabilidad climática afecta la fisiología del hospedador, la expresión viral, las mutaciones y la dinámica de la infección viral en contextos ecológicos reales, incluyendo comunidades con múltiples especies.

4. Es prioritario estudiar cómo los virus alteran los flujos de energía y nutrientes al modificar el metabolismo de sus hospedadores, especialmente bajo escenarios climáticos cambiantes.

5. Comparar ambientes como océanos, lagos, estuarios y sistemas dulceacuícolas permitirá identificar patrones generales y respuestas específicas de la ecología viral frente a la variabilidad climática.

6. Estas líneas de investigación contribuirán a mejorar la capacidad predictiva sobre la respuesta de los ecosistemas acuáticos al cambio climático y respaldarán el diseño de estrategias de conservación y manejo adaptativo basadas en evidencia científica.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barbier, E. B. (2017). Marine ecosystem services. *Current Biology*, 27(8), R507–R510. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.03.020>
- Becker, B., & Pushkareva, E. (2023). Metagenomics provides a deeper assessment of the diversity of bacterial communities in polar soils than metabarcoding. *Genes*, 14(4), 812. <https://doi.org/10.3390/genes14040812>
- Bergh, Ø., Børsheim, K. Y., Bratbak, G., & Heldal, M. (1989). High abundance of viruses found in aquatic environments. *Nature*, 340(6233), 467–468. <https://doi.org/10.1038/340467A0>
- Bravo, S. (2020, 25 de mayo). *Los virus en los océanos*. Universidad Austral de Chile. Recuperado 8 de mayo de 2025, de <https://diario.uach.cl/los-virus-en-los-oceanos/>
- Breitbart, M., Bonnain, C., Malki, K., & Sawaya, N. A. (2018). Phage puppet masters of the marine microbial realm. *Nature Microbiology*, 3(7), 754–766.
- Brussaard, C. P. D. (2004). Viral control of phytoplankton populations: a review. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(2), 125–138. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2004.tb00537.x>
- Cai, W., Santoso, A., Wang, G., Yeh, S., An, S., Cobb, K., Collins, M., Guilyardi, E., Jin, F., Kug, J., Lengaigne, M., McPhaden, M., Takahashi, K., Timmermann, A., Vecchi, G., Watanabe, M., & Wu, L. (2015). ENSO and greenhouse warming. *Nature Climate Change*, 5, 849–859. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2743>
- Camacho, A., & Fernández-Valiente, E. (2005). Un mundo dominado por los microorganismos: ecología microbiana de los lagos antárticos. *Ecosistemas*, 14(2). Recuperado de <https://revistaecosistemas.net/index.php/ecosistemas/article/view/155>
- Camacho, A., Rochera, C., Picazo, A., Miralles-Lorenzo, J., Morant, D., Belenguer-Manzanedo, M., & Cabello-Yeves, P. J. (2022). Desvelando el papel biogeoquímico de los procariotas acuáticos: el grupo de Ecología Microbiana y Biogeoquímica de la Universitat de València. *Semáforo*, 74, 77–79.
- Carstensen, J., & Duarte, C. (2019). Factors influencing pH variability in coastal ecosystems. *Environmental Science & Technology*, 53(8), 4020–4029. <https://doi.org/10.1021/acs.est.8b03655>

- Chang, F., Gong, G., Hsieh, C., Chen, P., Mukhanov, V., & Tsai, A. (2024). Vertical variation of bacterial growth, nanoflagellate and viral mortality in the Northwestern Subtropical Pacific Ocean. *Journal of Marine Systems*, 240, 103963. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2024.103963>
- Collins, M., An, S.-I., Cai, W., Ganachaud, A., Guilyardi, E., Jin, F.-F., Jochum, M., Lengaigne, M., Power, S., Timmermann, A., Vecchi, G., & Wittenberg, A. (2010). The impact of global warming on the tropical Pacific Ocean and El Niño. *Nature Geoscience*, 3(6), 391–397. <https://doi.org/10.1038/ngeo868>
- Coutinho, F. H., Silveira, C. B., Gregoracci, G. B., Thompson, C. C., Edwards, R. A., Brussaard, C. P. D., Dutilh, B. E., & Thompson, F. L. (2017). Marine viruses discovered via metagenomics shed light on viral strategies throughout the oceans. *Nature Communications*, 8, 15955. <https://doi.org/10.1038/ncomms15955>
- Coutinho, F. H., Silveira, C. B., Gregoracci, G. B., Thompson, C. C., Edwards, R. A., Brussaard, C. P. D., Dutilh, B. E., & Thompson, F. L. (2019). Reply: Caution in inferring viral strategies from abundance correlations in marine metagenomes. *Nature Communications*, 10, 123. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08286-4>
- Danovaro, R., Corinaldesi, C., Dell'Anno, A., Fuhrman, J. A., Middelburg, J. J., Noble, R. T., & Suttle, C. A. (2011). Marine viruses and global climate change. *FEMS Microbiology Reviews*, 35(6), 993–1034. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2010.00258.x>
- Danovaro, R., Rastelli, E., Corinaldesi, C., Tangherlini, M., & Dell'Anno, A. (2017). Marine archaea and archaeal viruses under global change. *F1000Research*, 6, 1634. <https://doi.org/10.12688/f1000research.12345.1>
- De la Cruz-Leyva, M. C., Zamudio-Maya, M., Corona-Cruz, A. I., La Cruz, J. U. G., & Rojas-Herrera, R. A. (2014, agosto 22). Importancia y estudios de las comunidades microbianas en los recursos y productos pesqueros. *Revista Científica de Ciencias Marinas*. https://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2007-90282015000100008
- Dikstein, T., Antler, G., Pellerin, A., Sharoni, S., & Frada, M. (2024). Viral infection of the coccolithophore host induces changes in particulate organic matter stoichiometry. *Limnology and Oceanography*. Advance online publication.

<https://doi.org/10.1002/Ino.12609>

- Domínguez-Huerta, G., Zayed, A., Wainaina, J., Guo, J., Tian, F., Pratama, A. A., Bolduc, B., Mohssen, M., Zablocki, O., Pelletier, É., Delage, E., Alberti, A., Aury, J. M., Carradec, Q., Da Silva, C., Labadie, K., Poulain, J., Bowler, C., Eveillard, D., Guidi, L., Karsenti, E., Kuhn, J., Ogata, H., Wincker, P., Culley, A. I., Chaffron, S., & Sullivan, M. B. (2022). Diversity and ecological footprint of global ocean RNA viruses. *Science*, 376(6592), 1202–1208. <https://doi.org/10.1126/science.abn6358>
- Duhamel, S. (2024). The microbial phosphorus cycle in aquatic ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*. Advance online publication. <https://doi.org/10.1038/s41579-024-01119-w>
- Espinosa-García, A. C., Arias-Ortíz, C. F., & Mazari-Hiriart, M. (2004). Virus in aquatic systems and public health implications. *Hidrobiológica*, 14(2), 166–178.
- Farnell-Jackson, E. A., & Ward, A. K. (2003). Seasonal patterns of viruses, bacteria and dissolved organic carbon in a riverine wetland. *Freshwater Biology*, 48(5), 841–851. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01052.x>
- Flynn, K. J., Mitra, A., Wilson, W. H., Kimance, S. A., Clark, D. R., Pelusi, A., & Polimene, L. (2022). ‘Boom-and-busted’ dynamics of phytoplankton–virus interactions explain the paradox of the plankton. *New Phytologist*, 234(3), 990–1002. <https://doi.org/10.1111/nph.18042>
- Frémont, P., Gehlen, M., Vrac, M., Leconte, J., Delmont, T., Wincker, P., Iudicone, D., & Jaillon, O. (2022). Restructuring of plankton genomic biogeography in the surface ocean under climate change. *Nature Climate Change*, 12, 393–401. <https://doi.org/10.1038/s41558-022-01314-8>
- Frenken, T., Brussaard, C. P. D., Velthuis, M., Aben, R., Kazanjian, G., Hilt, S., Kosten, S., Peeters, E. T., Domis, L. N., Stephan, S., Donk, E., & Van de Waal, D. B. (2020). Warming advances viral population dynamics in a temperate freshwater plankton community. *Limnology and Oceanography Letters*, 5(2), 101–110. <https://doi.org/10.1002/lol2.10160>
- Gante, H., Santos, C., Jentoft, S., Alves, M., Veríssimo, A., Ribeiro, F., Curto, M., & Riccioni, G. (2025). Improved monitoring and discovery of full biodiversity with environmental

- DNA metabarcoding. *Molecular Ecology Resources*, e14105. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.14105>
- Gao, Y., Li, Y., & Zhang, W. (2021). Microbial community coalescence: does it matter in the Three Gorges Reservoir? *Water Research*, 205, 117638. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2021.117638>
- Gazitúa, M., Vik, D., Roux, S., Gregory, A. C., Bolduc, B., Widner, B., Mulholland, M., Hallam, S., Ulloa, O., & Sullivan, M. B. (2020). Potential virus-mediated nitrogen cycling in oxygen-depleted oceanic waters. *The ISME Journal*, 15, 981–998. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00825-6>
- Gregory, A. C., Zayed, A. A., Conceição-Neto, N., Temperton, B., Bolduc, B., Alberti, A., et al. (2019). Marine DNA viral macro- and microdiversity from pole to pole. *Cell*, 177(5), 1109–1123.e14. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2019.03.040>
- Godzik, A., Wooley, J., & Friedberg, I. (2010). Introduction to metagenomics. *PLoS Computational Biology*, 6(1), e1000667. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000667>
- Goulding, J. (2023, abril 24). Viral replication. British Society for Immunology. Recuperado 24 de abril de 2025, de <https://www.immunology.org/es/public-information/inmunologia-bitesized/patogenos-y-enfermedades/replicacion-viral>
- Handelsman, J. (2004). Metagenomics: Application of genomics to uncultured microorganisms. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 68(4), 669–685. <https://doi.org/10.1128/MMBR.68.4.669-685.2004>
- He, T., Li, H., & Zhang, X. (2017). Deep-sea hydrothermal vent viruses compensate for microbial metabolism in virus-host interactions. *mBio*, 8(3), e00893-17. <https://doi.org/10.1128/mBio.00893-17>
- Heyerhoff, B., Bunse, C., & Engelen, B. (2022). Auxiliary metabolic gene functions in pelagic and benthic viruses of the Baltic Sea. *Frontiers in Microbiology*, 13, 863620. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.863620>
- Hurwitz, B. L., & U'Ren, J. M. (2016). Viral metabolic reprogramming in marine ecosystems. *Current Opinion in Microbiology*, 31, 161–168. <https://doi.org/10.1016/j.mib.2016.04.002>
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). (2021). *Climate change 2021: The*

- physical science basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (V. Masson-Delmotte, P. Zhai, A. Pirani, S. L. Connors, C. Péan, S. Berger, ... B. Zhou, Eds.). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- Jacquet, S., Miki, T., Noble, R., Peduzzi, P., & Wilhelm, S. (2010). Viruses in aquatic ecosystems: Important advancements of the last 20 years and prospects for the future in the field of microbial oceanography and limnology. *Advances in Oceanography and Limnology*, 1(1), 97–141. <https://doi.org/10.1080/19475721003743843>
- Kim, H., Bowman, J., Luo, Y., Ducklow, H., Schofield, O., Steinberg, D., & Doney, S. (2022). Modeling marine polar ecosystem functions guided by bacterial physiological and taxonomic traits. *Biogeosciences*, 19, 117–134. <https://doi.org/10.5194/bg-19-117-2022>
- Kolundžija, S., Cheng, D. Q., & Lauro, F. M. (2022). RNA viruses in aquatic ecosystems through the lens of ecological genomics and transcriptomics. *Viruses*, 14(4), 702. <https://doi.org/10.3390/v14040702>
- Kuzyakov, Y., & Mason-Jones, K. (2018). Viruses in soil: Nano-scale undead drivers of microbial life, biogeochemical turnover, and ecosystem functions. *Soil Biology and Biochemistry*, 127, 305–317. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2018.09.032>
- Laber, C., Hunter, J., Carvalho, F., Collins, J., Hunter, E., Schieler, B., Boss, E., More, K., Frada, M., Thamatrakoln, K., Brown, C., Haramaty, L., Ossolinski, J., Fredricks, H., Nissimov, J., Vandzura, R., Sheyn, U., Lehahn, Y., Chant, R., Martins, A., Coolen, M., Vardi, A., DiTullio, G., Van Mooy, B., & Bidle, K. (2018). Coccolithovirus facilitation of carbon export in the North Atlantic. *Nature Microbiology*, 3(4), 537–547. <https://doi.org/10.1038/s41564-018-0128-4>
- Labonté, J. M., & Suttle, C. A. (2013). Previously unknown and highly divergent ssDNA viruses populate the oceans. *ISME Journal*, 7(11), 2169–2177. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.110>
- Lahoz, E. (2024, 7 marzo). *Porcentaje de agua en la Tierra: cómo se distribuye y cuánta es potable*. Eltiempo.es. Recuperado 8 de mayo de 2025, de

<https://www.eltiempo.es/noticias/porcentaje-agua-en-la-tierra>

- Lemieux, A., Colby, G. A., Poulain, A. J., & Aris-Brosou, S. (2022). Viral spillover risk increases with climate change in High Arctic lake sediments. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1985), 20221073. <https://doi.org/10.1098/rspb.2022.1073>
- Li, S., Duan, L., Fang, B., Luo, X., Yin, L., Li, W., Ahmad, M., Deng, Q., Li, J., & Wang, P. (2022). Viral community-wide auxiliary metabolic genes differ by lifestyles, habitats, and hosts. *Microbiome*, 10, 79. <https://doi.org/10.1186/s40168-022-01384-y>
- Locke, H., Bidle, K. D., Thamatrakoln, K., Johns, C. T., Bonachela, J. A., Ferrell, B. D., & Wommack, K. E. (2022). Marine viruses and climate change: Virioplankton, the carbon cycle, and our future ocean. In J. L. Van Etten (Ed.), *Advances in Virus Research* (Vol. 114, pp. 67–146). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/bs.aivir.2022.01.003>
- Lønborg, C., Middelboe, M., & Brussaard, C. (2013). Viral lysis of *Micromonas pusilla*: Impacts on dissolved organic matter production and composition. *Biogeochemistry*, 116(1), 231–240. <https://doi.org/10.1007/s10533-013-9853-1>
- López, A. L., & Zaballos, M. (2005). Diversidad y actividad procariótica en ecosistemas marinos. *Ecosistemas*, 14(2), 30–40.
- López, M., & Fernández, F. J. (2013). Metavirómica en masas de agua: pasado, presente y perspectivas futuras. *Hidrobiológica*, 23(3), 287–302. <https://doi.org/10.24275/uh2023/lopezfernandez>
- Lorente, I., Gamo, D., Gómez, J. L., Santos, R., Flores, L., Camacho, A., & Navarro, J. (2004). Los efectos biológicos del cambio climático. *Ecosistemas*, 13(1), 103–110.
- Lu, J., Yang, S., Zhang, X., Tang, X., Zhang, J., Wang, X., Wang, H., Shen, Q., & Zhang, W. (2022). Metagenomic analysis of the viral community in the Yangtze River expands the known diversity of eukaryotic and prokaryotic viruses in freshwater. *Virologica Sinica*, 37(1), 60–69. <https://doi.org/10.1016/j.virs.2022.01.003>

- Mackenzie, F., Ver, L. & Lerman, A. (2000). Dinámica biogeoquímica de zonas costeras bajo el calentamiento global. *Revista Internacional de Geología*, 42, 193-206. <https://doi.org/10.1080/00206810009465077>
- Martiny, J. B. H., Riemann, L., Marston, M. F., & Middelboe, M. (2014). Antagonistic coevolution of marine planktonic viruses and their hosts. *Annual Review of Marine Science*, 6, 393–414. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135108>
- Middelboe, M., & Brussaard, C. P. D. (2017). Marine viruses: key players in marine ecosystems. *Viruses*, 9(10), Article 302. <https://doi.org/10.3390/v9100302>
- Middelboe, M., Jacquet, S., & Weinbauer, M. (2008). Viruses in freshwater ecosystems: an introduction to the exploration of viruses in new aquatic habitats. *Freshwater Biology*, 53(5), 1069–1075. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02014.x>
- Millard, A., Clokie, M. R. J., Shub, D. A., & Mann, N. H. (2004). Genetic organisation of the psbAD region in cyanophage genomes that infect marine *Synechococcus* strains. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30), 11007–11012. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401478101>
- Miller, R. (2001). Environmental bacteriophage–host interactions: factors contributing to natural transduction. *Antonie van Leeuwenhoek*, 79(2), 141–147. <https://doi.org/10.1023/A:1010278628468>
- Mojica, K. D. A., & Brussaard, C. P. D. (2014). Factors affecting virus dynamics and microbial host–virus interactions in marine environments. *FEMS Microbiology Ecology*, 89(3), 495–515. <https://doi.org/10.1093/femsec/fxu017>
- Morimoto, D., Tominaga, K., Takebe, H., Šulčius, S., & Yoshida, T. (2022). Viral nature of aquatic ecosystems. In M. J. Clokie & A. Erwin (Eds.), *The Biological Role of a Virus* (pp. 3–25). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-030-85395-2_1
- Niño, J., & Canosa, A. (2007). Procariotas, virus y protozoos en los ecosistemas acuáticos: aproximación a la ecología microbiana del embalse de Neusa. In M. A. Muñoz & J. F. Martínez (Eds.), *Potencial biotecnológico de microorganismos en ecosistemas naturales y agroecosistemas* (p. 69). Universidad Nacional de Colombia.

- Parikka, K. J., Le Romancer, M., Wauters, N., & Jacquet, S. (2017). Deciphering the virus-to-prokaryote ratio (VPR): insights into virus-host relationships in a variety of ecosystems. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(4), 1081–1100. <https://doi.org/10.1111/brv.12292>
- Parikka, K. J., Le Romancer, M., Wauters, N., & Jacquet, S. (2017). Deciphering the virus-to-prokaryote ratio (VPR): insights into virus-host relationships in a variety of ecosystems. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 92(4), 1081–1100. <https://doi.org/10.1111/brv.12292>
- Peduzzi, P., & Luef, B. (2009). Viruses. In G. E. Likens (Ed.), *Encyclopedia of Inland Waters* (pp. 979–985). Oxford: Elsevier.
- Pérez-Cobas, A. E., Gomez-Valero, L., & Buchrieser, C. (2020). Metagenomic approaches in microbial ecology: an update on whole-genome and marker gene sequencing analyses. *Microbial Genomics*, 6(8), e000409. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.000409>
- Piedade, G. J., Schön, M. E., Lood, C., Fofanov, M. V., Wesdorp, E. M., Biggs, T. E. G., Wu, L., Bolhuis, H., Fischer, M. G., Yutin, N., Dutilh, B. E., & Brussaard, C. P. D. (2024). Seasonal dynamics and diversity of Antarctic marine viruses reveal a novel viral seascape. *Nature Communications*, 15(1), Article 9192. <https://doi.org/10.1038/s41467-024-53317-y>
- Pop, M., Rodriguez, J., Mangul, S., Sharma, N., Ghiasi, N., Jaiswal, P., Liu, S., Błaszczuk, D., Sun, F., Chikhi, R., Moustafa, A., Gancz, A., Tierney, B., Van Syoc, E., Crandall, K., Koslicki, D., Łabaj, W., Francis, D., Frolova, A., Ganda, E., Huntley, N., Vicedomini, R., Davenport, E., Zelikovsky, A., Zackular, J., Muralidharan, H., Łabaj, P., Mason, C., Mutlu, O., Rahnavard, A., Alser, M., Blekhman, R., Zielińska, K., Ronkowski, C., Kosciolk, T., Della Libera, K., Munteanu, V., Luan, T., Andreace, F., & Tian, S. (2025). Análisis de datos metagenómicos. *Nature Reviews Methods Primers*, 5, Article 5. <https://doi.org/10.1038/s43586-024-00376-6>
- Pugazlendhi, A., Datta, S., Selvarajan, E., Rajnish, K., & Samuel, M. (2020). Aplicaciones metagenómicas en diversidad microbiana, biorremediación, monitoreo de la contaminación y descubrimiento de enzimas y fármacos: una revisión. *Environmental Chemistry Letters*, 18(4), 1229–1241. <https://doi.org/10.1007/s10311-020-01010-z>

- Ram, A., & Sime-Ngando, T. (2023). Differential effects of viruses on the growth efficiency of freshwater bacterioplankton in eutrophic relative to non-eutrophic lakes. *Microorganisms*, 11(2), 384. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11020384>
- Rodriguez-Brito, B., Li, L., Wegley, L., Furlan, M., Angly, F. E., Breitbart, M., & Rohwer, F. (2010). Viral and microbial community dynamics in four aquatic environments. *ISME Journal*, 4(6), 739–751. <https://doi.org/10.1038/ismej.2010.19>
- Roux, S., Brum, J. R., Dutilh, B. E., Sunagawa, S., Duhaime, M. B., Loy, A., Poulos, B. T., Solonenko, N., Lara, E., Poulain, J., Pesant, S., Kandels-Lewis, S., Dimier, C., Picheral, M., Searson, S., Cruaud, C., Alberti, A., Duarte, C. M., Gasol, J. M., ... Sullivan, M. B. (2016). Ecogenomics and potential biogeochemical impacts of globally abundant ocean viruses. *Nature*, 537(7622), 689–693. <https://doi.org/10.1038/nature19366>
- Rubin, E., & Tringe, S. (2005). Metagenomics: Sequencing environmental DNA samples. *Nature Reviews Genetics*, 6(11), 805–814. <https://doi.org/10.1038/nrg1709>
- Sánchez, H. G. C. (2021). Estudio comparativo metagenómico viral de ambientes acuáticos extremos [Tesis doctoral, Universidad Autónoma del Estado de Morelos]. *Repositorio RIAA*. Recuperado de http://riaa.uaem.mx/xmlui/bitstream/handle/20.500.12055/1719/CASH880312HMCSN_G01T.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Shen, S., & Shimizu, Y. (2021). Seasonal variation in viral infection rates and cell sizes of infected prokaryotes in a large and deep freshwater lake (Lake Biwa, Japan). *Frontiers in Microbiology*, 12, 624980. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.624980>
- Sharon, I., & Banfield, J. F. (2013). *Genomes from metagenomics*. *Science*, 342(6162), 1057–1058. <https://doi.org/10.1126/science.1247023>
- Sime-Ngando, T. (2014). Environmental bacteriophages: viruses of microbes in aquatic ecosystems. *Frontiers in Microbiology*, 5, 355. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00355>
- Ślesak, I., & Ślesak, H. (2024). From cyanobacteria and cyanophages to chloroplasts: the fate of oxiphototroph genomes and genes encoding photosystem II proteins. *The New Phytologist*, 234(2), 567–580. <https://doi.org/10.1111/nph.19633>

- Ulloa, O., Hallam, S., Bolduc, B., Gazitúa, M., Roux, S., Sullivan, M. B., Gregory, A., Vik, D., Mulholland, M., Widner, B., & Widner, B. (2020). Potential virus-mediated nitrogen cycling in oxygen-depleted oceanic waters. *The ISME Journal*, *14*(5), 981–998. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-00825-6>
- Vikesland, P., Pruden, A., & Davis, B. (2025). Evaluating quantitative metagenomics for environmental monitoring of antibiotic resistance and detection limit establishment. *Environmental Science & Technology*, *59*(11), 6192–6202. <https://doi.org/10.1021/acs.est.4c08284>
- Vikesland, P., Pruden, A., & Davis, B. (2025). Evaluación de la metagenómica cuantitativa para el monitoreo ambiental de la resistencia a los antibióticos y el establecimiento de límites de detección. *Environmental Science y Technology*, *59*, 6192-6202. <https://doi.org/10.1021/acs.est.4c08284>
- Vincent, F., Gralka, M., Schleyer, G., Schatz, D., Cabrera-Brufau, M., Kuhlisch, C., Sichert, A., Vidal-Melgosa, S., Mayers, K., Barak-Gavish, N., Flores, J., Masdeu-Navarro, M., Egge, J., Larsen, A., Hehemann, J., Marrasé, C., Simó, R., Cordero, O., & Vardi, A. (2023). Viral infection alters the balance between bacterial and eukaryotic organic matter recyclers during coccolithophore blooms. *Nature Communications*, *14*(1), 36049. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-36049-3>
- Wang, S., Zhu, D., Ge, T., Wang, Y., Zhang, Y., Liang, C., Liao, H., & Liang, X. (2024). Unveiling the top-down control of soil viruses over microbial communities and soil organic carbon cycling: A review. *Climate Smart Agriculture*, *1*, 100022. <https://doi.org/10.1016/j.csag.2024.100022>
- Weinbauer, M. G. (2004). Ecology of prokaryotic viruses. *FEMS Microbiology Reviews*, *28*(2), 127–181. <https://doi.org/10.1016/j.femsre.2003.08.001>
- Weitz, J. S., Stock, C. A., Wilhelm, S. W., Bourouiba, L., Coleman, M. L., Buchan, A., Follows, M. J., Fuhrman, J. A., Jover, L. F., Lennon, J. T., Middelboe, M., Sonderegger, D. L., Suttle, C. A., Taylor, B. E., Thingstad, T. F., Wilson, W. H., & Wommack, K. E. (2015). A multitrophic model to quantify the effects of marine viruses on microbial food webs and ecosystem processes. *The ISME Journal*, *9*(6), 1352–1364. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.220>

- Wigington, C. H., Sonderegger, D., Brussaard, C. P. D., Buchan, A., Finke, J. F., Fuhrman, J. A., & Wilhelm, S. W. (2016). Re-examination of the relationship between marine viruses and microbial cell abundances. *Nature Microbiology*, *1*, Article 15024. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2015.24>
- Williamson, S. J., Rusch, D. B., Yooseph, S., Halpern, A. L., Heidelberg, K. B., Heidelberg, K. B., Glass, J. I., Andrews-Pfannkoch, C., Fadrosch, D. W., Miller, C. S., Sutton, G., Frazier, M., & Venter, J. C. (2008). The Sorcerer II Global Ocean Sampling expedition: metagenomic characterization of viruses in aquatic microbial samples. *PLoS ONE*, *3*(1), e1456. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001456>
- Wilmotte, A., Hultman, J., Verleyen, E., Roncero-Ramos, B., Vyverman, W., Durieu, B., Popin, R., Lara, Y., Pessi, I., Tytgat, B., & Savaglia, V. (2023). New diversity of polar cyanobacteria revealed by genome-resolved metagenomics. *Microbial Genomics*, *9*(1), e001056. <https://doi.org/10.1099/mgen.0.001056>
- Wommack, K. E., & Colwell, R. R. (2000). Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, *64*(1), 69–114. <https://doi.org/10.1128/MMBR.64.1.69-114.2000>
- WWF. (2018, 25 de septiembre). *Glosario ambiental: ecosistemas acuáticos, todo un mundo por descubrir*. Recuperado 8 de mayo de 2025, de <https://www.wwf.org.co/?335350/Glosario-ambiental-ecosistemas-acuaticos-todo-un-mundo-por-descubrir#:~:text=Existen%20dos%20tipos%20de%20ecosistemas,arrecifes%20de%20coral%2C%20entre%20otros>
- Yeh, S.-W., Kug, J.-S., Dewitte, B., Kwon, M., Kirtman, B. P., & Jin, F.-F. (2009). El Niño in a changing climate. *Nature*, *461*(7263), 511–514. <https://doi.org/10.1038/nature08316>
- Yuan, L., Yu, P., Huang, X., Zhao, Z., Chen, L., & Ju, F. (2024). Seasonal succession, host associations and biochemical functions of aquatic viruses in a cyanobacteria bloom eutrophic lake. *Environment International*, *193*, 109125. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2024.109125>
- Yu, H., Xiong, L., Li, Y., Wei, Y., Zhang, Q., Li, H., Chen, W., & Ji, X. (2023). Genetic diversity of virus auxiliary metabolism genes associated with phosphorus metabolism

- in Napahai plateau wetland. *Scientific Reports*, 13, 28488. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-28488-1>
- Zhang, J., Yan, Y., & Shi, J. (2024). *Modelling phytoplankton–virus interactions: phytoplankton blooms and lytic virus transmission*. *Journal of Mathematical Biology*, 88(6), Article 77. <https://doi.org/10.1007/s00285-024-02093-w>
- Zeddam, J.-L., Yangari, B., & Orbe, K. (2015). *Los virus: campeones de la evolución* [Artículo]. ResearchGate. Recuperado de <https://www.researchgate.net/publication/280637036> Los virus campeones de la e
[volucion](https://www.researchgate.net/publication/280637036)
- Zeng, Z., Yi, W., Xu, M., Li, M., Sun, F., Bi, X., Zhang, L., Gao, Y., Xie, Y., Yang, L., Hao, H., Lin, Y., & Chen, F. (2021). Advances in metagenomics and its application in environmental microorganisms. *Frontiers in Microbiology*, 12, Article 766364. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.766364>
- Zhang, R., Weinbauer, M. G., & Peduzzi, P. (2021). Aquatic viruses and climate change. *Current Issues in Molecular Biology*, 41, 357–380. <https://doi.org/10.21775/cimb.041.357>
- Zhang, Y., Zhu, X., Xue, C., Lin, H., Rowley, G., Zhang, X., Liu, J., Li, M., & Todd, J. D. (2021). DiTing: A pipeline to infer and compare biogeochemical pathways from metagenomic and metatranscriptomic data. *Frontiers in Microbiology*, 12, Article 698286. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.698286>
- Zhou, Z., Tran, P.Q., Martin, C., Rohwer, R.R., Baker, B.J., McMahon, K.D., & Anantharaman, K. (2025). *Unravelling viral ecology and evolution over 20 years in a freshwater lake*. *Nature Microbiology*, 10(1), 231–245. <https://doi.org/10.1038/s41564-024-01876-7>
- Zimmerman, A. E., Howard-Varona, C., Needham, D. M., John, S. G., Worden, A. Z., Sullivan, M. B., Waldbauer, J. R., & Coleman, M. L. (2019). Metabolic and biogeochemical consequences of viral infection in aquatic ecosystems. *Nature Reviews Microbiology*, 18, 21–34. <https://doi.org/10.1038/s41579-019-0270-x>