

Un mundo dominado por los microorganismos. Ecología microbiana de los lagos antárticos.

A. Camacho¹, E. Fernández-Valiente²

(1) Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva y Departamento de Microbiología y Ecología, Edificio de Investigación "Jeroni Muñoz", Campus de Burjassot, Universidad de Valencia. E-46100 Burjassot, Valencia. España

(2) Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Campus de Cantoblanco, Universidad Autónoma de Madrid. E-28049, España

La Antártida es el continente con las condiciones climáticas más severas de nuestro planeta. Esa dureza ambiental limita notablemente la diversidad de seres vivos que encontramos en los ecosistemas antárticos en comparación con los de latitudes más bajas. Sin embargo, los ecosistemas acuáticos antárticos, y más concretamente los continentales, en la medida en que presentan agua libre, suponen una oportunidad para la vida que encuentra en ellos unos oasis en un desierto helado. A pesar de que generalmente los lagos antárticos presentan una densa cubierta de hielo, la primavera y el verano austral permiten reducir la dureza de las restricciones abióticas, y facilitan el desarrollo de comunidades planctónicas y bentónicas microbianas, que incluyen bacterias autótrofas y heterótrofas, protistas (fotosintéticos, mixótrofos o heterótrofos), y, en los lagos de condiciones climáticas menos restrictivas, metazooplancton, generalmente copépodos, que en algunos casos pueden ejercer un importante papel en el control de las redes tróficas planctónicas. Por otro lado, los tapetes microbianos, principalmente formados por cianobacterias, constituyen la comunidad béntica más característica en los lagos y zonas encharcables de la Antártida.

Antarctic climate is the hardest in the Earth. Climatic conditions limit biological diversity in Antarctic ecosystems compared to those from lower latitudes. However, Antarctic aquatic ecosystems, and especially those non-marine, which present free liquid water, represent a chance for life, which there can find oases in a frozen desert. Despite Antarctic lakes often present a dense ice cover, abiotic life restrictions are less extreme during Antarctic spring and summer, thus favouring the establishment of planktonic and benthic microbial communities, which include photoautotrophic and heterotrophic bacteria, protists (either photosynthetic, heterotrophic or mixotrophic) and, in those lakes from zones with less restrictive climate, metazooplankton, often copepods, that sometimes can exert an important role in controlling pelagic food webs. Microbial mats, which are mainly formed by cyanobacteria, are, on the other hand, the most characteristic benthic community within Antarctic lakes and wetlands.

Generalmente calificamos a la Antártida como un continente inhóspito, y sin duda las condiciones climáticas en dicho continente son muy restrictivas para la mayoría de los seres vivos que conocemos (Fountain et al., 1999). Sin embargo, y más allá de las restricciones debidas a las bajas temperaturas, podríamos señalar la existencia de agua líquida como el principal factor que facilita la proliferación de los seres vivos en la Antártida (Kennedy, 1993, 1995). Aproximadamente el 98 % de la superficie del continente antártico está cubierta de hielo de manera permanente (Elliot, 1985), el cual supone la mayor parte del agua dulce de nuestro planeta. Además de la vida marina, que alberga la diversidad más conocida del continente antártico, otros ecosistemas acuáticos, tales como lagos o ríos, también presentan agua líquida, al menos durante un corto periodo en el verano austral, o bien, en el caso de los lagos profundos, por debajo de una superficie helada durante todo el año. En ese sentido cabe diferenciar las zonas de la Antártida marítima e islas subantárticas, donde el deshielo durante parte del verano es frecuente (Bañón, 2001 y **Fig. 1, 2 y 3**), de las zonas continentales, en las que los lagos suelen encontrarse permanentemente cubiertos de hielo y las condiciones climáticas son más extremas (Ellis-Evans et al., 1998). Entre las primeras se encuentran las Islas Shetland del Sur (**Fig. 4**), donde se hallan ubicadas las dos bases antárticas españolas, con algunas zonas muy ricas en lagos y ríos como la Península Byers (oeste de la Isla Livingston, 62°S, 61°O) y la Isla Decepción, que actualmente están siendo estudiadas en el marco del proyecto Limnopolar. En esta zona los lagos se deshuelan durante un periodo variable en el verano austral. En los lagos antárticos, la cobertura helada elimina la mezcla turbulenta, reduce la penetración de la luz y con ello el aporte energético para la producción primaria fotosintética y para el calentamiento del agua, y restringe el intercambio gaseoso con la atmósfera provocando la sobresaturación de algunos gases en determinadas zonas de los lagos mientras éstos se mantienen permanentemente cubiertos de hielo.



Figura 1. Imagen de diversos lagos de la Península Byers en el verano austral (febrero de 2003) tomada desde el Chester Cone.



Figura 2. Fotografía del Lago Limnopolar (Península Byers) a comienzos del verano austral (enero de 2004).



Figura 3. Muestreo en el Lago Limnopolar (Península Byers) en proceso de deshielo (principio de febrero de 2004).

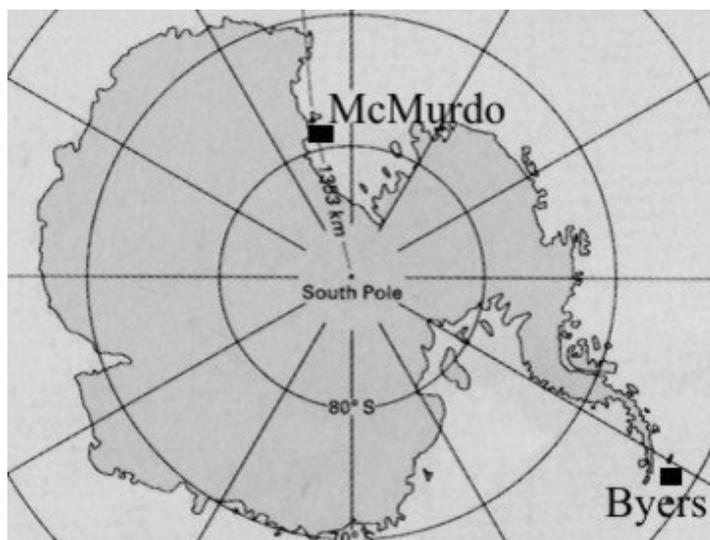


Figura 4. Mapa de la Antártida mostrando la localización de las zonas de McMurdo Ice Shelf y Península Byers.

Para los científicos la Antártida proporciona un laboratorio natural en el que se puede observar la vida en un extremo del continuo de condiciones ambientales, en el que las adaptaciones a las mismas y el funcionamiento de las comunidades y ecosistemas en condiciones restrictivas puede ser estudiado (Simmons et al., 1993). En ese sentido ha alcanzado gran notoriedad la divulgación que se ha hecho en la prensa sobre el Lago Vostok, al que se califica como uno de los ecosistemas más extremos de la Tierra, pero de cuya posible microbiota poco se conoce (Priscu et al., 1999). Sin embargo la información sobre otros lagos situados en diversas zonas del continente antártico es bastante más amplia, y trataremos aquí de dar una visión somera sobre la misma. Debido a las duras condiciones ambientales, muchas formas de vida que habitualmente encontramos en los ecosistemas acuáticos de otras zonas del planeta no aparecen en la Antártida, y las que aquí existen son fundamentalmente microbianas, pero precisamente el aislamiento y las duras condiciones ambientales reinantes en la Antártida también han permitido que muchos de estos ecosistemas se hayan mantenido inalterados por la acción humana, lo que posibilita su estudio en condiciones prístinas. En estos ecosistemas se desarrollan comunidades planctónicas y bentónicas cuya característica común es la de estar formadas principalmente por microorganismos, ya sean bacterias, protistas o pequeños animales, que suponen la diversidad de la vida en estos lagos, mientras que entre las comunidades bénticas cabe resaltar los tapetes microbianos, formados principalmente por cianobacterias, los principales productores primarios bénticos en la Antártida (Tang et al., 1997).

Una característica relevante para la ecología microbiana de los lagos antárticos son las características químicas del agua, especialmente en lo que hace referencia a su salinidad y carga de nutrientes. Respecto a la primera, encontramos desde lagos con una concentración muy baja de sales, como por ejemplo los del altiplano central de la antedicha Península Byers, con conductividades entre 30 y 150 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Toro et al, remitido), hasta lagos salinos o hipersalinos bien totalmente o bien en sus aguas profundas, tales como, en diferente medida, los lagos Bonney, Vanda y Fryxell en los *Dry Valleys* de *Southern Victoria Land*, en las proximidades de McMurdo (**Fig. 4**), en los que la halofilia es una característica de los microorganismos dominantes en determinadas capas, cuya actividad se ve considerablemente inhibida al descender la salinidad (Simmons et al., 1993). Los lagos salados antárticos son generalmente meromíticos, con una fuerte estratificación físico-química debida al gradiente de densidad creado por la mayor salinidad de las aguas profundas, que incluye generalmente la aparición de un hipolimnion anóxico. Por lo que respecta a la disponibilidad de nutrientes, en la Antártida encontramos algunos de los lagos más oligotróficos del mundo, como el Lago Vanda (Vincent, 1988), mientras que otros, con fuerte influencia de la fauna marina o costera, pueden considerarse lagos fuertemente eutróficos como consecuencia del aporte de nutrientes por parte de los animales marinos (Butler, 1990). Incluso en los lagos más oligotróficos, la influencia marina por medio del transporte de nutrientes por los aerosoles a los lagos cercanos a zonas costeras parece ser considerable. Particularmente interesante resulta, por otro lado, la relativa riqueza en materia orgánica disuelta de diversos lagos antárticos en comparación con lagos de zonas templadas, materia orgánica cuya composición parece reflejar la zonación de la microbiota en la columna de agua (Simmons et al., 1993).

Comunidades planctónicas

Al igual que en los lagos de latitudes templadas, la estratificación de la columna de agua, especialmente en aquellos lagos con fuerte gradiente de densidad derivado de diferencias de salinidad, resulta relevante en la estructuración de la comunidad planctónica ya que, por ejemplo, modula la disponibilidad de nutrientes, que es mayor en las capas profundas, y fomenta la formación de máximos profundos de clorofila justo por encima de la interfase óxico-anóxica, si ésta se establece (Vincent,

1988). La estratificación es a su vez facilitada cuando la cubierta de hielo evita la turbulencia y permite un gradiente inverso de temperatura, con las aguas más frías (pero menos densas por tener una temperatura inferior a la de la máxima densidad del agua) situadas inmediatamente por debajo del hielo. También, de manera similar, el descenso en la disponibilidad de luz al aumentar la profundidad se acentúa en el caso de los lagos antárticos por la fuerte extinción producida por la cubierta de hielo, de manera que la cantidad de energía entrante al sistema aprovechable para la fotosíntesis es considerablemente inferior a la de lagos de otras latitudes, a lo que se añade la extrema bipolaridad de la disponibilidad de horas de luz en latitudes altas, incluyendo días y noches perpetuas según el patrón estacional.

Las comunidades planctónicas están compuestas por un número pequeño de especies. Entre el fitoplancton (véase por ejemplo Unrein y Vinocur, 1999; Mataloni et al, 2000; Vinocur y Unrein, 2000; Izaguirre et al., 2003) se ha descrito la dominancia de algas crisofíceas (p. ej. *Ochromonas* spp.), criptomonadales (p. ej. *Chroomonas* spp.), clorofíceas (p. ej. *Chlamydomonas* spp. u otros flagelados) y especialmente diatomeas (*Navicula* spp, *Nitzschia* spp., *Achnantes* spp., etc), aunque entre estas últimas se encuentran también diversas especies que forman parte de comunidades bénticas y que son removidas en las zonas poco profundas. En contraste, las cianobacterias filamentosas, los principales productores primarios de las comunidades bénticas en los tapetes microbianos, son mucho menos relevantes en la comunidad fitoplanctónica. No obstante las picocianobacterias unicelulares han sido citadas como dominantes entre el fitoplancton de determinadas zonas de algunos lagos antárticos, como es el caso del máximo profundo de clorofila del Lago Vanda o en lagos salinos de Vestfold Hills, en los que su concentración alcanzaba hasta 8×10^6 células ml^{-1} (Vincent et al., 1999), o en el Lago Boeckella en la Península Antártica (Izaguirre et al., 2003), aunque en los lagos estudiados en la Península Byers las abundancias máximas que hemos encontrado hasta ahora no superan las 2×10^3 células ml^{-1} (Toro et al, remitido). En las zonas anóxicas de los lagos estratificados también se encuentran bacterias púrpuras y verdes del azufre (Madigan, 1999), especialmente entre estas últimas algunas del género *Chlorobium* con gran capacidad para progresar en las condiciones de limitación luminosa reinantes en las zonas profundas de los lagos de la Antártida continental (Burke y Burton, 1988a, 1988b; Volkman et al., 1988).

Las tasas anuales de producción primaria son considerablemente diferentes entre los lagos estudiados, habiéndose citado un rango de 0,34 a 720 g C m^{-2} año^{-1} (Simmons et al, 1993), aunque la diversidad de lagos referidos por estos autores era pequeña. En cualquier caso la latitud y la disponibilidad de nutrientes explicarían las diferencias de varios órdenes de magnitud encontradas, ya que la disminución de la latitud prolonga la estación de crecimiento y con ello la fase productiva del plancton, como sucede en los lagos estudiados en las Islas Orcadas del Sur y Shetland del Sur, mientras que la disponibilidad de nutrientes generada por la influencia de la fauna marina sobre algunos lagos antárticos permite también que el fitoplancton presente mayores tasas productivas. Este gradiente oligotrofia-eutrofia se puede ver reflejado incluso en reducidas áreas geográficas, tales como la Península Byers, donde entre los lagos más oligotróficos es frecuente encontrar concentraciones de clorofila-a planctónica inferiores incluso a 0,2 mg Chl-a m^{-3} , mientras que en algunas minúsculas charcas situadas apenas a unos kilómetros junto a un dormidero de elefantes marinos (de cuyos excrementos son sumidero) hemos llegado a medir concentraciones superficiales de 1783 mg Chl-a m^{-3} , lo que probablemente aumentaría los rangos de producción anteriormente citados.

Aunque los estudios realizados son aun muy escasos, existen datos (p. ej. Heath, 1988; Vincent, 1988) que parecen indicar que en algunos lagos antárticos podría existir un máximo primaveral de crecimiento fitoplanctónico aprovechando el incremento de disponibilidad luminosa, con posterior descenso de la abundancia algal a medida que avanza la estación de crecimiento. Nuestras observaciones en algunos lagos de la Península Byers muestran así mismo una mayor abundancia de macrozooplancton a principio de verano. Actualmente trabajamos para determinar la extensión de este posible patrón estacional, así como el posible acoplamiento de las dinámicas poblacionales del fitoplancton y el zooplancton, y especialmente para determinar si el consumo por parte del zooplancton puede ser un factor importante en el decaimiento de las poblaciones fitoplanctónicas y de otros protistas. La depredación (control por los niveles tróficos superiores) y la disponibilidad de recursos (control por disponibilidad de presas o de recursos abióticos) son generalmente reconocidos como los principales factores que controlan la estructuración de las redes tróficas en los ecosistemas de las zonas templadas (Matson y Hunter, 1992), incluyendo los ecosistemas acuáticos (Pace y Funke, 1991). El clima que experimentan las comunidades que viven en los lagos antárticos y subantárticos añade un fuerte control físico a los antedichos factores, de manera que la importancia relativa de las interacciones bióticas en la estructuración de las comunidades planctónicas de estos ecosistemas podría considerarse como mucho menor que en sistemas de las zonas templadas del planeta. Teóricamente, las comunidades de ecosistemas con fuerte control físico, como los lagos antárticos, se encontrarían muy alejadas de una situación de equilibrio, y con ello la importancia de las interacciones bióticas sería generalmente pequeña (Krebs, 2001). Factores tales como los ciclos de congelación-descongelación, la meteorización de las rocas, la influencia marina, el efecto físico de la cubierta de hielo y la estratificación química, cuando se den, se revelarían como condicionantes esenciales de la vida en los lagos antárticos (Simmons et al., 1993). Sin embargo, sin poner en duda la gran importancia de los antedichos factores, especialmente en los lagos de la Antártida continental, los resultados de dos experimentos complejos realizados en lagos de la Antártida marítima (Tranvik y Hansson, 1997; Camacho et al., remitido) indican que en estos lagos, tal como se había argumentado previamente (p. ej. Hansson, 1992; Hansson et al., 1993; Mataloni, 2000), la importancia relativa de las interacciones bióticas, y especialmente de la depredación, frente al control abiótico, podría ser potencialmente mayor de lo que correspondería al sistema general de gradiente equilibrio - no equilibrio, al menos durante los

periodos en los que el control climático se relaja, o cuanto menos, que dicho control físico no sería tan estricto en los lagos de la Antártida marítima, situando a estos ecosistemas en un lugar no tan extremo de dicho gradiente, pudiendo llegar a observarse cascadas tróficas como las descritas para lagos de latitudes templadas (Carpenter et al., 1985) con potencialidad de extenderse en la red trófica microbiana. Este potencial control por los consumidores marcaría una importante diferencia entre los lagos de la Antártida continental, carentes de poblaciones conspicuas de metazooplancton (Bayliss et al., 1997) respecto a los lagos de la Antártida marítima, donde la presencia de metazooplancton, y concretamente de copépodos calanoides, es habitual. Por otro lado, las marcadas diferencias encontradas en la abundancia fitoplanctónica, en función de la disponibilidad de nutrientes inorgánicos, apuntan a que también la competencia por nutrientes limitantes podría, al menos temporalmente, superar al control por temperatura o disponibilidad luminosa como factor determinante de la productividad primaria, existiendo estudios recientes (p. ej. Dore y Priscu, 2001) que demuestran que, incluso en lagos permanentemente cubiertos de hielo de las zonas de clima más extremo (y por tanto con fuertes restricciones físicas), el crecimiento del fitoplancton podría estar adicionalmente limitado por la baja disponibilidad de nutrientes concretos. La mixotrofia por parte de algunas especies del fitoplancton (y también de otros protistas, véase p. ej. Gibson et al., 1997) ha sido descrita como una estrategia nutricional relevante que permitiría el mantenimiento durante los periodos nutricionalmente desfavorables (Laybourn-Parry, 2002), aunque el fitoplancton de algunos de los lagos estudiados presenta normalmente una buena adaptación a las bajas temperaturas y a niveles bajos de irradiancia y nutrientes (Henshaw y Laybourn-Parry, 2002).

La abundancia del bacterioplancton heterótrofo no parece ser significativamente inferior en los lagos antárticos frente a la de los lagos de similares características tróficas situados en latitudes templadas, no siendo infrecuente encontrar densidades comprendidas entre 10^3 - 10^6 cel ml^{-1} incluso en los sistemas oligotróficos (Laybourn-Parry et al., 1995). Esa relativamente alta abundancia conlleva que el bacterioplancton heterótrofo pueda representar una significativa porción de la biomasa planctónica, que en diversos lagos de los *Dry Valleys* de McMurdo se estimó entre un 30 y un 60 % (Takacs y Priscu, 1998). Además de los aportes de carbono del fitoplancton, otras fuentes tales como la excreción de los tapetes microbianos y los musgos (Imura et al., 2003), incluidos los externos al propio lago pero extendidos en su cuenca de captación, y, en los lagos influenciados por la fauna marina, los aportes de dichos animales, podrían garantizar una fuente suficiente de materia orgánica para el mantenimiento de poblaciones bacterianas relativamente abundantes. Recientemente se están comenzando a publicar los primeros estudios utilizando técnicas de taxonomía molecular que muestran la diversidad del bacterioplancton de los lagos antárticos (p. ej. Pearce, 2000; Pearce et al., 2003), lo que abre una nueva puerta al estudio de la diversidad y sus variaciones asociadas a factores específicos en estos ecosistemas dominados por microorganismos. Por otro lado, el estudio del efecto de los virus sobre la dinámica poblacional de los microorganismos planctónicos de los lagos antárticos es un aspecto apenas abordado (Laybourn-Parry et al., 2001), pero que probablemente se irá desvelando en los próximos años como consecuencia de investigaciones en curso.

Las redes tróficas en lagos antárticos son de baja complejidad y, como se ha comentado, fundamentalmente microbianas (Ellis-Evans, 1996; Wynn-Williams, 1996; Laybourn-Parry et al., 2001), carecen de depredadores vertebrados, y en ellos el metazooplancton, cuando está presente, asume el papel de nivel trófico superior, actuando como consumidor no sólo de fitoplancton sino también de protozoos flagelados y ciliados. Así, buena parte de la transferencia energética en la comunidad pelágica puede darse a través de lo que en sistemas templados se ha llamado 'bucle microbiano' (Azam et al., 1983, Roberts et al., 1999) (**Fig. 5**). Aunque aparentemente ausentes en muchos lagos antárticos, especialmente en los de las latitudes más altas, existen citas correspondientes a diversos lagos en los que aparecen rotíferos planctónicos como *Philodina gregaria* y otros bdeloides (Laybourn-Parry et al., 1995; Izaguirre et al., 2003), anostráceos como *Branchinecta gainii* (Toro et al., remitido; **Fig. 6**), así como copépodos calanoides de diversas especies planctónicas, entre otros, *Paralabidocera antarctica*, encontrado principalmente en sistemas salinos más o menos asociados al medio marino (Swalding et al., 2004), *Boeckella michaelsoni*, *Gladioferans antarcticus* y, especialmente *Boeckella poppei* (**Fig. 7**), estos últimos con distribución localizada en lagos generalmente oligohalinos de la Antártida marítima en diversas zonas del continente (Bayly et al., 2003), extendiéndose la distribución de *B. poppei* también al cono sur americano. Se ha demostrado que el consumo de protozoos por parte de los copépodos en algunos lagos oligohalinos, que es dependiente de los tamaños del consumidor y de la presa (Tranvik y Hansson, 1997; Camacho et al., remitido), puede relajar la presión depredadora de los protozoos sobre las bacterias y con ello reducir su posible efecto regulador de la abundancia bacteriana (Hahn y Höfle, 2001, Gasol et al., 2002). Así, los antedichos efectos de cascada trófica se darían no sólo en la clásica vía trófica que tiene a los autótrofos como nivel basal, sino también a través de los componentes del bucle microbiano en el que las bacterias transforman en biomasa particulada los aportes nutricionales disueltos provenientes de las comunidades bénticas (incluidos los alóctonos) y del fitoplancton (**Fig. 5**). De hecho, en estudios que han cuantificado la dinámica productiva y de pérdidas de las poblaciones bacterianas planctónicas en lagos antárticos, se ha comprobado que la presión de depredación sobre éstas puede representar el principal factor de pérdida (Takacs y Priscu, 1998), lo que muestra la posible relevancia de la depredación como mecanismo de control poblacional en las comunidades planctónicas de los lagos antárticos. La cantidad de energía y materia circulante por el compartimento vivo en sistemas oligotróficos es reducida en comparación con sistemas más ricos. Es por ello que cualquier vía que incremente la transferencia energética hacia niveles superiores podría hipotéticamente adquirir mucha mayor relevancia en sistemas oligotróficos. Siguiendo este razonamiento, en los lagos oligotróficos antárticos y subantárticos, en los que la comunidad planctónica está constituida fundamentalmente por microorganismos, la importancia relativa del bucle microbiano como vía de recuperación energética añadida a la clásica transferencia desde los productores primarios podría ser considerable.

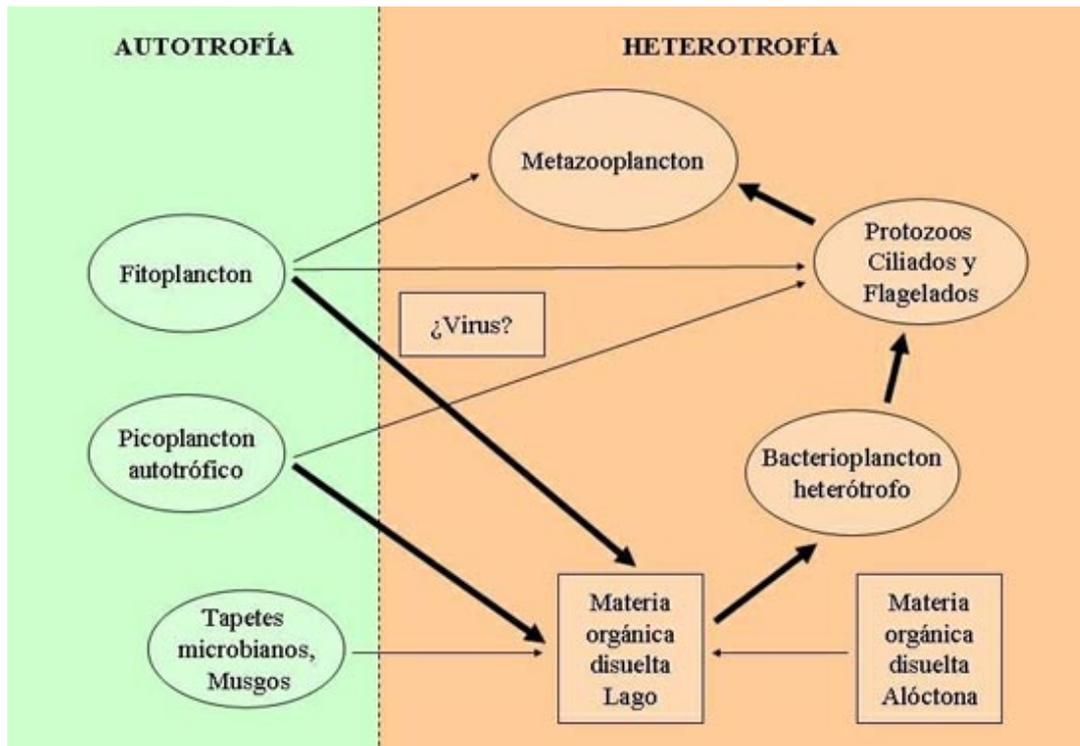


Figura 5. Esquema de una red trófica planctónica en lagos de la Antártida marítima. Las conexiones tróficas están representadas por flechas que apuntan al consumidor. Las flechas gruesas marcan la trayectoria del llamado bucle microbiano. La posible incidencia de los virus sobre los diferentes compartimentos tróficos en los lagos antárticos aun está por determinar.



Figura 6. Fotografía de diversos individuos del anostráceo *Branchinecta gainii* capturados en el Lago Limnopolar (Península Byers).



Figura 7. Microfotografía de un copépodo *Boeckella poppei* capturado en el Lago Limnopolar (Península Byers).

Tapetes microbianos

Los tapetes microbianos están constituidos por densas comunidades de microorganismos que se disponen siguiendo un patrón de estratificación vertical. Dicha estratificación se hace aparente a menudo por la diferente coloración de las distintas capas, que es consecuencia del tipo de pigmentos de los organismos situados en ellas. Las comunidades microbianas se entremezclan en los tapetes con partículas de sedimento o precipitados minerales como la calcita, que son atrapadas o precipitadas por la propia actividad bacteriana (**Fig. 8**). Eventualmente, los tapetes microbianos pueden dar lugar a rocas

consolidadas conocidas como estromatolitos. Se conocen estromatolitos datados en 3500 millones de años que se formaron posiblemente en zonas costeras mareales y que se consideran el primer indicio de vida en la Tierra (Schopff, 2000). Así mismo, hay evidencias de que estas formaciones microbianas constituyeron los primeros ecosistemas terrestres hace 2600 millones de años (Watanabe et al., 2000). Los tapetes microbianos están ampliamente distribuidos por el planeta encontrándose frecuentemente en ambientes considerados extremos como salinas, lagos y charcas hipersalinos, fuentes termales, desiertos y zonas polares. En estos ambientes, la acumulación de biomasa bacteriana se ve favorecida por la baja presencia de organismos consumidores (Stal, 1995).



Figura 8. Diagrama bidimensional de la estructura típica de un tapete microbiano.

La mayoría de los tapetes microbianos están contruidos y dominados por cianobacterias, organismos procariontes fotoautótrofos que normalmente utilizan la luz como fuente de energía, el agua como dador de electrones y el CO₂ como fuente de carbono (Stanier y Cohen-Bazire, 1977). Además, muchas cianobacterias son capaces de fijar nitrógeno atmosférico, lo que les hace independiente de una fuente de N combinado (Fay, 1992). Estos microorganismos son los principales productores primarios y la base de la cadena trófica de estos ecosistemas en micro-escala. Muchas cianobacterias excretan polisacáridos extracelulares, los cuales contribuyen a la estructuración y estabilización de los sedimentos (de los Ríos *et al.*, 2004), así como otros compuestos orgánicos solubles que pueden ser aportados a los lagos y servir para el crecimiento de las bacterias heterótrofas planctónicas. La materia orgánica producida por las cianobacterias es descompuesta por el resto de la comunidad microbiana entre la que destacan las bacterias reductoras de sulfato. También es frecuente la presencia de bacterias quimiolitotróficas y bacterias púrpuras sulfúreas (Stal, 1995). Entre los organismos eucariontes es frecuente la presencia de diatomeas (de los Ríos *et al.*, 2004) y microinvertebrados como nemátodos, rotíferos y tardígrados (Suren, 1990).

En las regiones costeras de la Antártida continental y en las islas de la Antártida marítima se pueden encontrar abundantes tapetes de cianobacterias en los lagos, charcas, arroyos, glaciares y láminas de hielo, donde a menudo dominan la productividad biológica y la biomasa total debido a su adaptación a los ambientes polares (Vincent, 2000). La mayor acumulación de tapetes de cianobacterias en la Antártida tiene lugar en el bentos de lagos, lagunas y charcas (**Fig. 9**), especialmente en las zonas someras, y con el tiempo van acumulando gran cantidad de biomasa que puede llegar a alcanzar hasta 90 centímetros de espesor (Vincent, 2000). En los lagos y lagunas someras estos tapetes pueden ser arrastrados a la superficie por los fuertes vientos habituales en todo el continente. Los tapetes pueden presentar diferentes morfologías, esférica, plana, columnar, cónica, etc., dependiendo de la especie dominante y del ambiente y profundidad a la que se encuentran (Vincent, 2000). Igualmente pueden presentar diferentes coloraciones, naranjas, marrones, rosas, púrpuras u otras, dependiendo de la producción de pigmentos por parte de los microorganismos autótrofos que los forman. Estos tapetes bénticos están dominados por cianobacterias filamentosas generalmente de la familia de las Oscillatoriaceas de los géneros *Phormidium*, *Oscillatoria* o *Lyngbya* y con frecuencia pueden aparecer en el interior del tapete bolas esféricas de *Nostoc*, que es un tipo de cianobacteria filamentosas con células especializadas para la fijación de N₂ -heterocistos- (**Fig. 10**).

Otras cianobacterias con heterocistos que aparecen como subdominantes en muchos tapetes pertenecen a los géneros *Nodularia*, *Calothrix* y *Anabaena* (Fernández-Valiente et al., 2001).



Figura 9. Fotografía cenital de un tapete microbiano encontrado en la Península Byers.

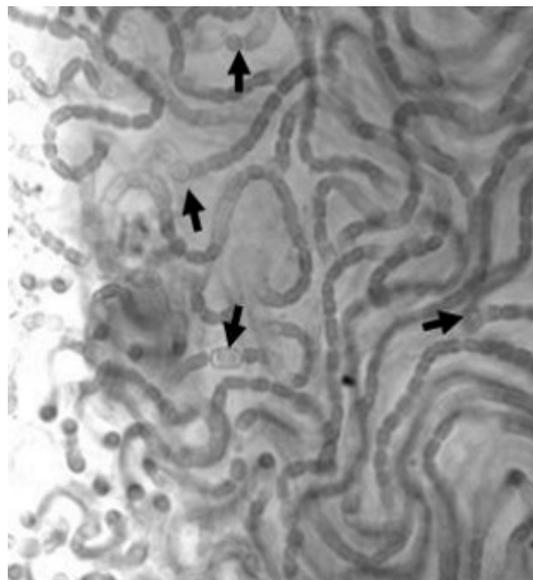


Figura 10. Microfotografía óptica de una colonia de *Nostoc* sp. Las flechas señalan la presencia de heterocistos. (Aumento x400).

Estas comunidades bentónicas están presentes en toda la Antártida pero su presencia es particularmente abundante en el área de McMurdo Ice Shelf (78°S,166°E) (Fig. 4), una zona de ablación con una compleja red de lagunas, charcas y arroyos interconectados. Las lagunas presentan una gran diversidad química en la que la conductividad puede variar desde valores bajos (<200 $\mu\text{S cm}^{-1}$) hasta superar varias veces la salinidad del mar (Fernández-Valiente et al., 2001) Ello hace que los tapetes microbianos presenten también una gran diversidad, aunque típicamente presentan una capa superficial de color anaranjado o rojo, que es rica en carotenoides, y una capa verde-azulada más profunda con altas concentraciones de clorofila *a* (hasta 40 $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-2}$) y ficocianina (Vincent et al., 1993). Más del 70% de la biomasa total de estos tapetes está constituida por oscillatoriaceas, preferentemente del género *Phormidium* (Howard-Williams et al., 1989), las diatomeas son también frecuentes e incluso pueden llegar a ser dominantes (Hawes et al., 1997).

La presencia de tapetes de cianobacterias es así mismo frecuente en los arroyos permanentes o estacionales que se forman durante el deshielo estival y también en los suelos encharcados por el deshielo, situados preferentemente en el fondo de los valles y cuencas de drenaje. Estos tapetes están más expuestos a las rigurosas condiciones ambientales que los permanentemente cubiertos por agua líquida, ya que en estos últimos la columna de agua amortiguara las bajas temperaturas y protegería de los fuertes vientos del continente antártico. Este tipo de tapetes pueden encontrarse por todas las zonas litorales de la Antártida, pero son particularmente abundantes en la Península Byers. En esta zona de la Antártida marítima hay también una gran diversidad de tapetes pero predominan los de colores superficiales naranjas y púrpuras, en los que las especies dominantes son Oscillatoriaceas de los géneros *Phormidium* y *Leptolyngbya*, observándose así mismo en muchos de ellos la presencia de colonias de *Nostoc* spp. Estos tapetes presentan en general una mayor diversidad de cianobacterias que los tapetes de McMurdo, y así mismo una mayor presencia y diversidad de diatomeas y algas verdes (Quesada et al. 2003).

La densidad de empaquetado de la biomasa y las partículas de sedimento atrapadas en los tapetes provoca un fuerte efecto de sombreado que da lugar a la existencia de un pronunciado gradiente de luz a lo largo del perfil del tapete, que se ve acompañado por un también marcado gradiente de concentraciones de oxígeno (Vincent et al., 1993; Fernández-Valiente et al., 2001). (Fig. 11). La radiación UV y la radiación fotosintéticamente activa de alta energía se ven fuertemente atenuadas por la capa superficial del tapete donde se acumulan gran cantidad de células muertas y vainas mucilaginosas que con frecuencia presentan pigmentos como la scytonemina que absorben la mayor parte de la radiación UV (García-Pichel y Castenholz 1991). Ello hace que las actividades fisiológicas de estos tapetes microbianos no se vean sensiblemente afectadas por la radiación UV (Quesada et al., 2001). En su mayoría las cianobacterias fotosintéticamente activas se sitúan por debajo de la capa superficial en una capa conocida como "máximo profundo de clorofila", en la que durante las horas de luz se registra una sobresaturación de oxígeno como consecuencia de la actividad fotosintética (Fig. 11), que alcanza sus valores máximos en dicha capa (Vincent et al., 1993). Muchas de las cianobacterias presentes en los tapetes tienen

capacidad de deslizamiento lo que les permite moverse en el perfil del tapete para buscar las condiciones óptimas de iluminación. Los valores de actividad fotosintética por unidad de superficie en los tapetes bentónicos de McMurdo Ice Shelf ($5- 50 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) están en el mismo rango o son incluso superiores a los registrados en zonas templadas del planeta (Vincent et al., 1993). Además de la actividad fotosintética, la mayoría de estos tapetes presenta así mismo actividad quimiosintética, con valores que oscilan entre $0,1$ y $1,0 \text{ mg C m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, lo que representa generalmente alrededor de un 1-5% de la actividad autotrófica. En lo que respecta a la incorporación de nitrógeno, alrededor de las 2/3 partes proceden de la incorporación de amonio, mientras que la fijación de N_2 representa alrededor de 1/3 del total de N incorporado. Los valores de incorporación de nitrato son en general muy bajos. Al igual que sucede con la fotosíntesis, los valores de fijación de N_2 por unidad de superficie de estos tapetes ($0,04 - 1,4 \text{ mg N m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) son similares a los registrados en las zonas templadas del planeta (Fernández-Valiente et al., 2001). Sin embargo, la biomasa producida anualmente por estos tapetes bénticos es menor que en las zonas templadas ya que, a diferencia de éstas últimas en las que la actividad fisiológica se desarrolla durante todo el año, la actividad de los tapetes antárticos se ve limitada a los meses de la primavera y el verano austral, cuando la disponibilidad de luz llega a ser suficiente.

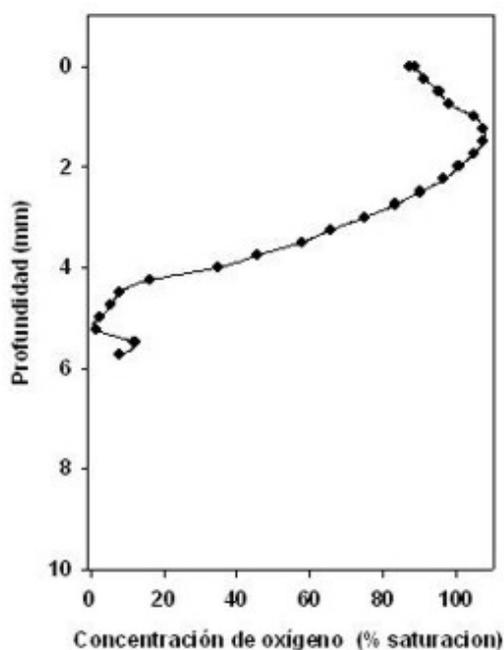


Figura 11. Perfil vertical de oxígeno de un tapete bacteriano situado en Casten Pond, en McMurdo Ice Shelf.

Las condiciones extremas de los ambientes polares hacen que las comunidades bénticas sean poco diversas. Todo ello, unido a la capacidad de las cianobacterias de mantener un crecimiento lento pero sostenido en un amplio rango de pH, luz, temperatura, salinidad y concentración de nutrientes, son las claves que explican su éxito preeminente en las comunidades bénticas de las regiones polares.

Agradecimientos

El proyecto Limnopolar, dirigido por el Dr. A. Quesada (UAM), ha sido financiado por el Ministerio de Ciencia y Tecnología (CICYT REN2000-0435 ANT) y en él participan también otros compañeros de la Universitat de València, Universidad Autónoma de Madrid, CEDEX e Instituto Nacional de Meteorología. Agradecemos al Comité Polar Español, al personal de la Unidad de Tecnología Marina del CSIC y del Ejército de Tierra destacados en las BAEs, y, especialmente a la tripulación del buque ?Las Palmas? de la Armada Española entre las campañas antárticas de 2001 a 2004, su ayuda impagable en las campañas desarrolladas en la Península Byers.

Referencias

Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Grey, J. S., Meyer-Reil, K.A. y Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10: 257-263.

- Bañon, M. 2001. *Observaciones meteorológicas en la Base Antártica Española Juan Carlos I*. 135 pp, Ministerio de Medio Ambiente, Madrid, España.
- Bayliss, P., Ellis-Evans, J. C. y Laybourn-Parry, J. 1997. Temporal patterns of primary production in a large ultra-oligotrophic Antarctic freshwater lake. *Polar Biology* 18: 363-370.
- Bayly, I. A. E., Gibson, J. A. E., Wagner B. y Swadling, K. M. 2003. Taxonomy, ecology and zoogeography of two East Antarctic freshwater calanoid copepod species: *Boeckella poppei* and *Gladioferans antarcticus*. *Antarctic Science* 15: 439-448.
- Burke, C. M. y Burton, H. R. 1988a. The ecology of photosynthetic bacteria in Burton lake, Vestfold Hills, Antarctica. *Hydrobiologia* 165: 1-11.
- Burke, C. M. y Burton, H. R. 1988b. Photosynthetic bacteria in meromictic lakes and stratified fjords of the Vestfold Hills, Antarctica. *Hydrobiologia* 165: 13-23.
- Butler, H. 1999. Temporal plankton dynamics in a maritime Antarctic lake. *Archiv für Hydrobiologie* 146: 311-339.
- Camacho, A., Rochera, C., Rico, E., Fernández-Valiente, E., Vincent, W. F. y Quesada, A. Potential role of predation and resource availability for the microbial food web dynamics in a maritime Antarctic lake. Remitido a *Limnology and Oceanography*.
- Carpenter, S. A., Kitchell, J. F. y Hodgson, J. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35: 634-639.
- de los Rios, A., Ascaso, C., Wierzos, J., Fernández-Valiente, E. y Quesada, A. 2004. Microstructural characterization of cyanobacterial mats from the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Applied and Environmental Microbiology* 70: 569-580.
- Dore, J. E. y Priscu, J. C. 2001. Phytoplankton phosphorus deficiency and alkaline phosphatase activity in the McMurdo Dry Valley lakes, Antarctica. *Limnology and Oceanography* 46: 1331-1346.
- Elliot, D. H. 1985. Physical geography and geological evolution. En *Key Environments in Antarctica* (eds. Bonney, W. N y Walton, D. W. H.), pp. 39-61, Pergamon Press, New York, USA.
- Ellis-Evans, J. C. 1996. Microbial diversity and function in Antarctic freshwater ecosystems. *Biodiversity and Conservation* 5: 1395-1431.
- Ellis Evans, J. C., Laybourn-Parry, J., Bayliss, P. R. y Perriss, S. J. 1998. Physical, chemical and microbial community characteristics of lakes of the Lasermann Hills, Continental Antarctica. *Archiv für Hydrobiologie* 141: 209-230.
- Fay, P. 1992. Oxygen relations of nitrogen fixation in cyanobacteria. *Microbiological Reviews* 56: 340-373.
- Fernández-Valiente, E., Quesada, A., Howard-Williams, C. y Hawes, I. 2001. N₂-fixation in cyanobacterial mats from ponds on the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Microbial Ecology* 42: 338-349.
- Fountain, A.G., Berry Lyons, W., Burkins, M. B., Dana, G. L., Doran, P. T., Lewis, K. J., McKnight, D. M., Moorhead, D. L. L., Parsons, A. N., Priscu, J. C., Wall, D. H., Wharton Jr., R. A. y Ross, V. A. 1999. Physical control on the Taylor Valley Ecosystems, Antarctica. *Bioscience* 49: 961-971.
- García-Pichel, F y Castenholz, R.W. 1991. Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *Journal of Phycology* 27: 395-409.
- Gasol, J. M., Pedrós-Alió C. y Vaqué, D. 2002. Regulation of bacterial assemblages in oligotrophic plankton systems. *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 435-452.
- Gibson, J. A. E., Swadling, K. M., Pitman, T. M. y Burton, H. R. 1997. Overwintering populations of *Mesodinium rubrum* (Ciliophora: Haptorida) in lakes of the Vestfold Hills, East Antarctica. *Polar Biology* 17: 175-179.

- Hahn, M y Hötle, M. G. 2001. Grazing of protozoa and its effect on populations of aquatic bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 35: 113-121.
- Hansson, L.A. 1992. The role of food-chain composition and nutrient availability in shaping algal biomass development. *Ecology* 73 241-247
- Hansson, L. A., Lindell, M. y Tranvik, L. J. 1993. Biomass distribution among trophic levels in lakes lacking vertebrate predators. *Oikos* 66: 101-106.
- Hawes, I., Howard-Williams, C., Schwarz A.M.J. y Downes, M.T. 1997. Environment and microbial communities in a tidal lagoon at Bratina Island, McMurdo Ice Shelf, Antarctica. En: *Antarctic communities: species, structure and survival* (eds. Battaglia, B., Valencia, J y Walton, D.), pp 170-177, Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Heath, C. W. 1988. Annual primary productivity of an Antarctic continental lake: phytoplankton and benthic algal mat production strategies. *Hydrobiologia* 165: 77-87.
- Henshaw, T. y Laybourn-Parry, J. 2002. The annual patterns of photosynthesis in two large, freshwater, ultra-oligotrophic Antarctic lakes. *Polar Biology* 25: 744-752.
- Howard-Williams, C., Pridmore, R., Downes, M.T. y Vincent, W.F. 1989. Microbial biomass, photosynthesis and chlorophyll a related pigments in the ponds of the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Antarctic Science* 1: 125-131.
- Imura, S., Bando, T., Saito, S., Seto, K. y Kanda, H. 2003. Benthic moss pillars in Antarctic lakes. *Polar Biology* 22: 137-140.
- Izaguirre, I., Allende L. y Marinone, M.C. 2003. Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula) *Journal of Plankton Research* 25: 1079-1097.
- Kennedy, A. D. 1993. Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A biogeographical synthesis. *Arctic and Alpine Research* 25: 308-315.
- Kennedy, A. D. 1995. Antarctic terrestrial ecosystem response to global environmental change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 683-704.
- Krebs, C. J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 695 pp., Benjamin Cummings, San Francisco, USA.
- Laybourn-Parry, J. 2002. Survival mechanisms in Antarctic lakes. *Philosophical Transactions of The Royal Society*, London Series B 357: 863-869.
- Laybourn-Parry, J., Bayliss, P. y Ellis-Evans, J. C. 1995. The dynamics of heterotrophic nanoflagellates and bacterioplankton in a large ultra-oligotrophic Antarctic lake. *Journal of Plankton Research* 17: 1834-1850.
- Laybourn-Parry, J., Quayle, W.C., Henshaw, T., Ruddell A. y Marchant, H. J. 2001. Life on the edge: the plankton and chemistry of Beaver Lake, an ultra-oligotrophic epishelf lake, Antarctica. *Freshwater Biology* 46: 1205-1217
- Madigan M.T. 1999. Isolation and Characterization of Psychrophilic Purple Bacteria from Antarctica. En: *The Phototrophic Prokaryotes* (eds Pescheck, G. A., Löffelhardt, W. y Schmetterer, G), pp. 699-705, Kluwer Academic & Plenum Publishers. New York, USA.
- Mataloni, G., Tesolin, G., Sacullo, F. y Tell, G. 2000. Factors regulating summer phytoplankton in a highly eutrophic Antarctic lake. *Hydrobiologia* 432: 65-72
- Matson, P.A. y Hunter, M. D. 1992. The relative contributions of top-down and bottom-up forces in population and community ecology. *Ecology* 73: 723-723.
- Pace, M. L. y Funke, E. 1991. Regulation of planktonic microbial communities by nutrients and herbivores. *Ecology* 72: 904-914.
- Pearce, D. A. 2000. A method to study bacterioplankton community structure in Antarctic lakes. *Polar Biology* 23: 352-356.

- Pearce, D., van der Gast, C. J., Lawley, B. y Ellis-Evans, J. C. 2003. Bacterioplankton community diversity in a maritime Antarctic lake, determined by culture-dependent and culture-independent techniques. *FEMS Microbiology Ecology* 45: 59-70.
- Priscu, J. C., Adams, E. E., Lyons, W.B., Voytek, M.A., Mogk, D.W, Brown, R.L, McKay, C.P., Takacs, C.D., Welch, K.A., Wolf, C.F., Kirshtein, J.D. y Avci, R. 1999. Geomicrobiology of subglacial ice above Lake Vostok, Antarctica. *Science* 286: 2141-2144.
- Quesada, A., Sánchez-Contreras, M. y Fernández-Valiente, E. 2001. Tolerance of Antarctic cyanobacterial microbial mats to natural UV radiation. *Nova Hedwigia* 123: 275-290.
- Quesada, A., Fernández-Valiente, E., Rico, E. y Camacho, A. 2003. Microbial mats in Byers peninsula (Livingston Island, South Shetland Islands). RiSCC Workshop, Varese (Italy).
- Roberts, E. C., Laybourn-Parry, J., McKnight, D. M. y Novarino, G. 1999. Stratification and dynamics of microbial loop communities in Lake Fryxell. *Freshwater Biology* 44: 649-661.
- Schoppf, J.W. 2000. The fossil record: tracing the roots of the cyanobacterial lineage. En *Ecology of Cyanobacteria: their diversity in space and time* (eds. Whitton, B. y Potts, M.), pp 13-35, Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands.
- Simmons, G. M., Vestal, J. R. y Wharton, R. A. 1993. Environmental regulators of microbial activity in continental Antarctic lakes. En *Antarctic Microbiology* (ed. Friedmann, E. I.), pp. 491-541, Wiley-Liss, New York, USA.
- Stal, L.J. 1995. Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities. *New Phytologist*, 131:1-32.
- Stanier, R.Y. y Cohen-Bazire, G. 1977. Phototrophic prokaryotes: the Cyanobacteria. *Annual Review of Microbiology* 31: 225-274.
- Suren, A. 1990. Meiofauna associated with algal mats in melt ponds of the Ross Ice Shelf. *Polar Biology* 10: 329-335
- Takacs C.D. y Priscu J. C. 1998. Bacterioplankton dynamics in the McMurdo Dry Valley lakes, Antarctica: Production and biomass loss over four seasons. *Microbial Ecology* 36: 239-250.
- Tang, E.P.Y., Tremblay, R. y Vincent, W.F. 1997. Cyanobacterial dominance of polar freshwater ecosystems: Are high-latitude mat-formers adapted to low temperature? *Journal of Phycology*. 33: 171-181.
- Toro, M., Camacho, A., Rochera, C., Rico, E., Bañón, M., Fernández-Valiente, E. Marco, E., Avendaño, C., Ariosa, Y. y Quesada, A. Limnology of freshwater ecosystems of Byers Peninsula (Livingston Island, South Shetland Islands, Antarctica). Remitido a *Polar Biology*.
- Tranvik, L. J. y Hansson, L. A. 1997. Predator regulation of aquatic microbial abundance in simple food webs of Subantarctic lakes. *Oikos* 79: 347-356.
- Unrein, F. y Vinocur, A. 1999. Phytoplankton structure and dynamics in a turbid Antarctic lake (Potter Peninsula, King George Island). *Polar Biology* 22: 93-101.
- Vincent, W. F. (ed.). 1988. *Microbial ecosystems in Antarctica*. 304 pp., Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Vincent, W.F. 2000. Cyanobacterial dominance in polar regions. En *Ecology of the Cyanobacteria: their diversity in space and time* (eds. Whitton, B. y Potts,M.), pp 321 -340, Kluwer Academic Press, Dordrecht, The Netherlands.
- Vincent, W.F., Castenholz, R.W., Downes, M.T. y Howard-Williams, C. 1993. Antarctic cyanobacteria: light, nutrients, and photosynthesis in the microbial mat environment. *Journal of Phycology* 29: 745-755
- Vincent, W. F., Bowman, J. P., Rankin, L. M. y McMeekin, T. A. 1999. Phylogenetic diversity of picocyanobacteria in Arctic and Antarctic ecosystems. En *Microbial Biosystems: New Frontiers*, (eds. Bell, C. R., Brylinsky, M y P. Johnson-Green), Atlantic Canada Society for Microbial Ecology, Halifax, Canada.
- Vinocur, A. y Unrein, F. 2000. Typology of lentic water bodies at Potter Peninsula (King George Island, Antarctica) based on physical-chemical characteristics and phytoplankton communities. *Polar Biology* 23: 858-870.

Volkman, J. K., Burton, H. R., Everitt, D. A. y Allen, D. I. 1988. Pigment and lipid composition of algal and bacterial communities in Ace Lake, Vestfold Hills, Antarctica. *Hydrobiologia* 165: 41-57.

Watanabe, Y., Martini, J.E.J. y Ohmoto, H. 2000. Geochemical evidence for terrestrial ecosystems 2.6 billion years ago. *Nature* 408: 574-578.

Wynn-Williams D.D. 1996. Antarctic microbial diversity: The basis of polar ecosystem processes. *Biodiversity and Conservation* 5: 1271-1293.