

De la península antártica a la península ibérica: tapetes microbianos de cianobacterias en el ecosistema

Pablo Almela¹ & Antonio Quesada

1. Departamento de Biología. Universidad Autónoma de Madrid. pablo.almela@uam.es.

Los tapetes microbianos de cianobacterias desempeñan un papel esencial en los ecosistemas polares terrestres, al concentrar una gran diversidad biológica y producción primaria, y funcionar como reservorios de carbono. En este trabajo presentamos una revisión de cómo son estas comunidades en la península antártica, analizando su comunidad, estructura y demás características generales que determinan su funcionamiento. Además se comparan estas comunidades con aquellas que encontramos en ambientes extremos dentro de la península ibérica (España), pudiendo así destacar las principales semejanzas y diferencias entre estos microecosistemas, separados por más de 12.000 km.

Palabras clave: cianobacterias, tapetes microbianos, península antártica, Antártida, península ibérica.

From the Antarctic Peninsula to the Iberian peninsula: cyanobacterial microbial mats in the ecosystem

Cyanobacterial microbial mats play a key role in terrestrial polar ecosystems, representing hot spots of biological diversity and primary production, and accumulating high standing-stocks of carbon. Here we present a review of how these communities are in the Antarctic Peninsula, analysing their community, structure and other general characteristics that determine their functioning. Moreover, these communities are compared with those found in extreme environments within the Iberian Peninsula (Spain), thus being able to highlight the main similarities and differences between these microecosystems, separated by more than 12,000 km.

Keywords: cyanobacteria, microbial mats, Antarctic Peninsula, Antarctica, Iberian Peninsula.

Ambientes polares y biodiversidad

Los ambientes fríos predominan en nuestro planeta. Se calcula que la temperatura media se aproxima a los 5°C en más del 70% de la superficie terrestre (Cavicholi, 2006). En los ecosistemas de las regiones frías, no solo las bajas temperaturas repercuten en los organismos que las habitan, sino que además están sometidos a variaciones de gran intensidad en la radiación recibida, y a ciclos de congelación-descongelación (Velázquez & Quesada, 2010) que pueden darse varias veces en un mismo día.

La criosfera es el término que describe las partes de la superficie terrestre donde el agua se encuentra en estado sólido la mayor parte del año. Los ambientes polares suponen la mayoría de la criosfera superficial, y la Antártida representa el 90% de esta superficie helada total del planeta (Fig. 1). Estas zonas están definidas y sometidas por las características ambientales propias de las zonas frías.

Según aumenta la latitud o la altitud, las condiciones ambientales se hacen más extremas y la diversidad biológica disminuye, estableciéndose así un gradiente latitudinal de diversidad de especies, que se considera muy relacionado con la temperatura como factor principal (Peters et al., 2016). En organismos como plantas y animales, estas biodiversidades llegan a registros mínimos en las latitudes más extremas (Rosenzweig, 1995), como son el Ártico y la Antártida. Pero es en las regiones polares donde las comunidades de microorganismos no marinos adquieren un papel fundamental, alcanzando diversidades altísimas, incluso mayores que en zonas más meridionales del planeta, tanto de procariotas como de eucariotas y virus (López-Bueno et al., 2009). Y es aquí donde las cianobacterias se convierten en una pieza clave debido a que son consideradas los principales productores primarios bénticos no marinos de la Antártida (Tang et al., 1997; Vincent, 2000; Taton et al., 2003; Quesada & Vincent, 2011).

Cianobacterias y su importancia en las regiones polares

Las cianobacterias son el grupo más grande, diverso y ampliamente distribuido de procariotas fotosintéticos. En términos generales, pueden definirse como organismos que albergan, dentro de una célula procarionota, un aparato fotosintético muy similar en aspectos funcionales, estructurales y moleculares al cloroplasto presente en las células eucariotas.

Estas bacterias han tenido y tienen una enorme relevancia en la evolución de nuestro planeta y la vida que tiene lugar en él (Dismukes et al., 2001). Por el registro fósil, sabemos que las cianobacterias han estado presentes al menos desde el Proterozoico (2500-542 millones de años (Ma)), y probablemente ya existieron en los períodos fríos anteriores (Schopf, 2000). Su papel clave en la acumulación de oxígeno en la atmósfera hace 2.500 Ma es incuestionable, como resultado de la fotosíntesis oxigénica. Este proceso de “inyección de oxígeno” provocó un cambio trascendental y sin precedentes en las condiciones ecológicas para la vida en la Tierra, promoviendo una adaptación hacia condiciones aerobias mediante el desarrollo de un metabolismo aerobio, de mayor eficiencia metabólica. Esto permitió, entre otras cosas, el desarrollo de la célula eucariótica y posteriormente los organismos pluricelulares. Además, algunos géneros de cianobacterias presentan la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico

(N_2) contribuyendo significativamente a la cantidad total de nitrógeno fijada y disponible para la red trófica de ciertos ecosistemas.

Las cianobacterias son un grupo de organismos ubicuo (Pandey et al., 2004), es decir, con distribución mundial y presentes en toda clase de hábitats. Gracias a su gran diversidad morfológica, estructural y fisiológica, son capaces de adaptarse a variaciones lumínicas, de temperatura, disponibilidad de nutrientes, humedad y radiación, entre otros factores. La enorme adaptabilidad de estos microorganismos, les dota de unas características y una versatilidad decisivas para soportar los factores de estrés ambiental, adquiriendo especial relevancia en aquellos ambientes considerados extremos. Podemos encontrar cianobacterias en salinas del Mediterráneo (Margesin & Haggblom, 2007), pero también en los sedimentos marinos y en las capas superiores de la atmósfera. Y es en ambientes extremos, como las regiones polares, donde las cianobacterias adquieren un papel clave y fundamental, al ser consideradas los principales microorganismos fotótrofos de estos ecosistemas (Vincent et al., 2000).

La posición de las cianobacterias como piezas clave de los hábitats béticos polares no marinos reside en su capacidad de resistir las condiciones extremas de estas regiones. Esta flexibilidad y resistencia, que les permite dominar todos los ecosistemas someros de

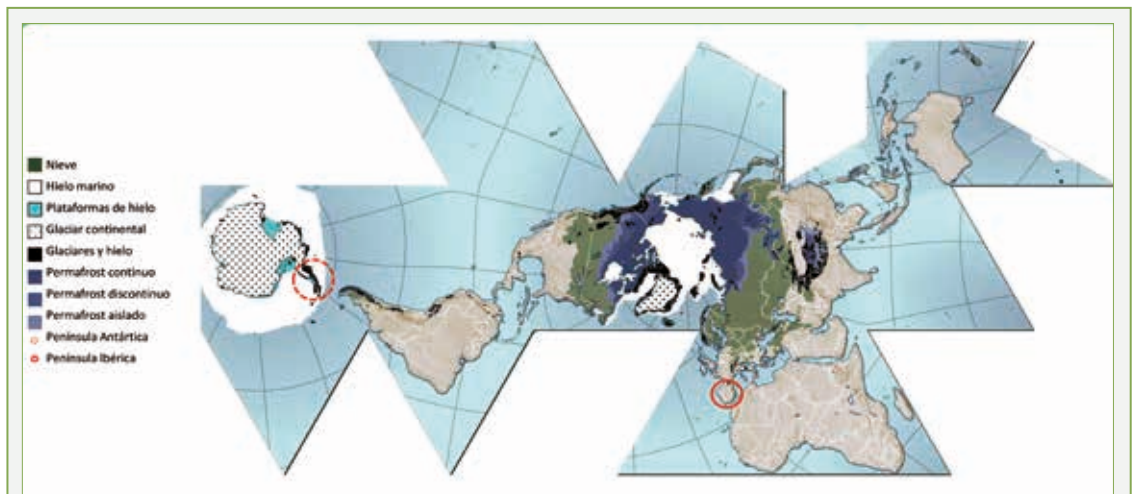


FIGURA 1. Mapa mundial con las zonas de hielo, permafrost, nieve y glaciares, preparado para el informe del Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (UNEP), Perspectivas mundiales para hielo y nieve, publicado en 2007. Los círculos rojos señalan las zonas de estudio incluidas de este trabajo, siendo estas la península antártica y la península ibérica.

World map showing ice, permafrost, snow and glaciers prepared for the UN Environment Programme (UNEP) report Global Outlook for Ice and Snow, published in 2007. Red circles indicate the study areas included in this work, being the Antarctic Peninsula and the Iberian Peninsula.

las zonas polares, se conoce como “la estrategia del líquen” (Quesada & Vincent, 2012). Cuando encuentran las condiciones adecuadas para crecer, estos organismos procarióticos filamentosos producen un mucílago orgánico (exopolisacáridos) que da lugar a estructuras cohesivas que ofrecen una base muy propicia para la creación de microhábitats, en los que pueden establecerse otros microorganismos con diferentes características ecológicas, constituyendo los tapetes microbianos.

Tapetes microbianos en la Antártida

Los tapetes microbianos (Fig. 2) son complejas comunidades que desarrollan una estrecha relación entre sus elementos constituyentes, que lleva a la formación de comunidades dinámicas, y en ocasiones, muy estructuradas. Una gran diversidad de microorganismos, como son las diatomeas, algas verdes, bacterias, virus, tardígrados, ciliados, nemátodos y rotíferos, entre otros, contribuyen al desarrollo de estos microecosistemas (Fig. 3).

Los tapetes microbianos dominan los ecosistemas polares terrestres no marinos de la Antártida (Vincent, 1988; Vincent & Quesada, 2011; Quesada & Vincent,

2011). Se les puede encontrar desde las zonas costeras más meridionales hasta las zonas del continente con las condiciones más extremas, como es el caso de Dufek Massif (84°S) donde constituyen una de las pocas formas de vida presentes (Hodgson et al., 2010).

En ambas zonas polares, y por ende en la Antártida, los tapetes microbianos están dominados mayoritariamente por cianobacterias del orden Oscillatoriales (Vincent et al., 2000). Este grupo se caracteriza por una morfología filamentososa, carente de ramificación o con falsa ramificación, reproducción por división binaria, y ausencia de células diferenciadas como heterocistos (lugar donde tiene lugar la fijación de N_2) y acinetos (células de resistencia). Presentan la capacidad de excretar exopolisacáridos, mucílago orgánico que contribuye a la estructuración y estabilización de los sedimentos, formando una estructura cohesiva que resulta en un tapete microbiano. La tupida malla formada por los filamentos de las cianobacterias, a veces de diámetro inferior a $1\ \mu\text{m}$, como el género *Leptolyngbya* (De los Ríos et al., 2004), junto con sus vainas extracelulares de mucopolisacáridos, a menudo se mezcla con sedimentos del entorno o precipitados minerales como la calcita, que son atrapados o precipitados por



FIGURA 2. Imagen de tapetes microbianos de cianobacterias en la península Byers, isla Livingston (islas Shetland del Sur, península antártica, Antártida).

Cyanobacterial microbial mats growing in Byers Peninsula, Livingston island (South Shetland islands, Antarctic Peninsula, Antarctica).

la propia actividad bacteriana (Camacho & Fernández-Valiente, 2005), adquiriendo distinta consistencia dependiendo del lugar donde se desarrollen. Toda esta mezcla de materiales proporciona una cohesión global al tapete que lo protege de la desintegración y de las variaciones de la humedad. Por tanto, estos ecosistemas, con cierta capacidad autorreguladora, suponen verdaderos refugios para una gran variedad de organismos (Chown et al., 2015), tanto fotótrofos como heterótrofos, ya que las condiciones extremas de estas regiones resultan así atenuadas.

La estructura laminar vertical diferenciada de los tapetes microbianos denota una estratificación en términos físico-químicos y biológicos de la comunidad, y se hace patente a menudo por la diferente coloración de las distintas capas, como consecuencia de los distintos pigmentos fotosintéticos de los organismos situados en las dichas capas (Camacho & Fernández-Valiente, 2005). Se ha descrito una estructura común fundamental para las comunidades de la península Byers (islas Shetland del Sur, península antártica, Antártida),

que consiste en dos capas que difieren en composición, morfología y color (Fig. 4). La capa superior se encuentra formada por un estrato compuesto en gran parte por vainas vacías o medio vacías de cianobacterias y frústulas de diatomeas, y se la relaciona con una función protectora de la comunidad, mientras que la capa inferior alberga la gran mayoría de la biomasa fotosintética funcional (Rochera et al., 2013).

A pesar de que estas comunidades son, en cierto modo, independientes del medio y las interacciones entre los microorganismos dominan frente a las interacciones con organismos del exterior (Atlas & Bartha, 2002), las condiciones fisicoquímicas condicionan su funcionamiento. Se ha observado que los recuentos bacterianos, la actividad y la estructura de la comunidad, están relacionados con el tipo de suelo, contenido de nitrógeno, la abundancia de agua y el tipo de cubierta vegetal (Yergeau et al., 2007; Valdespino-Castillo et al., 2018). De hecho, la existencia de agua líquida constituye el principal factor que facilita la proliferación de los seres vivos en la Antártida, y por tanto

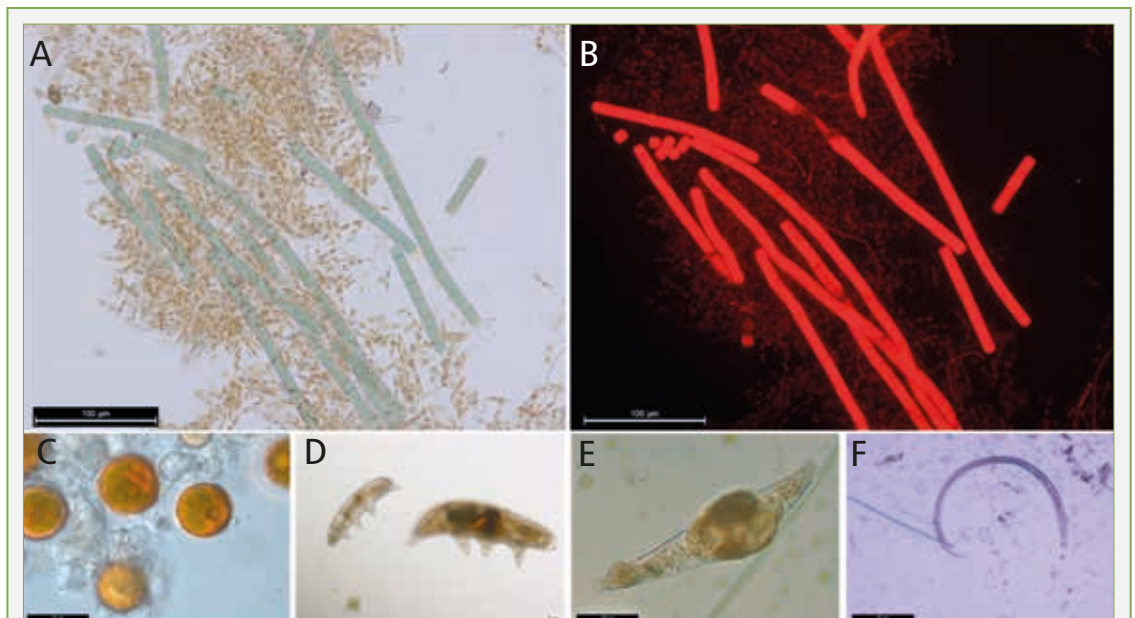


FIGURA 3. Fotografías al microscopio óptico de distintos integrantes de la comunidad de un tapete microbiano de la península antártica. **A:** Filamentos de cianobacterias (*Oscillatoria* sp.) y diatomeas. **B:** Mediante fluorescencia, los filamentos de cianobacterias fluorescen a causa de las ficobiliproteínas, y son fácilmente diferenciables del resto de productores primarios clorofílicos. **C:** *Chlamydomonas* sp. **D-F:** De izquierda a derecha, los principales consumidores de la comunidad: Tardígrados, Rotíferos y Nemátodos.

Optical microscope photographs of the different community members of a microbial mat from the Antarctic Peninsula. **A:** Cyanobacteria filaments (*Oscillatoria* sp.) and diatoms. **B:** Through fluorescence, the cyanobacteria filaments fluoresce because of the phycobiliproteins, and are easily differentiable from the other primary chlorophyll producers. **C:** *Chlamydomonas* sp. **D-F:** From left to right, the main consumers of the community: Tardigrades, Rotifers and Nematodes.

en los tapetes microbianos, donde sólo durante unas pocas semanas al año, coincidiendo con el periodo estival y el deshielo, las temperaturas permiten el funcionamiento de estos microecosistemas.

Aun así, los tapetes microbianos tienen su óptimo metabólico a temperaturas muy superiores a las que habitualmente están expuestos en los ambientes polares (Velázquez, 2011). A nivel de los productores primarios podemos apreciar las diferentes estrategias adaptativas a estas condiciones. Las cianobacterias presentan una actividad fotosintética muy reducida entre 0 y 10°C, por lo que simplemente toleran las bajas temperaturas y pueden crecer a pesar de que dichas condiciones las mantienen por debajo de su óptimo de crecimiento (Tang et al., 1997). Son organismos psicrotolerantes. La otra estrategia es convertirse en especialistas tolerantes al frío. En este sentido, las *Chlamydomonas* y otros integrantes de la comunidad algal eucarionte psicrófila presentan ciertas adaptaciones evolutivas, como un aparato fotosintético adaptado a temperaturas muy frías (Morgan et al., 1998), que les permite máximos metabólicos a temperaturas próximas al punto de congelación (Velázquez & Quesada, 2011) y crecimiento solo a temperaturas por

debajo de los 15°C. Por tanto, los rangos fisiológicos de temperatura son diferentes entre los organismos que forman la comunidad del tapete microbiano, pudiendo así optimizar los recursos y maximizar su tasa de producción.

Por lo que respecta a las relaciones tróficas dentro de estos microecosistemas, existen al menos cuatro niveles tróficos (Almela et al., 2019), compuestos por: productores primarios (cianobacterias y diatomeas), consumidores primarios (rotíferos y tardígrados), consumidores secundarios (nematodos) y descomponedores (hongos). La entrada de carbono tiene lugar de forma autóctona, es decir, a partir de la actividad fotosintética de los productores primarios fotótrofos descritos. Los nematodos jugarían un papel clave como principales consumidores de la comunidad, conectando las dos entradas de carbono descritas en el sistema, y funcionando como predadores-omnívoros (Shaw et al., 2018). Entre niveles tróficos se ha visto como existe un acoplamiento temporal fino entre los organismos de la comunidad (Almela et al., 2019), que minimiza la redundancia en el rendimiento de la función entre los niveles tróficos.

Por lo que respecta a la disponibilidad de nutrientes

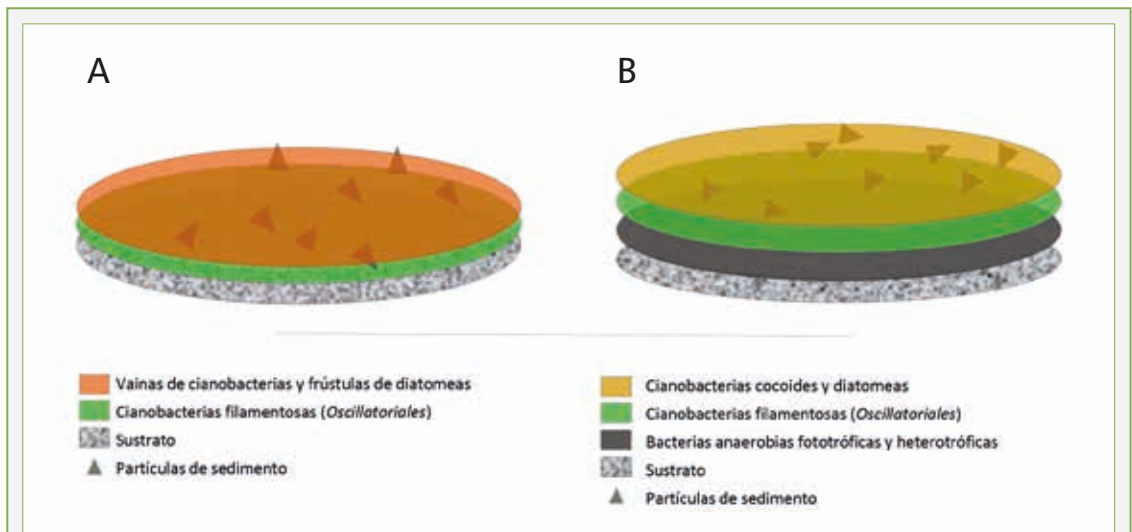


FIGURA 4. Diagrama tridimensional de la estructura de un tapete microbiano de cianobacterias de **A:** península Byers (islas Shetland del Sur, península antártica, Antártida) y **B:** delta de l'Ebre (España). En ambos casos, se aprecia la estratificación de la comunidad, patente por la diferente coloración de las distintas capas, que es consecuencia del tipo de pigmentos de los organismos situados en ellas. Estructuradas basadas en De los Ríos et al., 2004 y Wierzchos et al., 2006.

The three-dimensional structures of two cyanobacterial microbial mats from **A:** Byers Peninsula (South Shetland Islands, Antarctic Peninsula, Antarctica) and **B:** delta de l'Ebre (Spain). In both cases, the community appears stratified, and it is appreciable by the different coloration of the layers, consequence of the accumulation of the pigments produced by the organisms. Structures based on De los Ríos et al., 2004 and Wierzchos et al., 2006.

parece que son sistemas oligotróficos o ultraoligotróficos, aunque la influencia de la fauna marina, o incluso la influencia marina por medio del transporte de nutrientes por aerosoles (Camacho & Fernández-Valiente, 2005), puede aumentar su disponibilidad en zonas próximas a la costa. Por tanto, su estado trófico, entre otros factores, dependerá de su proximidad a la zona costera, al igual que ocurre en los sistemas lénticos antárticos (Villaescusa et al., 2010).

Tapetes microbianos en ambientes extremos de la península ibérica: comparativa con las comunidades de la península antártica

A pesar de que, a priori, las condiciones ambientales de la Antártida y ciertas zonas de la península ibérica no tienen nada que ver entre sí, es posible encontrar aspectos similares que vuelven a poner en valor la capacidad de los tapetes microbianos de cianobacterias por crecer en ambientes cuanto menos difíciles. Y en estos ambientes, de nuevo, es donde reside el éxito de estas comunidades microbianas, al no encontrar verdaderos competidores que limiten los recursos disponibles para su crecimiento y desarrollo.

En el delta de l'Ebre (Catalunya, España), buena parte de su biodiversidad ha debido de adaptarse a condiciones extremas de desecación y salinidad. Cuando las condiciones fisicoquímicas y de humedad son apropiadas, los tapetes microbianos se desarrollan en estos suelos, llegando a alcanzar una complejidad estructural mayor que la descrita para tapetes microbianos de latitudes extremas (Fig. 4). Mientras que los tapetes más jóvenes presentan una única capa compuesta principalmente por cianobacterias filamentosas, aquellos más maduros llegan a desarrollar una estructura de tres estratos (Martínez-Alonso et al., 2004). Estas comunidades multilaminares consisten en capas superficiales dominadas por poblaciones fototróficas oxigénicas de cianobacterias y algas eucariotas, principalmente, seguidas por una capa anaerobia dominada por bacterias púrpuras del azufre y demás bacterias anaeróbicas fototróficas y heterotróficas. La capa aerobia superficial suele componerse de organismos fotótrofos de alta movilidad, como son las cianobacterias cocoides y las diatomeas, adquiriendo así una coloración marrón. En esta capa también se han descrito poblaciones de *Lynghya aestuarii* (Martínez-Alonso et al., 2004). La capa intermedia, de color verde intenso y mayor grosor, estaría compuesta por cianobacterias filamentosas, como *Microcoleus chthonoplastes*. Esta

especie, de cianobacteria, de distribución cosmopolita, ha sido ampliamente estudiada al ser considerada clave en la formación de tapetes microbianos (Stal, 2002). Debido a su capacidad de moverse verticalmente a lo largo de los tapetes microbianos (García-Pichel et al., 1994; Sundbäck et al., 1996), también ha sido descrita en la capa superficial de tapetes microbianos de lagos hipersalinos de los Monegros (Aragón, España). Además, organismos eucariotas como rotíferos, tardígrados, amebas y ciliados, entre otros, suelen aparecer asociados, sin una posición definida, a estas comunidades microbianas.

Estos perfiles verticales propios de los tapetes microbianos, de crecimiento activo, pueden ser de varios milímetros, como en el caso de las comunidades de la Antártida, a pocos centímetros de espesor, como los que podríamos encontrar en la península ibérica. Entre capas, y a lo largo de una interfase fluida de agua, se constituye un gradiente redox vertical. El agotamiento del oxígeno debajo de la superficie del tapete microbiano coincide con el aumento del sulfuro (y con frecuencia del metano) en las capas más profundas. La formación de estos gradientes fisicoquímicos estables en tapetes del delta de l'Ebre, lleva a la estratificación marcada de la comunidad bacteriana (Fig. 4). Las bacterias anoxigénicas fototróficas, como *Chromatium*, *Thiocapsa* y *Chlorobium* (Wierzchos et al., 2006), son capaces de fijar el carbono inorgánico, como consecuencia de su metabolismo fotosintético, utilizando sulfuro como donador de electrones. Las bacterias quimiolitotróficas, como *Thiobacillus* y *Beggiatoa* (Wierzchos et al., 2006), normalmente situadas entre las capas oxigénica y anoxigénica, donde el oxígeno y el sulfuro coexisten, son capaces de fijar el carbono inorgánico independientemente de la luz, utilizando diferentes donadores de electrones, tales como hidrógeno o compuestos reducidos de azufre, y el oxígeno como aceptor de electrones. Esta coexistencia de bacterias quimioautotróficas y heterótrofas, con organismos fotoautótrofos, permite que se mantenga el sistema biológico utilizando y reciclando, una y otra vez, todos los elementos minerales necesarios para su desarrollo. Pero estos perfiles parecen ser muy dinámicos en los tapetes polares, mostrando variaciones a lo largo de un mismo día. Si a estos cambios diarios en las condiciones del medio, añadimos unas temperaturas muy por debajo de los óptimos metabólicos de la mayoría de los organismos, la actividad anaerobia de estos microecosistemas queda muy reducida o es

incluso inexistente.

La estructura desarrollada por las comunidades microbianas que forman los tapetes microbianos en la península ibérica presenta características comunes, como en los casos de Santa Pola (Alacant), Cabo de Gata (Almería) y Aiguamolls de l'Empordà (Girona) (Mir et al., 1991). Así pues, y a diferencia de los que podemos encontrar en la Antártida, los tapetes microbianos descritos en la península ibérica son comunidades de mayor complejidad estructural y metabólica, convirtiéndose en sistemas altamente productivos. En ambos casos, las cianobacterias son los principales productores primarios de estos ecosistemas. Adquieren un papel clave, no solo generando oxígeno que difunde en el tapete microbiano, sino también sintetizando compuestos de carbono orgánico que queda disponible para el resto de la comunidad microbiana (Paerl et al., 2000).

Así pues, la presencia de actividades metabólicas bacterianas anaerobias marca la diferencia entre ambas comunidades. En el caso de los tapetes microbianos de la Antártida, la diversidad de organismos y metabolismos se reduce en abundancia y relevancia, y el reciclaje tiene lugar de una manera incompleta. Esto conduce a la acumulación de grandes cantidades de materia orgánica sin degradar (Fernández-Valiente et al., 2007), y estas comunidades se convierten en verdaderos almacenes de carbono para el ecosistema. Se ha comprobado que hasta el 90% del carbono orgánico acumulado en los tapetes microbianos no forma parte de ninguno de los niveles tróficos estudiados (Almela et al., 2019). Esta biomasa acumulada, en su mayoría EPS producidos por las cianobacterias, representa varias temporadas de crecimiento (Vincent & Howard-Williams, 1986) y se considera una adaptación ecológica de la comunidad para superar las condiciones fluctuantes a través del tiempo (Moyer et al., 1994), proporcionando a la comunidad protección contra las bajas temperaturas y la desecación (De los Ríos et al., 2014).

Tanto las comunidades que conforman los tapetes microbianos de la Antártida como las que podemos encontrar en la península ibérica, están en equilibrio. Se considera que los tapetes microbianos de las zonas polares son estables gracias a la ausencia de depredadores efectivos, que puedan acabar con la escasa aportación de carbono y energía debida a la actividad fotosintética de las cianobacterias (Velázquez & Quesada, 2010). Esto mismo ha sido reportado para otros

tapetes microbianos, al considerarse que la integridad estructural y funcional de estos sistemas se mantiene por la baja bioturbación y depredación de la meiofauna (Fenchel, 1998). Pequeñas variaciones en las condiciones ambientales o en las abundancias de su comunidad, podrían tener importantes repercusiones, incluso a nivel del ecosistema.

Se ha comprobado cómo una inusual abundancia de hongos, por efecto del aumento de las temperaturas en ciertas partes de la Antártida, puede agotar las fuentes de nitrógeno, interrumpir la circulación de sustancias dentro de los tapetes microbianos, e incluso disminuir las capacidades fotosintéticas del sistema, rompiendo así el equilibrio de estas comunidades (Velázquez et al., 2016). A nivel de productores primarios, también se ha podido comprobar el efecto de estos cambios en la temperatura ambiental. En muestras de tapetes obtenidas de la Antártida y del Ártico, y sometidas a un incremento de temperatura según lo predicho por los modelos climáticos, las cianobacterias comienzan a producir toxinas, en particular microcistinas, que pueden tener una gran influencia en el resto de los organismos, incluso con efectos letales para la comunidad (Kleinteich et al., 2012).

El estudio y entendimiento de las comunidades que conforman los tapetes microbianos de cianobacterias, resulta de gran utilidad a la hora de comprobar los efectos que los cambios en las condiciones ambientales tienen sobre el ecosistema. Profundizar en el conocimiento del funcionamiento y evolución de estas comunidades, así como en su capacidad de adaptarse a los cambios, es clave en un entorno de cambio climático donde todavía desconocemos las consecuencias a nivel biológico que tendrán sobre nuestro ecosistema.

Bibliografía

- Almela, P., Velázquez, D., Rico, E., Justel, A. & Quesada, A. 2019.** Carbon pathways through the food web of a microbial mat from Byers Peninsula, Antarctica. *Frontiers in Microbiology*, 10, 628.
- Atlas, R. M., & Bartha, R. 2002.** Ecología microbiana y microbiología ambiental. Pearson-Addison Wesley. 4 ed. Madrid (España).
- Camacho, A., & Fernández-Valiente, E. 2005.** Un mundo dominado por los microorganismos. *Ecología microbiana de los lagos antárticos*. *Revista Ecosistemas*, 14(2): 66-78.
- Cavicchioli, R. 2006.** Cold-adapted Archaea. *Nature Reviews Microbiology* 4: 331-343.
- Chown, S. L., Clarke, A., Fraser, C. I., Cary, S. C., Moon, K. L. & McGeoch, M. A. 2015.** The changing form of Antarctic biodiversity. *Nature*, 522 (7557): 431-438.
- De los Ríos, A., Ascaso, C., Wierzbos, J., Fernández-Valiente, E. & Quesada, A. 2004.** Microstructural characterization

- of cyanobacterial mats from the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Applied Environmental Microbiology*, 70(1): 569-580.
- De los Ríos, A., Cary, C. & Cowan, D. 2014.** The spatial structures of hypolithic communities in the Dry Valleys of East Antarctica. *Polar Biology*, 37(12): 1823-1833.
- Dismukes, G. C., Klimov, V. V., Baranov, S. V., Kozlov, Y. N., DasGupta, J., & Tyrtyshkin, A. 2001.** The origin of atmospheric oxygen on Earth: the innovation of oxygenic photosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(5): 2170-2175.
- Fenchel, T. 1998.** Formation of laminated cyanobacterial mats in the absence of benthic fauna. *Aquatic Microbial Ecology*, 14(3): 235-240.
- Fernández-Valiente, E., Camacho, A., Rochera, C., Rico, E., Vincent, W. F. & Quesada, A. 2007.** Community structure and physiological characterization of microbial mats in Byers Peninsula, Livingston Island (South Shetland Islands, Antarctica). *FEMS Microbiology Ecology*, 59(2): 377-385.
- García-Pichel, F., Mechling, M. & Castenholz, R. W. 1994.** Diel migrations of microorganisms within a benthic, hypersaline mat community. *Applied Environmental Microbiology*, 60(5): 1500-1511.
- Hodgson, D. A., Convey, P., Verleyen, E., Vyverman, W., McInnes, S. J., Sands, C. J. & Tavernier, I. 2010.** The limnology and biology of the Dufek Massif, Transantarctic Mountains 82 South. *Polar Science*, 4(2): 197-214.
- Kleinteich, J., Wood, S. A., Küpper, F. C., Camacho, A., Quesada, A., Frickey, T. & Dietrich, D. R. 2012.** Temperature-related changes in polar cyanobacterial mat diversity and toxin production. *Nature Climate Change*, 2(5): 356-360.
- López-Bueno A., Tamames J., Velázquez D., Moya A., Quesada A. & Alcamí A 2009.** High Diversity of the viral community from an Antarctic Lake. *Science*, 326: 858-861.
- Margesin, R. & Haggblom, M. M. 2007.** Thematic issue: Microorganisms in cold environments. *FEMS Microbiology Ecology*, 59: 215-216.
- Martínez-Alonso, M., Mir, J., Caumette, P., Gaju, N., Guerrero, R. & Esteve, I. 2004.** Distribution of phototrophic populations and primary production in a microbial mat from the Ebre Delta, Spain. *International Microbiology*, 7(1): 19-25.
- Morgan, R. M., Ivanov, A. G., Priscu, J. C., Maxwell, D. P. & Huner, N. P. 1998.** Structure and composition of the photochemical apparatus of the Antarctic green alga, *Chlamydomonas subcaudata*. *Photosynthesis Research*, 56(3): 303-314.
- Moyer, C. L., Dobbs, F. C. & Karl, D. M. 1994.** Estimation of diversity and community structure through restriction fragment length polymorphism distribution analysis of bacterial 16S rRNA genes from a microbial mat at an active, hydrothermal vent system, Loihi Seamount, Hawaii. *Applied Environmental Microbiology*, 60(3): 871-879.
- Paerl, H. W., Pinckney, J. L. & Steppe, T. F. 2000.** Cyanobacterial-bacterial mat consortia: examining the functional unit of microbial survival and growth in extreme environments. *Environmental Microbiology*, 2(1): 11-26.
- Pandey, K. D., Shukla, S. P., Shukla, P. N., Giri, D. D., Singh, J. S., Singh, P. & Kashyap, A. K. 2004.** Cyanobacteria in Antarctica: ecology, physiology and cold adaptation. *Cellular and Molecular Biology*, 50(5): 575-584.
- Peters, M. K., Hemp, A., Appelhans, T., Behler, C., Classen, A., Detsch, F. & Haas, M. 2016.** Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. *Nature Communications*, 7: 13736.
- Quesada, A. & Vincent, W. F. 2011.** Cyanobacteria in the cryosphere: Snow, ice and extreme cold. En: Whitton, B.A. (ed.). *Ecology of cyanobacteria II*, Springer, Dordrecht. Holanda.
- Rochera, C., Villaescusa, J. A., Velázquez, D., Fernández-Valiente, E., Quesada, A. & Camacho, A. 2013.** Vertical structure of bi-layered microbial mats from Byers Peninsula, Maritime Antarctica. *Antarctic Science*, 25(2): 270-276.
- Rosenzweig, M. L. 1995.** Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Cambridge.
- Schopf, J. 2000.** The fossil record: Tracing the roots of the cyanobacterial lineage. En: Whitton, B., Potts, M. (eds.). *The ecology of cyanobacteria*. pp 13-35. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht, Holanda.
- Shaw E. A., Adams B. J., Barrett J. E., Lyons W. B., Virginia R. A. & Wall D. H. 2018.** Stable C and N isotope ratios reveal soil food web structure and identify the nematode *Eudorylaimus antarcticus* as an omnivore-predator in Taylor valley, Antarctica. *Polar Biology*. 41: 1013-1018.
- Stal L. 2002.** Cyanobacterial mats and stromatolites. In: Whitton BA, Potts M (eds). *The Ecology of Cyanobacteria*. Kluwer: Dordrecht, 61-120.
- Sundbäck, K., Nilsson, C., Odmark, S. & Wulff, A. 1996.** Does ambient UV-B radiation influence marine diatom-dominated microbial mats? A case study. *Aquatic Microbial Ecology*, 11(2): 151-159.
- Tang, E. P. Y., Tremblay, R. & 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.
- Taton, A., Grubisic, S., Brambilla, E., De Wit, R. & Wilmotte, A. 2003.** Cyanobacterial diversity in natural and artificial microbial mats of lake Fryxell (McMurdo Dry Valleys, Antarctica): A morphological and molecular approach. *Applied and Environmental Microbiology*, 69: 5157-5169.
- Valdespino-Castillo, P. M., Cerqueda-García, D., Espinosa, A. C., Batista, S., Merino-Ibarra, M., Taş, N. & Falcón, L. I. 2018.** Microbial distribution and turnover in Antarctic microbial mats highlight the relevance of heterotrophic bacteria in low-nutrient environments. *FEMS Microbiology Ecology*, 94(9).
- Velázquez, D. & Quesada, A. 2011.** Las cianobacterias en ambientes polares. *Revista Ecosistemas*, 20(1): 14-22.
- Velázquez, D. 2011.** Comunidades microbianas bénticas de zonas polares: estructura, funcionamiento y ecología = Benthic freshwater communities from polar regions: structure, function and ecology. Tesis doctoral. Repositorio Universidad Autónoma de Madrid.
- Velázquez, D., López-Bueno, A., De Cárcer, D. A., De los Ríos, A., Alcamí, A. & Quesada, A. 2016.** Ecosystem function decays by fungal outbreaks in Antarctic microbial mats. *Scientific Reports*, 6, 22954.
- Villaescusa, J. A., Casamayor, E. O., Rochera, C., Velázquez, D., Chicote, Á., Quesada, A. & Camacho, A. 2010.** A close link between bacterial community composition and environmental heterogeneity in maritime Antarctic lakes. *International Microbiology*, 13, 67-77.
- Vincent, W. F. & Howard-Williams, C. 1986.** Antarctic stream

ecosystems: physiological ecology of a blue-green algal epilithon. *Freshwater Biology*, 16(2): 219-233.

Vincent, W.F. 1988. Microbial ecosystems of Antarctica: studies in polar research. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Vincent, W.F. 2000. Cyanobacterial dominance in the Polar Regions. En: Whitton, B.A., Potts, M. (eds.). *The ecology of cyanobacteria*, 321-340. Kluwer Academic Press. Dordrecht, Holanda.

Wierchos, J., Berlanga Herranz, M., Ascaso Ciria, M. D. C. & Guerrero, R. 2006. Micromorphological characterization and lithification of microbial mats from the Ebre Delta (Spain). *International Microbiology*, 9(4): 289-296.

Yergeau, E., Bokhorst, S., Huiskes, A. H., Boschker, H. T., Aerts, R. & Kowalchuk, G. A. 2007. Size and structure of bacterial, fungal

and nematode communities along an Antarctic environmental gradient. *FEMS Microbiology Ecology*, 59(2): 436-451.

Agradecimientos. Los autores agradecen a la Agencia Estatal de Investigación (AEI), al Fondo Europeo de Desarrollo Regional (FEDER) y al Ministerio de Economía y Competitividad (MINECO), por financiar los proyectos MICROAIRPOLAR (CTM2016-79741-R) y CLIMARTIC (PCIN-2016-001). PA recibió el apoyo de un contrato FPI (BES-2017-080558) del MINECO.

Rebut el 30.05.19. Acceptat el 18.09.19.