

Interacciones bióticas en lagos Antárticos. Investigaciones derivadas del proyecto LIMNOPOLAR en la Península Byers (Antártida marítima)

C. Rochera ¹, J.A. Villaescusa ¹, M.E. Díazmacip ¹, J.A. Gil-Delgado ¹, M. Toro ², E. Rico ³, D. Velázquez ⁴, A. Quesada ⁴, A. Camacho ¹

(1) Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Departamento de Microbiología y Ecología, Universitat de València, E-46100 Burjassot, España

(2) Centro de Estudios Hidrográficos (CEDEX). Paseo Bajo Virgen Puerto, 3. E-28005 Madrid, España

(3) Departamento Ecología de la Universidad Autónoma de Madrid. Carretera Colmenar Viejo, KM 15,500, 28049 Madrid, España

(4) Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Madrid. Carretera Colmenar Viejo, KM 15,500, 28049 Madrid, España.

➤ Recibido el 19 de noviembre de 2010, aceptado el 23 de diciembre de 2010.

Rochera, C., Villaescusa, J.A., Díazmacip, M.E., Gil-Delgado, J.A., Toro, M., Rico, E., Velázquez, D., Quesada, A., Camacho, A. (2011). Interacciones bióticas en lagos Antárticos. Investigaciones derivadas del proyecto LIMNOPOLAR en la Península Byers (Antártida marítima). *Ecosistemas* 20(1):23-32.

La estructura trófica de las comunidades planctónicas de los lagos antárticos se caracteriza por su sencillez, estando funcionalmente dominada por microorganismos. En estas cadenas tróficas el zooplancton, cuando está presente, ocupa generalmente la posición de consumidores superiores. Estos sistemas constituyen un marco muy adecuado en el que evaluar ciertos aspectos de la ecología trófica y funcional. Nuestro propósito ha sido valorar la aplicabilidad de una serie de teorías ecológicas, relativas a las relaciones tróficas, al flujo de energía y a la relativa importancia de los factores tanto abióticos como bióticos como elementos que expliquen el funcionamiento de estos ecosistemas en zonas polares sometidas a un fuerte control físico. Estudios experimentales llevados a cabo en lagos de la Península Byers (Isla Livingston) por nuestro grupo de investigación han puesto de manifiesto como determinadas interacciones bióticas, como la depredación, podrían ejercer este efecto estructurador, a pesar del fuerte control físico que supuestamente aleja a estas comunidades del equilibrio. De nuestros resultados se deriva la existencia de cascadas tróficas en el plancton con potencialidad de extenderse en el bucle microbiano. Especialmente relevantes resultan aquellas interacciones derivadas de la actividad del zooplancton. En particular, la presencia de éstos parece inducir un incremento en las densidades de las poblaciones del picoplancton vía disminución de los organismos bacterívoros. De nuestras investigaciones se deriva también la capacidad de este zooplancton para acelerar el reciclado de nutrientes, la cual debe contribuir en parte a sostener la productividad del sistema. Estas observaciones han permitido bosquejar un modelo conceptual del funcionamiento de la red trófica pelágica. El aumento progresivo de las temperaturas en áreas polares podría acrecentar las entradas de energía y activar el ciclo de nutrientes, siendo una de las posibles consecuencias, la intensificación de este tipo de interacciones biológicas.

Palabras clave: plancton, Península Byers, redes tróficas, copépodos

Rochera, C., Villaescusa, J.A., Díazmacip, M.E., Gil-Delgado, J.A., Toro, M., Rico, E., Velázquez, D., Quesada, A., Camacho, A. (2011). Biotic interactions in Antarctic lakes. Research coming from the LIMNOPOLAR project in the Peninsula Byers. *Ecosistemas* 20(1):23-32.

The plankton communities of Antarctic lakes show a simple trophic structure. These communities are functionality dominated by microorganisms. When zooplankters are present, they constitute usually the top predators. It is for this reason that these ecosystems results appropriate to undertake studies related with the trophic and functional ecology. Our purpose has been to validate some ecological concepts concerning trophic interactions, energy flows, and the relative role of abiotic and biotic factors as structural forces in polar ecosystems, which are submitted to a strong physical control. The experimental studies that we have performed in Byers Peninsula (Livingston Is.) put forward that some biotic interactions such predation might account for this structural role. In this sense, it can be deduced from our findings the occurrence of trophic cascades in the plankton that extends to the microbial loop. Particularly, are significant those interactions derived from the zooplankton activity. Thus, the occurrence of zooplankters induce a general increase of picoplankton abundances because the control of bacterivory. Our studies demonstrate also the capacity of this zooplankton for nutrients recycling, which is supposed to sustain in part the productivity of the system. These observations allows to outline a conceptual model for the pelagic food web functioning. The progressive increase of temperatures in polar regions might promote the energy inputs and also activate the nutrients turnover. A direct consequence of this warming could be the increasing role of the biotic interactions referred here.

Key words: plankton, Byers Peninsula, food webs, copepods

Introducción

Los ecosistemas situados en altas latitudes son considerados sistemas altamente sensibles al cambio climático (Vincent et al., 1998). Esta vulnerabilidad y la relativa simplicidad que presentan sus cadenas tróficas, básicamente microbianas, permite considerarlos buenos candidatos para desarrollar estudios de respuesta a la variación ambiental (Wynn-Williams, 1996). El presente artículo es una síntesis de parte de la investigación llevada a cabo en el contexto de los proyectos Limnopolar I y Limnopolar II, proyectos de investigación financiados en su momento en el marco del Plan Nacional de I+D+I español y cuyo objetivo principal ha sido estudiar y modelizar la respuesta de los ecosistemas acuáticos antárticos no marinos ante el cambio climático. La zona en la que se han venido desarrollando principalmente estos estudios ha sido la Península Byers (Figs. 1 y 2; latitud 62°40'00" S, longitud 61°00'00" W), una Zona Antártica de Especial Protección (ASPANº 126) situada al oeste de la Isla Livingston (Islas Shetland del Sur, Antártida). Se trata de un área con un alto valor ecológico, entre otras razones por la notable densidad de sistemas limnéticos que alberga (Toro et al., 2007).

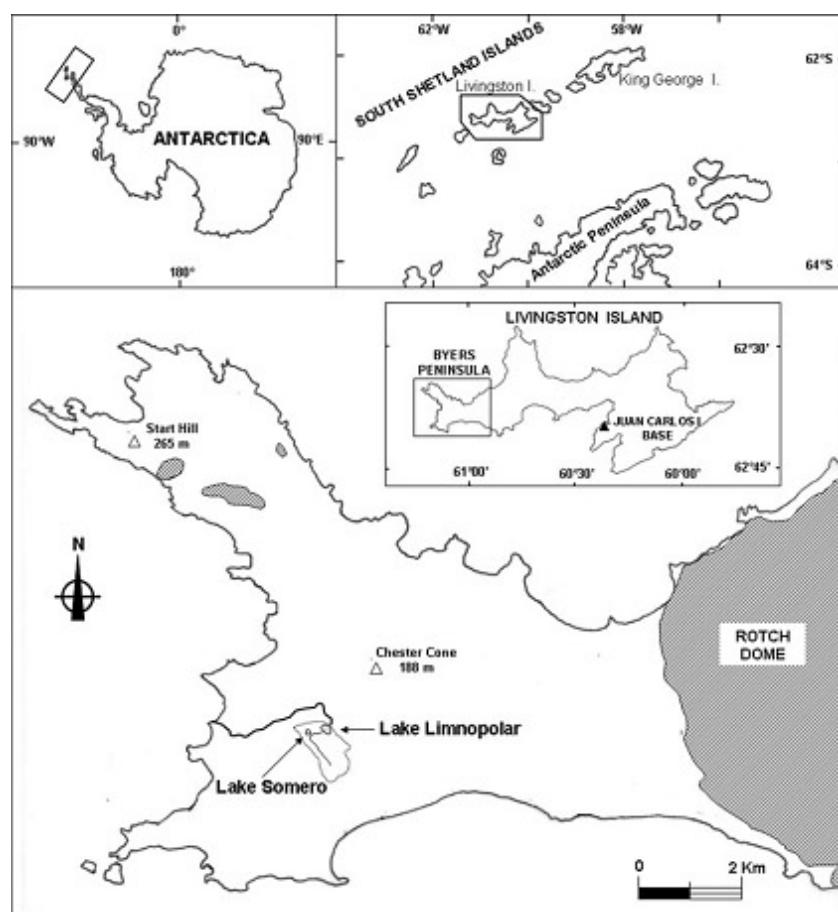


Figura 1. Localización de La Península Byers. Los lagos Somero y, principalmente, el Lago Limnopolar han sido los sistemas en los que mayor actividad experimental se ha realizado en lo referente al estudio del funcionamiento de las cadenas tróficas.

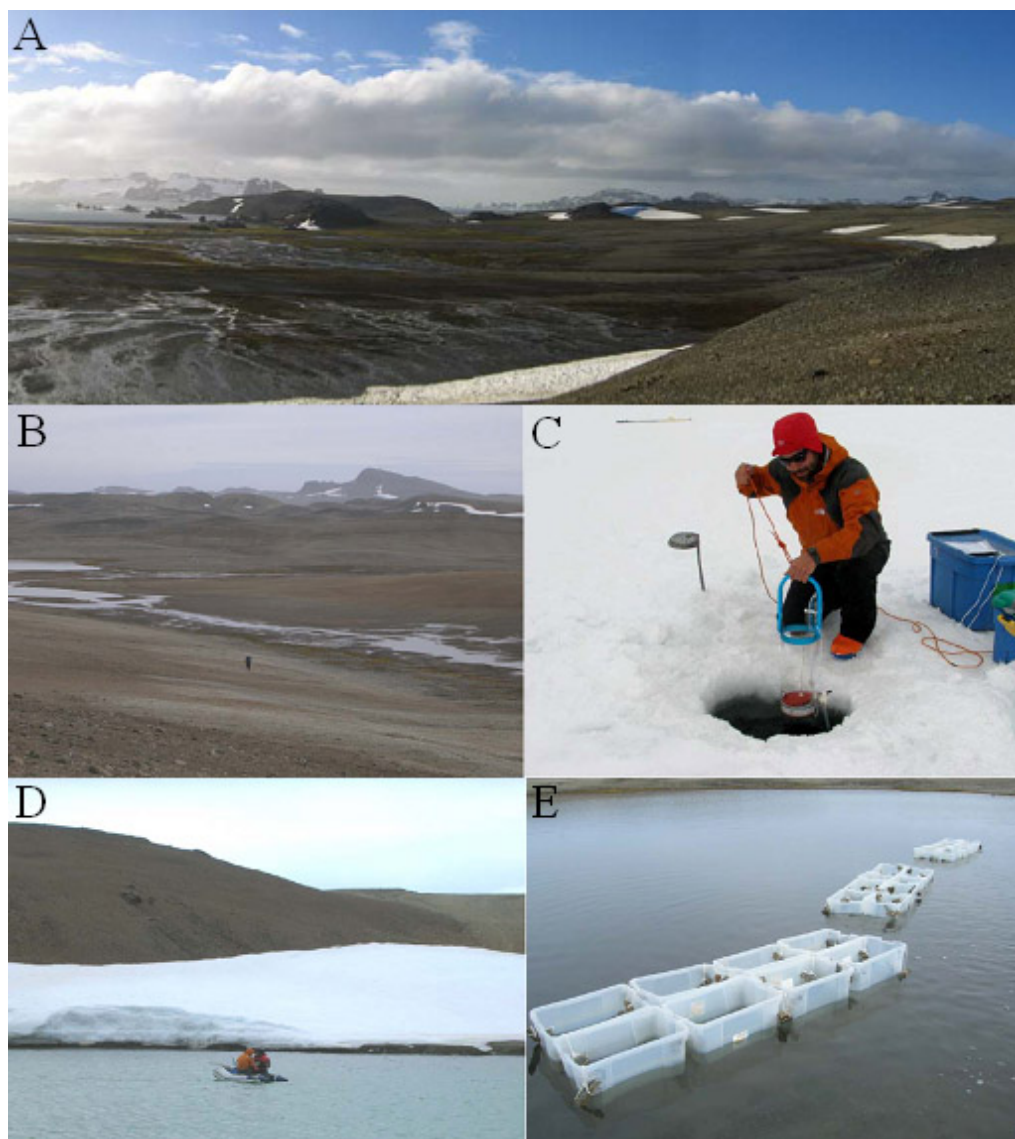


Figura 2. Imágenes de la Península Byers: lugar en el que se ha venido desarrollando la actividad científica del proyecto Limnopolar desde el año 2001. Paisaje de Byers en periodos posteriores al deshielo (**A** y **B**). Muestreo de los lagos con o sin cobertura de hielo (**C** y **D**). Instalación de mesocosmos para la realización de experimentos manipulativos con el fin de estudiar el funcionamiento de las cadenas tróficas en los lagos (**E**).

Buena parte de la Península Byers presenta una topografía suavizada debido a efectos erosivos y a su origen geológico (López-Martínez et al., 1996). El agua acumulada en sus depresiones ha permitido la formación de numerosos sistemas dulceacuícolas, muchos de los cuales muestran un complejo sistema de drenaje y límites de cuencas todavía no bien definidos. La concentración de sales en estos lagos ejemplifica bien su carácter oligotrófico, mostrando los lagos situados en el altiplano central conductividades generalmente entre 30 y 100 $\mu\text{S}/\text{cm}$ (Toro et al., 2007). Tan sólo superan levemente estos valores algunas lagunas costeras ($<200 \mu\text{S}/\text{cm}$), lo que por su parte evidencia la no invasión reciente de las mismas por aguas marinas. Por otro lado, las concentraciones de clorofila habitualmente en estos lagos están por debajo de $1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (Toro et al., 2007, Rochera et al., 2010, Villaescusa et al., 2010).

Un buen ejemplo de estos sistemas es el Lago Limnopolar, lugar en el que se han desarrollado buena parte de los estudios referentes al funcionamiento de la red trófica pelágica. Se trata de un lago con un patrón de mezcla que cabría catalogar como monomixis fría, esto es, se produce una única recirculación del agua durante el verano y el resto del año permanece estratificado térmicamente. Esta estabilidad de la columna de agua es posible, en todo caso, gracias a la presencia de la cubierta de hielo (Rochera et al., 2010) como se muestra en la **Figura 3**. Esta cubierta de hielo tiene un efecto muy notable en el lago: elimina la turbulencia, reduce notablemente la disponibilidad de luz y regula el balance energético del lago. Nuestros resultados muestran que, simplemente a lo largo del verano polar, se producen las principales variaciones en cuanto a la sucesión ecológica de los organismos dominantes en respuesta a los factores físicos (Rochera et al., 2010).

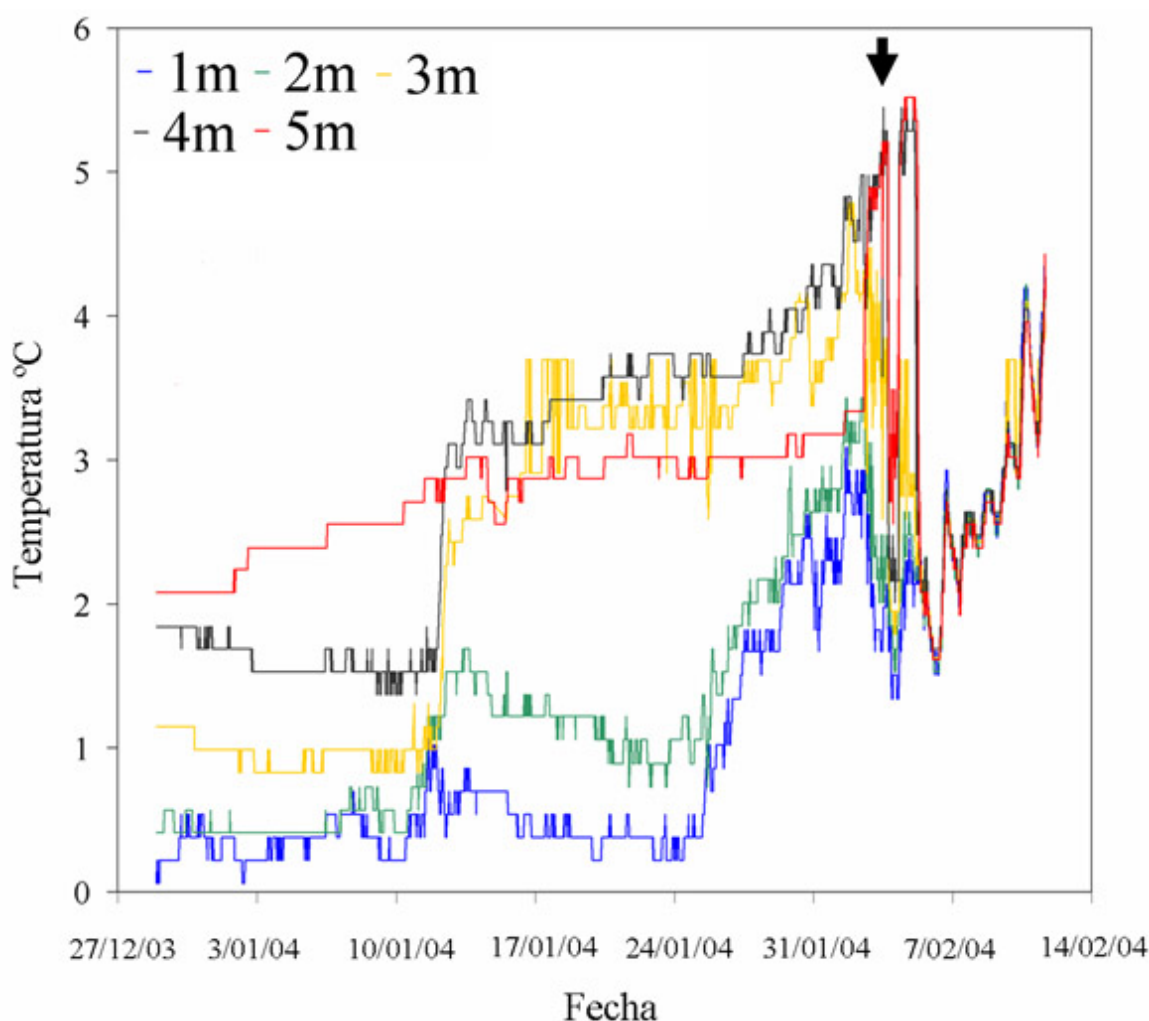


Figura 3. Variaciones en la estructura térmica de la columna de agua del Lago Limnopolar como consecuencia de la pérdida de la cubierta de hielo durante la campaña 2003/04. Las distintas líneas indican la evolución de la temperatura a diferentes profundidades del lago. La flecha indica el momento aproximado en el que se produce el deshielo.

Contexto climático de la Antártida marítima. Implicaciones ecológicas

El archipiélago de las South Shetland, en las que se encuentra la Península Byers (Isla Livingston), forma parte de la denominada Antártida marítima, la cual engloba además a las Islas Sandwich del Sur, las Orcadas del Sur y la parte oeste de la Península Antártica. Esta región presenta unas condiciones climáticas menos extremas si se comparan con la denominada Antártida continental (Vincent, 1988). La Península Byers en particular se caracteriza por presentar además altos niveles de precipitación en comparación a otras zonas del continente, las cuales se concentran principalmente en la época estival, con tasas estimadas de 700-1000 mm•año⁻¹ (Bañón, 2001). En general, las temperaturas estivales oscilan en torno a 0-3 °C, mientras que las invernales muestran en promedio valores de -10 °C, con mínimas ocasionales algo inferiores a -20 °C. Este régimen térmico permite que se produzca un importante deshielo durante el verano austral. Otra consecuencia derivada de esta mayor laxitud climática es la mayor presencia de poblaciones de invertebrados (copépodos, anostráceos y/o rotíferos) en los sistemas acuáticos de esta zona, lo que contrasta con lo observado en otros lagos antárticos situados en latitudes superiores (Camacho, 2006). En Byers particularmente son dominantes dos especies de crustáceos, el copépodo calanoide *Boeckella poppei* (Fig. 4) y el anostráceo *Branchinecta gainii*, siendo ambos los consumidores superiores de las cadenas tróficas en los lagos.

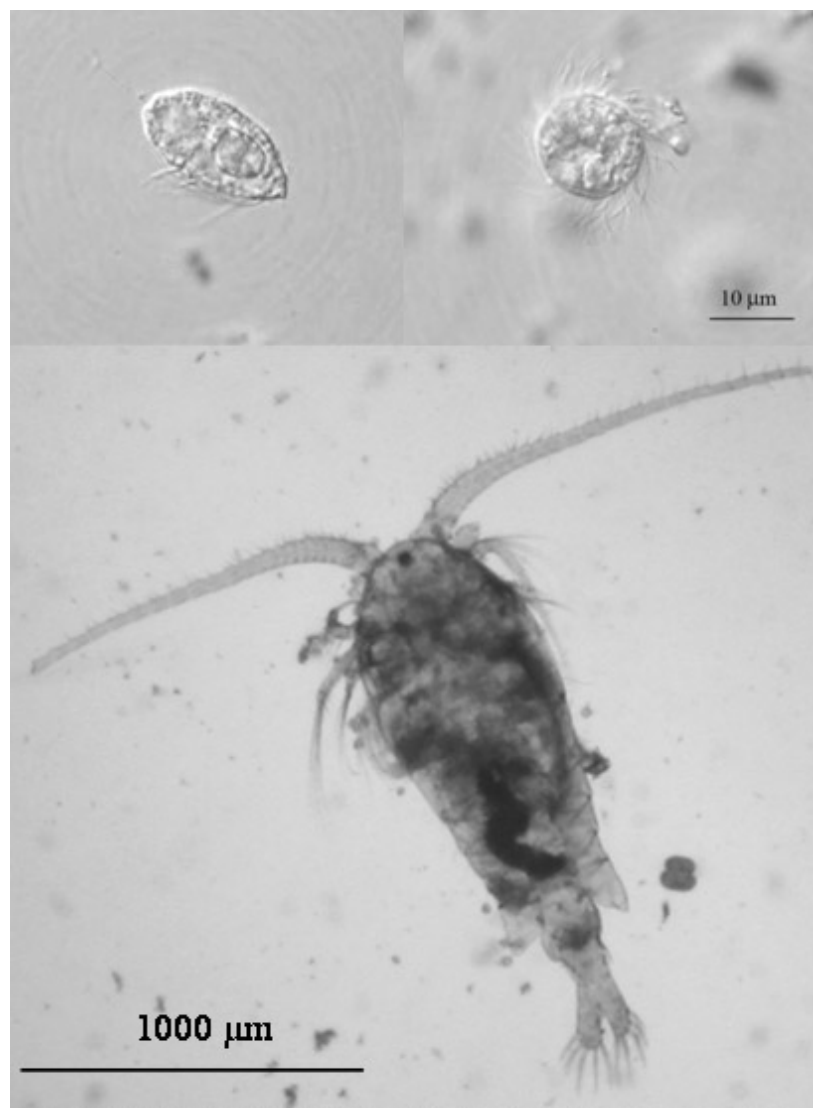


Figura 4. Imágenes de algunos de los componentes más importantes de la cadena trófica planctónica del Lago Limnopolar. A) Microfotografía de dos de los ciliados euplanktónicos dominantes en el lago. B) *Boeckella popeii*, copépodo dominante en el lago. Nuestros estudios demuestran la existencia de una relación trófica estrecha entre ambos componentes del plancton.

A diferencia de la mayor uniformidad de respuesta observada en la zona del Ártico, en la Antártida las variaciones ambientales y biológicas derivadas del cambio climático global difieren entre distintas zonas del continente. La Antártida marítima, en la cual se engloba la Península Byers, esta situada en una zona del planeta en la cual, durante las últimas décadas, más incremento han sufrido las temperaturas (Sun y Hansen, 2003, Steig et al., 2009). Este suceso ha provocado un retroceso durante los últimos años de la cubierta de hielo en distintos lugares de la región (Quayle et al., 2002, Sancho y Pintado, 2004, Frenot et al., 2005), generando tanto cambios físicos como ecológicos coligados a este deshielo (Quayle et al., 2002). En particular en Península Byers, sabemos que un cambio en la duración de los periodos de deshielo puede llevar asociados cambios en los patrones de producción del lago y, previsiblemente, en las interacciones biológicas que se produzcan en este (Rochera et al., 2010).

Importancia del “bucle microbiano” como vía de recuperación energética

En los lagos antárticos, la presencia de una cubierta de hielo limita de modo significativo el crecimiento algal debido a la menor penetración de la luz incidente, situación que se ve acentuada por la presencia de un espeso manto de nieve en zonas con altas tasas de precipitación, como es el caso de la Península Byers (Rochera et al., 2010). El carácter oligotrófico de buena parte de estos lagos implica además un tránsito limitado de energía y nutrientes a través de la materia viva, circunstancia en la cual la participación relativa del denominado “bucle microbiano” en los ciclos de nutrientes se hace más relevante (Azam et al., 1983).

En relación a las poblaciones bacterianas, su diversidad en el Lago Limnopolar es relativamente alta en relación a lo que se podría esperar para un sistema de estas características. Con todo, los análisis moleculares han revelado la existencia de tres grupos dominantes (Villaescusa et al., 2010). Algunas de las secuencias encontradas corresponden al grupo de α -Proteobacterias, más concretamente al género *Sphingomonas* sp. Otro grupo de secuencias también predominante pertenecen a bacterias no cultivadas pertenecientes al grupo de Cytophaga-Flavobacterium, asociadas estrechamente al género *Flavobacterium* sp. El tercer clado, aislado del resto, pertenece al grupo de Cytophaga-Flavobacterium, cuyas secuencias presentan gran similitud con clones del género *Flectobacillus* sp. Este último género, al igual que *Flavobacterium* sp., ha sido habitualmente aislado de ambientes acuáticos fríos, tanto árticos como antárticos.

Las bajas concentraciones de biomasa algal observadas de forma regular en el plancton de estos lagos, sumado a las relativamente altas densidades bacterianas ($0,6-2,22 \times 10^6$; Toro et al 2007), hace suponer que en determinados momentos las tasas de respiración podrían exceder la producción primaria del sistema, situación solo sostenible con la presencia de una fuente de carbono orgánica externa. La mayor parte de estos lagos son poco profundos (<5 m), lo que permite que se desarrollen importantes poblaciones de macrófitos (*Drepanocladus longifolius*). Parte del carbono necesario para sustentar la cadena trófica planctónica podría derivar de la actividad fotosintética de estas comunidades bentónicas. Además, algunas de las cuencas de estos lagos se encuentra parcialmente cubiertas por tapetes microbianos (Camacho y Fernández-Valiente, 2005, Fernández-Valiente et al., 2007), y los musgos terrestres son también abundantes.

Durante la época de deshielo, cuando aumenta notablemente el drenaje sobre los lagos, estas comunidades pueden representar también una fuente adicional de carbono orgánico, e incluso de nitrógeno orgánico debido a la fijación de nitrógeno atmosférico que se produce en estas comunidades (Fernández-Valiente et al., 2007). En definitiva, son estos aportes alóctonos, junto con los bénticos, los que en buena parte podrían regular el balance entre los procesos heterótrofos y autótrofos que se producen en el lago.

Un mecanismo biótico capaz de explicar en parte la abundancia y/o actividad del bacterioplancton son las tasas de infección vírica. Este mecanismo se estima que puede conllevar pérdidas de entre un 10 y 50 % de la biomasa bacteriana (Fuhrman, 1999). En el caso de los lagos de la Península Byers las densidades de virioplancton varían en paralelo al nivel trófico del lago (Villaescusa et al., 2010). Existen diferentes estudios que muestran la capacidad que tiene el virioplancton de regular en parte las variaciones espacio-temporales de las poblaciones planctónicas (Wommack y Colwell, 2000, Brussaard, 2004). Análisis metagenómicos llevado a cabo en el Lago Limnopolar ponen de manifiesto además una diversidad viral extremadamente elevada, así como la existencia de ciertos patrones de sucesión en sus poblaciones (López-Bueno et al., 2009), lo que sugiere también la idea de una cierta capacidad auto-organizativa del sistema.

Capacidad de autorregulación y relaciones tróficas en lagos de la Península Byers

Lo esperable en sistemas con un alto estrés ambiental es que se produzca tanto un descenso en el tamaño de los organismos como una menor longitud en las cadenas tróficas, así como una preponderancia de estrategias de crecimiento oportunistas. La supuesta falta de equilibrio de estos hábitats implica también que no existan fuerzas opuestas actuando sobre el sistema que se contrarresten y lo estabilicen. La teoría predice que las dinámicas poblacionales sean fundamentalmente erráticas bajo estas circunstancias, estando esencialmente sometidas a efectos estocásticos (Krebs, 2001).

Nuestros estudios sugieren, en cambio, que un cierto nivel de acoplamiento biológico podría existir en estos lagos a pesar del control físico al que están sometidos. Con un mayor protagonismo del bucle microbiano los efectos derivados de las cascadas tróficas deben darse no sólo en la clásica vía trófica que tiene a los autótrofos como nivel basal, sino también a través de los componentes de las poblaciones microbianas. Estudios basados en la combinación factorial de la disponibilidad de nutrientes y la abundancia de zooplancton, han revelado en nuestro caso que ciertas interacciones bióticas podrían ser potencialmente capaces de estructurar la comunidad microbiana. En particular se ha puesto de manifiesto la potencial existencia de un efecto cascada sobre la cadena trófica microbiana. Los resultados apuntan a que éste se produce principalmente a través de la depredación de *Boeckella poppei* sobre la fracción nanoplanctónica. De este modo la producción tanto del picoplancton heterotrófico como del autotrófico se ve favorecida como resultado de una reducción de la bacterivoría como consecuencia de un descenso simultáneo de las poblaciones de protozoos. Estas relaciones de dependencia recalcan la importancia funcional ya antes comentada del bucle microbiano.

El efecto que la depredación tiene sobre una determinada población es función tanto de la intensidad con que esta se produzca como del espectro de tamaños de presa vinculados al fenómeno. Parte de nuestra experimentación se ha basado en la evaluación de las tasas de depredación y de fagotrofía por parte de los copépodos y los protistas respectivamente sobre distintos tamaños de presa. En el caso de los copépodos (*Boeckella poppei*), hemos observado un carácter tamaño-dependiente de la depredación, siendo diferencial su impacto en función del estadio de desarrollo (=tamaño) de los copépodos. Así, el espectro de tamaños obtenido para los individuos adultos de *Boeckella poppei* demostraría, como indican también los experimentos de manipulación llevados a cabo, que en particular los ciliados nanoplanctónicos son un

componente importante en la dieta de *B. poppei* (**Fig. 5**). La conexión trófica entre ambos grupos esta de hecho bien documentada (Sommer y Sommer, 2006, Sommer, 2008). Pero este zooplankton no solo ejerce un efecto sobre la estructura de forma directa a través de la depredación, si no también de modo indirecto acelerando el reciclado de nutrientes mediante la excreción. En particular, los experimentos muestran un aumento de la concentración de amonio en función de una mayor densidad de *B. poppei*, lo que hace indicar que estos copépodos son eficientes en la regeneración del nitrógeno. En definitiva, en base a todas estas observaciones, que sugieren la existencia de un cierto nivel de acoplamiento biológico en las poblaciones planctónicas, ha sido posible esbozar un modelo conceptual del funcionamiento de la red trófica en estos lagos (**Fig. 6**).

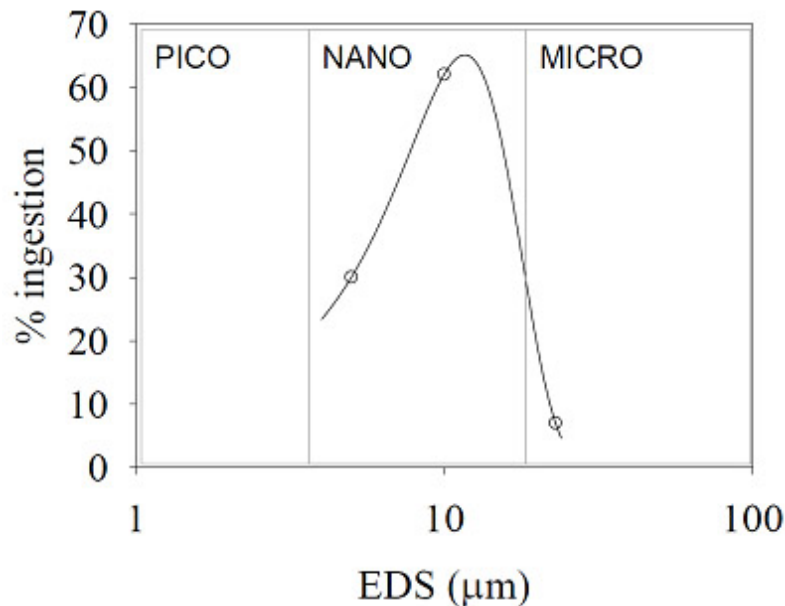


Figura 5. Espectro del tamaño de partícula ingerido por individuos adultos de *Boeckella poppei* estimado a partir de la ingestión porcentual de partículas de distinto tamaño. EDS= equivalencia de diámetro con tamaño, PICO= picoplancton, NANO= Nanoplancton, MICRO= Microplancton. El tamaño de presa consumido por el copépodo bascula en torno a una talla muy similar a la de los ciliados nanoplanctónicos dominantes en el Lago Limnopolar.

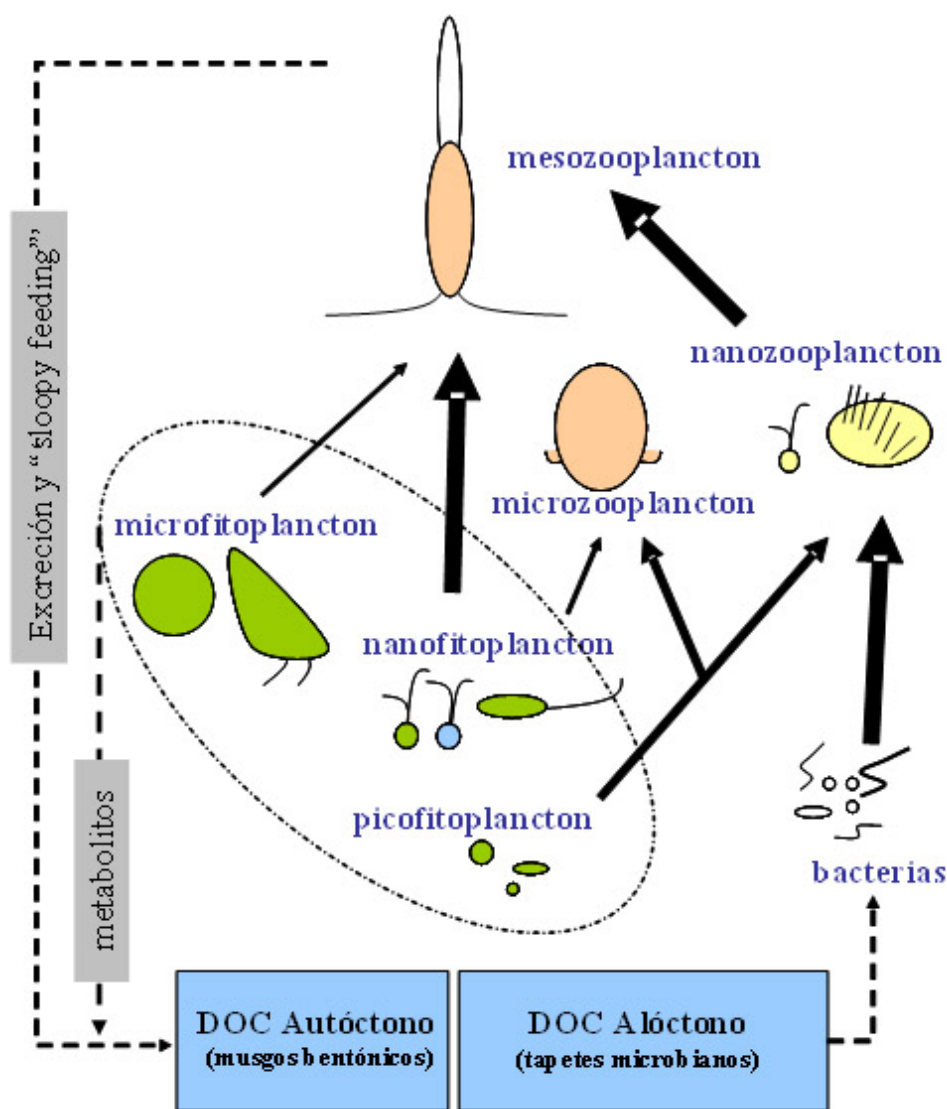


Figura 6. Esquema conceptual del funcionamiento de la cadena trófica del Lago Limnopolar. Modificado a partir de Camacho (2006).

Agradecimientos

Los proyectos Limnopolar I y Limnopolar II han estado financiados por el Plan Nacional de I+D+i (Proyectos REN2000-0435-ANT, CGL2005-06549-CO2-01/ANT, CGL2005-06549-CO2-02/ANT). Toda la actividad de campo desarrollada durante el transcurso de los proyectos no hubiese sido posible sin el apoyo logístico proporcionado por la Unidad de Tecnología Marina del CSIC y el Buque "Las Palmas" de la Armada Española.

Referencias

- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Grey, J. S., Meyer-Reil, K.A., Thingstad, F. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10:257-263.
- Bañón, M. 2001. *Observaciones meteorológicas en la Base Antártica Española Juan Carlos I*. Monografía A-151. 135 páginas. Instituto Nacional de Meteorología, Ministerio Medio Ambiente. Madrid.
- Brussaard C.P.D. 2004. Viral control of phytoplankton populations- a review. *Journal of Eukaryotic Microbiology* 51:25-138.

- Camacho, A., Fernández-Valiente, E. 2005. Un mundo dominado por los microorganismos. Ecología microbiana de los lagos antárticos. *Ecosistemas* 14(2):66-78.
- Camacho, A. 2006. Planktonic microbial assemblages and the potential effects of metazooplankton predation on the food web of lakes from the maritime Antarctica and sub-Antarctic islands. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology* 5:167-185.
- 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* 59:377-385
- Frenot, Y., Chown, S.L., Whinam, J., Selkirk, P.M., Convey, P., Skotnici, M., Bergstrom, D.M. 2005. Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications. *Biological Reviews* 80, 45–72.
- Fuhrman, J.A. 1999. Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399:541-548.
- Krebs, C.J. 2001. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 695 pp. Benjamin Cummings, San Francisco, USA.
- López-Bueno, A., Tamales, J., Velázquez, D., Moya, A., Quesada, A., Alcamí, A. 2009. High diversity of the viral community from an Antarctic lake. *Science* 326:858-861.
- López-Martínez, J., Serrano, E., Martínez De Pisón, E. 1996 Geomorphological features of the drainage system. En: López-Martínez, J., Thomson, M.R.A., Thomson, J.W. (eds.). *Geomorphological map of Byers Peninsula, Livingston Island*. BAS GEOMAP Series, Sheet 5-A, pp 15–19, British Antarctic Survey, Cambridge,
- Quayle, W.C., Peck, L.S., Peat, H., Ellis-Evans, J.C., Harrigan, P.R. 2002. Extreme responses to climate change in Antarctic lakes. *Science* 295:645
- Rochera, C., Justel, A., Fernández-Valiente E., Bañón M., Rico E., Toro M., Camacho A., Quesada A. 2010. Interannual meteorological variability and its effects on a lake from maritime Antarctica. *Polar Biology* 33:1615-1628.
- Sancho, L.G., A. Pintado. 2004. Evidence of high annual growth rate for lichens in the maritime Antarctic. *Polar Biology* 27:312–319
- Sommer U. 2008. Trophic cascades in marine and freshwater plankton. *International Review of Hydrobiology* 93:506-516.
- Sommer U., Sommer F. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia* 147:183-194.
- Steig, E., Schneider, D., Rutherford, S., Mann, M., Comiso, J., Shindell, D. 2009. Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957 International Geophysical Year. *Nature* 457:459-463.
- Sun, S. y J.E. Hansen J.E. 2003. Climate simulations for 1951-2050 with a coupled atmosphere-ocean model. *Journal of Climate* 16:2807-2826.
- Toro M., Camacho, A., Rochera, C., Rico, E., Bañón, M., Fernández-Valiente, E., Marco, E., Justel, A., Avendaño, M.C., Ariosa, Y., Vincent, W.F., Quesada, A. 2007. Limnological characteristics of the freshwater ecosystems of Byers Peninsula, Livingston Island, in maritime Antarctica. *Polar Biology* 30:635-649.
- Villaescusa, J.A., Casamayor, E.O., Rochera, C., Velázquez, D., Chicote, A., 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. 1988. *Microbial ecosystems of Antarctica (Studies in polar research)*. 246 pp. Cambridge University Press. UK.
- Vincent, W.F., Laurion, I., Pienitz, R. 1998. Arctic and Antarctic lakes as optical indicators of global change. *Annals of Glaciology* 27:691-696.

Wommack K.E., Colwell R.R. 2000. Virioplankton: Viruses in aquatic ecosystems. *Microbiology and Molecular Biology Reviews* 64:69-114.

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