

# Las cianobacterias en ambientes polares

D. Velázquez<sup>1</sup>, A. Quesada<sup>1</sup>

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

➤ Recibido el 15 de noviembre de 2010, aceptado el 20 de diciembre de 2010.

## Velázquez, D., Quesada, A. (2011). Las cianobacterias en ambientes polares. *Ecosistemas* 20(1):14-22.

El Phylum Cyanobacteria es uno de los taxones más antiguos de la historia de Tierra. Hay evidencias de que surgieron en el Arcaico y que su actividad biológica ha tenido consecuencias a nivel global. La amplia distribución de comunidades dominadas por cianobacterias en la Criosfera hace que constituyan una pieza clave en la reconstrucción de la vida microbiana durante las glaciaciones del Precámbrico. Son consideradas como los principales fotótrofos de la mayoría de los ecosistemas bentónicos polares de agua dulce donde convergen las condiciones adecuadas para que unos pocos organismos, tanto fototróficos como heterotróficos, se asienten formando comunidades con cierta capacidad auto-reguladora. El orden Oscillatoriales es el más representado en estos ecosistemas, probablemente por su amplia tolerancia térmica. Sin embargo, a pesar de no ser especialistas en condiciones de temperaturas cercanas a 0 °C, los niveles tan bajos de depredación que presentan y la flexibilidad y resistencia a condiciones inhóspitas las han promocionado como uno de los organismos más exitosos de la Criosfera.

**Palabras clave:** Cianobacteria, zonas polares, tapetes microbianos, temperatura, criosfera.

## Velázquez, D., Quesada, A. (2011). Cyanobacteria in polar regions. *Ecosistemas* 20(1):14-22.

The Phylum Cyanobacteria is one of the oldest in the history of Earth. There are evidences that they emerged in the Archean Era and its biological activity has had global consequences. Wide distribution of communities dominated by cyanobacteria in the Cryosphere constitutes a key element in the reconstruction of microbial life during the Precambrian glaciations. They are considered the major phototrophs of polar freshwater ecosystems, forming communities with a certain self-regulatory capacity. Oscillatorial order is the most represented in these kinds of ecosystems, probably due to its wide temperature tolerance. Despite of not being specialists in terms of temperatures near 0 °C, the very low levels of predation and the versatility in coping with inhospitable conditions point them out as one of the most successful organisms of the Cryosphere.

**Keywords:** Cyanobacteria, polar regions, microbial mats, temperature, cryosphere.

## Las cianobacterias: Generalidades

Las cianobacterias han sido un grupo clave en la historia de la Tierra, son un grupo ampliamente representado tanto en los registros fósiles del Arcaico como del Proterozoico (Schopf, 1993, 1994), y han influido tanto en la evolución de los seres vivos como en algunos eventos geológicos con consecuencias a nivel global, como fue la aparición de elevadas concentraciones de oxígeno atmosférico debido a su actividad fotosintética. A grandes rasgos podríamos describir a este grupo de bacterias como organismos fotosintéticos que poseen los fotosistemas I y II localizados en las membranas tilacoidales, excepto en el género *Gloeobacter* que carece de estas estructuras. Sus células normalmente presentan una coloración verde-azulada debido a los pigmentos ficocianina, aloficocianina y clorofila *a*, aunque hay algunas especies que presentan ficoeritrina que confiere un color rojizo a las células. No obstante en algunos grupos taxonómicos también se presentan otras clorofilas (*b* y *d*) (Miyashita et al., 1996; Castenholz, 2001). Otra característica es que algunos géneros son capaces de fijar nitrógeno atmosférico y presentan diversos cuerpos de almacenamiento para el carbono (gránulos de glucógeno), nitrógeno (cianoficina), fosfato (gránulos de ortofosfato) y la enzima RubisCO (carboxisomas) (Castenholz, 2001). Además, la gran variedad de metabolitos secundarios que producen, y sus diversas actividades fisiológicas las dotan de unas características y versatilidad que las convierten en piezas clave de la mayor parte de los ecosistemas polares no marinos.

El registro fósil muestra que las cianobacterias han estado presentes desde el Proterozoico y probablemente ya existiesen en periodos fríos más tempranos (Schopf, 2000). No en vano, las cianobacterias son bacterias fotosintéticas oxigénicas Gram-negativas que, de acuerdo con el registro fósil, mantienen su diversidad morfológica desde hace 2000 millones de años

(Schopf, 2000). Estas fueron descritas como algas en el siglo XVIII y su primera clasificación taxonómica estaba basada en el *Code of Botanical Nomenclature* como se señala en Oren (2004). Así, atendiendo a las clasificaciones botánicas, ha habido dos trabajos de referencia desde entonces. El primero de ellos, a cargo de Geitler (1932), compilaba la flora de todos los taxones europeos distribuidos en 150 géneros y 1500 especies basadas en su morfología. Más tarde, ha habido numerosas revisiones a cargo de Anagnostidis y Komarek (Anagnostidis y Komarek, 1988; Komarek y Anagnostidis, 1989) cuya intención ha sido definir géneros más homogéneos entre sí basándose en sus características morfológicas. Aun así, conforme se ha ido profundizando en las características procarióticas de las cianobacterias, en cuanto a su organización ultraestructural y molecular, se ha propuesto que su nomenclatura y taxonomía esté regida por caracteres contemplados en el *International Code for Nomenclature of Bacteria* (Stanier et al., 1978) y actualmente el Phylum *Cyanobacteria* alberga 5 subsecciones, heredadas de los 5 órdenes de la clasificación botánica, y que están contemplados en Bergey's Manual of Systematic Bacteriology (Castenholz, 2001):

- I. Chroococales. Principalmente unicelulares.
- II. Pleurocapsales. Poseen células grandes subdivididas en pequeños baeocitos, como forma de resistencia.
- III. Oscillatoriales. Principalmente filamentosas.
- IV. Nostocales. Estas son filamentosas no ramificadas y formadoras de heterocistos como formas de resistencia.
- V. Stigonematales. Son filamentosas ramificadas y formadoras de heterocistos.

Aunque esta clasificación está siendo actualmente revisada, hasta la fecha solamente unos pocos nuevos taxones de cianobacterias han sido publicados y validados de acuerdo con los criterios bacteriológicos, esto refleja no sólo las dificultades técnicas que ello conlleva, si no la confusión que subyace de estar incluidas en dos sistemas de nomenclatura distintos (Oren, 2004). Actualmente, los estudios taxonómicos sobre cianobacterias se están abordando desde varias perspectivas que combinan estudios genotípicos junto con descripciones morfológicas y análisis fenotípicos, en lo que se denomina la taxonomía polifásica.

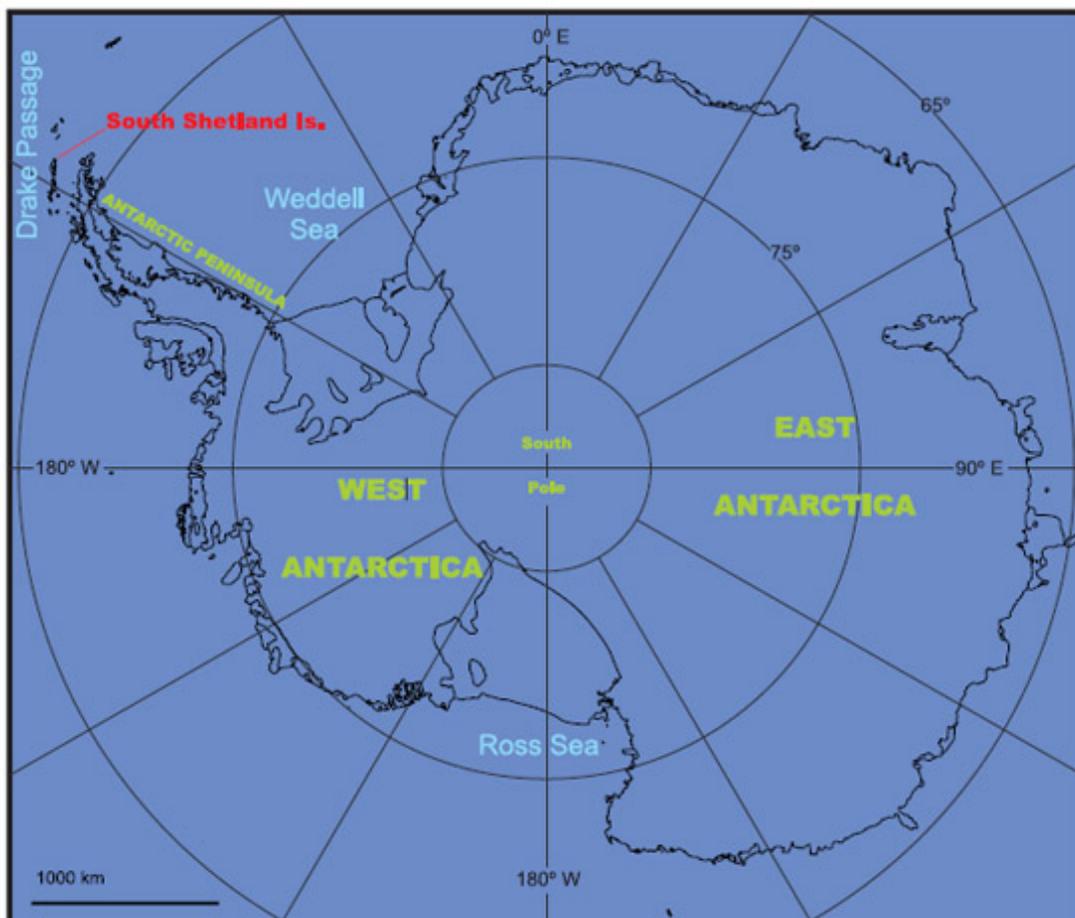
## Las cianobacterias en la Criosfera

En contra de lo que pueda parecer, en torno al 75% de la biosfera es un ambiente frío, es decir que su temperatura media es inferior a 5°C (Cavicchioli, 2006). En ocasiones olvidamos ecosistemas tales como los presentes en el Ártico o la Antártida, o los ecosistemas alpinos de las cordilleras más altas y las profundidades oceánicas o las extensiones de permafrost, los sedimentos marinos, el propio océano y los hielos glaciares, así como las capas altas de la atmósfera (Margesin y Haggblom, 2007). En estos hábitats, además de las bajas temperaturas, los ecosistemas están sometidos a otros extremos como los ciclos de congelación-descongelación, variaciones en la radiación recibida (incluida la radiación ultravioleta) y aportes desiguales tanto de nutrientes como de salinidad del medio. Estas características son particulares de ambientes polares (Ártico y Antártida) e incluso alpinos y hacen que a priori encontremos una baja biodiversidad. Por ejemplo los animales de cierto tamaño y plantas vasculares son escasos o están ausentes en la mayor parte de los ecosistemas antárticos. Sin embargo, un amplio rango de formas de vida microscópicas entre los que se encuentran protozoos, hongos, bacterias y microalgas son relativamente abundantes, y estas especies interactúan entre sí para formar dinámicas, y en ocasiones muy estructuradas, comunidades. En este sentido, las Cianobacterias son una pieza clave debido a que son consideradas los principales fotótrofos de la mayoría de estos ecosistemas.

Las comunidades microbianas en ambas regiones polares están dominadas mayoritariamente por cianobacterias del orden Oscillatoriales (Vincent et al., 2000). Como pioneros, estos organismos filamentosos secretan un mucílago orgánico (exopolisacáridos) que dan lugar a estructuras cohesivas y que ofrecen una base muy propicia para la creación de microhábitats en los que se pueden asentar otros microorganismos sucesores con distintas características ecológicas. Estas Oscillatoriales polares tienen una amplia tolerancia térmica (Tang et al., 1997), seguramente reflejo de un origen más templado, y de haberse desarrollado en hábitats muy distintos entre sí. De hecho se pueden encontrar comunidades basadas en cianobacterias en diferentes tipos de hábitats dentro de la Antártida (Vincent, 1988; Priscu et al., 1998).

Datos de paleomagnetismo, junto con otras evidencias geológicas de periodos glaciares en las zonas meridionales del Planeta durante el Proterozoico, han sido interpretadas como consecuencia de cambios en la oblicuidad de la Tierra y de las zonas climáticas en relación a como hoy lo conocemos (Williams et al., 1998). De igual manera estas evidencias han servido para justificar glaciaciones a escala global durante las cuales toda la superficie oceánica y terrestre estaba cubierta de hielo a consecuencia de procesos de enfriamiento acelerados por procesos de retroalimentación (Howard-Williams et al, 1989; Hoffman et al., 1998; Hoffman, 1999). Esta conocida y controvertida teoría, *Snowball Earth* (Vincent y Howard-Williams, 2000), ha sido apoyada por multitud de modelos climáticos (Jenkins y Smith, 1999), pero una de las mayores críticas, en cuanto a la

biosfera se refiere, es que un fenómeno glacial de esa magnitud podría haber acabado con la vida (Williams et al., 1998). Dejando aparte argumentos a favor y en contra de esta hipótesis, sí que podemos observar que tanto en el Ártico como en la Antártida existen comunidades microbianas que se desarrollan en íntima relación con el hielo, sugiriendo que en episodios glaciares de escala global estas comunidades basadas en cianobacterias podrían haber tenido una mayor importancia, incluso haber constituido refugios para la supervivencia, desarrollo y evolución (Margulis y Sagan, 1997) de una gran variedad de organismos, incluidos eucariotas pluricelulares que posteriormente radiarían con la llegada de periodos más cálidos (Vincent et al., 2000). La distribución de estas comunidades dominadas por cianobacterias en los ecosistemas fríos de la Tierra, hacen que sean una pieza clave en la reconstrucción de la vida microbiana y su diversificación en los primeros estadios de la historia de la Tierra (Vincent et al., 2004). Así, se presentan como muy buenos modelos, e incluso análogos, de los biotopos que se pudieron dar durante las glaciaciones del Precámbrico. Hace unos 200-160 millones de años, la Antártida junto con Australia, África, América del Sur, India y Nueva Zelanda formaban el supercontinente Gondwana. Más tarde, con la progresiva separación de Australia, unos 45-50 millones de años desde la actualidad, comenzó la ruptura de este supercontinente, que continuó con la separación de América del Sur, hace 30 millones de años, empujando a la Antártida a la zona sur de la Tierra, donde se encuentra actualmente (**Fig. 1**). Este último desplazamiento dio lugar a la formación del Estrecho de Drake (**Fig.1**), permitiendo que se creara una corriente circumpolar tanto de bajas presiones como de aguas de distinta densidad. Este aislamiento llevó al enfriamiento de todo el Continente Austral a niveles parecidos a los que conocemos en la actualidad. Sin embargo, sólo podemos remontarnos poco más de un siglo atrás, a la época de las grandes expediciones, para encontrar los primeros registros sobre cianobacterias en la Antártida. James Murray (1910), durante la expedición de Ernest Shackleton a Ross Island en 1907-09, mientras hacían algunos trabajos de perforación del hielo que cubría un lago cercano a su campamento, dejó constancia en su diario de una de estas comunidades: “*that on careful thawing released a multitude of living things for study*” (Vincent y Quesada, (en prensa) y referencias ahí citadas). La Antártida está cubierta en un 99.6% por una capa de hielo permanente (*inlandsis*) de un grosor medio de unos 2 km, con máximos de hasta 4 km, que dejan al descubierto tan sólo las cumbres rocosas de algunas montañas que permanecen libres de hielo (*nunataks*). Éstos, junto a las zonas costeras son ese pequeño porcentaje del continente que permanece libre de hielo y en el que se dan hábitats menos severos en los que se asientan multitud de seres vivos (Hughes et al., 2006).



**Figura 1.** Mapa de la Antártida.

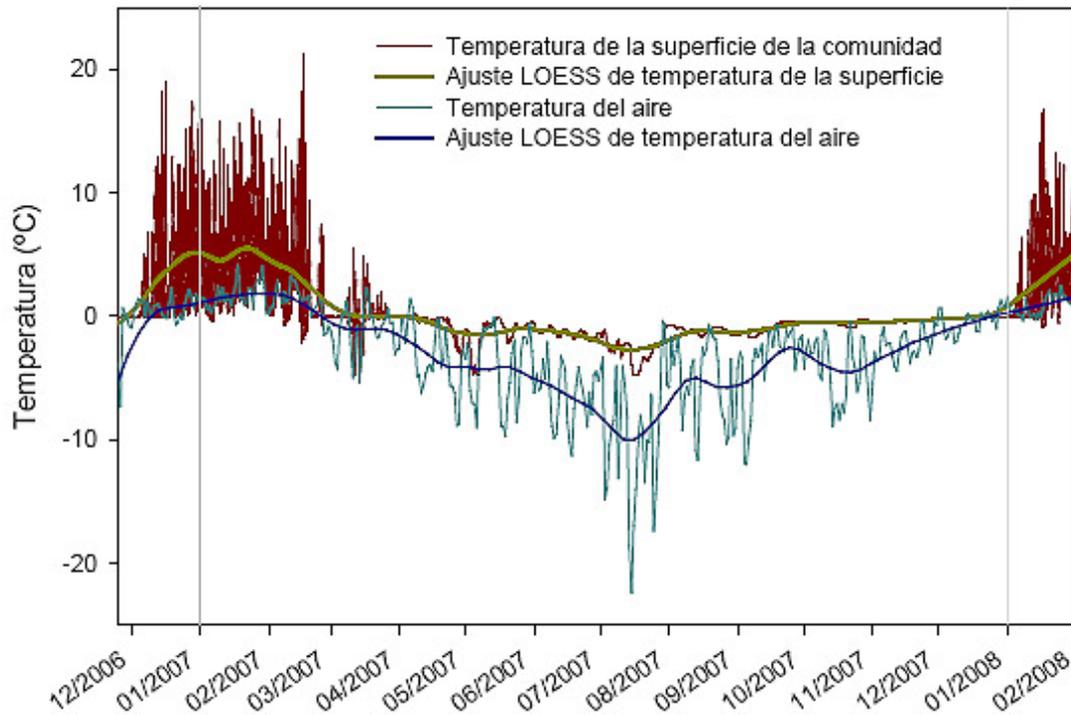
Desde un punto de vista ecológico, como propone (Vincent, 2009), la mayoría de las cianobacterias de la biosfera se pueden clasificar en tres grupos funcionales: *picocianobacteria*, *formadoras de blooms* y *formadoras de tapetes*. Las

picocianobacterias son muy comunes en cuerpos de agua dulce oligotróficos muy característicos de zonas de latitudes altas. Por el contrario, están poco representadas en los océanos que circundan estas zonas polares (Vincent, 2000). Las *cianobacterias formadoras de blooms*, ausentes en la mayor parte de los ecosistemas acuáticos polares, tanto oceánicos como de agua dulce, si se han descrito en aguas de zonas subárticas. Las predicciones de cambio global hacen pensar que este tipo de cianobacterias incrementará su presencia en zonas de influencia polar. Por último, estarían las *cianobacterias formadoras de tapetes*, con diferencia el grupo con más éxito en las regiones polares, cuya característica principal es que acumulan grandes cantidades de biomasa en determinadas regiones, y se han considerado como las únicas formas de vida capaces de permanecer en los ambientes polares más extremos de la Tierra (Verleyen et al., 2010).

Habitualmente se considera que la biodiversidad disminuye con el aumento progresivo de la latitud, llegando a registros mínimos en las zonas polares más extremas. Este patrón se atribuye a un gradiente de temperatura, humedad y duración de la estación estival (Smith, 1994; Convey, 2001; Kappen, 2004). De hecho, los mayores índices de biodiversidad terrestre de todo el Continente Antártico se dan en los archipiélagos antárticos y subantárticos que se encuentran en la periferia del continente (Convey y Stevens, 2007). Sólo en determinados “oasis” de vida dentro del Continente, como pueden ser lagos, lagos subglaciares o *nunataks*, convergen las condiciones adecuadas para que unos pocos organismos se asienten formando comunidades con cierta capacidad auto-reguladora que permiten su establecimiento y desarrollo, suavizando el efecto de los factores físicos dominantes (Camacho, 2006). Sin embargo, este patrón que relaciona la pérdida de biodiversidad con el aumento de latitud debe ser considerado con cuidado, ya que proviene de la aplicación directa de observaciones y patrones que se dan en organismos más complejos y su aplicación directa a la diversidad microbiana y de cianobacterias no tiene por qué ser correcta. De hecho recientemente, en la Antártida se han descrito altísimas diversidades tanto de procariontas (Tindall, 2004) como de eucariotas (Lawley et al., 2004), así como de virus (Lopez-Bueno et al., 2009), incluso mayores que en zonas más septentrionales del Planeta.

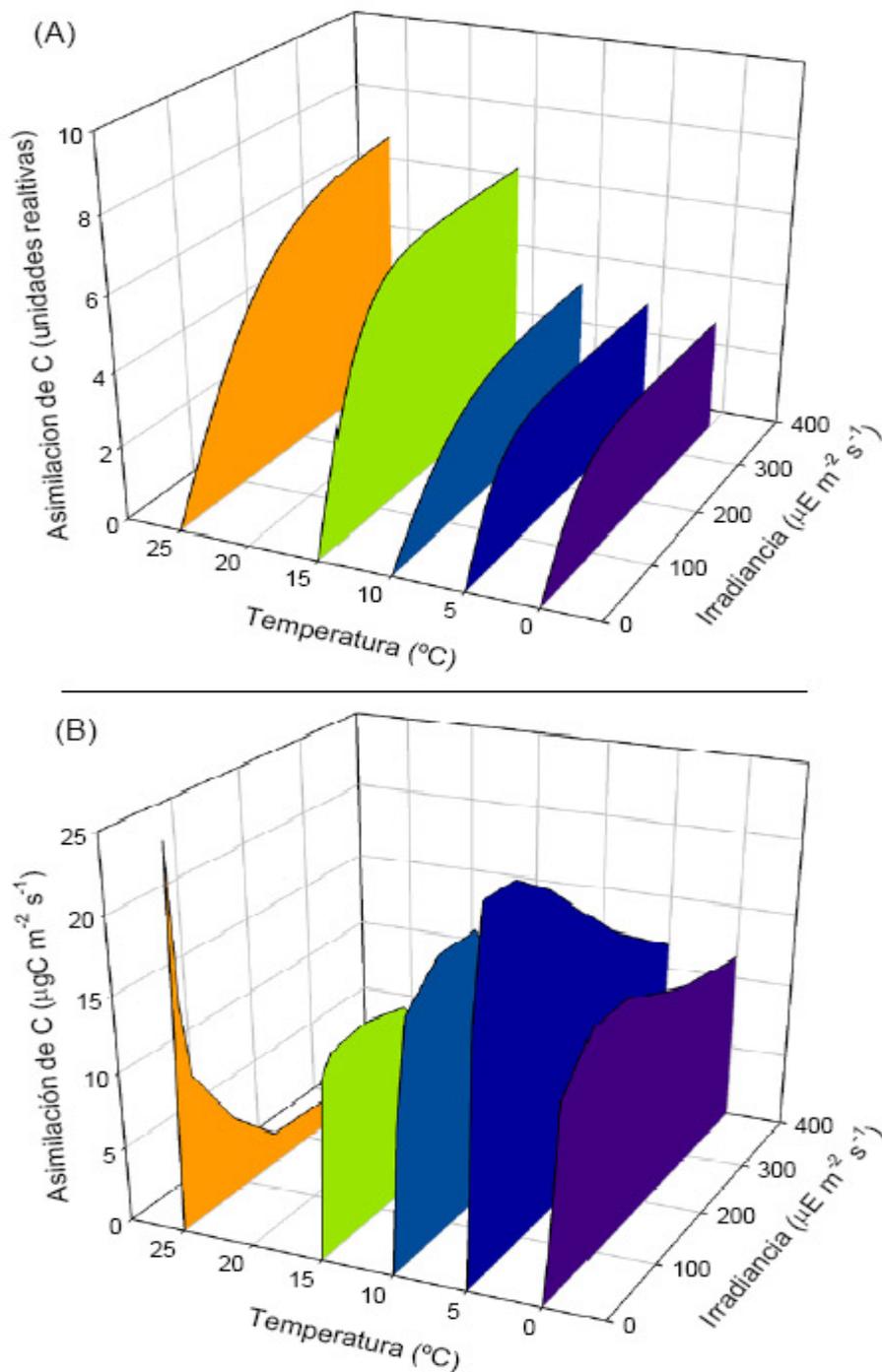
## Adaptaciones de las cianobacterias a las condiciones polares

Además de los atributos fisiológicos propios de cada taxón, el éxito en la colonización en ambientes polares inevitablemente exige tolerancia a bajas temperaturas. La mayoría de los organismos procariontes parecen ser psicrotolerantes, capaces de crecer a temperaturas cercanas a 0°C, pero con una temperatura óptima de crecimiento de unos 20°C (Morita, 1975). Sin embargo, hay relativamente pocos “verdaderos” procariontes psicrófilos en la Antártida, incapaces de crecer a temperaturas superiores a 15°C, incluso en aquellos ambientes donde las temperaturas medias del aire están cercanas a 0°C en verano. La psicrofilia, entendida como adaptaciones de determinadas enzimas o rutas enzimáticas con rendimientos óptimos a temperaturas menores de 10°C paradójicamente no aporta una ventaja ecológica para los organismos en determinados ambientes polares. La fluctuación diaria de temperatura durante los periodos estivales (**Fig. 2**) implica que, organismos capaces de soportar rangos de temperatura mayores que los óptimos de un psicrófilo *sensu stricto*, se vean favorecidos (Velázquez et al., 2011).



**Figura 2.** Régimen de temperaturas de la superficie de un tapete de cianobacterias comparada con la temperatura del aire. Los datos fueron tomados en la Península Byers (Isla Livingston, Shouth Shetland Islands).

Nuestros resultados han mostrado como los tapetes de cianobacterias tienen su óptimo metabólico a temperaturas muy superiores a las que habitualmente están expuestos en los ambientes polares (Velázquez et al., 2011). Sin embargo, las comunidades algales eucariontes que se encuentran formando biofilms en estos ambientes muestran una adaptación muy intensa a estas condiciones climáticas (Velázquez et al., 2011). De esta manera, mientras que los tapetes de cianobacterias presentan una actividad fotosintética muy reducida entre 0 y 10°C las algas verdes tienen su máximo en temperaturas cercanas al punto de congelación (**Fig. 3**).



**Figura 3.** Ensayos de fotosíntesis a distintas irradiancias y temperaturas de un tapete bentónico cianobacteriano (A) y de una comunidad criosestónica dominada por algas verdes (B) en la Península Byers (Isla Livingston, Shouth Shetland Islands).

Ciertamente las tasas de producción de las cianobacterias son modestas en las condiciones que habitualmente aparecen en estos ecosistemas, pero a largo plazo su resistencia y flexibilidad las hace dominar todos los ecosistemas someros de las zonas polares, en lo que se ha dado por llamar la *estrategia del liquen* (Quesada y Vincent, en prensa).

Quizás, una parte del éxito de las cianobacterias en estos ecosistemas radica en la estructura que adoptan sus comunidades, que consisten en una tupida malla habitualmente formada por la Oscillatorial *Leptolyngbya* spp., que, con un diámetro a veces inferior a 1  $\mu\text{m}$  (de los Rios et al., 2004), conforman un ambiente donde las condiciones pueden ser ligeramente más benignas y donde se instalan otros muchos organismos. Estos ecosistemas basan su estabilidad en la ausencia de depredadores efectivos, que puedan acabar con la escasa aportación de C y energía debida a la fotosíntesis de las cianobacterias. De cualquier manera se estima que la limitación en estos ecosistemas radica, realmente, en la presencia de agua líquida sólo durante unas semanas al año, lo que probablemente limita el desarrollo de una fauna capaz de consumir

los recursos elaborados por las cianobacterias. De cualquier forma los tapetes de cianobacterias de zonas polares con climas menos severos cuentan con un elenco de formas y organismos, compuesto principalmente por virus, bacterias, hongos, rotíferos, nematodos y tardígrados que permiten un reciclado continuo de la materia y de la energía acumulada por los productores primarios, fundamentalmente las cianobacterias (Velázquez, D., datos sin publicar). Al avanzar en latitud hacia ambientes polares más severos, estos organismos se reducen en abundancia y relevancia y el reciclaje tiene lugar de una manera incompleta lo que conduce a acumulaciones de grandes cantidades de materia orgánica sin degradar (Fernández-Valiente et al., 2001).

Otro aspecto ampliamente controvertido es la presencia de cianobacterias endémicas de la Antártida o en sentido más amplio, de las zonas polares o de la Criosfera. Varios autores (e. g. Taton et al., 2003) han sugerido la presencia de cianobacterias endémicas de la Antártida basándose en secuencias genéticas ampliamente distribuidas en la Antártida pero aparentemente ausentes en otras latitudes. Sin embargo, según se completan los bancos de datos genéticos, estos endemismos aparecen en otros lugares fuera de su teórica circunscripción antártica (Jungblut et al. 2010; Strunecky et al. 2010). Aún así, muchos de estos supuestos endemismos antárticos aparecen únicamente en ambientes extremos aunque no necesariamente relacionados con el hielo o con el frío, como son algunas cianobacterias consideradas "antárticas" y que han sido recientemente descubiertas en lagos someros salinos del desierto de Atacama (Chile) (Dorador et al. 2009). De esta manera podríamos considerar la existencia de un grupo de taxones de cianobacterias que pueden sobrevivir en condiciones extremas y que estas se distribuyen en aquellos lugares adecuados para su lento crecimiento.

En definitiva las cianobacterias son los organismos que dominan los ecosistemas no marinos en ambas regiones polares. Esta dominancia no se basa en una especial adaptación de estos organismos a unas condiciones excepcionalmente rigurosas, sino más bien en una flexibilidad y en una resistencia a estas condiciones inhóspitas que las permite subsistir en la Criosfera.

## Agradecimientos

Los autores muestran su gratitud a todo el grupo de científicos y técnicos que han trabajado en el Proyecto LIMNOPOLAR durante su trayectoria de más de 10 años. Este trabajo ha sido realizado con financiación del Ministerio de Ciencia e Innovación a través de los proyectos financiados con las siguientes referencias: CGL2005-06549 y POL2006-06635, entre otros. David Velázquez ha recibido una beca del Ministerio de Ciencia e Innovación para el desarrollo de su Tesis Doctoral. Agradecemos en particular el apoyo y consejo de D. Manuel Bañón. Este trabajo no se podría haber realizado sin el apoyo logístico de la UTM y la ayuda incondicional del BIO Las Palmas de la Armada Española.

## Referencias

- Anagnostidis, K., Komarek, J. 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3-Oscillatoriales. *Algological Studies* 50-53:327-472.
- 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 Biotechnology* 5:167-185.
- Castenholz, R. 2001. Phylum Bx. Cyanobacteria. Oxygenic photosynthetic bacteria. En: Boone, D., Castenholz, R., Garrity, G. (eds.). *Bergey's manual of systematic bacteriology (the Archaea and the deeply branching and phototrophic bacteria)*, vol 1. pp 473-599. Springer, New York, USA.
- Cavicchioli, R. 2006. Cold-adapted Archaea. *Nature Reviews Microbiology* 4:331-343.
- Convey, P. 2001. Antarctic ecosystems. En: Levin, S. (ed.). *Encyclopaedia of biodiversity*, vol 1. pp 171-184. Academic Press, San Diego, USA.
- Convey, P., Stevens, M.I. 2007. Antarctic biodiversity. *Science* 317:1877-1878.
- de los Rios, A., Ascaso, C., Wierchos, J., Fernández-Valiente, E., Quesada, A. 2004. Microstructural characterization of cyanobacterial mats from the McMurdo ice shelf, Antarctica. *Applied and Environmental Microbiology* 70:569-580.
- Dorador, C., Meneses, D., Urtuvia, V., Demergasso, C., Vila, I., Witzel, K.P., Imhoff, J.F. 2009. Diversity of bacteroidetes in high-altitude saline evaporitic basins in northern Chile. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences* 114:G00-D05.

- Fernández-Valiente, E., Quesada, A., Howard-Williams, C., Hawes, I. 2001. N-2fixation in cyanobacterial mats from ponds on the McMurdo ice shelf, Antarctica. *Microbial Ecology* 42:338-349.
- Geitler, L. 1932. Cyanophyceae. En: Rabenhorst, L. (ed.). *Kryptogamen-flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz*. pp. (14):1-1196, Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig, Alemania.
- Hoffman, P.F. 1999. The break-up of Rodinia, birth of Gondwana, true polar wander and the Snowball Earth. *Journal of African Earth Sciences* 28:17-33.
- Hoffman, P.F., Kaufman, A.J., Halverson, G.P., Schrag, D.P. 1998. A neoproterozoic Snowball Earth. *Science* 281:1342-1346.
- Howard-Williams, C., Priscu, J.C., Vincent, W.F. 1989. Nitrogen dynamics in two Antarctic streams. *Hydrobiologia* 172:51-61.
- Hughes, K.A., Ott, S., Bölter, M., Convey, P. 2006. Colonization processes. En: Bergstrom, D.M., Convey, P., (eds.). pp 35-54. *Trends in Antarctic terrestrial and limnetic ecosystems*. Springer, Holanda.
- Jenkins, G.S., Smith, S.R. 1999. GCM simulations of Snowball Earth conditions during the late Proterozoic. *Geophysical Research Letters* 26:2263-2266.
- Jungblut, A.D., Lovejoy, C., Vincent, W.F. 2010. Global distribution of cyanobacterial ecotypes in the cold biosphere. *ISME Journal* 4:191-202.
- Kappen, L. 2004. The diversity of lichens in Antarctica, a review and comments. En: Döbbeler, P., Rambold, G. (eds.). *Contributions to lichenology. Festschrift in honour of Hannes Hertel*, vol. 88:331-343. Biblioteque Lichenologic Journal Cramer, Berlin-Stuttgart, Alemania.
- Komarek, J., Anagnostidis, K. 1989. Modern approach to the classification-system of Cyanophytes 4 - Nostocales. *Archiv Für Hydrobiologie* 82:247-345.
- Lawley, B., Ripley, S., Bridge, P., Convey, P. 2004. Molecular analysis of geographic patterns of eukaryotic diversity in Antarctic soils. *Applied and Environmental Microbiology* 70:5963-5972.
- Lopez-Bueno, A., Tamames, J., Velazquez, 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.
- Margulis, L., Sagan, D. 1997. *Microcosm: Four billions years of microbial evolution*. University of California Press, Berkeley
- Miyashita, H., Ikemoto, H., Kurano, N., Adachi, K., Chihara, M., Miyachi, S. 1996. Chlorophyll d as a major pigment. *Nature* 383:402-402.
- Morita, R.Y. 1975. Psychrophilic bacteria. *Bacteriological Reviews* 39:144-167.
- Murray, J. 1910. *On collecting at Cape Royds. British Antarctic expedition 1907-1909*. Reports on scientific expeditions. Heinemann, London, UK.
- Oren, A. 2004. A proposal for further integration of the cyanobacteria under the bacteriological code. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* 54:1895-1902.
- Priscu, J.C., Fritsen, C.H., Adams, E.E., Giovannoni, S.J., Paerl, H.W., McKay, C.P., Doran, P.T., Gordon, D.A., Lanoil, B.D., Pinckney, J.L. 1998. Perennial Antarctic lake ice: An oasis for life in a polar desert. *Science* 280:2095-2098.
- Quesada, A., Vincent, W.F. 2011, (en prensa). Cyanobacteria in the cryosphere: Snow, ice and extreme cold. En: Whitton, B.A. (ed.). *Ecology of cyanobacteria II*, pp. 000-000, Springer, Dordrecht. Holanda.

- 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.
- Schopf, J.W. 1993. Microfossils of the early Archean Apex Chert - new evidence of the antiquity of life. *Science* 260:640-646.
- Schopf, J.W. 1994. The early evolution of life - solution to Darwin's dilemma. *Trends in Ecology and Evolution* 9:375-377.
- Smith, R.I.L. 1994. Vascular plants as bioindicators of regional warming in Antarctica. *Oecologia* 99:322-328.
- Stanier, R.Y., Siström, W.R., Hansen, T.A., Whitton, B.A., Castenholz, R.W., Pfennig, N., Gorlenko, V.N., Kondratieva, E.N., Eimhjellen, K.E., Whittenbury, R., Gherna, R.L., Truper, H.G. 1978. Proposal to place nomenclature of Cyanobacteria (blue-green-algae) under rules of international code of nomenclature of Bacteria. *International Journal of Systematic Bacteriology* 28:335-336.
- Strunecky, O., Elster, J., Komarek, J. 2010. Phylogenetic relationships between geographically separate Phormidium Cyanobacteria: Is there a link between north and south Polar Regions? *Polar Biology* 33:1419-1428.
- 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.
- Tindall, B.J. 2004. Prokaryotic diversity in the Antarctic: The tip of the iceberg. *Microbial Ecology* 47:271-283.
- Velázquez, D., Rochera, C., Camacho, A., Quesada, A. 2011. Temperature effects on Antarctic non-marine phototrophic communities. *Polar Biology*. 34(7):1045-1055.
- Verleyen, E., Sabbe, K., Hodgson, D.A., Grubisic, S., Taton, A., Cousin, S., Wilmotte, A., De Wever, A., Van der Gucht, K., Vyverman, W. 2010. Structuring effects of climate-related environmental factors on Antarctic microbial mat communities. *Aquatic Microbial Ecology* 59:11-24.
- 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*. pp 321-340. Kluwer Academic Press, Dordrecht, Holanda.
- Vincent, W.F. 2009. Cyanobacteria. En: Likens, G.E. (ed.). *Encyclopedia of inland waters*. Volume 3, pp. 55-60, Elsevier, Oxford, UK
- Vincent, W.F., Gibson, J.A.E., Pienitz, R., Villeneuve, V., Broady, P.A., Hamilton, P.B., Howard-Williams, C. 2000. Ice shelf microbial ecosystems in the High Arctic and implications for life on snowball Earth. *Naturwissenschaften* 87:137-141.
- Vincent, W.F., Howard-Williams, C. 2000. Life on Snowball earth. *Science* 287:2421-2421.
- Vincent, W.F., Mueller, D., Van Hove, P., Howard-Williams, C. 2004. Glacial periods on early earth and implications for the evolution of life. *Origins: Genesis, Evolution and Diversity of Life* 6:483.
- Vincent, W.F., Quesada, A. 2011, (en prensa). Cyanobacteria in high latitude lakes, rivers and seas. En: Whitton, B.A. (ed.). *Ecology of cyanobacteria II*. pp. 000-000, Springer Dordrecht. Holanda.
- Williams, D.M., Kasting, J.F., Frakes, L.A. 1998. Low-latitude glaciation and rapid changes in the Earth's obliquity explained by obliquity-oblateness feedback. *Nature* 396:453-455.