




Plancton bacteriano de los océanos

Comenzamos a entender la importancia de este grupo de organismos, que destaca por su abundancia, funciones ecológicas y diversidad

José M. González, Carlos Pedrós-Alió y Josep M. Gasol



Las bacterias se han considerado a menudo meros seres primitivos, simples y mínimos. ¿Es cierto? Al tratarse de organismos unicelulares, presentan, sin duda, un tamaño muy reducido. Pero su supuesta simplicidad es sólo aparente: su complejidad no se manifiesta en forma de variedad morfológica, sino a través de una amplia diversidad de estrategias metabólicas. Proliferan en ambientes cuyas condiciones físico-químicas y fuentes de energía evidencian una llamativa variabilidad. Tampoco se les cataloga entre los organismos primitivos, si atendemos a su facilidad para intercambiar información genética y su notable capacidad de adaptación.

Las bacterias se hallan sometidas a presiones evolutivas distintas de las que afectan a los eucariotas, de mayor complejidad morfológica. Se han adaptado a todos los medios. Los océanos forman un vasto espacio en la biosfera donde las bacterias proliferan y dominan, en número y actividad, sobre otros organismos. Dada la extensión de los océanos, las funciones ecológicas de las bacterias que allí medran revisten suma importancia para la vida en la Tierra.

Los océanos ocupan el 71 por ciento de la superficie del planeta. Su profundidad media ronda los 4000 metros y la máxima es de 11.000 metros. La salinidad es elevada (35 gramos por litro), básico el pH (entre 8,3 y 8,5) y gélida la temperatura media (4 °C). Por debajo de la zona de acción de la luz solar, la zona fótica, la temperatura fluctúa entre 0 y 5 °C, con la excepción de los mares cerrados como

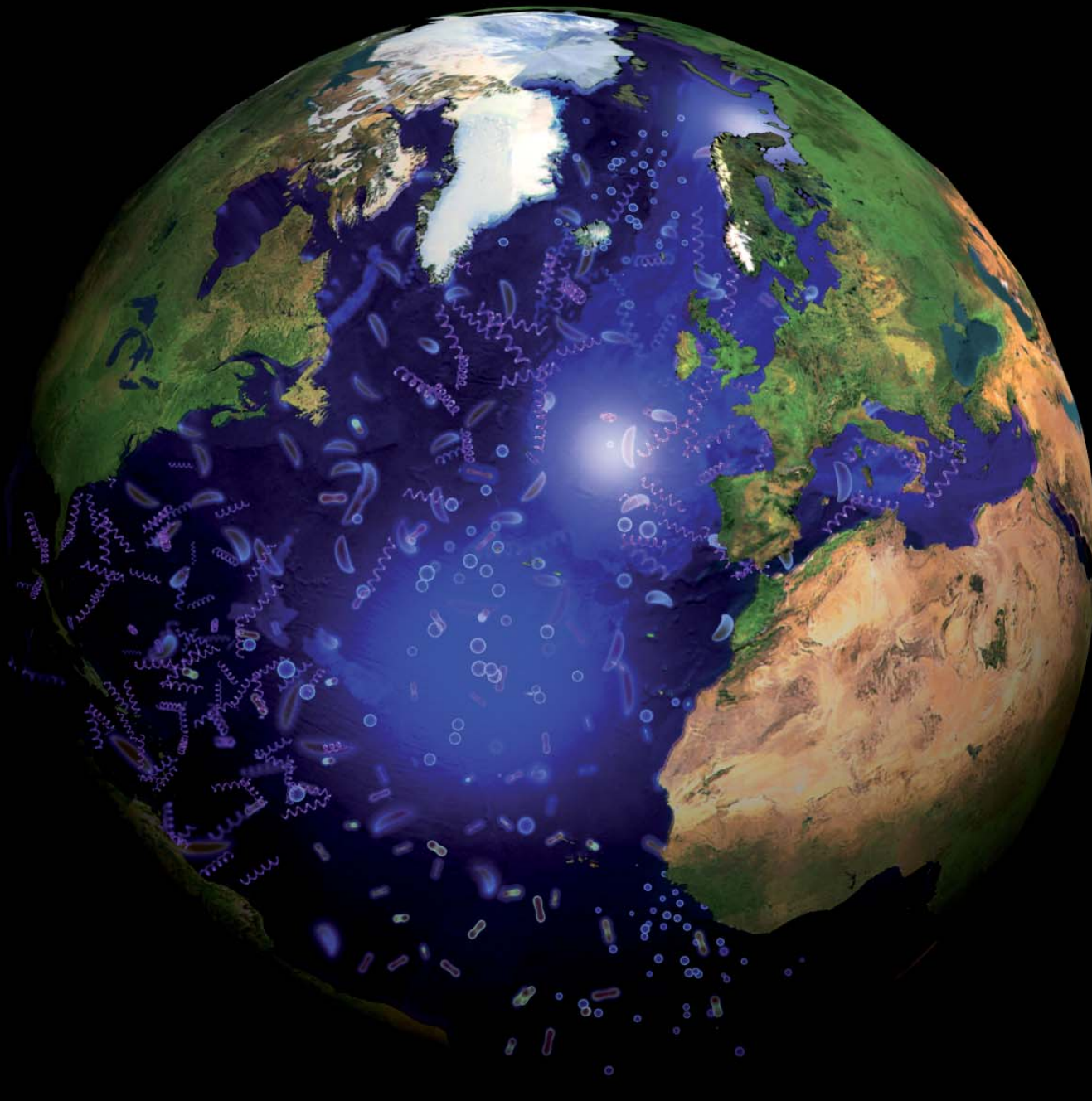
el Mediterráneo. En las regiones polares existe agua líquida por debajo de 0 °C; ello se debe a la presencia de sal, que reduce el punto de congelación a -1,8 °C. La mayor parte del volumen oceánico corresponde al mar abierto. Se trata de un ambiente en apariencia homogéneo, con cierta estratificación de masas de agua que se mezclan lentamente debido al flujo de corrientes, circulaciones verticales y mareas en zonas costeras.

En el medio acuático escasean los nutrientes. Es un medio oligotrófico. Elementos como el nitrógeno, el fósforo y el hierro resultan esenciales para los seres vivos y limitan, por tanto, la producción oceánica. En la zona más productiva, la superficie, esos nutrientes se encuentran en concentraciones inferiores a 1 gramo por cada 1000 litros. Existen fenómenos, naturales y antropogénicos, que incrementan las concentraciones de nutrientes; pero se trata de episodios efímeros, dado que el plancton bacteriano y las algas consumen rápidamente los nutrientes. Las zonas profundas se hallan sometidas a una gran presión hidrostática y a temperaturas inferiores a las superficiales. Son afóticas (no llega la luz). Al no producirse la fotosíntesis, la concentración de carbono orgánico es menor que en la superficie.

Las bacterias oceánicas presentan adaptaciones para multiplicarse en ese medio, en el que se mueven erráticamente, a merced de las corrientes de agua. Debido a su número, diversidad y actividad, el bacterioplancton constituye una pieza fundamental del entramado biológico oceánico.

CONCEPTOS BÁSICOS

- Los océanos constituyen un extenso ecosistema que contiene una biomasa microbiana equiparable a la de plantas y animales.
- El bacterioplancton incluye una gran diversidad de organismos de los dominios *Bacteria* y *Archaea*.
- La actividad de estos microorganismos resulta esencial para los ciclos biogeoquímicos de la biosfera.
- Merced al estudio de los microorganismos en su ambiente natural se han descubierto nuevas vías metabólicas que se desarrollan en el ecosistema marino, quizás el de mayor extensión en la Tierra.



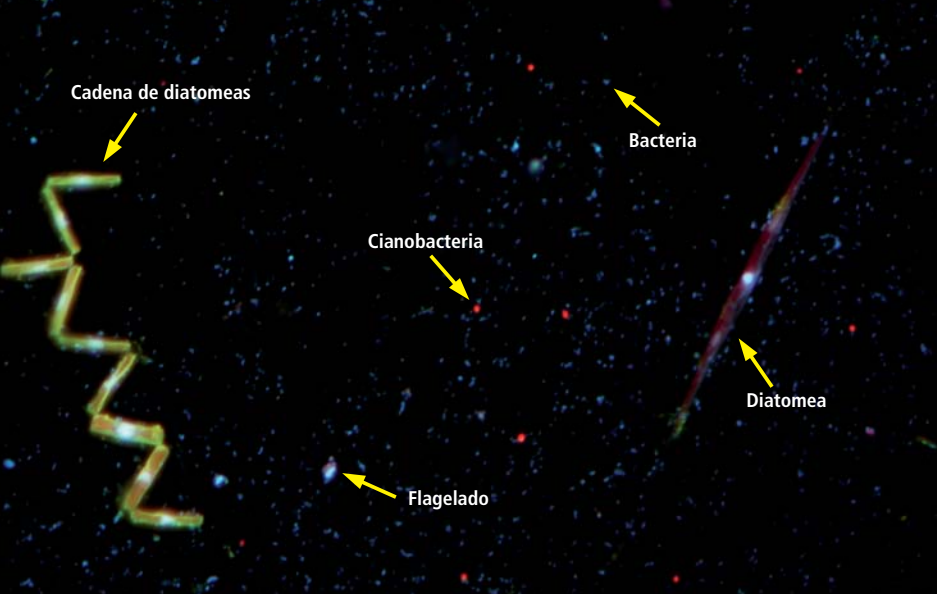
Número y tamaño

La parte más productiva de los océanos es la zona fótica, donde penetra la luz solar: hasta unos 200 metros de profundidad. La cantidad media de bacterias en la zona fótica es de 500.000 por centímetro cúbico, cifra elevada si tenemos en cuenta la escasez de nutrientes orgánicos e inorgánicos. Su tamaño oscila entre 0,2 y 2 micrometros (*Escherichia coli* presenta un tamaño de varios micrometros). Las bacterias heterótrofas (que consumen materia orgánica) no suelen ser mayores que 0,8 micrometros. El tamaño reducido constituye una ventaja porque, para una esfera de naturaleza cualquiera, la proporción entre la superficie y el volumen es mayor cuando menor es el tamaño. En las bacterias, una mayor superficie en relación con el volumen optimiza el flujo de nutrientes hacia

el interior. Ello reviste suma importancia en un medio tan diluido en nutrientes como es el océano.

Por debajo de la zona fótica, la concentración de microorganismos cae a 100.000 por centímetro cúbico. En algunas regiones superficiales con escaso aporte de nutrientes la concentración de microorganismos disminuye también (100.000 por centímetro cúbico). En determinadas condiciones, la cantidad de microorganismos es superior. Cuando se producen proliferaciones de algas unicelulares (un fenómeno frecuente en regiones costeras), el número medio de bacterias supera el millón por centímetro cúbico. En los mares y las regiones costeras con un intercambio limitado con el agua oceánica, como algunas zonas del Mediterráneo, la abundancia de bacterias es superior.

1. EL NUMERO DE BACTERIAS en los océanos es de alrededor de 10^{29} , un número tan elevado que resulta inconcebible.



2. PLANCTON MICROBIANO en el océano. Las bacterias que no fotosintetizan se tiñen de azul con 4',6'-diamidino-2-fenilindol o DAPI. Las cianobacterias fotosintéticas se ven rojas, debido a la fluorescencia de la clorofila cuando se les ilumina con luz azul. Algunos protozoos, flagelados, destacan por su tamaño ligeramente superior al de las bacterias. A la izquierda, una cadena de diatomeas; a la derecha, una diatomea solitaria. Se distinguen por la morfología y la presencia de clorofila.

Otro de los fenómenos naturales que incrementan la concentración local de nutrientes son los afloramientos: movimientos verticales de agua desde las profundidades. El movimiento de las aguas arrastra nutrientes minerales que no tardan en ser consumidos por el plancton bacteriano (fotosintético y heterótrofo) y por las algas. Las zonas de gran actividad pesquera suelen coincidir con regiones de afloramiento, en donde la actividad fotosintética es más intensa y la densidad de bacterioplancton es superior debido al aporte vertical de nutrientes.

La cantidad de bacterias que contiene el cuerpo humano nos resulta casi inconcebible ($\sim 10^{14}$ bacterias). El número total de bacterias que viven en los océanos es mayor todavía. Teniendo en cuenta que los océanos ocupan un total de $1,5 \times 10^9$ km³, se estima que el número de microorganismos del bacterioplancton marino ronda los 10^{29} . Esa cifra corresponde a una biomasa equivalente a la biomasa total de algas marinas; es mayor que la de los peces y mamíferos del medio oceánico. La proporción de biomasa bacterioplanctónica respecto del total es mayor en regiones oligotróficas o zonas afóticas, donde alcanza valores de entre un 70 y un 80 por ciento.

Esa biomasa microbiana tan abundante ha pasado inadvertida a lo largo de la historia. Dado que su tamaño es del orden de la longitud de onda de la luz visible, el plancton bacteriano resulta casi invisible al microscopio óptico. Hace más de tres siglos, Antonie van Leeuwenhoek observó "animálculos" en muestras de agua de mar mediante un microscopio rudimentario. Sin embargo, hasta los años setenta del siglo pasado no empezaron los recuentos directos de bacterioplancton, mediante tinciones basadas en la unión de colorantes fluorescentes a los ácidos nucleicos.

Actividad biológica

La importancia de la biomasa bacterioplanctónica estriba en su diversidad genética, me-

tabólica y fisiológica. El plancton bacteriano cumple múltiples funciones biológicas. Resulta sorprendente su capacidad para proliferar a bajas temperaturas (incluso a 0 °C), concentraciones salinas elevadas y escasez de nutrientes.

Los medios de cultivo que suelen utilizarse en el laboratorio contienen una concentración de carbono orgánico más de 1000 veces superior a la del medio natural. *Escherichia coli* crece en el laboratorio a temperaturas "confortables" (unos 37 °C) y concentraciones elevadas de nutrientes; en condiciones óptimas, se divide cada 20 minutos.

Los microorganismos oceánicos, debido quizás a su adaptación a los medios oligotróficos, no crecen en los medios artificiales del laboratorio (se recupera menos del 1 por ciento de las bacterias de la muestra). En su ambiente natural, las bacterias tardan horas o días en dividirse, lo que explica la dificultad de su investigación.

Durante su crecimiento, los microorganismos oxidan la materia orgánica de su medio con la liberación de CO₂. Más del 95 por ciento de la respiración que tiene lugar en el agua de mar se debe a la actividad de los microorganismos. Pero existe otro destino para la materia orgánica disuelta. Merced a la actividad de los microorganismos acuáticos, que metabolizan compuestos que otros seres vivos no utilizan, parte de la materia orgánica disuelta se transfiere a escalones superiores de la cadena trófica. La teoría de la reutilización de la materia orgánica (el "bucle microbiano") fue propuesta por Lawrence Pomeroy en 1974.

El modelo clásico de la cadena trófica (anterior a la teoría de Pomeroy) no entrañaba mayor complejidad. En su marco, la energía lumínica daba lugar al crecimiento de microorganismos fotosintéticos, que nutrían al zooplancton, que a su vez alimentaba a los peces. La función de las bacterias se limitaba a la mineralización de los desechos producidos por el resto de los miembros de la cadena trófica; su contribución a la productividad total de los océanos era, por tanto, mínima. Según Pomeroy, aunque parte de la materia orgánica se pierda en forma de CO₂, la materia orgánica que utiliza el bacterioplancton entra de nuevo en la cadena trófica, pues las bacterias la transforman en nutrientes para otros miembros de la misma. Asimismo, las bacterias ponen a disposición del resto de los organismos oceánicos otros nutrientes: nitrógeno, azufre, fosfato y hierro como consecuencia de la mineralización de los compuestos orgánicos que los contienen.

Las fuentes de carbono que sustentan la biomasa microbiana oceánica suelen ser locales. Tales fuentes dependen de la fijación de CO₂

atmosférico, debido a la actividad de las bacterias fotosintéticas y las algas unicelulares. Sin embargo, para que se produzca la fijación de CO_2 , se requiere el aporte de otros nutrientes. El hierro y el fosfato provienen de la atmósfera; su concentración en la superficie del mar es extremadamente baja. El nitrógeno se requiere en mayor concentración que los otros dos elementos. Después del carbono, el nitrógeno es el elemento de mayor importancia para los organismos. El peso seco de una célula suele contener un 12 por ciento en nitrógeno.

De todos los seres vivos, sólo las bacterias cuentan con la maquinaria enzimática necesaria para transformar el nitrógeno atmosférico (N_2) en nitrógeno utilizable en forma de grupos amino (NH_3), tal como se encuentra en los aminoácidos de las proteínas. Existen bacterias fijadoras del nitrógeno terrestres en simbiosis con leguminosas y bacterias nitrofixadoras de vida libre. Ciertas bacterias oceánicas fotosintéticas (las del género *Trichodesmium*, por ejemplo) presentan la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico.

La vida en el océano depende en grado sumo de la actividad nitrofixadora del plancton bacteriano, por la sencilla razón de que el nitrógeno resulta imprescindible para llevar a cabo la fotosíntesis, la base de la cadena trófica oceánica. Expresado de otra manera, la disponibilidad de nitrógeno constituye un factor clave para la regulación de la productividad biológica de los océanos.

Además del nitrógeno, los organismos requieren hierro y fósforo. La ausencia o escasez de esos nutrientes limita la productividad. El mar Mediterráneo es pobre en fósforo, en comparación con el nitrógeno y el hierro. La disponibilidad de hierro determina la composición y el tamaño de algunas comunidades bacterianas. La mayor parte del hierro y fósforo que hay en el mar abierto procede del polvo atmosférico en deposición; en menor grado, proviene también de afloramientos (corrientes ascendentes). Pero no todas las regiones oceánicas se ven afectadas por las deposiciones atmosféricas. Además, el hierro es poco soluble en agua salada y se combina con partículas que acaban precipitando en el fondo oceánico; se encuentra en cantidades casi indetectables, con concentraciones de sólo varios picogramos (10^{-9} gramos) por centímetro cúbico de agua. Las bacterias crecen también en medios con escasez de hierro; lo consiguen mediante la síntesis de compuestos con afinidad por este metal (sideróforos), que lo capturan y lo transportan hacia el interior de las células.

En las zonas de mayor profundidad, lejos de la luz solar y las deposiciones atmosféricas, el bacterioplancton vive a expensas de las

partículas que sedimentan poco a poco hacia el fondo del mar. El carbono orgánico de la superficie se consume lentamente en su viaje hacia el sedimento.

Diversidad genética

Las bacterias se presentan en cuatro formas simples, visibles a través del microscopio: esféricas (cocos), alargadas (bacilos), en forma de coma (vibrios) y espirales (espirilos). Pero esa variedad morfológica no basta para la clasificación taxonómica. A diferencia de las plantas y los animales, las especies de bacterioplancton no se distinguen por sus rasgos morfológicos. Durante muchos años, las comunidades bacterianas se han descrito mediante técnicas tradicionales de cultivo en el laboratorio. No es fácil, sin embargo, obtener cultivos representativos del número y la diversidad de las bacterias en las muestras originales.

En los años ochenta del siglo pasado se desarrollaron nuevas técnicas de clasificación basadas en el análisis molecular. A partir de la secuenciación de ácidos nucleicos y proteínas, se realizó una clasificación evolutiva de los microorganismos que se habían cultivado hasta entonces. El parámetro de referencia más utilizado era el gen codificador de una de las tres moléculas de ARN ribosómico: el ARN ribosómico 16S. Se trata de un gen universal, presente en todos los organismos.

A partir de la secuencia del gen en cuestión se obtiene una "etiqueta" que facilita la comparación evolutiva entre seres vivos. Consta de una palabra de unos 1500 caracteres, con sólo cuatro letras (A, T, G y C), que se corresponden con las bases de la cadena de ADN (adenina, timina, guanina y citosina). Ese método de clasificación ha arrojado luz sobre la evolución de los microorganismos y ha posibilitado el estudio de los mismos en su ambiente natural.

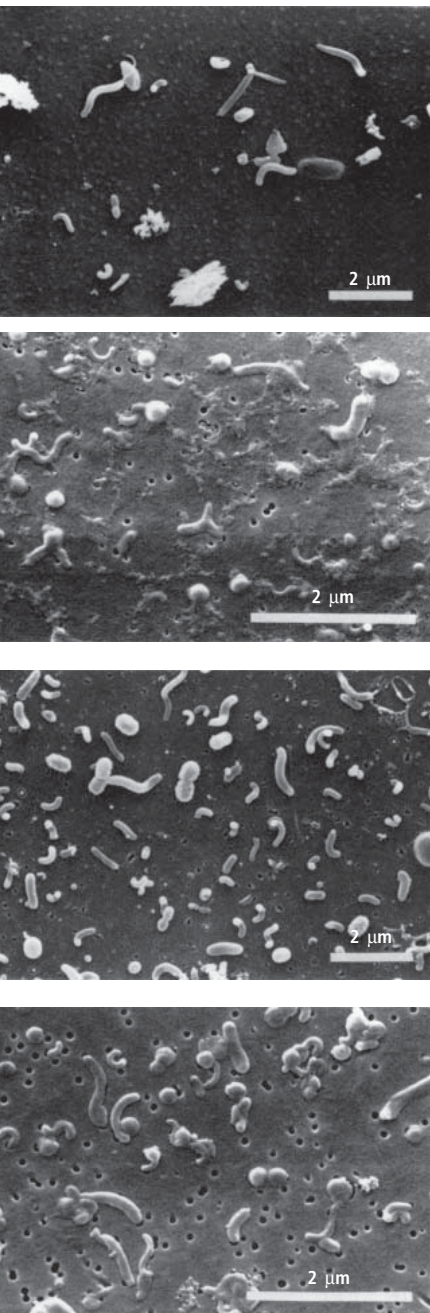
La descripción molecular de comunidades bacterioplanctónicas se basa, pues, en la extracción directa de ADN. Se amplifica y clona el ácido nucleico y se secuencian genes que sirven de cronómetros moleculares, como el ARNr 16S. Las secuencias obtenidas se comparan con las secuencias de organismos ya cultivados.

Adelantados de ese método fueron Norman Pace y sus colaboradores, de la Universidad de Indiana. A principios de los noventa analizaron una serie de clones procedentes del bacterioplancton oceánico. La mayoría de las secuencias obtenidas guardaban poca semejanza con las de los organismos cultivados hasta entonces. Otros estudios con muestras ambientales diversas demostraron que la mayoría de las bacterias no eran cultivables con los medios habituales del laboratorio. Sin duda,

FORMAS BACTERIANAS

A través del microscopio se distinguen bacterias esféricas, alargadas, en forma de coma y espirales. Corresponden a las cuatro formas bacterianas básicas:





3. PLANCTON BACTERIANO DEL PACIFICO. Las bacterias de estas cuatro micrografías electrónicas quedaron retenidas en filtros con un tamaño de poro de 0,2 micrometros (μm). Aunque presentan rasgos morfológicos diferentes, éstos no bastan para la identificación taxonómica.

la aplicación de nuevos métodos de análisis génico habría de traer a primer plano la existencia de numerosas especies bacterianas que desconocemos.

Según los estudios genéticos, el bacterioplancton está dominado por grupos evolutivamente divergentes. Varios de ellos se han resistido al cultivo en el laboratorio (los medios ricos inhiben el crecimiento de la mayoría de las bacterias marinas). Y sin cultivo no hay forma de abordar la clasificación y la caracterización bioquímica, morfológica y genética. A través del cultivo se determinan las funciones ecológicas y la participación en los ciclos biogeoquímicos o ciclos de los elementos.

En los últimos cinco años, la descripción de los componentes del bacterioplancton, de su fisiología y metabolismo, ha sufrido una revolución debido al desarrollo de las técnicas de secuenciación metagenómica. En lugar de secuenciar un único gen (el ARNr 16S, por ejemplo), la secuenciación metagenómica se basa en la extracción de todo el ADN de muestras ambientales, sin ningún paso intermedio. Una vez purificado, se secuencian al azar un gran número de fragmentos que incluirán todos los genes de todos los microorganismos presentes en la muestra. El análisis de esas secuencias arroja luz sobre la extraordinaria diversidad de proteínas y funciones metabólicas del bacterioplancton.

Ciclos de los elementos

Los organismos complejos divergen entre sí en morfología y comportamiento. En las bacterias, la diversidad concierne, sobre todo, al metabolismo y a la fisiología. Sólo las bacterias utilizan el nitrógeno atmosférico para su crecimiento. Obtienen energía también de compuestos inorgánicos: ciertos gases (hidrógeno, monóxido de carbono y sulfuro de hidrógeno) y metales (hierro y manganeso). Las bacterias producen metano (CH_4). En condiciones anóxicas, ciertas bacterias respiran nitrato (NO_3^-) y emiten entonces otro gas de efecto invernadero, el óxido nitroso (N_2O). Estos son sólo algunos ejemplos del repertorio metabólico bacteriano. Las transformaciones biogeoquímicas —muchas de ellas exclusivas de las bacterias— son de vital importancia para los ciclos de los elementos en la biosfera. Sin esas transformaciones, impulsadas por los microorganismos, la vida dejaría de existir en la Tierra.

La función de los microorganismos empezó a considerarse en la época de Louis Pasteur, quien sugirió su participación en las transformaciones de la materia. A pesar del tamaño mínimo de las bacterias marinas, su actividad reviste máximo interés. Su respiración provoca una disminución de la concentración del oxí-

geno en las zonas profundas, pues el oxígeno atmosférico no se disuelve en el agua de mar con la misma celeridad con que se consume. Ante tal descenso en la concentración de oxígeno, las bacterias respiran NO_3^- . Si el producto de la respiración del oxígeno es agua, el del consumo de NO_3^- es gas nitrógeno (N_2), que escapa a la atmósfera, con lo que el medio marino se empobrece en dicho nutriente.

Los microorganismos desarrollan una función fundamental en la mayoría de los ciclos biogeoquímicos del medio acuático; sobre todo, los ciclos del carbono, el nitrógeno y el azufre. Existen otros elementos de interés, como ciertos metales pesados (hierro, manganeso, cromo, plomo, cobre, níquel, mercurio, etcétera), que en algunas fases de su ciclo biogeoquímico resultan contaminantes; los microorganismos poseen la maquinaria enzimática necesaria para transformarlos.

Azufre y clima

Una de las fases del ciclo del azufre es orgánica. Nos referimos a la que protagoniza el sulfuro de dimetilo (DMS), la principal forma de intercambio de azufre entre los océanos y la atmósfera. En buena parte, el olor a mar se debe al DMS presente en el aire. Escapan a la atmósfera unos 100 millones de toneladas de azufre (en forma de DMS) al año. Un tercio de esa cantidad se origina, mediante procesos biológicos, en los océanos. Cierta fracción procede de la actividad volcánica. La mayor parte tiene un origen antropogénico, aunque al limitarse a los continentes, su impacto en los océanos es menor.

El DMS se origina por descomposición enzimática del dimetilsulfoniopropionato (DMSP). El DMSP es uno de los compuestos orgánicos simples más abundantes en los océanos. Debido a sus propiedades higroscópicas, opera a modo de regulador osmótico: las algas unicelulares del fitoplancton sintetizan y acumulan DMSP para contrarrestar el efecto de la sal del agua de mar. El contenido de DMSP puede llegar al 10 por ciento del carbono total de la célula y al 75 por ciento del azufre que compone la biomasa algal. Las algas liberan DMSP al medio durante la lisis por senescencia o cuando son ingeridas por el zooplancton. Las bacterias lo metabolizan para obtener energía y carbono. Liberan entonces DMS, un compuesto muy volátil que escapa a la atmósfera, donde participa en la regulación del clima.

En la atmósfera el DMS es oxidado por la radiación ultravioleta; se forman aerosoles de sulfato que condensan la humedad e incrementan así la densidad de las nubes. Dado que las nubes limitan la cantidad de radiación que llega a la superficie terrestre, provocan

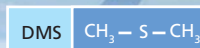
BACTERIAS, AZUFRE Y CLIMA

Las bacterias de los océanos participan en la regulación del clima mediante la liberación a la atmósfera de compuestos de azufre que favorecen la formación de nubes.

4 Al limitar la cantidad de radiación que llega a la superficie terrestre, las nubes provocan una disminución de la temperatura. Así, el DMS atenúa el efecto invernadero. Asimismo, se reduce la luz que recibe el fitoplancton, con lo que se limita la síntesis de DMSP. El ciclo del azufre se halla, pues, sometido a un mecanismo de retroalimentación.

AEROSOL
DE SULFATO

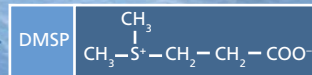
3 La radiación ultravioleta oxida el DMS. Los aerosoles de sulfato resultantes condensan la humedad, lo que incrementa la densidad de las nubes.



BACTERIAS

2 Las bacterias oceánicas metabolizan el DMSP. Parte del mismo se utiliza como fuente de carbono y energía; otra parte escapa a la atmósfera en forma de sulfuro de dimetilo (DMS). Pero para las bacterias de DMSP constituye también una fuente de azufre, así que regulan la cantidad de DMS que liberan a la atmósfera según sus necesidades de azufre.

FITOPLANCTON



1 El ciclo comienza con el dimetilsulfoniopropionato (DMSP), uno de los compuestos simples más abundantes de los océanos. Al estar dotado de una carga positiva y otra negativa, este compuesto muestra una notable higroscopicidad. Las algas unicelulares del fitoplancton sintetizan y acumulan DMSP para regular la presión osmótica; durante la lisis por senescencia o cuando son ingeridas por el zooplancton, liberan DMSP al medio.

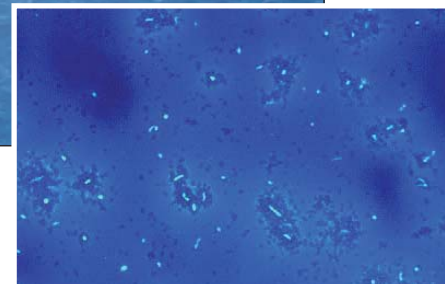
una disminución de la temperatura. Se estima que, en ausencia DMS, la temperatura de la atmósfera sería de 3 a 4 °C superior. El DMS atenúa, por tanto, el efecto invernadero. De ahí el interés en conocer los factores que regulan la concentración atmosférica de DMS.

La concentración de DMSP varía según la posición geográfica, la estación del año y la frecuencia de eventos efímeros como la proliferación de algas unicelulares. El ciclo del azufre se halla sometido a un mecanismo de retroalimentación: la liberación de DMS a la atmósfera provoca el aumento de la densidad de las nubes, con lo que disminuye la luz que recibe el fitoplancton y se limita, por tanto, la síntesis de DMSP.

Las bacterias también regulan la cantidad de DMS que se libera a la atmósfera. Existen dos vías para la transformación del DMSP. En una primera vía se forma DMS, que escapa a la atmósfera provocando el efecto climático mencionado. La célula utiliza parte del DMSP como fuente de carbono; el DMSP supone alrededor

del 10 por ciento del carbono que las bacterias oceánicas consumen en la zona fótica.

En una segunda vía, el DMSP sirve a la bacteria como una fuente de azufre. El DMSP se encuentra en concentraciones 1000 veces inferiores a las del sulfato (SO_4^{2-}), uno de los principales iones del agua de mar. Sin embargo, las bacterias prefieren el azufre del DMSP al del sulfato. El motivo de esa preferencia guarda relación con la importancia del ahorro energético en un ambiente donde las fuentes de carbono son limitadas. En el mar, las fuentes de energía son tan escasas, que el plancton bacteriano necesita aprovecharlas al máximo. El metabolismo del sulfato implica la transformación del mismo en sulfuro de hidrógeno (H_2S); conlleva, pues, un gasto energético notable. La incorporación del DMSP, en cambio, requiere sólo la escisión de la molécula (un coste energético menor que la reducción de SO_4^{2-} a H_2S). La preferencia del DMSP frente al sulfato responde, pues, a motivos energéticos para la célula.



4. PLANCTON BACTERIANO incubado en presencia de DMSP radioactivo y teñido con DAPI (azul claro). La presencia de granos de plata expuestos (coronas oscuras) alrededor de la mayoría de las células demuestra la actividad de las mismas.



5. ARBOL FILOGENETICO que recoge algunas especies de bacterias cultivadas y clones obtenidos de muestras de ADN oceánico. Los nombres en cursiva corresponden a especies descritas; otros corresponden a bacterias que se han aislado pero que no se han clasificado todavía.

Bacterioplancton fotosintético

Los océanos consumen CO₂, el principal gas de efecto invernadero. La fijación de CO₂ en los océanos se debe a la actividad de las bacterias fotosintéticas y a las algas unicelulares. La fijación de CO₂ y formación de O₂ en los océanos supone la mitad de la fotosíntesis del planeta. Las bacterias fotosintéticas fijan el CO₂ como las plantas: lo convierten, mediante luz solar, en materia orgánica. Los factores que afectan al crecimiento de ese tipo de microorganismos acuáticos influyen, por tanto, en el flujo de CO₂.

La fotosíntesis bacteriana se debe, sobre todo, a los géneros *Synechococcus*, *Prochlorococcus* y *Trichodesmium*. A las bacterias fotosintéticas oxigénicas se les denomina también cianobacterias. *Synechococcus* es una bacteria esférica de unos 0,9 micrometros de diámetro. *Prochlorococcus* también es esférica, pero su diámetro mide sólo 0,6 micrometros; se trata del organismo fotosintético conocido de menor tamaño y el que alcanza mayores densidades (hasta 100.000 células por centímetro cúbico). Debe su éxito a la capacidad de crecer en condiciones variables de luz y profundidad.

Trichodesmium corresponde a una bacteria filamentosa; mide entre 0,5 y 4 micrometros. Se advierte a simple vista, debido a que forma pequeñas colonias o agregados en suspensión.

Aloja en su citoplasma vacuolas de gas que le facilitan la flotación y, por tanto, la permanencia en las capas altas (zona fótica). Ampliamente distribuida por los océanos, sobre todo en regiones tropicales y subtropicales, prolifera hasta formar extensas manchas en la superficie, de entre 10 y 100 kilómetros de diámetro. Estas manchas perduran varias semanas hasta que se agotan los nutrientes o sufren la agresión de la radiación ultravioleta.

Trichodesmium puede utilizar también N₂ en su metabolismo. Contribuye así al aporte de nitrógeno a la zona fótica. Transforma el nitrógeno en compuestos asimilables por otros integrantes del bacterioplancton y por las algas que no tienen la capacidad de fijar N₂. Ese nitrógeno se introduce entonces en la cadena trófica, ya que *Trichodesmium* se encuentra en la base de la cadena trófica. Buena parte del nitrógeno utilizable por el bacterioplancton, fitoplancton, zooplancton y otros componentes de la cadena trófica proviene de la actividad nitrofixadora de bacterias como *Trichodesmium*. El nitrógeno así fijado supera el nitrógeno que llega a los océanos a través de los ríos.

Bacterioplancton heterótrofo

Se estima que entre el 10 y el 20 por ciento de las bacterias oceánicas heterotróficas pertenecen al género *Roseobacter*. Se trata de uno de los componentes más activos del plancton bacteriano: transforma compuestos como el DMSP y obtiene energía de varias fuentes. A diferencia de otros grupos, *Roseobacter* sí se cultiva en el laboratorio. Ello ha facilitado el estudio de los mecanismos que adoptan las bacterias oceánicas para sobrevivir y proliferar, así como la comprensión del modo en que su actividad influye en los ciclos de los elementos.

Hay miembros del grupo *Roseobacter* que poseen pigmentos para la captación de la luz, sobre todo carotenoides y bacterioclorofila *a*. Aunque no son organismos fotosintéticos (no fijan CO₂ en su metabolismo), tal peculiaridad les supone una ventaja para competir con otros microorganismos que carecen de pigmentos. Al servirse de la energía lumínica, consumen una cantidad inferior de materia orgánica y, por tanto, permanece en sus células una proporción mayor de carbono. Utilizan la luz y la materia orgánica de forma simultánea para generar ATP; resisten períodos de tiempo más largos en ausencia de nutrientes y presencia de luz, que en ausencia de luz.

En las bacterias del género *Roseobacter* hallamos una concentración de pigmentos menor que en los organismos fotosintéticos. Se explica por su metabolismo, más versátil: utilizan también fuentes de energía orgánicas. Los organismos fotosintéticos dependen de

Los autores

José M. González trabaja en el departamento de microbiología y biología celular de la Universidad de La Laguna. Se dedica a la ecología, taxonomía, sistemática molecular y genómica bacteriana. Obtuvo su doctorado en la Universidad de Georgia. Carlos Pedrós-Alió y Josep M. Gasol desarrollan su labor en el Instituto de Ciencias del Mar del CSIC en Barcelona.

la intensidad luminosa exclusivamente, sobre todo en el medio oceánico, donde se produce un movimiento vertical continuo.

Los microorganismos dotados de un metabolismo mixto, en cambio, no están tan condicionados por los ciclos diurnos de intensidad luminosa, estratificación, profundidad o la longitud de onda de la radiación. La capacidad de combinar respiración y captación de luz les convierte en unos microorganismos muy eficientes, mejor adaptados para aprovechar las escasas fuentes de carbono que se hallan disueltas en el medio marino. Los microorganismos con metabolismo mixto se descubrieron hace más de tres decenios. Pero hasta el año 2000 no empezó a cuantificarse la contribución en el ambiente oceánico de ese mecanismo de captación de energía luminosa.

Roseobacter obtiene también energía mediante la oxidación del monóxido de carbono (CO), en un proceso que libera CO₂. El CO es un gas de efecto invernadero; se forma en la combustión incompleta de carburantes (origen antropogénico) y en la descomposición de materia orgánica disuelta por efecto de la radiación ultravioleta sobre la superficie oceánica. La capacidad para metabolizar CO se halla poco extendida en otros grupos de bacterias, marinas y terrestres.

Además del CO, *Roseobacter* oxida también compuestos inorgánicos de azufre, como H₂S o el ion sulfito (SO₃²⁻); ambos se generan a partir de la degradación de compuestos orgánicos de azufre (DMSP) o se obtienen de fuentes de azufre inorgánico (sedimentos marinos o zonas anaeróbicas en las partículas en suspensión). La capacidad de obtener energía a partir de tantas fuentes (luz, materia orgánica, CO, compuestos inorgánicos de azufre) constituye una gran ventaja para *Roseobacter*, puesto que le permite aprovechar recursos de los que otros seres vivos no pueden beneficiarse.

Los Bacteroidetes corresponden a otro de los grupos abundantes en el océano. Muchos de ellos tienen la capacidad de degradar compuestos poliméricos como la quitina, el almidón o la celulosa. Algunos, además, se benefician de la luz de forma similar a *Roseobacter*; utilizan para ello una proteína denominada rodopsina.

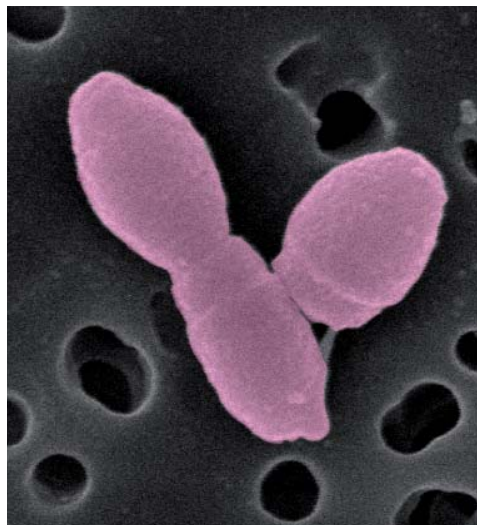
Siempre se había pensado que los microorganismos marinos absorbían la energía de la luz sobre todo por medio de la clorofila. Sin embargo, estudios metagenómicos que comenzaron en el año 2000 demuestran que uno de los pigmentos más abundantes que absorben la luz en la superficie de los océanos es la rodopsina. Esta proteína de la membrana celular se halla ampliamente extendida en la naturaleza: se encuentra en las bacterias y en la retina de



6. LAS CELULAS de *Trichodesmium* se agregan en filamentos que se observan a simple vista ($\times 1000$).



7. CULTIVO de *Prochlorococcus*, probablemente el microorganismo fotosintético oceánico más abundante. Las zonas más oscuras corresponden a membranas que contienen pigmentos fotosintéticos.



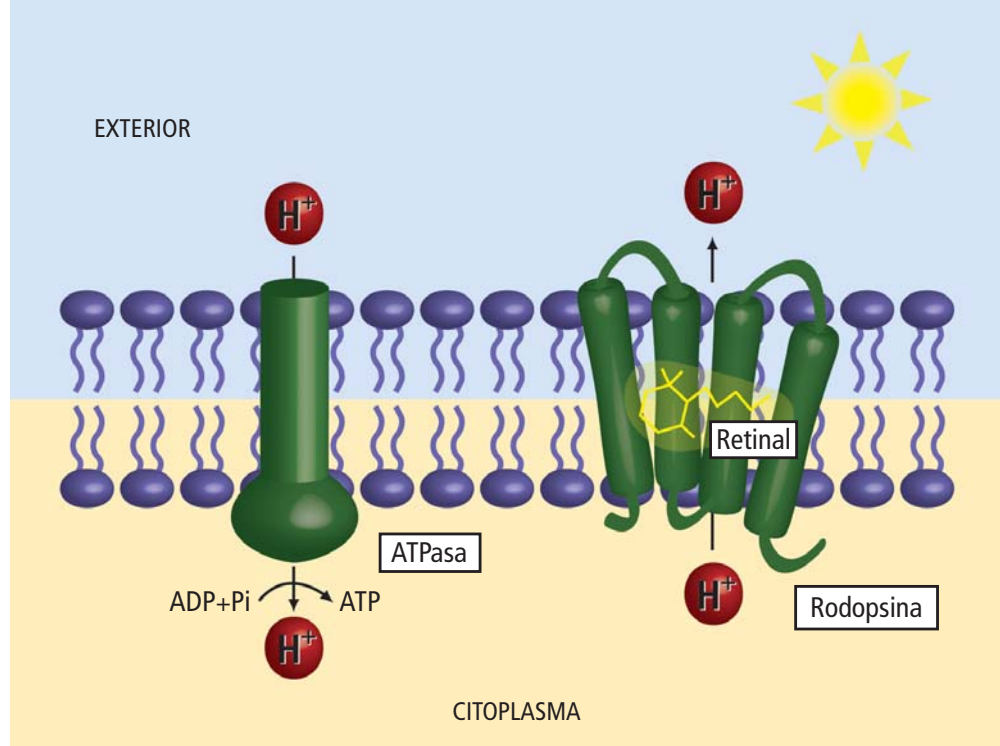
8. BACTERIA del género *Roseobacter*. Aunque no es fotosintética, posee pigmentos para captar la luz. Metaboliza también monóxido de carbono y compuestos inorgánicos de azufre.

los vertebrados, incluidos los humanos. Es la responsable de que el ojo humano detecte las distintas longitudes de onda que se corresponden con los colores. La rodopsina contiene en su interior una pequeña molécula, el retinal, un derivado de la vitamina A; cuando éste absorbe un fotón, se producen cambios configuracionales en el retinal y en la proteína.

En las bacterias marinas la rodopsina desarrolla una función completamente distinta. Los cambios configuracionales forman parte de un ciclo de transferencia de energía en el interior de la rodopsina que dura apenas 15 milisegundos y resulta en la transferencia de protones al exterior de la célula bacteriana. Esta energía en forma de gradiente de protones se transforma luego en energía bioquímica (ATP).

Las arqueas y el grupo SAR11 corresponden a otros de los componentes más abundantes del bacterioplancton. Estos microorganismos, sin

9. LA RODOPSINA es una proteína de membrana que absorbe fotones por medio de la molécula de retinal. Se halla ampliamente extendida en la naturaleza: se encuentra en las bacterias y en la retina de los vertebrados. En los humanos, es la responsable de que nuestro ojo detecte las distintas longitudes de onda que se corresponden con los colores. En las bacterias, los cambios conformacionales del retinal resultan en el bombeo de protones (H^+) al exterior de la célula; el gradiente de protones resultante se convierte por fin en energía bioquímica (ATP).



embargo, nos retrotraen a un mundo microbiano apenas explorado. SAR11 se descubrió, en 1990, en el mar de los Sargazos, que le da nombre. En las aguas someras, constituye alrededor de un tercio del plancton bacteriano; abunda menos en las profundidades. La densidad de SAR11 guarda relación con los ciclos estacionales y con la concentración de materia orgánica disuelta; participa en el ciclo del carbono, que afecta a la concentración atmosférica de CO_2 .

En 2002 se consiguieron los primeros cultivos de SAR11, en medios que simulaban la escasez de nutrientes del océano. Las células de SAR11 así cultivadas presentan forma de vibrio; no miden más de 1 micrometro de largo y 0,2 micrometros de diámetro. Tardan unos días en dividirse (un tiempo de generación semejante al del bacterioplancton en el medio natural). Parece que su crecimiento no se ve afectado por la luz solar; deben de obtener la energía a partir de la materia orgánica disuelta. Dadas la procedencia y ubicuidad de esa especie, se le ha dado el nombre de *Pelagibacter ubique*.

Las arqueas se descubrieron en el plancton marino en 1992. A diferencia de SAR11, aún hoy en día las arqueas marinas no se han cultivado en el laboratorio. Todas las arqueas que se han cultivado proceden de ambientes sometidos a condiciones extremas: temperaturas altas (por encima de los 100 °C) y concentraciones salinas elevadas (mayor que la del océano). Algunas son arqueas anaerobias; generan metano como producto de su metabolismo. Su presencia en la columna de agua se detecta sólo por métodos indirectos, como la amplificación y secuenciación de clones.

Seguimos sin conocer la función de las arqueas. Investigaciones recientes, apoyadas en

técnicas isotópicas, demuestran que incorporan aminoácidos y carbono inorgánico. La fijación de CO_2 reviste especial interés porque afecta al ciclo global del carbono. Dado que no dependen de la intensidad de la luz, podrían mantenerse activas hasta las zonas más profundas del océano, a diferencia de las bacterias fotosintéticas. Se trata de uno de los grupos de microorganismos marinos más abundantes; su capacidad fijadora del CO_2 tiene repercusión en las condiciones del océano.

Perspectivas

Cada uno de los grupos mencionados (entre ellos *Roseobacter*, Bacteroidetes, SAR11, arqueas y bacterias fotosintéticas) comprende una rica diversidad de microorganismos que comparten características y evidencian particularidades que definen uno o varios nichos ecológicos. El estudio de la diversidad, la distribución temporal y espacial de las comunidades y de su actividad no puede liberarse del sesgo que supone la limitación de las muestras: se han examinado sólo los microorganismos que crecen en las condiciones artificiales del laboratorio.

Con todo, en el último decenio se han estudiado algunos microorganismos en su ambiente natural (*in situ*), con técnicas de manipulación de ácidos nucleicos. Los resultados sugieren la existencia de un universo de microorganismos todavía por conocer. La aplicación de nuevas técnicas de estudio (uso de isótopos, de sustancias inhibitorias de determinadas actividades de los ciclos de los elementos, medidas *in situ* de la actividad de ciertas enzimas y del flujo de los elementos, bioensayos, medición de la expresión génica, etcétera) ha arrojado luz sobre la función ecológica del bacterioplancton oceánico.

Bibliografía complementaria

PROKARYOTES: THE UNSEEN MAJORITY. W. B. Whitman, D. C. Coleman y W. J. Wiebe en *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 95, págs. 6578-6583; 1998.

ENVIRONMENTAL DIVERSITY OF BACTERIA AND ARCHAEA. E. DeLong y N. R. Pace en *Systematic Biology*, vol. 50, págs. 470-478; 2001.

GENOME SEQUENCE OF *SILICIBACTER POMEROYI* REVEALS ADAPTATIONS TO THE MARINE ENVIRONMENT. M. A. Moran et al. en *Nature*, vol. 432, págs. 910-913; 2004.

ENVIRONMENTAL GENOME SHOTGUN SEQUENCING OF THE SARGASSO SEA. J. C. Venter et al. en *Science*, vol. 304, págs. 66-74; 2004.

GENOME ANALYSIS OF THE PROTEORHODOPSIN-CONTAINING MARINE BACTERIUM *POLARIBACTER* SP. MED152 (FLAVOBACTERIA). González et al. En *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, vol. 105, págs. 8724-8729; 2008.