

XARXES TRÒFIQUES PLANCTÒNIQUES: PER QUÈ SÓN DIFERENTS ALS MARS DE L'ANTÀRTIDA

Josep M. Gasol

Institut de Ciències del Mar (CMIMA-CSIC), Barcelona

One of the most amazing characteristics of the Antarctica is the presence of large numbers of vertebrates, birds and mammals. These animals are the top vertexes of food webs based uniquely in the marine environment. We explain here the reasons why the Southern oceans provide so much food usable by higher trophic levels. The cold waters of Antarctica are full with nutrients and thus allow high levels of primary production. The type of algae that dominate are relatively large diatoms and flagellates, which serve as a direct food source to krill, which, in a way, shunt fixed carbon directly from the producers to a form, krill, which is directly usable by vertebrates. Other factors contribute also to the high transfer efficiency of the Antarctic food webs: the relatively depressed bacterial activity at low temperatures, but also the dependence of krill and algae on sea ice for winter survival. Recent reports of global change in Antarctica point to a relationship between increasing temperatures, sea ice extent, and a shift in the size distribution of algae towards forms that are more edible by salps than by krill. A change towards food webs controlled by krills would have high impacts on the Antarctic bird and mammal populations as well as on biogeochemical cycling.

Introducció

Siguin les diapositives de l'amic o conegut que hi ha estat, sigui el nou programa d'animals de la televisió o sigui el darrer DVD de fauna que la BBC ha produït i els diaris regalen, les imatges que ens arriben de l'Antàrtida impressionen: els paisatges nevats i plens de gel, els icebergs, la llum de la posta de sol que tenyeix de rosa els gels... Però potser el que impressiona més és que aquests paratges estiguin plens de vida. Els pingüins fan tertúlia dalt dels gels, les balenes molt sovint vénen a xafardejar què fan els vaixells oceanogràfics als seus territoris, i els elefants marins prenen el sol a les úniques platges on es pot baixar amb zòdiac, al costat de les bases científiques. A aquests animals s'hi afegeixen els albatros i petrells que acompanyen els vaixells en la seva ruta, i els paràsits, els coloms antàrtics i els xatracos que comparteixen espai a la vora dels laboratoris. Potser no és una diversitat de vertebrats enorme, però sí una quantitat d'individus molt gran, que contrasta amb la nostra experiència diària a les costes de la Mediterrània, on trobem relativament pocs ocells marins, i encara menys mamífers marins. Només alguna balena que hi ve a morir, cosa que passa tan poc sovint que és portada als diaris.

A l'Antàrtida pot haver-hi de l'ordre de 50 milions de pingüins, una vintena de milions de foques i alguns milions de balenes (Shirihai,

2002). La quantitat de mamífers i ocells marins als mars antàrtics sorprèn encara més quan coneixem les característiques de les aigües. Les temperatures molt sovint pel dessota dels zero graus (l'aigua de mar, amb 35 grams de sal per litre, no es congela fins als 1,8 graus sota zero), el fet que la llum no hi arribi durant una bona part de l'any (per causa de la latitud, però també dels cels sovint tapats) i el fet que una gran part de l'any l'aigua es trobi recoberta de gel impeding l'entrada de llum, farien pensar que els mars antàrtics no són particularment curulls de vida. De la mateixa manera, les característiques de les aigües antàrtiques fan difícil d'imaginar-nos la riquesa i la varietat de les comunitats bentòniques del fons marí, molt més riques i abundoses del que ens esperàvem si ens basem en la nostra experiència com a mediterranis (vegeu Arntz et al., 2005 i Gili et al., 2005).

Certament, no som els investigadors actuals els primers d'adonar-nos de la riquesa de la fauna vertebrada antàrtica. A finals del segle XVIII i començaments del XIX, a partir de les informacions portades per James Cook després del seu viatge, va començar la caça de foques (el primer vaixell a arribar a l'Illa Decepció va reunir 15.000 pells en tres setmanes de feina). Cap a mitjan segle XIX, el desenvolupament de vaixells factoria baleners permeté l'exploració massiva d'algunes espècies de balenes. Just abans de la Segona Guerra Mundial, durant la temporada 1937-



1938 van ser caçades unes 46.000 balenes a les aigües antàrtiques, prop del 46% del total mundial per a aquell any.

Una de les característiques essencials de les xarxes tròfiques antàrtiques és que estan totalment basades en el que creix al mar. Les xarxes tròfiques terrestres són molt reduïdes car, de fet, a l'Antàrtida només poden trobar-se tal·lòfits com ara líquens i molses (que poden arribar als 85°S), i unes poques espècies de cormòfites, gramínies com ara la *Deschampsia antarctica*, i la clavellina *Colobanthus quitensis*, que es troben fins a 68° de latitud sud. En els matolls que formen aquestes plantes, en els formats per molses, o en els sòls ornitogènics, on creixen algues aprofitant l'enriquiment en nitrogen causat per les defecacions dels ocells, s'hi poden trobar alguns invertebrats, com ara l'àcar *Belgica antarctica*. Tot plegat, poca cosa per mantenir les grans quantitats de pingüins, balenes i foques que trobem a l'Antàrtida. I és que la climatologia antàrtica (particularment el recobriment nival, però també la combinació de baixes temperatures i poca pluviositat) impedeix el desenvolupament de comunitats terrestres. La figura 1 il·lustra la dependència dels éssers vius antàrtics respecte d'allò que creix al mar. A l'Antàrtida, no hi ha vertebrats terrestres herbívors, i als llacs antàrtics ni tan sols hi ha peixos.

A partir d'aquests fets, la pregunta que ens fem és: com és que, a l'Antàrtida, les xarxes tròfiques marines poden mantenir una quantitat tan gran de vertebrats? Aquesta és la qüestió que intentarem respondre aquí.

Xarxes tròfiques al plàncton marí

Els ecòlegs anomenem xarxa tròfica al conjunt de camins possibles a través dels quals una molècula de CO_2 atmosfèric captada pels productors primaris circula entre els organismes que formen els ecosistemes, inclosos possibles camins d'exportació d'aquest carboni cap a altres ecosistemes. La incorporació de carboni inorgànic en forma de CO_2 a l'estructura dels éssers vius és el que coneixem com a producció primària. Als ecosistemes terrestres és portada a terme per les plantes, mentre que a les aigües és funció bàsicament de microorganismes (organismes tan xics que necessitem el microscopi per a observar-los), anomenats fitoplàncton. Aquests protists unicel·lulars fotosintètics (també dits sovint microalgues) són els responsables de transformar l'energia solar i els nutrients inorgànics en biomassa. Podem entendre la seva funció si pensem que són com fulles d'arbre de mida microscòpica i que la columna d'aigua és equivalent a un bosc, amb l'única diferència que el bosc i els arbres requereixen fusta, troncs i branques per mantenir les fulles en suspensió, mentre que a l'aigua de mar això no cal.

Perquè es doni la producció primària cal llum i nutrients (nitrogen, fòsfor, ferro, etc.). Pel fet que els productors primaris terrestres i aquàtics posseeixen pigments (clorofil·la) per a capturar l'energia lumínica del sol, els nostres satèl·lits poden detectar la seva presència i quantitat relativa. I, normalment, hi ha una

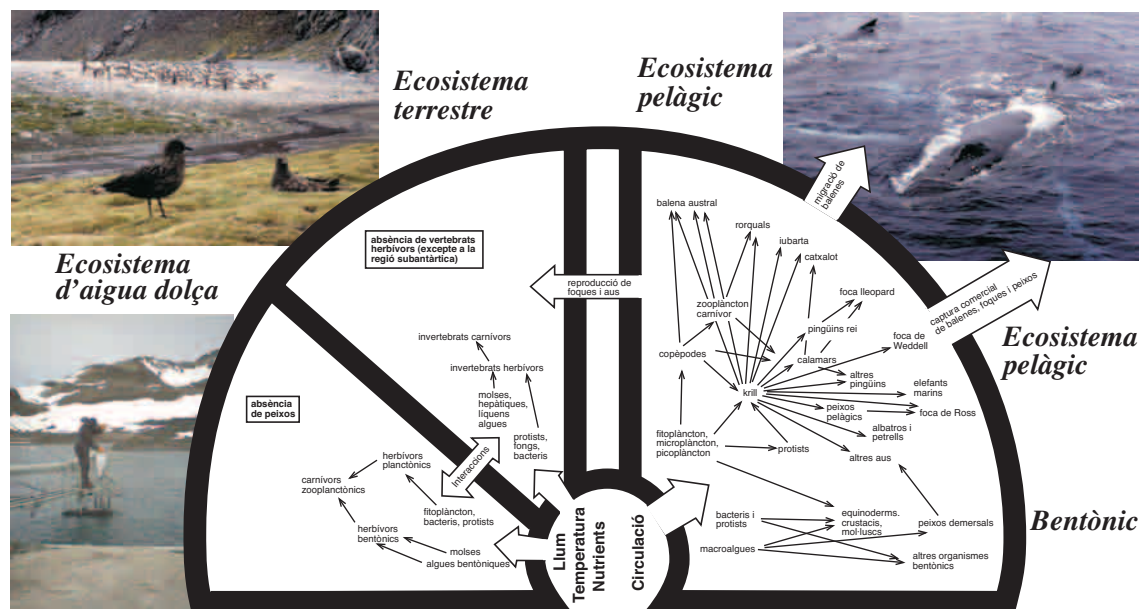


Figura 1. Esquema simplificat de les relacions tròfiques a les comunitats antàrtiques d'aigua dolça, a les comunitats terrestres i a les comunitats pelàgiques i bentòniques oceàniques. S'hi marquen les principals transferències de carboni així com les principals interaccions entre comunitats (Figura modificada d'una figura original de Laws (1992); fotografies de Fernando Unrein i de l'autor).



correlació acceptablement bona entre quantitat de productors primaris i producció d'aquests organismes. La producció primària permet que hi hagi organismes que se n'alimentin. I, com més producció, un esperaria més organismes que en depenguessin.

I on és que hi ha més producció primària? La producció terrestre a l'Antàrtida és molt reduïda, tal com hem explicat abans. I pel que fa al mar, a escala planetària s'observa una molt bona relació entre la temperatura de l'aigua de mar i la disponibilitat de nutrients i, per tant, la quantitat total de microalgues i la seva activitat. És a dir, hi ha una relació entre temperatura de l'aigua de mar i la producció primària. Això és així perquè l'aflorament d'aigua profunda, freda i carregada de nutrients inorgànics, posa en contacte aquests nutrients amb les microalgues, que, si estan a la superfície i tenen llum, poden fotosintetitzar i créixer. Els afloraments d'aigua de mar profunda, que per raó de la circulació general de les masses d'aigua als oceans de la Terra solen tenir lloc a ponent dels continents, expliquen l'existència de les zones d'elevada producció primària, i de les pesqueries associades, de Namíbia, del Sàhara Occidental o del Perú. Les aigües fredes antàrtiques estan també molt carregades de nutrients i això permet elevades taxes de producció primària. Per tant, és en part pel fet que les aigües antàrtiques són fredes que hi ha molt de fitoplàncton i que la producció primària de l'ecosistema planctònic és elevada. La producció primària depèn de la presència de llum i de nutrients inorgànics. I els nutrients principals (nitrogen, fosfat, silicat) es troben amb escreix a les aigües antàrtiques. Però, malgrat això, la producció primària antàrtica tampoc no és tan alta com podria ser: les algues antàrtiques estan limitades per la llum i també per alguns micronutrients com ara el ferro. En parlaré més endavant, però és important esmentar aquí que les concentracions de nutrients a les aigües antàrtiques són molt més elevades que a la resta d'oceans de la Terra, i que, en part, això és així per la limitació que tenen les algues.

Així com als mars càlids la major part de la producció primària la fan algues molt xiques, de poc més d'1 µm de diàmetre, i procariotes, als mars freds la major part de la producció primària la fan algues de mida més gran: sobretot flagel·lats, i diatomees, que són organismes unicel·lulars, però eucariotes. El que anomenem picoplàncton, és a dir, els organismes del plàncton de menys de 2-3 µm és a les aigües antàrtiques format gairebé exclusivament per bacteris i flagel·lats heterotròfics. La temperatura sembla tenir un efecte limitador de l'activitat dels microorganismes procariòtics (vegeu més endavant), almenys a les aigües marines, i efectivament quasi no es tro-

ben cianobacteris a l'Antàrtida ni a l'oceà Sud (Partensky et al., 1999). Com ja veurem, el tipus de microorganisme productor que hi domina té una gran importància a l'hora de saber el destí de la producció primària.

La utilització de la producció primària antàrtica

Les elevades taxes de producció primària són la raó principal de l'elevada quantitat de vertebrats que es desenvolupen en aigües antàrtiques. Però no directament. La major part de xarxes tròfiques es caracteritzen per la seva ineficiència. És a dir, per tal de transferir un àtom de carboni des dels productors primaris fins als peixos (o altres vertebrats), cal "circular" per diferents grups d'organismes. Típicament, un flagel·lat fotosintètic és menjat per un flagel·lat heterotròfic, el qual al seu torn pot ser utilitzat per un ciliat, el qual és aliment d'un copèpode. A cadascuna d'aquestes transferències hi ha pèrdues, causades, per exemple, per la despesa del mateix organisme a l'hora de cercar el menjar. Són pèrdues per respiració, que fan que, del carboni fixat per les algues només el 10% pot convertir-se en biomassa del següent nivell tròfic, i l'1% en biomassa del tercer nivell tròfic. El cas més extrem de xarxa tròfica ineficient és la dels mars tropicals, on la producció primària és realitzada per cèl·lules de fitoplàncton d'1 µm, les quals són aliment de diversos nivells tròfics de flagel·lats i ciliats fins al punt que quasi no queda carboni disponible per als vertebrats (Landry, 2002).

Però a les xarxes tròfiques antàrtiques hi ha dos elements característics i molt diferents de les altres xarxes tròfiques: la mida relativament gran dels productors primaris (no són picoplàncton, sinó nano i micropicoplàncton) i l'existència de grans quantitats de krill, que es comporta com un curtcircuit de les xarxes tròfiques (Smetacek et al., 1990), en facilitar el pas directe des dels productors primaris (d'unes 20-30 µm) fins als vertebrats que se n'alimenten (ocells, balenes, foques, pingüins, Fig. 2). El krill (*Euphausia superba*), uns crustacis relativament grans molt semblants a les gambes però d'1 a 5 mm de llargària, és el que s'anomena en ecologia un predador clau ("keystone predator"). Pel fet que la producció primària estigui a càrrec d'organismes relativament grans, i que el krill els pot utilitzar directament, la producció primària pot transferir-se eficientment a biomassa de vertebrats en tan sols dues passes: de fitoplàncton a krill, i de krill a vertebrats.

La presència o absència de krill determina, a més, altres aspectes de les xarxes tròfiques antàrtiques: en la seva presència, la major part de la producció primària és utilitzada per aquests crustacis, però, en absència de krill,



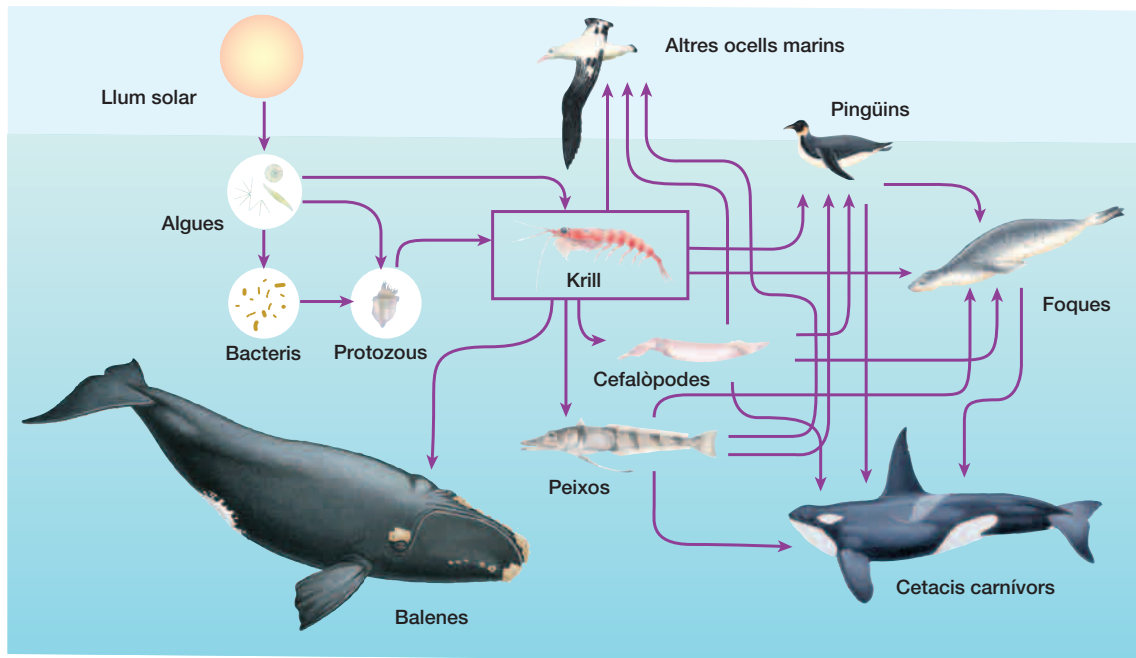


Figura 2. Simplificació de la xarxa tròfica antàrtica, amb il·lustració de la dependència dels vertebrats marins en el krill, i d'aquests en la xarxa tròfica microbiana. Dibuix de Jordi Corbera a partir d'una imatge del British Antarctic Survey.

una bona part de la producció és o bé usada per microorganismes heterotròfics, o bé sedimentada cap al fons marí, on alimenta el bentos. De fet, podem parlar de tres vies principals de circulació de la producció primària antàrtica: a) cap al krill i d'aquí cap als vertebrats, b) sedimentació directa cap al fons o c) producció de matèria orgànica dissolta utilitzada principalment pels bacteris. Aquesta matèria dissolta es produeix directament per part del fitoplàncton o per acció de l'alimentació per part de protozous i zooplàncton, que és ineficient i allibera fragments de matèria orgànica. Com veurem més endavant, aquesta via, a l'Antàrtida, està sovint limitada. A part d'aquests camins principals, de vegades n'hi ha un altre: la utilització directa de tota mena de microorganismes (productors primaris, protozous i també bacteris) per zooplàncton gelatinós com ara les salpes (*Salpa thompsoni* majoritàriament). Aquests organismes "curtcircuiten" també les xarxes, perquè d'una banda són molt poc utilitzats com a aliment per part dels vertebrats i, de l'altra solen produir paquets fecals d'elevada densitat i que sedimenten ràpidament cap al bentos.

A la figura 3 hem representat una xarxa tròfica planctònica i hi hem posat dades obtingudes durant una campanya oceanogràfica realitzada els anys 1995 i 1996 a la zona de la península Antàrtica (la campanya Frue-la; Anadón i Estrada, 2002). Hi il·lustrem tres situacions diferents, dues de reals: la primera en plena proliferació algal a l'estret de Gerlache, i la segona amb més predomini bacterià,

al mar de Bellingshausen. La tercera situació és inventada per a il·lustrar la que abans hem anomenat via "a". No totes les biomasses ni fluxos van ser mesurats (per exemple, no hi ha dades d'abundància ni d'alimentació del krill) però es veu que en plena proliferació algal (Gerlache, producció primària $1.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) hi havia una transferència més gran al zooplàncton i hi havia una sedimentació relativa més aviat baixa (sedimenta diàriament el 5% de la biomassa d'organismes, o el 30% de la producció). En aquesta situació, hi havia presència de krill que s'alimentava del fitoplàncton, i balenes que ens feien agradable el treball. En la segona situació, a Bellingshausen, amb una producció molt menor, els bacteris i el flux de carboni a través seu era molt superior. Un terç de la producció primària retornava en forma de carboni dissolt que podia ser utilitzada pels bacteris. En la tercera situació una bona part de la producció primària sedimentava, tot i que els bacteris tenien un paper important. Si calculem, a partir dels fluxos coneguts, la producció que resta a l'abast del krill, veiem que en la primera situació era molt més gran que en les altres dues, com també ho seria si el krill s'alimentés del plàncton menjant una quantitat diària superior a la producció diària (cosa que faria reduir les biomasses). Es creu que la situació normal (o més freqüent) és la segona, i que al damunt d'aquesta s'hi situarien episodis més o menys freqüents de proliferacions algals dels tipus a i c (Smetacek et al., 1990, vegeu figura 4).



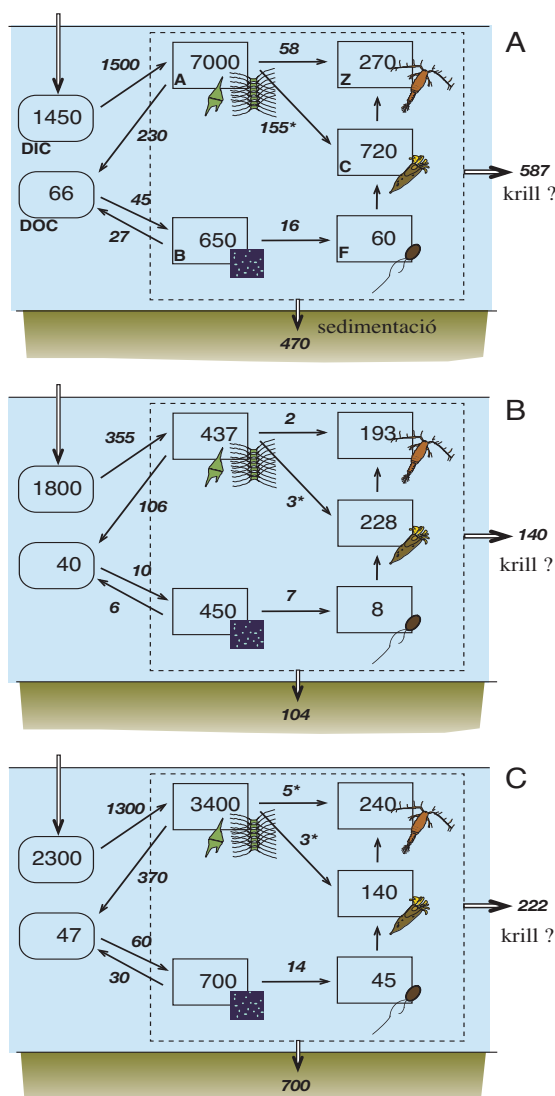


Figura 3. Tres exemples de xarxa tròfica amb quantitats realistes de biomassa dels diferents components: A) A l'estret de Gerlache durant el desembre del 1995, B) Al mar de Bellinghausen durant el gener del 1996, i C) Una situació idealitzada. L'esquema i els valors d'A i B, són extrets d'Estrada i Anadón (2002). Les biomasses són en mgC m^{-2} . Les produccions i altres fluxos en $\text{mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Les quantitats de carboni orgànic i inorgànic dissolts són en 10^3 mgC m^{-2} . Les abreviacions volen dir: B: bacteris, A: algues, productors primaris. Z: zooplàncton, C: ciliats, F: flagel·lats heterotròfics. DOC: Carboni orgànic dissolt, i DIC: Carboni inorgànic dissolt. Els processos amb asterisc no es van mesurar sinó només estimar. La línia superior separa l'atmosfera del mar, i la línia inferior separa el plàncton del sediment. Els valors que surten cap a la dreta indiquen la quantitat de producció primària que resta disponible per al macrozooplàncton (krill) un cop descomptats la resta de processos dibuixats al gràfic.

És important destacar que, en la primera situació, la biomassa de bacteris és una fracció petita de la de fitoplàncton (9%) i la de zooplàncton també ho és (15%). En canvi, en la situació de Bellinghausen, on no hi havia krill, les biomasses de fitoplàncton, zooplàn-

ton i bacteris eren molt semblants. En la tercera situació, la biomassa de bacteris l'hem dibuixada relativament alta (21% de la del fitoplàncton), mentre que la relació de produccions en tots els casos és baixa (al voltant del 3%, essent la mitjana a d'altres mars d'un 20%, Cole et al., 1988).

Alguns autors han sintetitzat l'evolució temporal del què passa al plàncton antàctic, emprant aquests tipus de xarxes tròfiques com a exemples (Karl, 1993). A l'octubre-novembre, a la primavera austral, l'escalfament de l'aigua i la desaparició del gel es donen en aigües que tenen molts nutrients i es genera una proliferació algal, bàsicament de diatomees, que no poden ser utilitzades per cap grup d'organismes i majoritàriament sedimenten (una mica com la situació C a la figura 3). Cap al desembre-gener, la situació és la il·lustrada com a A a la figura 3, bona part de la producció va cap al krill, i si hi ha una sedimentació gran és pels paquets fecals del krill. Cap al febrer-març (cap al final de l'estiu austral), la situació seria la reflectida a la xarxa tròfica B, predomini de les xarxes tròfiques microbianes, i relativament poca exportació de carboni cap als sediments.

La tardor i l'hivern serien un cas a part. En absència de llum no hi hauria producció primària, i la clorofil·la seria molt baixa. Només restarien bacteris actius utilitzant matèria orgànica acumulada d'altres èpoques, i fins i tot fent metabolismes quimioautotròfics, com ara la nitrificació. En aquestes circumstàncies no hi hauria exportació de carboni als sediments. És interessant remarcar que aquesta situació és la que es troba dessota de les grans masses de gel polar de les plataformes de Ross, Larsen, Amery o Ronne, masses de gel que es mantenen

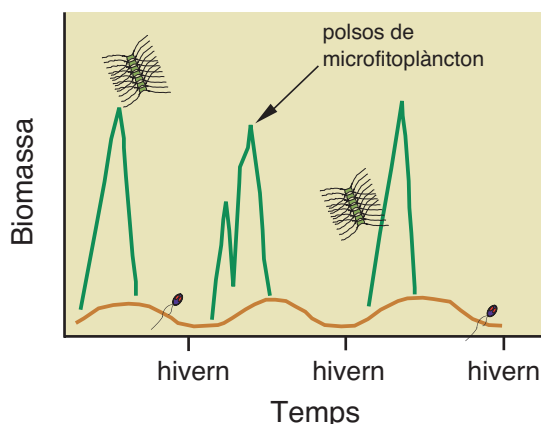


Figura 4. Esquema hipotètic que demostra la relació entre estacionalitat de la xarxa tròfica microbiana (ratlla marró) amb proliferacions algals sobreposades (ratlles verdes). Aquestes darreres són més variables, perquè depenen de la variabilitat oceanogràfica, i habitualment van seguides de pulsos de sedimentació. Adaptat de Smetacek et al. 1990



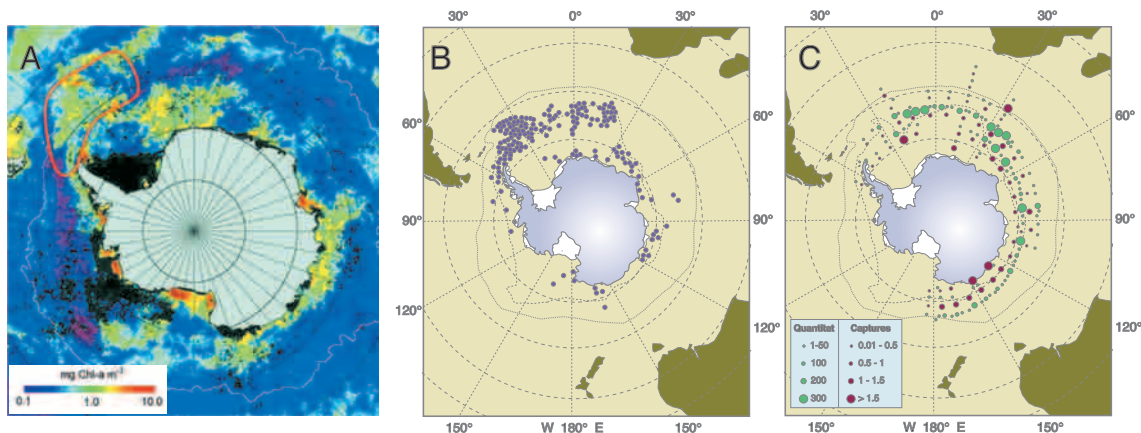


Figura 5. A) Concentració mitjana de clorofil·la a a l'oceà Antàrtic durant el gener i febrer del 2000, calculada a partir de les dades obtingudes pel satèl·lit SeaWiFS. L'escala de color és representada al dreta, i les àrees de color negre tenien coberta de núvols. La línia blanca representa la isoterma de 4 graus, que indica la posició aproximada del Front Polar (imatge de Holm-Hansen et al., 2004). B) Distribució del krill, els cercles indiquen taques de krill. La ratlla vermella indica el límit Sud (Southern Boundary) del Corrent Circumpolar Antàrtic i la ratlla blanca indica el límit Nord (Northern Boundary) del Corrent Circumpolar Antàrtic (adaptat de Tynan, 1998). I C) Distribució de les captures de krill durant els anys 50. Les dades s'indiquen en captures totals (verd), o en captures normalitzades per als dies de treball (vermell) (adaptat de Tynan, 1998).

durant l'estiu. Un estudi efectuat a través d'un forat de 420 m fet al gel de la plataforma de Ross va mostrar la presència de molt pocs bacteris, però amb certa activitat metabòlica (Azam et al., 1979). El suggeriment d'alguns autors (Horrigan 1981) era que en aquestes zones hi hauria comunitats basades no en la producció primària fotosintètica, sinó basades en l'obtenció d'energia a partir de reaccions químiques (quimioautotròfia). En tot cas, és curiós saber que fins i tot sota de 400 metres de gel antàrtic permanent hi ha activitat microbiana.

Si ens interessa saber quins tipus de xarxa tròfica exporten més o menys carboni al sediment és perquè d'aquest carboni en poden viure les comunitats bentòniques, però també perquè quan les comunitats planctòniques marines fan producció nova (per oposició a quan reciclen la producció que va tenir lloc un altre moment) i l'exporten cap al sediment, s'està captant CO₂ atmosfèric i se l'està retirant de la circulació per un quant temps. Com que el CO₂ atmosfèric és el gas responsable de la major part de l'efecte hivernacle i de l'escalfament de la Terra, les comunitats que "segresten" molt de CO₂ i l'exporten al sediment, funcionen com una bomba biològica de carboni, i redueixen d'alguna manera l'increment de CO₂ atmosfèric.

En tot cas, si cal recordar alguna cosa molt destacada del comportament de les xarxes tròfiques dels oceans antàrtics és la importància que té el krill, i com aquest depèn bàsicament de la disponibilitat d'aliment, és a dir, del fitoplàncton. La figura 5 ens ensenya una imatge per satèl·lit de la distribució de fitoplàncton als mars de l'Antàrtida. L'hem posada al costat d'una distribució de biomassa

de krill i d'una imatge de la distribució de balenes (obtingudes del treball de Tynan, 1998). No cal dir res més per adonar-nos de la importància del fitoplàncton en la distribució de krill i d'aquest en la de vertebrats, que, com veiem, s'acumulen a la part sud d'una estructura oceanogràfica anomenada Corrent Circumpolar Antàrtic (ACC en anglès), just al nord del Front Polar. El Front Polar és una estructura oceanogràfica que separa les aigües antàrtiques de les dels oceans Pacífic i Atlàntic i que es considera una veritable barreira biogeogràfica a la dispersió de molts organismes.

L'efecte de la temperatura i la relació bacteris-algues a l'Antàrtida

La relació de biomasses i activitats entre bacteris i fitoplàncton és important, ja que uns són consumidors de matèria orgànica i, per tant, productors de CO₂, mentre que els altres són productors primaris i, per tant, consumidors de CO₂. De la seva relació d'activitat en pot dependre el balanç heterotròfia/autotròfia de les comunitats marines planctòniques, i que aquestes es comportin com a font o com a embornal de CO₂. Hi ha qui creu que en l'aspecte de la relació entre bacteris i fitoplàncton, les comunitats antàrtiques es comporten de forma diferent a com ho fan les comunitats d'altres àrees de l'oceà.

Vegeu, si no, la figura 6, on hem dibuixat les nostres dades d'abundància i d'activitat bacteriana obtingudes en diverses campanyes oceanogràfiques antàrtiques, en relació a les dades de biomassa de fitoplàncton, mesurada com a clorofil·la, i de producció primària. Per comparació, hi hem posat també dues rela-



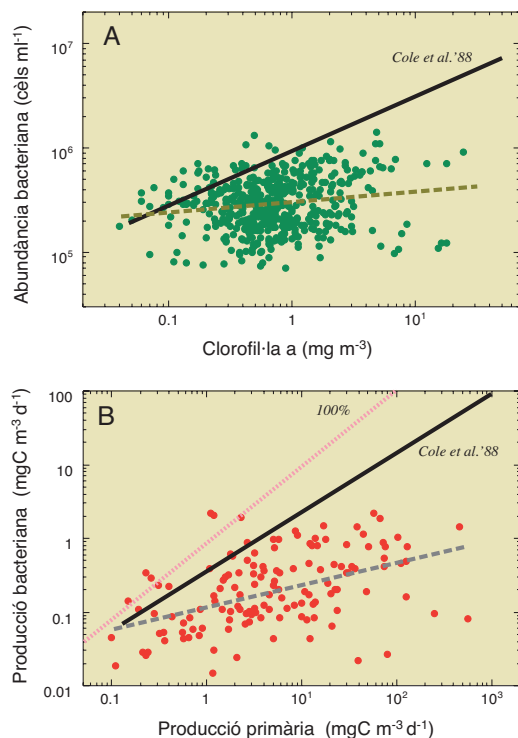


Figura 6. A) Dades d'abundància bacteriana i de clorofil·la a a les campanyes Fruela, Ecoantar, Dharma i Dovetail realitzades per l'equip de l'ICM a bord del vaixell oceanogràfic Hespèrides. La línia de ratlletes és la regressió lineal de les dades després de transformar-les logarítmicament. La regressió és significativa. La línia contínua representa la mateixa regressió, però per a dades d'altres mars compilades per Cole et al. (1988). B) El mateix, però per a la relació entre la producció primària i la producció bacteriana. La línia de punts és la regressió lineal de les dades després de transformar-les logarítmicament. La regressió és significativa. La línia contínua representa la mateixa regressió, però per a dades d'altres mars compilades per Cole et al. (1988). L'altra línia indica els valors on la producció bacteriana és el 100% de la producció primària.

cions amb dades obtingudes de la literatura, on la major part de punts provenen de mars que no són antàrtics. S'hi observen relacions no gaire bones (malgrat ser estadísticament significatives) i que, en augmentar el component fitoplanctònic (sigui abundància o producció de les algues), el component bacterià augmenta proporcionalment molt menys que en altres mars. Així, en altres mars, per una clorofil·la de 10 mg m⁻³ esperem una abundància bacteriana de 3 x 10⁶ cèl·lules per ml, mentre que a l'Antàrtida en trobaríem de mitjana 3 x 10⁵. Igualment, en altres mars, per una producció de 100 mgC m⁻³ d⁻¹ esperaríem una producció bacteriana de 15 mgC m⁻³ d⁻¹, mentre que a l'Antàrtida n'hi trobaríem de l'ordre de 0.4 mgC m⁻³ d⁻¹. La producció bacteriana normal seria de l'ordre del 10-20% de la primària mentre que a l'Antàrtida seria de l'ordre de l'1% o menys. Si ens mirem els números de la

figura 3, veurem que són semblants als que surten de les equacions d'aquesta figura. Si la respiració bacteriana és poc o molt proporcional a la producció, ja veiem, de les dades d'aquesta figura i les de la figura 3, que als mars antàrtics, hi predominaran els processos autotròfics, productius, per damunt dels processos heterotròfics, o destructius de matèria orgànica. Les algues guanyaran la partida als bacteris, a l'inrevés del que succeeix en altres mars. I això explica per què una fracció relativament gran del carboni orgànic produït pel creixement del fitoplàncton als mars antàrtics s'escapa dels processos de reciclatge i, en canvi, o bé se'n va cap als predadors del capdamunt, és a dir, els vertebrats (Huntley et al., 1991), o bé s'enfonsa cap al sediment, i fa que les comunitats antàrtiques tinguin una elevada eficiència de captació i de "segrestament" de CO₂ atmosfèric.

Però, quines són les raons per les quals la biomassa i, sobretot, la producció i activitat dels bacteris semblen ser inferiors a l'Antàrtida i a l'oceà Àrtic respecte a altres mars?

Els investigadors han proposat diverses hipòtesis. En general tenen a veure amb les baixes temperatures dels mars polars, i amb el fet que les baixes temperatures afectarien més els bacteris que no pas els productors primaris (Pomeroy i Deibel, 1986; Pomeroy i Wiebe, 2001; vegeu Fig. 7). Una d'elles es refereix a la naturalesa dels productors primaris antàrtics. Com hem vist més amunt, aquests són fitoplàncton relativament gran: diatomees, flagel·lats grans, etc. Aquests tipus de comunitats de fitoplàncton es caracteritzen per excretar una part molt minsa de la seva producció en forma de compostos orgànics de baix pes molecular, que són làbils i molt utilitzats pels bacteris. Precisament, en un treball en què comparàvem la dependència de l'activitat bacteriana de la producció de carboni orgànic dissolt per part del fitoplàncton, vàrem observar una dependència total en aigües antàrtiques, i una necessitat d'altres fonts de carboni en aigües de l'Atlàntic i la Mediterrània (Morán et al., 2002). Una altra de les hipòtesis està relacionada amb aquesta, perquè indica que, si el fitoplàncton antàrtic produeix relativament poca matèria orgànica dissolta, els bacteris haurien d'aprofitar matèria orgànica particulada, és a dir, molècules de pes molecular relativament alt, polímers en lloc de monòmers. Per a la utilització de polímers, els bacteris necessiten emprar ectoenzims que alliberen a l'exterior de la cèl·lula i que des d'allà parteixen els polímers en monòmers, que poden entrar dins de les cèl·lules. Aquests ectoenzims estarien molt afectats per les baixes temperatures (que també condiciona la fluïdesa de la membrana dels bacteris i la facilitat perquè les molècules hi entrin, Nedwell



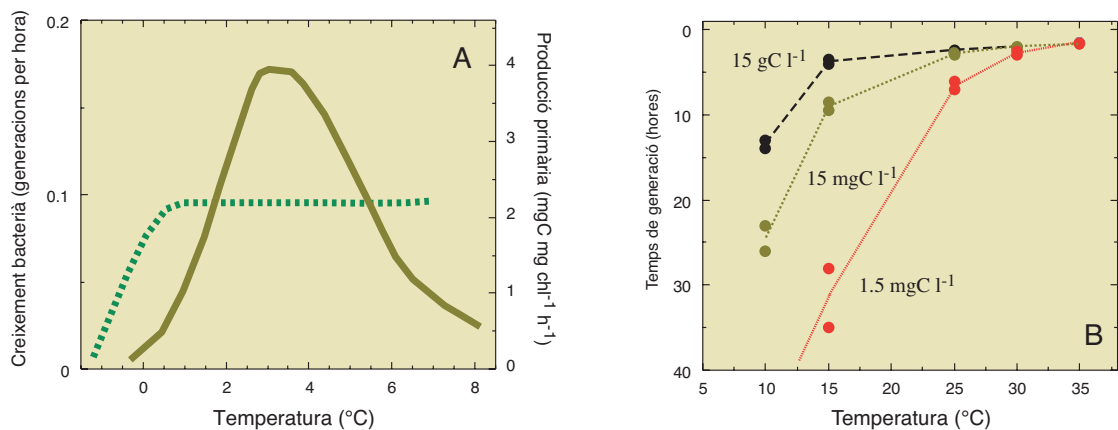


Figura 7. A) Representació idealitzada de la resposta dels productors primaris (producció primària específica, en verd) i dels bacteris (taxa de creixement, en color bru) a la temperatura. Redibuixat de Pomeroy i Deibel (1986). B) Relació entre el temps de generació d'un cultiu d'*Escherichia coli* i la temperatura, amb diferents quantitats de matèria orgànica afegides al medi de cultiu. Redibuixat de Wiebe et al. (1992).

1999), de manera que molta de la producció primària escaparia a l'acció descomponedora dels bacteris (Fiala i Delille, 1992).

La hipòtesi més complexa, i molt discutida, és la que resumeixen Pomeroy i Wiebe (2001). Parteixen de la observació que, si bé l'activitat bacteriana sovint és baixa en els mars polars, quan hi ha molta matèria orgànica disponible, els bacteris també poden tenir una gran activitat. A partir d'experiments de laboratori (com el de la Fig. 7), mostren que sembla haver-hi una interacció entre l'activitat inhibidora de les baixes temperatures, i la disponibilitat de matèria orgànica, de manera que quan hi hauria abundància de substrat, els bacteris no sentirien el fred. Una mica de fet com nosaltres, que ben alimentats notem menys l'efecte del fred. Aquests autors suggereixen, per tant, que quan hi ha poca matèria orgànica disponible, els bacteris antàrtics produirien poc, però que en situacions d'elevada acumulació de matèria orgànica (com ara al gel, vegeu l'apartat següent) podrien desenvolupar-s'hi bé. Noteu que aquesta hipòtesi és compatible amb les anteriors si entenem que es tracta de la disponibilitat de matèria orgànica que els bacteris puguin utilitzar. Les implicacions de la hipòtesi d'aquests autors són que en ambients freds una bona part de la producció primària no seria transferida als microorganismes sinó que sedimentaria i passaria a alimentar les comunitats bentòniques. I això passaria no només pel tipus de xarxa tròfica com hem explicat abans, sinó també per la inhibició dels bacteris per la temperatura. Dit d'altra manera, la resposta diferencial de bacteris i algues a la temperatura tindria significació en el funcionament de les xarxes tròfiques i en l'eficiència de l'ecosistema. I és que el model d'aquests autors manté la hipòtesi implícita que les xarxes tròfiques microbianes funcionen més com un embornal de carboni que no pas

com a enllaç en la transferència de carboni i energia.

Finalment, hi ha altres hipòtesis relacionades amb una especial activitat dels flagel·lats antàrtics, que mantindrien els bacteris sota una gran pressió de depredació, impedint que responguessin a l'increment de la producció primària (Bird i Karl, 1999; Vaqué et al., 2004). Tot plegat, és cert que l'activitat bacteriana en aigües antàrtiques és relativament baixa, i també és cert que això té a veure amb la temperatura de les aigües. La manifestació a escala espacial de la relativament baixa capacitat dels bacteris per a respondre a la producció primària s'observa perfectament en analitzar el desenvolupament de les comunitats planctòniques a través d'un transecte entre el gel i el mar obert. Aquest transecte, per exemple l'il·lustrat a la figura 9, es pot llegir amb l'eix de les X entès com a eix espacial o bé com a eix temporal. Els bacteris responen amb retard a la proliferació algal que es produeix associada al desgel (o al retrocés del gel).

El gel marí i les comunitats planctòniques

Sorprenentment, el gel marí no és un impediment per al desenvolupament de les comunitats planctòniques, ans el contrari, n'és un element facilitador i essencial. Particularment, quan s'acaba el període estival, i el mar torna a refredar-se i a gelar-se, el gel es converteix en el refugi hivernal de les algues i bacteris. Els microorganismes es troben dins del gel en un ambient relativament hostil, però tamponat dels canvis extrems que es produeixen a fora, particularment l'absència de llum i de nutrients.

L'estructura del gel marí no és la d'una peça sòlida, sinó la d'un conjunt de canals en xarxa, on resta aigua sense congelar. En part, no s'hi congela perquè les sals de l'aigua de



mar (clorurs i sulfats de sodi, magnesi, calci i potassi) en congelar-se es desplacen cap als anomenats “canals de salmorra”, que omplen el gel i que són canals primets on la salinitat augmenta per damunt dels 34-35 grams de sals per litre, típics de l'aigua de mar, en afegir-s'hi la sal de les zones veïnes que sí que s'han congelat. Aquests canals estan plens de cèl·lules de plàncton, i en part tampoc no es congelen perquè les mateixes algues sintetitzen macromolècules, normalment polisacàrids, que excreten a l'exterior i permeten que els canals restin mig congelats malgrat que la temperatura pugui arribar a ser de -5°C (Thomas, 2004). D'altra banda, per poca llum que hi hagi a l'exterior, una petita part arriba dins del gel, i les algues d'alguns grups tenen la capacitat de sintetitzar pigments accessoris que afegeixen a la clorofil·la, de manera que poden capturar longituds d'ona de la llum provinent de l'exterior que arriben fins ben endins del gel. Aquests pigments tenen coloracions marronoses en lloc dels colors verds de la clorofil·la (Fig. 8) i poden ténir la part de dessota del gel marí de color marró verdós. Ja l'any 1841, Ehrenberg havia descrit, a l'Àrtic, aquestes masses de diatomees creixent al gel, i en els viatges pioners dels vaixells Ere-

bus i Terror, entre 1839 i 1843 ja es van observar grans quantitats de gel marró (Thomas i Dieckmann, 2002). Si veiem el color de les algues a simple vista vol dir que n'hi ha moltes, i efectivament, la concentració d'organismes al gel pot arribar a ser tan alta com perquè hi hagi 60 g de clorofil·la per litre, o 2×10^7 bacteris i 3×10^6 algues per ml de gel.

Les algues, que poden mantenir-se vives i fins i tot poden seguir a poc a poc fotosintetitzant durant el període fosc i fred, són utilitzades com a aliment durant l'hivern per part del krill, que passa part d'aquest període dessota el gel, aprofitant-se de les algues que hi estan agafades, o que a poc a poc s'alliberen per dissolució o trencament del gel (Brierley i Thomas, 2002; Thomas i Dieckman, 2002; Thomas, 2004). Quan arriba la primavera, i el mar a poc a poc es va escalfant, el gel es va trencant, dissolent i fonent. Es calcula que en el màxim de gel, al mig de l'hivern, hi ha uns 20 milions de km^2 de gel antàrtic, i al punt de l'estiu n'hi ha uns 3 milions. Per tant, anualment, apareix i desapareix una quantitat enorme de gel marí. Quan desapareix ho fa perquè augmenta la temperatura de l'aigua i la quantitat de llum que hi arriba. En aquest moment, que coincideix amb un màxim d'estabilitat de la



Figura 8. A) Imatge en la qual es veu el gel trencant-se per acció d'un vaixell trencagels. El glaç que apareix té un color marronós causat per les algues, preferentment diatomees, que hi habiten. B) Imatges al microscopi de diatomees desenvolupant-se al gel antàrtic (A, fotografia de l'autor, micrografies de Renate Schareck).



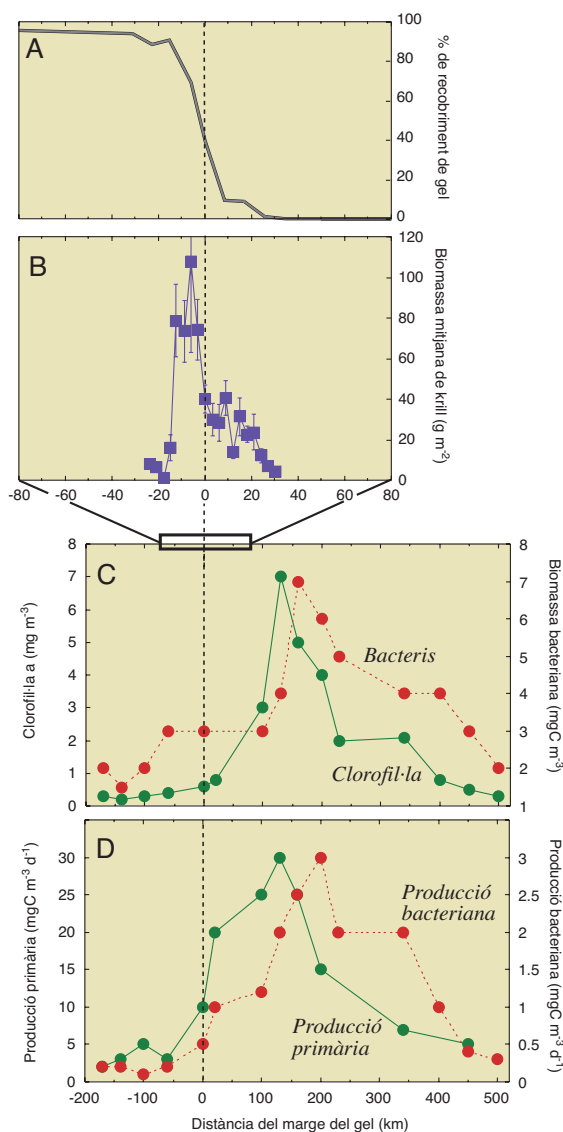


Figura 9. Distribució de biomassa de krill (B) i de les característiques algals i bacterianes en un transecte des del gel ben format (esquerra) fins a mar obert (dreta). A) Recobriment per gel de la superfície de l'aigua, expressat en percentatge. B) Distribució del krill (redibuixat de Bierley et al. 2002). C) Valors als primers metres de la columna d'aigua de clorofil·la (mg m^{-3}) i biomassa bacteriana (mgC m^{-3}) en un altre transecte de la vora del gel a mar obert (redibuixat de Sullivan et al. 1990). i C) Valors als primers metres de la columna d'aigua de producció primària ($\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) i producció bacteriana ($\text{mgC m}^{-3} \text{d}^{-1}$) en el mateix transecte de la vora del gel a mar obert (redibuixat de Sullivan et al. 1990). Noteu la diferència d'escala espacial entre els transectes de les figures A) i B) o C) i D), i noteu també la diferència d'escala entre la producció primària i la bacteriana a D).

columna d'aigua, les algues del gel són la llavor que s'allibera i que troba les condicions ideals per a desenvolupar-se massivament, formant el que els oceanògrafs anomenen un "bloom", una proliferació o desenvolupament gran que pot arribar a tnyir l'aigua de color verd-marronós (Giesenhausen et al., 1999). A

partir d'aquí, s'esdevindria la seqüència de xarxes tròfiques que hem explicat abans.

En aquestes masses de gel s'hi poden acumular grans quantitats de nutrients, particularment matèria orgànica dissolta, de manera que són el lloc ideal per provar la hipòtesi de Pomeroy i Deibel (1986) explicada més amunt: temperatures molt fredes, però molta matèria orgànica faria que l'activitat bacteriana pogués funcionar més o menys normalment, segons el que diuen aquests autors.

La figura 9 mostra un transecte a partir del gel (km 0) cap a mar obert. El krill es troba concentrat a la zona on encara hi ha gel, però on aquest gel s'està desfent. El màxim de clorofil·la es troba, en canvi, a uns 100 km de distància del gel, i el de bacteris es troba més lluny encara. Igualment, la producció primària màxima es detecta a uns 100 km del gel, mentre que la producció bacteriana màxima es detecta uns quants km més lluny. Aquesta distribució espacial de les poblacions d'organismes fotosintetitzadors i de bacteris pot modelar-se tenint en compte que les poblacions de fitoplàncton sintetitzen dues menes de matèria orgànica per a les quals els bacteris tenen diferent afinitat (Lancelot et al., 1991), tal com havíem explicat a l'apartat anterior. Cal pensar que aquesta representació és dinàmica, car el gel es retreu (es va desfent) a un ritme d'uns 5 km d^{-1} .

Què limita la producció primària antàrtica?

Com hem explicat més amunt, la major part de l'oceà Sud està ple de nutrients i encara que les taxes absolutes de producció primària són elevades, per a les concentracions de nutrients que mesurem, la producció primària és relativament baixa i hi ha una exportació de la producció cap al mar profund relativament baixa. Si tots els nutrients es fessin servir per al fitoplàncton, una bona part del carboni que fixés es transportaria cap als fons marins per l'anomenada "bomba biològica", però això no sembla passar, i més aviat es pensa que la bomba biològica antàrtica no funciona a la seva màxima capacitat (Karl, 1993). Els excessos de nutrients se'n van cap als fons marins per processos purament físics (l'anomenada formació d'aigua antàrtica intermèdia i profunda), però no pas gaire per acció del fitoplàncton.

Què és el que limita el fitoplàncton antàrtic? No sembla que la temperatura sigui un impediment per a la producció primària (Pomeroy i Deibel, 1986), però és cert que a temperatures molt i molt baixes les algues gasten part del seu producte de fotosíntesi en la formació de macromolècules que els ajudin a mantenir-se en el gel: fent que no es glaci el gel, o captant llum de molt baixa qualitat, com és la que es filtra pel gel. En canvi, sí que es pensa que a àmplies àrees de l'oceà Sud, hi



ha una limitació de la producció primària per manca de micronutrients, en concret de ferro. L'afegit de ferro en experiments de laboratori i en experiments de camp a gran escala facilita el desenvolupament de proliferacions algals a l'Antàrtida (de Baar et al., 1995; Boyd et al., 2000), i també afavoreix l'activitat bacteriana (Pakulski et al., 1996). Aquest fet ha portat alguns autors a suggerir que s'hauria d'abocar ferro al mar a gran escala per tal d'afavorir la producció primària i, per tant, la producció de krill i peixos, alhora que es produiria un segrestament de CO_2 . Per sort, altres han explicat els problemes que una manipulació de la natura d'aquest tipus podria portar (Chisholm et al., 2001).

La hipòtesi de la limitació per ferro, però, no serveix per a les zones properes a les illes o al continent. Allà hi ha ferro que arriba de l'illa amb la neu i amb la pols terrestre arrossegada pel vent. En aquests casos s'ha vist que és la disponibilitat de llum el que limitaria la producció primària antàrtica. A la costa de les illes antàrtiques, especialment allà on hi arriba material provinent d'una glacera que es trenca al mar, l'aigua és tèrbola, plena de material glacial que triga a sedimentar i dona un color lleu a l'aigua. Aquests materials, afegits a la presència de gel i a la climatologia poc favorable faria que arribés relativament poca llum als mars antàrtics. Un experiment de mesocosms a l'illa Livingston va mostrar que, efectivament, era la llum el que més limitava la producció primària (Agawin et al., 2002).

Canvi global i xarxes tròfiques antàrtiques

Algunes zones de l'Antàrtida es consideren les parts de la terra que més ràpidament s'estan escalfant. Per exemple, a la zona de la península Antàrtica, la temperatura de l'aire ha augmentat uns 2-3°C en els darrers 50 anys (King, 1994). L'escalfament es manifesta, sobretot, en una reducció de la quantitat de gel hivernal i, en general, els augments de temperatura van lligats a canvis en l'extensió del gel marí, i al desglaç de les plataformes de gel continental. Alguns autors han relacionat l'escalfament de la Terra amb una manifestació del canvi global al qual ens estem enfrontant, amb canvis observats a les xarxes tròfiques antàrtiques. Per exemple, Loeb et al. (1997) van observar una relació entre els canvis en el gel i l'abundància relativa de salpes i de krill. En concret una davallada del krill que coincideix amb més abundància de salpes. Aquests autors documenten també una disminució del 30% de pingüins d'Adèlia a l'illa del rei Jordi després de 1987, i associen aquesta devallada a la davallada de krill causada per hiverns amb poc gel.

Les salpes tenen una distribució espacial molt irregular, però s'observa sovint que on hi ha krill no hi ha salpes, i a l'inrevés. Les salpes

viuen només un any, s'alimenten de fitoplàncton de mida més petit que el que serveix d'aliment al krill, i no són gens utilitzades pels peixos, aus i mamífers marins. En canvi, com hem vist, el krill s'alimenta de fitoplàncton relativament gran ($> 20 \mu\text{m}$), serveix d'aliment d'elevada qualitat per a mamífers, aus i peixos, i viu diversos anys. Això és important, perquè l'abundància de krill d'un any depèn de les condicions de gel dels anys anteriors (Atkinson et al., 2004). Sembla que la quantitat de krill d'un estiu depèn fortament de la capacitat d'explotar les algues del gel durant l'hivern austral anterior. Així, els hiverns amb molt de gel inhibirien el desenvolupament de les salpes, i afavoririen el creixement de les poblacions de krill (Loeb et al., 1997). Fa pocs mesos s'ha presentat una hipòtesi que probablement és complementària a la que diu que és l'extensió del gel de l'any anterior el que condiciona el desenvolupament de krill. Moline et al. (2004) mostren com, en augmentar la temperatura de l'aire, augmenta el desglaç de les plataformes de gel continental que, en arribar al mar, fan que es redueixi la seva salinitat. Això facilita el creixement d'algues més petites que les diatomees típiques del desglaç marí. Són criptofícies, unes flagel·lades d'unes 8 μm de diàmetre. Amb aquesta mida són aliment favorable per a les salpes, però són massa petites per ser aliment del krill. Per tant, canvis en la composició del fitoplàncton, que passa d'estar format per diatomees relativament grans a estar format per criptofícies més petites, perjudicaria el creixement del krill. Com es veu a la figura 10, en augmentar la temperatura mitjana de l'aire, augmenta la proporció de criptofícies en el fitoplàncton marí, i també disminueix la relació entre krill i salpes, aquestes darreres mes afavorides quan la temperatura és més alta i hi ha més criptofícies. El que és més greu és que el fenomen de substitució de diatomees per criptofícies es donaria sobretot al pic de l'estiu antàrtic, que és quan la major part de vertebrats estan fent créixer els petits i necessiten aliment de qualitat.

La sobreexplotació de balenes a començament del segle XX va afavorir un gran augment de krill a l'Antàrtida, i va afavorir, per tant, les poblacions de pingüins i altres vertebrats. Però la major part d'aquests organismes són sensibles a la manca de krill (Reid i Croxall, 2001). Coincidint amb la protecció actual de les balenes, sembla que es poden detectar altres canvis que reduïrien la quantitat de krill, i que podrien tenir un gran impacte sobre els pingüins, ocells, balenes i altres mamífers aquàtics. També és cert que un canvi de dominància de krill a dominància de salpes afecta l'exportació de la producció primària perquè aquests darrers organismes produeixen paquets fecals d'elevada densitat que



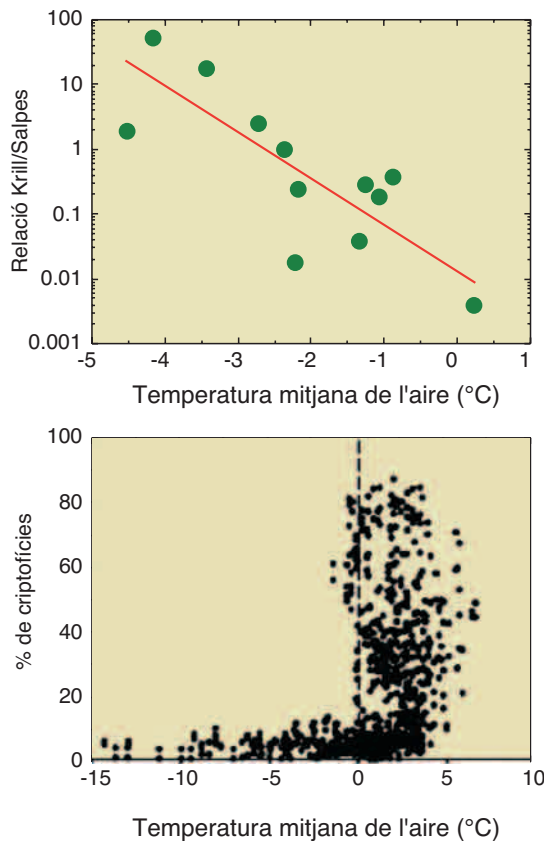


Figura 10. A) Correlació entre la temperatura mitjana de l'aire a l'estació Palmer (Península Antàrtica), i relació entre abundància de krill i de zooplàncton gelatinós mesurats durant 12 anys (1980-1996) a la zona de la península Antàrtica, i B) Contribució de les criptofícies a la biomassa algal a partir de la temperatura mitjana de l'aire (redibuixat de Moline et al., 2004, a partir de les dades de Loeb et al., 1997).

se'n van al sediment ràpidament, mentre que el carboni en forma de krill acaba normalment en respiració de vertebrats. Les salpes afavoririen la bomba biològica de CO_2 , amb més segrestament de carboni i, per tant, una reducció del carboni atmosfèric i de l'efecte hivernacle. Aquest mecanisme de retroalimentació negativa, però, no trauria que en quedessin afectades les poblacions de vertebrats antàrtics.

Enlloc com a l'Antàrtida és tan fàcil observar els efectes directes del canvi global, que aquí es manifesten i que afecten el creixement del predador clau i, conseqüentment, la major part de fluxos biogeoquímics de l'ecosistema.

Conclusió

Les xarxes tròfiques antàrtiques tenen característiques que les fan diferents de les d'altres oceans. Les temperatures, que inhibeixen l'acció dels bacteris i impedeixen que a les xarxes tròfiques hi domini fitoplàncton procariòtic; i la llum reduïda i els nutrients ele-

vats que permeten que es produeixin proliferacions algals que sovint sedimenten sense ser utilitzades. També la presència del gel, que és essencial per a la reproducció i manteniment hivernal del krill, el predador clau que permet que grans quantitats de pingüins, foques i balenes en visquin, en derivar eficientment el carboni fixat de les algues i posar-lo a disposició dels vertebrats. Els canvis en la dinàmica del gel causats pels increments de temperatura associats al canvi global estan afectant les xarxes tròfiques antàrtiques, substituint el krill per altres depredadors. Aquests canvis poden modificar els cicles biogeoquímics dels mars antàrtics, alterant la quantitat de carboni que sedimenta però, sobretot, amenacen la supervivència de la imatge més característica i sorprenent de l'Antàrtida: les grans concentracions d'aus i mamífers marins vivint enmig de gels.

Bibliografia

- AGAWIN, N.S.R., S. AGUSTÍ i C.M. DUARTE (2002). Abundance of Antarctic picophytoplankton and their response to light and nutrient manipulation. *Aquatic Microbial Ecology*, 29: 161-172
- ANADÓN, R. i ESTRADA, M. (2002). The FRUELA cruises. A carbon flux study in productive areas of the Antarctic Peninsula (December 1995-February 1996). *Deep-Sea Research II*, 49: 567-583.
- ARNTZ, W.E., C. OREJAS i J.M. GILI (2005). L'Antàrtida: un continent únic. *L'Atzavara*, 13: 5-24.
- ATKINSON, A., V. SIEGEL, E. PAKHOMOV i P. ROTHERY (2004). Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*, 432: 100-103
- AZAM, F., J.R. BEERS, L. CAMPBELL, A.F. CARLUCCI, O. HOLM-HANSEN, F.M.H. REID i D.M. KARL (1979). Occurrence and metabolic activity of organisms under the Ross sea Ice Shelf, Antarctica, at Station J9. *Science*, 203: 451-453
- BIRD, D.F. i D.M. KARL (1999). Uncoupling of bacteria and phytoplankton during the austral spring bloom in Gerlache Strait. Antarctic Peninsula. *Aquatic Microbial Ecology*, 19: 13-27.
- BOYD, P.W., A.J. WATSON, et al. (2000). A mesoscale phytoplankton bloom in the polar Southern Ocean stimulated by iron fertilization. *Nature*, 407: 695-702
- BRIERLEY, A.S. i D.N. THOMAS (2002). Ecology of Southern Ocean pack ice. *Advances in Marine Biology*, 13: 171-276
- BRIERLEY, A.S., P.G. FERNANDES, et al. (2002). Krill under sea ice: Elevated abundance in a narrow band just South of ice. *Science*, 295: 1980-1982
- CHISHOLM, SW, PG FALKOWSKI i J.J. CULLEN





- (2001). Dis-crediting ocean fertilization. *Science*, 294: 309-310
- CLARKE, A. i C.M. HARRIS (2003). Polar marine ecosystems: major threats and future change. *Environmental Conservation*, 30: 1-25
- COLE, J.J., S. FINDLAY i M.L. PACE (1988). Bacterial production in fresh and saltwater-ecosystems: a cross-system overview. *Marine Ecology Progress Series*, 43: 1-10
- DE BAAR, H.J.W., J.T.M. DE JONG, D.C.E. BAKKER, B.M. LÖSCHER, C. VETH, U. BATHMANN i V. SMETACEK (1995). Importance of iron for plankton blooms and carbon dioxide draw-down in the Southern Ocean. *Nature*, 373: 412-415
- FIALA, M., i D. DELILLE (1992). Variability and interactions of phytoplankton and bacterioplankton in the Antarctic neritic area. *Marine Ecology Progress Series*, 89: 135-146.
- GIESENHAGEN, H.C., A.E. DETMER, J. DE WALL, A. WEBER, R.R. GRADINGER i F.J. JOCHEM (1999). How are Antarctic planktonic food webs and algal blooms affected by melting sea ice? Microcosm simulations. *Aquatic Microbial Ecology*, 20: 183-201.
- GILI, J.M., A. PALANQUES, C. OREJAS, E. ISLA, N. TEXIDÓ, S. ROSSI i P. LÓPEZ-GONZÁLEZ (2005). Les comunitats bentòniques antàrtiques: el resultat d'una llarga història. *L'Atzavara*, 13: 49-57.
- HOLM-HANSEN, O., M. NAGANOBUB, S. KAWAGUCHI, et al. (2004). Factors influencing the distribution, biomass and productivity of phytoplankton in the Scotia Sea and adjoining waters. *Deep Sea Research II*, 51: 1333-1350.
- HORRIGAN, S.G. (1981). Primary production under the Ross Sea ice shelf, Antarctica. *Limnology and Oceanography*, 26: 378-382
- HUNTLEY, M.E., M.D.G. LÓPEZ i D.M. KARL (1991). Top predators in the Southern Ocean: A Major leak in the biological carbon pump. *Science*, 253: 64-66.
- KARL, D.M. (1993). Microbial Processes in the Southern Oceans In: E.I. Friedman (ed.), *Antarctic Microbiology* pp. 1-63. Wiley-Liss.
- KING, J.C. (1994). Recent climate variability in the vicinity of the Antarctic Peninsula. *International Journal of Climatology*, 14: 357-369
- LANCELOT, C., G. BILLEN, C. VETH, S. BECQUEVORT i S. MATHOT (1991). Modelling carbon cycling through bacterioplankton and microbes in the Scotia-Weddell Sea area during sea ice retreat. *Marine Chemistry*, 35: 305-324
- LANDRY, M.R. (2002). Integrating classical and microbial food web concepts: evolving views from the open-ocean tropical Pacific. *Hydrobiologia*. 480: 29-39
- LAWS, R. (1992). *Antártida, la última frontera*. Ediciones del Serbal i RTVE. Traducció de l'edició de 1989 editada per Boxtree Ltd.
- LOEB, V, V SIEGEL, O. HOLM-HANSEN, et al. (1997). Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, 387: 897-900
- MOLINE, M.A., H. CLAUSTRE, T.K. FRAZER, O. SCHOFIELD i M. VERNET (2004). Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology*, 10: 1973-1980
- MORÁN, X.A.G., M. ESTRADA, J.M. GASOL i C. PEDRÓS-ALIÓ (2002). Dissolved primary production and the strength of phytoplankton-bacterioplankton coupling in contrasting marine regions. *Microbial Ecology*, 44: 217-223
- NEDWELL, D.B. (1999). Effect of low temperature on microbial growth: lowered affinity for substrates limits growth at low temperature. *FEMS Microbial Ecology*, 30: 101-111.
- PAKULSKI, J.D., R.B. COFFIN, C.A. KELLEY, S.L. HOLDER, R. DOWNER, P. AAS, M.M. LYONS i W.H. JEFFREY (1996). Iron stimulation of Antarctic bacteria. *Nature*, 383: 133-134
- PARTENSKY, F., J. BLANCHOT i D. VAULOT (1999). Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters: a review. *Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco*, 19: 431-449
- POMEROY, L.R. i D. DEIBEL (1986). Temperature regulation of bacterial activity during the spring bloom in Newfoundland coastal waters. *Science*, 233: 359-361.
- POMEROY, L.R., i W.J. WIEBE (2001). Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria. *Aquatic Microbial Ecology*, 23: 187-204
- REID, K. i J.P. CROXALL (2001). Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London*, B 268: 377-384
- RIVKIN, R.B., M.R. ANDERSON i C. LAJEZEROWICZ (1996). Microbial processes in cold Oceans. I. Relationship between temperature and bacterial growth rate. *Aquatic Microbial Ecology*, 10: 243-254.
- SHIRIHAI, H. (2002). *The complete guide to Antarctic wildlife*. Princeton Univ. Press.
- SMETACEK, V., R. SCHARECK i E.-M. NÖTHIG (1990). Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. In: K.R. KERRY i G. HEMPEL (eds.), *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation* pp. 105-114. Springer-Verlag.
- SULLIVAN, C.W., G.F. COTA, D.W. KREMPIN i W.O. SMITH JR. (1990). Distribution and activity of bacterioplankton in the marginal ice zone of the Weddell-Scotia Sea during austral

- spring. *Marine Ecology Progress Series*, 63: 239-252
- THOMAS, D.N. (2004). *Frozen oceans. The floating world of pack ice*. Natural History Museum, London.
- THOMAS, D.N. i G.S. DIECKMANN (2002). Biogeochemistry of Antarctic sea ice. *Oceanography and Marine Biology: Annual Review*, 40: 143-169
- TYNAN, C.T. (1998). Ecological importance of the Southern Boundary of the Antarctic Circumpolar Current. *Nature*, 392: 708-710
- VAQUÉ, D., S. AGUSTÍ i C.M. DUARTE (2004). Response of bacterial grazing rates to experimental manipulation of an Antarctic coastal nanoflagellate community. *Aquatic Microbial Ecology*, 36: 41-52.
- WIEBE, W.J., W.M. SHELDON JR. i L.R. POMEROY (1992). Bacterial growth in the cold: Evidence for an enhanced substrate requirement. *Applied Environmental Microbiology*, 58: 359-364.

