

## NOVEDADES CIENTÍFICAS EN 2018

## EN CIENCIAS AMBIENTALES

## EL ANÁLISIS METAGENÓMICO DEL SUELO A ESCALA MUNDIAL REVELA UNA BATALLA ENTRE BACTERIAS Y HONGOS

Los suelos comprenden algunos de los microbiomas más diversos del planeta y son esenciales para el ciclo de los nutrientes y el almacenamiento de carbono. En estos ecosistemas terrestres las bacterias y los hongos son los organismos dominantes en cuanto a biodiversidad, biomasa e influencia en los procesos biogeoquímicos del suelo. Para entender el funcionamiento del suelo es necesario descubrir los patrones que dictan a escala global la distribución de especies microbianas y de genes funcionales, así como su relación con los distintos factores ambientales tanto abióticos como bióticos.

Un equipo internacional de investigadores liderado por el Laboratorio Europeo de Biología Molecular (EMBL) y la Universidad de Tartu en Estonia ha realizado el pri-

mer sondeo global de bacterias y hongos del suelo, cuyos resultados han sido publicados en la revista Nature este año (*Nature* 560, 233-237, 2018). En este trabajo se utilizaron técnicas de secuenciación masiva y se llevaron a cabo análisis químicos del suelo y de la biomasa microbiana para caracterizar los microbiomas del suelo de multitud de localizaciones y biomas diferentes para estudiar las relaciones entre la diversidad y abundancia genética (genes funcionales), filogenética y taxonómica en respuesta a los factores ambientales abióticos y bióticos.

Para la realización de este estudio se recogieron entre 2010-2014 un total de 58.000 muestras superficiales del suelo procedentes de 1450 localizaciones diferentes con mínima alteración humana. De todas estas muestras se seleccionaron para los análisis 189 representativas que cubrían todas las grandes regiones y biomas terrestres del planeta (Figura 1).

De dichas muestras se extrajo el ADN. Para determinar la composición en genes funcionales se llevó a cabo la secuenciación en escopeta del metagenoma completo (*whole metagenome shotgun sequencing*), mientras que

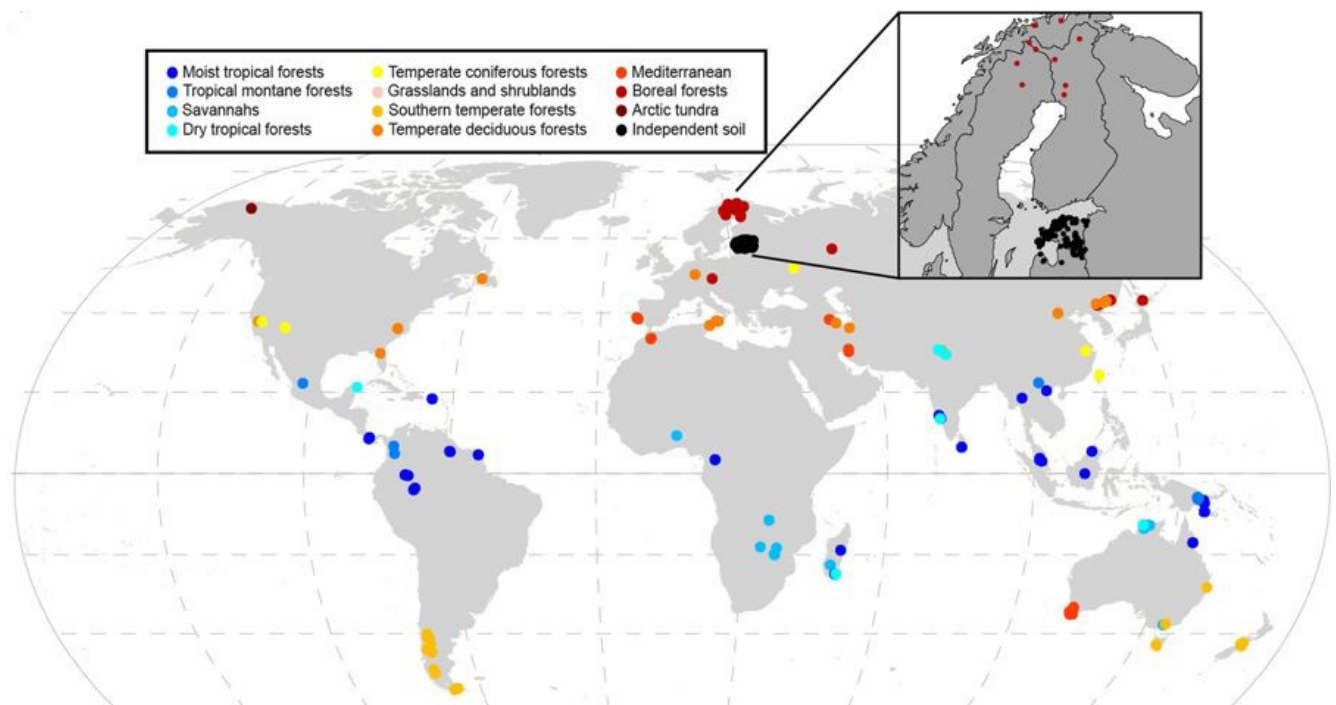


Figura 1. Distribución geográfica de las muestras de suelo y de sus biomas correspondientes.

para la composición taxonómica se secuenciaron los genes del ARN ribosómico 16S para bacterias y 18S e ITS para hongos. Las lecturas obtenidas de la secuenciación fueron filtradas y comparadas contra varias bases de datos de genes funcionales (incluyendo genes de enzimas, de producción de antibióticos y de resistencia a antibióticos), con los módulos y rutas metabólicas a los que pertenecen (eggNOG, KEGG, CAZy, ARDB, MIBiG), y contra bases de datos de taxones (Silva). Los descubrimientos hechos en este trabajo fueron validados utilizando datos de fuentes externas correspondientes a muestras oceánicas (139 muestras, Proyecto *Tara Oceans*) y otras muestras de suelo (145), siguiendo el mismo protocolo.

También se analizaron algunas propiedades químicas del suelo, como el pH, concentración en P, K, Ca y Mg y contenido en C y N. La biomasa microbiana se estimó a partir de la determinación de los ácidos grasos de fosfolípidos (PLFAs). Los datos climáticos utilizados en el trabajo, así como otra información de las localizaciones de las muestras, se recogieron de diversas bases de datos públicas.

Con los datos obtenidos de este trabajo y los recogidos por otras publicaciones se construyó un catálogo de genes del suelo. De los 160 millones de genes diferentes encontrados en todas las muestras, únicamente el 0,5% de ellos coincidió con los de genomas ya publicados y catálogos existentes de microbiomas humanos y oceánicos, lo que indica la enorme riqueza de los microbiomas del suelo aún sin descubrir.

Entre los resultados obtenidos del trabajo se observó que las bacterias presentan una diversidad funcional y taxonómica más elevadas en latitudes medias (hábitats templados) decreciendo hacia el ecuador y hacia los polos (Figura 2), lo que va en contra del gradiente latitudinal de diversidad normalmente observado en plantas y otros organismos macroscópicos, en los que la diversidad generalmente disminuye con la latitud. Esta tendencia diferente en las bacterias podría ser debido a su mayor respuesta a factores edáficos y climáticos independientes de la latitud. Además, se mostró que las bacterias de hábitats boreales y tropicales experimentan una mayor especialización de sus nichos ecológicos y están más sujetas a presiones ambientales, y por tanto más vulnerables a cambios como el calentamiento global, mientras que en los climas templados de latitudes medias sufren mayores presiones competitivas. En cuanto a los hongos, su diversidad taxonómica sí que siguió

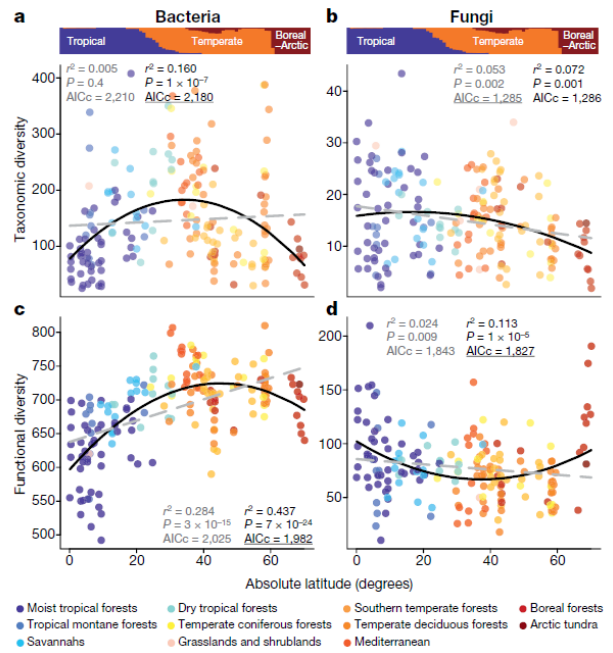


Figura 2. Comportamiento de la diversidad taxonómica y funcional de bacterias (a y c) y hongos (b y d) a lo largo del gradiente latitudinal.

el patrón general de gradiente de latitud, aunque su diversidad funcional mostró un comportamiento completamente inverso al de las bacterias, con valores mayores a latitudes altas y bajas, y mínimas en biomas templados (Figura 2), lo que le confiere ventajas competitivas.

También se observó que las variables ambientales ejercen una mayor influencia que la distancia geográfica sobre la distribución de las especies de bacterias y de la composición en genes funcionales, siendo el pH del suelo, la concentración de nutrientes y las condiciones climáticas (especialmente las precipitaciones) los más importantes. Por el contrario, la distribución de los hongos está más condicionada por la situación geográfica, viéndose menos afectados por las variaciones ambientales que las bacterias. Entre las condiciones ambientales que más afectan a los hongos, también tienen fuerte influencia el pH y las precipitaciones, pero la más importante es la relación C/N del suelo, lo que pone de manifiesto que están más limitados por la disponibilidad de recursos que las bacterias, lo que lleva a una mayor especialización en el uso de sustratos y a una demanda energética más elevada. La relación C/N también se asoció a la presencia de genes de enzimas bacterianas involucradas en la degradación de carbohidratos fúngicos.

Los patrones geográficos de distribución tan opuestos entre bacterias y hongos se explican por la fuerte segregación de sus nichos dadas las diferentes respuestas

que tienen frente a los factores ambientales y a la competencia directa que se ejercen mutuamente. De hecho, se observaron respuestas totalmente opuestas en la diversidad de genes entre bacterias y hongos frente al pH y las precipitaciones.

Esta fuerte competencia por los recursos entre ambos reinos afecta de forma antagónica a su respectiva cantidad de biomasa y abundancia relativa, lo que se refleja en la presencia de antibióticos producidos por hongos y en la resistencia a los antibióticos de las bacterias. Así, se encontró una correlación positiva entre la abundancia de genes de resistencia a antibióticos con la biomasa y

abundancia fúngica y una correlación negativa con la relación de biomasa y abundancia bacteriana/fúngica, aunque no se vio ninguna relación evidente con la abundancia bacteriana (Figura 3). Una mayor abundancia de hongos y su consiguiente producción de antibióticos conlleva una selección negativa hacia bacterias que no producen resistencias contra ellos, siendo las supervivientes las más ricas en genes de resistencia. Las mismas tendencias se observaron también en las muestras oceánicas utilizadas como validación.

Los modelos desarrollados en este trabajo mostraron que no es el pH el que más afecta a la relación bacterias/hongos, a pesar de ser el más influyente en la diversidad bacteriana, sino que es el parámetro C/N el más importante, lo que a su vez condiciona la abundancia de genes de resistencia a antibióticos (Figura 3), ya que ambientes con mayor C/N llevan a las bacterias a producir mayor cantidad de antibióticos.

La presencia de genes de resistencia a antibióticos fue mayor donde había una mayor abundancia de proteobacterias, filo bacteriano con un contenido mayor de estos genes, así como de hongos zigomicetos y ascomicetos, especialmente los de los géneros *Penicillium* y *Oidiodendron*, con una mayor capacidad de producción de antibióticos. Por el contrario, se encontró una menor abundancia de estos genes en las muestras de suelo con mayor abundancia de los filos bacterianos *Chloroflexi*, *Nitrospirae* y *Gemmatimonadetes* (de menor contenido en genes de resistencia).

Todos estos resultados sugieren que la competencia por los recursos y las diferentes condiciones ambientales conllevan a un fuerte antagonismo entre bacterias y hongos en el suelo, reflejado en la producción de antibióticos y resistencias frente a ellos. Esto, sumado a las diferentes respuestas de ambos reinos ante las condiciones ambientales, determina la estructura y composición de las comunidades microbianas de los ecosistemas y el repertorio de genes funcionales presentes. Una diferente composición y proporción entre hongos y bacterias, cuya distribución global es mostrada en este estudio, afecta a la contribución relativa de estos reinos al ciclo de nutrientes y a consecuencias diferentes frente al cambio climático y otras alteraciones debidas a la actividad humana, como la contaminación. Es aún necesario comprender con mayor detalle las interacciones bióticas entre los componentes de los ecosistemas.

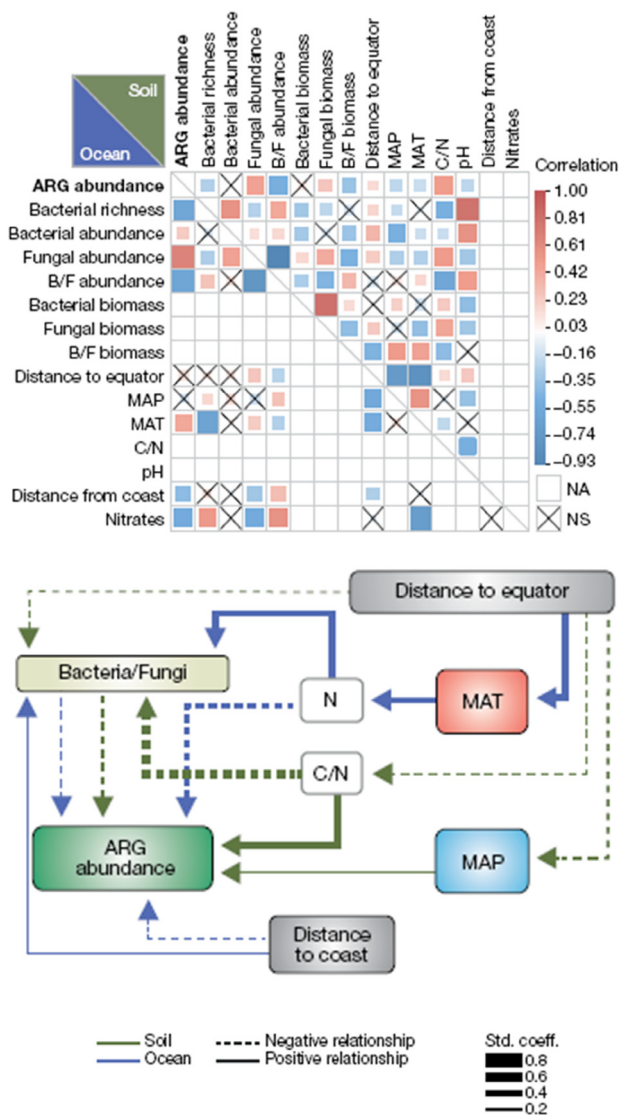


Figura 3. Abundancia relativa de genes de resistencia a antibióticos (ARG) explicada por la combinación de factores abióticos y bióticos. Izquierda: coeficientes de correlación de Spearman (MAP: precipitación media anual, MAT: temperatura media anual, NS: no significativo, NA: no aplicable). Derecha: modelo de ecuaciones estructurales (SEM) de la abundancia de ARG en suelo y océano.

## EL HERBICIDA GLIFOSATO ES PERJUDICIAL PARA LAS ABEJAS

El glifosato es un herbicida de amplio espectro, el cual es el más utilizado en todo el mundo y cuyo uso continúa creciendo debido al cultivo de variedades de plantas genéticamente modificadas para resistirlo.

El mecanismo de acción del glifosato actúa sobre la 5-enolpiruvilshikimato-3-fosfato sintasa, una enzima más conocida como EPSPS y que participa en la ruta del ácido shikímico, cuya inhibición previene la síntesis de aminoácidos aromáticos y otros metabolitos secundarios en plantas y algunos microorganismos. La EPSPS cataliza la reacción entre fosfoenolpiruvato (PEP) y shikimato-3-fosfato (S3P), siendo el glifosato un inhibidor competitivo que bloquea el sitio de unión del PEP. La enzima EPSPS aparece en los organismos en dos grupos filogenéticos diferentes con distinta tolerancia al glifosato: las enzimas de la clase I son sensibles al glifosato y están presentes en todas las plantas y en ciertas bacterias, como *Escherichia coli*; las enzimas de la clase II solo aparecen en bacterias, tales como *Staphylococcus aureus* y pueden tolerar altas concentraciones de glifosato.

Los animales adolecen de la ruta del ácido shikímico, razón por la cual el glifosato es considerado uno de los pesticidas utilizados en agricultura más inocuos para los seres humanos y los animales. Sin embargo, algunos estudios han sugerido que este agroquímico puede afectar a organismos a los que no está destinado, como por ejemplo al crecimiento de microalgas y bacterias acuáticas, al microbioma asociado a la rizosfera de las plantas, a la reproducción y al comportamiento de algunos animales, e incluso a la comunidad microbiana del sistema digestivo de algunos animales que habitan zonas de actividad agrícola.

Uno de los seres vivos afectados por el glifosato podría ser la abeja de la miel (*Apis mellifera*), así como otros insectos polinizadores como los abejorros, ya que la mayoría de los genomas de su flora intestinal contiene genes que codifican EPSPS. Se han descubierto algunos otros factores que podrían ser causantes de la alarmante disminución de las abejas a nivel mundial, lo que se conoce como Síndrome del Colapso de la Colmena, fenómeno no aún del todo comprendido ([100cias@uned](mailto:100cias@uned) N°8 nueva época, 83-90, 2015). Estos insectos pueden quedar expuestos a diversos compuestos xenobióticos, entre ellos el glifosato, durante la recolección del néctar de las flores, lo que podría alterar la comunidad bacte-

riana simbiote de su sistema digestivo, responsables en parte de su crecimiento y vulnerabilidad frente a patógenos, afectando con ello negativamente a su salud.

Un trabajo realizado por investigadores de la Universidad de Texas en Austin ha investigado los efectos de la exposición al glifosato sobre el tamaño y composición del microbioma digestivo de las abejas de la miel y han explorado los mecanismos moleculares involucrados en la tolerancia al glifosato y su variabilidad entre distintas cepas bacterianas (*Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 10305-10310, 2018).

Para ello, en uno de los experimentos realizados se recogieron aproximadamente 2000 abejas de una colmena y fueron tratadas durante 5 días con un sirope azucarado que contenía o bien 5 mg/L o 10 mg/L de glifosato, dosis similares a las normalmente encontradas en el ambiente donde habitan estos insectos, así como sirope sin glifosato como tratamiento control. Las abejas fueron marcadas en el tórax para poder rastrearlas y distinguir su tratamiento. Tras la exposición al glifosato algunas abejas fueron muestreadas (día 0) y otras se devolvieron a la colmena para ser recapturadas y muestreadas varios días después de su reintroducción (día 3). El experimento se repitió en otro año diferente con otra colmena distinta para comprobar su reproducibilidad. Se extrajo el ADN de las abejas muestreadas y se analizó la abundancia relativa y absoluta de las especies bacterianas de sus sistema digestivo mediante PCR cuantitativa (qPCR) y secuenciación de amplicones del ARN ribosómico 16S.

El glifosato no mostró un efecto apreciable en el tamaño del microbioma digestivo de las abejas antes de su reintroducción en la colmena (día 0), aunque la abundancia de una de sus bacterias dominantes (*Snodgrassella alvi*) sí que resultó reducida desde el principio con la dosis alta de glifosato (Figura 4). El efecto del herbicida fue mucho más prominente a los 3 días, cuando se observó en el tratamiento con dosis intermedia (5 mg/L) una disminución significativa del número total de bacterias y de las 4 especies dominantes (*S. alvi*, *Bifidobacterium spp.*, *Lactobacillus spp.* Firm-4 y Firm-5) y un aumento de *Gilliamella apicola* (Figura 4). Sin embargo, estos cambios no se apreciaron en el tratamiento con la dosis más alta de glifosato (10 mg/L), lo que podría ser debido a otros efectos del herbicida que impedirían un muestreo adecuado de las abejas en la colmena. Las abejas expuestas a altas concentraciones podrían no haber regresado a la colmena quedando como supervivientes,

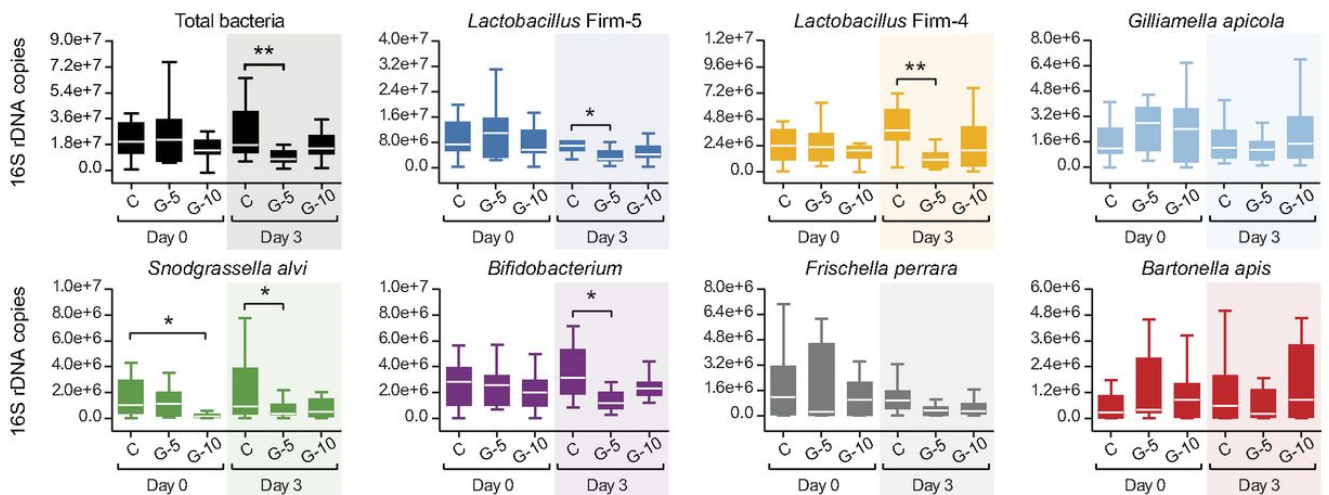


Figura 4. Cambios en la abundancia de las especies bacterianas dominantes de la microbiota intestinal de las abejas tras la exposición a glifosato y a los 3 días de su reintroducción en la colmena. C: control, C-5: 5 mg/L glifosato, C-10: 10 mg/L glifosato. \* $P < 0,05$  y \*\* $P < 0,01$ .

y por tanto muestreadas, aquellas más resistentes al glifosato.

En otro experimento del trabajo se evaluó el efecto del glifosato durante la colonización del sistema digestivo por las bacterias simbiotas. Para ello abejas obreras emergentes, las cuales están aún desprovistas de su microbioma digestivo, fueron expuestas a inóculos que contenían su microbiota intestinal normal y glifosato. El glifosato no fue capaz de eliminar la colonización de ninguna de las bacterias dominantes ni de reducir significativamente la abundancia total, aunque sí que consiguió disminuir de forma considerable la abundancia de *S. alvi*, e incrementó la de *Lactobacillus Firm-4* (Figura 5). Estos resultados sugieren que la exposición de glifosato durante el desarrollo inicial de la microbiota en abejas emergentes puede alterar la composición y abundancia de especies bacterianas beneficiosas, especialmente *S. alvi*.

Para determinar si la alteración de la microbiota por el glifosato durante la colonización es capaz de afectar seriamente a la salud de las abejas, la mitad de las abejas del experimento anterior fueron sometidas al contacto con un patógeno oportunista, *Serratia marcescens*, comúnmente detectado en bajas frecuencias en el tracto digestivo de las abejas. Independientemente de la exposición a glifosato, aquellas abejas en las que no hubo colonización de microbiota presentaron tasas de mortalidad debido a la infección del patógeno bastante más elevadas que las que contenían una microbiota normal. En las abejas con una microbiota inicial sana el tratamiento con glifosato también provocó un fuerte incremento de la mortalidad (12% supervivientes) tras la in-

fección con *Serratia* en comparación con las que no fueron expuestas al herbicida (47%) (Figura 5). El glifosato parece reducir el efecto protector ejercido por la microbiota intestinal contra los patógenos. La bacteria *S. alvi*, la más desfavorecida por el glifosato, forma una biopelícula en la pared del tracto digestivo de la abeja, la cual puede actuar como barrera mecánica contra la invasión. También se ha visto que algunas cepas de esta bacteria expresan péptidos antimicrobianos y segregan sustancias que pueden atacar directamente a los patógenos, además de ayudar al resto de la comunidad microbiana a asentarse, lo que mejora la protección de la abeja.

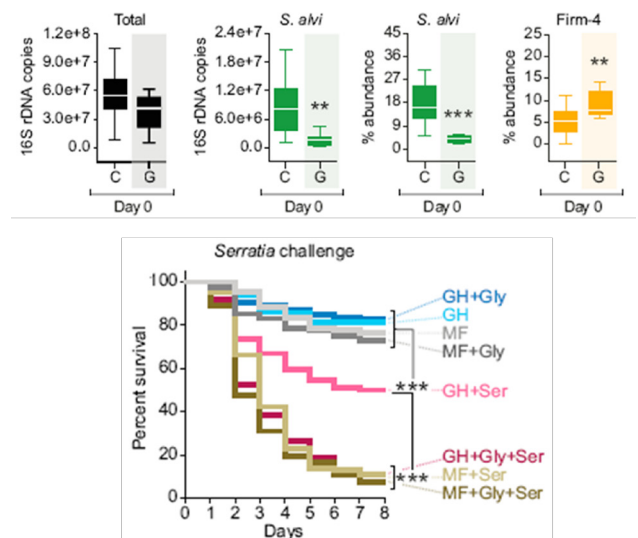


Figura 5. Cambios en la abundancia de la microbiota de abejas jóvenes durante la colonización tras la exposición a glifosato (arriba) y curvas de supervivencia frente a la infección con *Serratia* (abajo). GH: abejas con inóculo de microbiota normal, MF: abejas sin microbiota, Gly: exposición a glifosato, Ser: exposición a *Serratia*. \*\* $P < 0,01$  y \*\*\* $P < 0,001$ .

En este trabajo también se cultivaron *in vitro* algunas cepas de bacterias aisladas del tracto digestivo de las abejas de la miel y de abejorros con presencia o ausencia de glifosato. La mayoría de cepas de *S. alvi* y *G. apicola*, las cuales contienen la enzima EPSPS de clase I (susceptibles al glifosato), no fueron capaces de crecer o sufrieron importantes retrasos en su crecimiento en los cultivos con presencia de glifosato. Tales efectos negativos no se apreciaron en las bacterias con enzima de la clase II, como *Lactobacillus Firm-4* y *B. apis* (Figura 6). Sin embargo, las cepas wkB2 y wkB298 de *S. alvi*, a pesar de contener la enzima de la clase susceptible, se desarrollaron perfectamente en presencia de glifosato de forma inesperada, lo que indica que poseen algún mecanismo alternativo de resistencia. Los investigadores comprobaron algunos de los posibles mecanismos conocidos que

podrían inducir dicha resistencia al glifosato en estas cepas de *S. alvi*, sin llegar a resultados concluyentes.

Esta variabilidad en la susceptibilidad al glifosato entre cepas distintas de *S. alvi* fue también evaluada mediante ensayos *in vivo*. Varias abejas obreras emergentes fueron inoculadas con *S. alvi* de dos cepas: wkB2, resistente al glifosato, y wkB339, vulnerable al herbicida. Después fueron expuestas al glifosato durante 3 días. Se observó que wkB339 estuvo considerablemente mucho más afectada a la exposición de glifosato en comparación con las abejas no expuestas al herbicida o con aquellas con la cepa wkB2 (Figura 7). La presencia de diferentes cepas en el tracto digestivo de las abejas podría contribuir por tanto a la variación observada en la abundancia de *S. alvi* al exponerlas al glifosato.

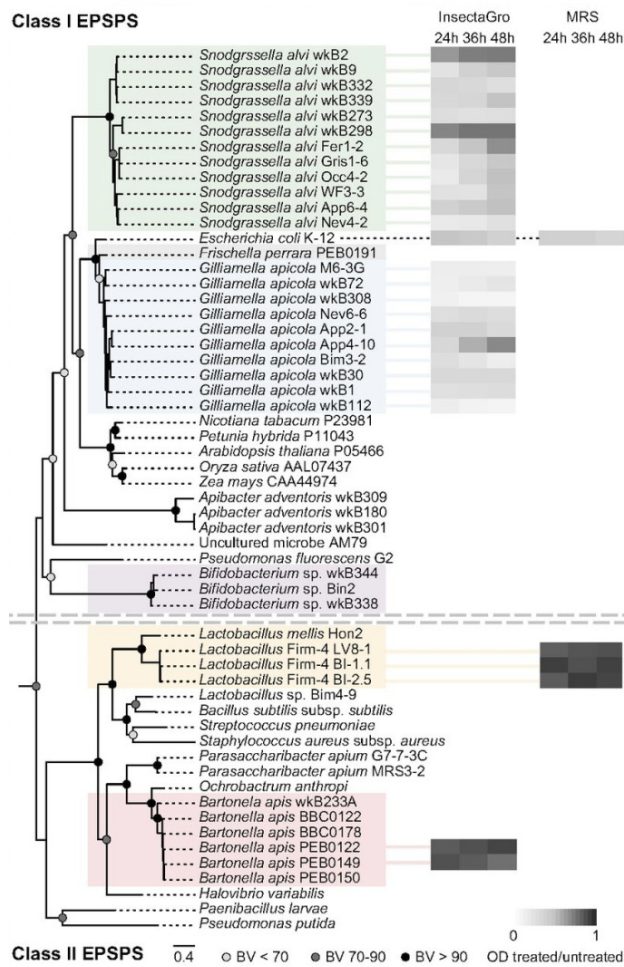


Figura 6. Árbol filogenético basado en la secuencia de aminoácidos de EPSPS de cepas de bacterias aisladas del tracto digestivo de abejas, abejorros y otros organismos. Los colores del heatmap representan el crecimiento de las cepas en cultivos con glifosato en el tiempo (24, 36 y 48h), los más oscuros indican crecimiento similar en presencia o ausencia de glifosato.

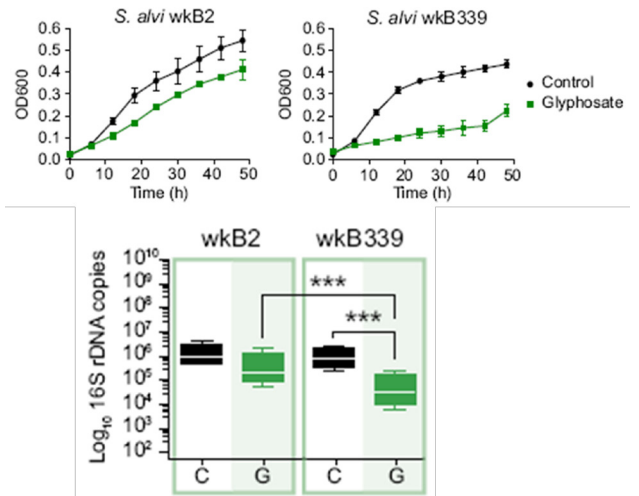


Figura 7. Variación en la sensibilidad al glifosato de varias cepas de *S. alvi*. Arriba: curvas de crecimiento de las cepas cultivadas en presencia o ausencia de glifosato. Abajo: abundancia de las cepas en abejas (in vivo) expuestas (G) o no (C) a glifosato. \*\*\* $P < 0,001$ .

Todos estos resultados muestran que la exposición al glifosato de las abejas y otros como los abejorros podría conllevar a consecuencias negativas sobre su salud y efectividad como polinizadores al perturbar seriamente su microbiota intestinal beneficiosa, ya que estos simbiontes participan en su desarrollo, nutrición y defensa frente a sus enemigos naturales. La publicación de este estudio ayuda a desentrañar los procesos implicados en el colapso de las colmenas de abejas y sitúa en el punto de mira al glifosato, considerado hasta ahora inocuo para los animales y el ser humano.

## LAS AVES MARINAS TIENEN UNA GRAN INFLUENCIA EN LOS CICLOS BIOGEOQUÍMICOS DEL NITRÓGENO Y FÓSFORO

El nitrógeno y el fósforo son elementos esenciales para todos los seres vivos y sus respectivos ciclos biogeoquímicos se encuentran entre los de mayor importancia en la biosfera, ya que limitan en gran medida la producción primaria de los ecosistemas terrestres y marinos. Sin embargo, algunas de las rutas comprendidas en los ciclos de estos elementos no son del todo conocidas.

Aunque ambos elementos son muy abundantes en la superficie de la Tierra, la mayoría de las fracciones de N y P no están directamente disponibles para los organismos. La mayoría del N se encuentra como  $N_2$  en la atmósfera, el cual es muy inerte y solo puede transformarse a formas más biodisponibles (como  $NH_3$ ) a través de ciertos procesos muy energéticos, como la acción de los rayos durante las tormentas, el proceso de Haber-Bosch o por fijación biológica (como por ejemplo por bacterias del género *Rhizobium*). Gracias a estos procesos y a los numerosos mecanismos de realimentación del ciclo del N, este elemento es reciclado rápidamente y sus reservorios son fácilmente accesibles a los seres vivos. En cuan-

to al P, éste está presente principalmente en rocas, suelos y sedimentos, mientras que sus formas volátiles son extremadamente escasas ( $PH_3$ ). De esta manera, los reservorios de P son retenidos durante largo tiempo quedando menos accesibles, y su reciclaje es muy lento, determinado principalmente por mecanismos tectónicos que pueden tardar millones de años.

Las aves marinas tienen una gran influencia en estos ciclos, ya que facilitan el bombeo de nutrientes entre los ecosistemas marinos y terrestres (*100cias@uned* N°8 nueva época, 83-90, 2015). Debido a la naturaleza gregaria de estas especies, se pueden alcanzar enormes densidades de población en sus colonias de cría, lo que conlleva una gran acumulación de excrementos en zonas costeras. Este material fecal, conocido como "guano", contiene altas concentraciones de macro y micronutrientes, como P y N, por lo que ha sido tradicionalmente usado como fertilizante natural.

Esta elevada acumulación de excrementos puede acarrear fuertes impactos sobre los ecosistemas costeros donde establecen sus colonias de cría, lo que se denomina *ornitoeutrofización* (Figura 8), al alterar la composición del suelo y el agua (contenido en materia orgánica,

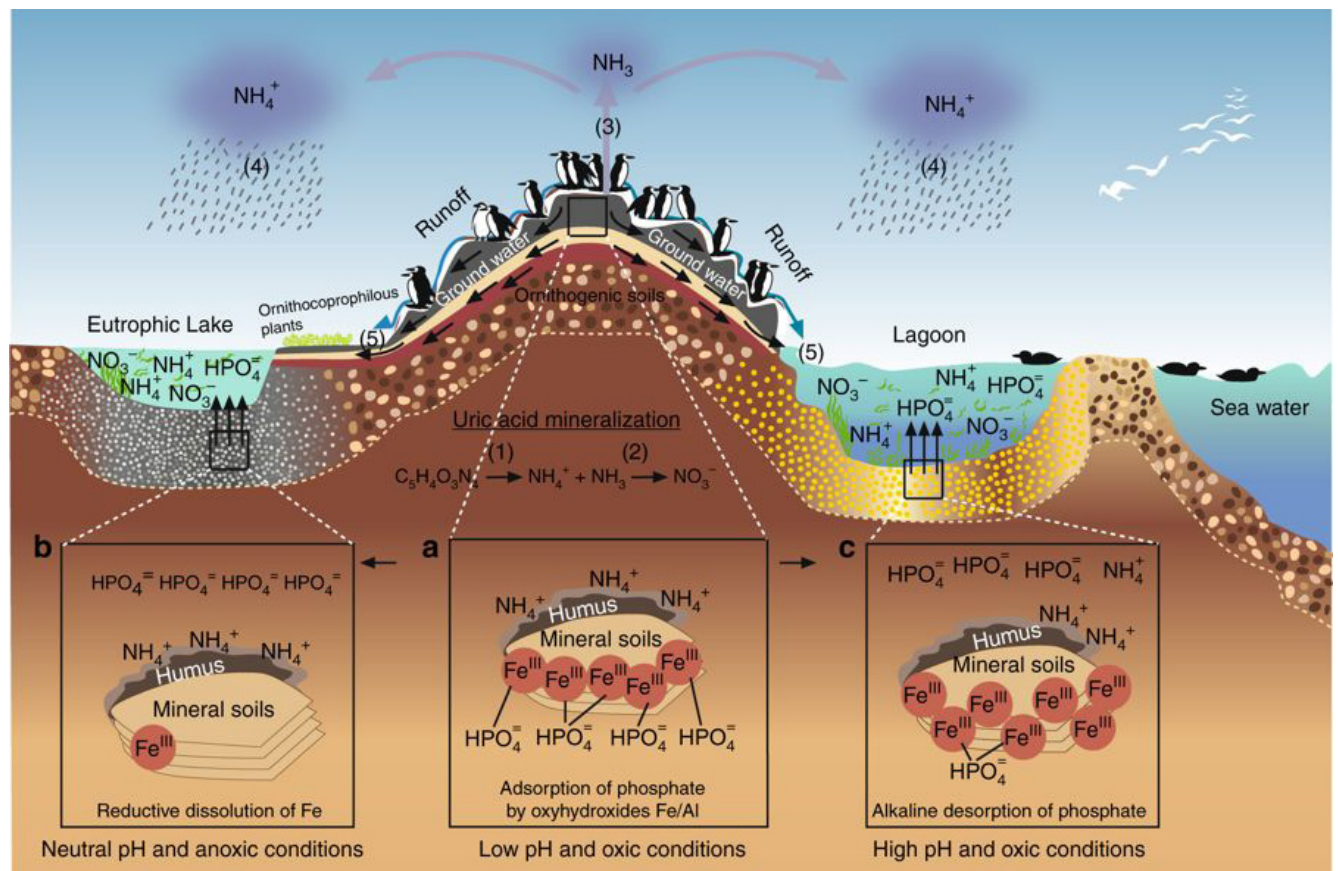


Figura 8. Esquema de los procesos involucrados en la ornitoeutrofización por las colonias de aves marinas y de sus efectos ambientales.

N, P y otros nutrientes, salinidad, etc.), la emisión de gases a la atmósfera ( $\text{NH}_3$ ) y la comunidad vegetal (dispersión de semillas alóctonas, expansión de especies ruderales, etc.). A pesar de estas graves alteraciones producidas por las aves marinas, las cuales pueden tener gran importancia a escala planetaria, sólo se han realizado hasta ahora estudios a nivel local, y aún no se han considerado ni estimado los flujos globales de estos elementos debidos a estas especies, especialmente de P.

Un estudio reciente, llevado a cabo por un equipo internacional liderado por la Universidad de Santiago de Compostela, ha estimado la cantidad global de N y P excretado por las aves marinas y ha evaluado su importancia dentro de los ciclos biogeoquímicos en comparación con otros procesos (*Nature Communications* 9, 246, 2018).

Estos investigadores han realizado un mapa y un inventario global del tamaño poblacional de 320 especies de aves marinas de todo el mundo, recogiendo datos de otras publicaciones y de organismos internacionales y haciendo estimaciones a partir de la información disponible sobre emisiones de  $\text{NH}_3$  (producido por la mineralización del ácido úrico presente en los excrementos) en más de 3000 colonias de cría. Utilizando un modelo bioenergético y este censo, calcularon la cantidad de N y P excretada por cada colonia considerando el peso de los individuos, eficiencia de asimilación de la comida ingerida y contenido energético y en N y P de dicha comida, duración de la estación de cría, proporción de tiempo en la que permanecen en la colonia, productividad de la cría y duración entre la eclosión del huevo y la formación de plumas de los polluelos. También estimaron la fracción lábil contenida en los excrementos de P (fosfato soluble) y N ( $\text{NO}_3^- + \text{NH}_4^+$ ), la cual se encuentra disponible para otros organismos y puede lixiviarse y alcanzar las aguas continentales o el mar.

En el estudio se estimó una población mundial de 804 millones de adultos reproductores y polluelos pertenecientes a todas especies de aves marinas, lo que podría llegar a ser de 1045 millones si se consideran todos los individuos (Tabla I). La distribución global de las colonias muestra que la mayoría de estos ejemplares se encuentran situados en las zonas polares, con más de la mitad de la población mundial concentrada en la Antártida, las islas subantárticas, Groenlandia y archipiélago Svalbard (Figura 9).

Sin embargo, mayores tamaños poblacionales no se corresponden con cantidades más elevadas de N y P ex-

cretados, debido a las diferencias entre especies en masa corporal y duración de la estación de cría, lo que afecta a la cantidad de materia fecal excretada. En las regiones árticas las especies son de menor tamaño corporal (pesos entre 0,15-0,18 kg en las especies más abundantes) que en las antárticas (hasta 37 kg en el caso del pingüino emperador). Por ello, en las zonas polares del hemisferio sur se acumulan 470.000 toneladas anuales de N y P excretado (80% del total mundial) a pesar de representar un 26% de la población mundial, mientras que en la zona ártica se depositan únicamente 32.000 toneladas (5,5%), también con un 26% de la población. El resto de regiones del planeta presentan en comparación cantidades excretadas muy modestas.

Las órdenes taxonómicos con mayor número de ejemplares y de especies distintas en el planeta son las Procellariiformes, grupo al que pertenecen entre otros el albatros, petreles y pardelas, y las Charadriiformes, como las gaviotas (Tabla I). A pesar de ello, las Sphenisciformes (pingüinos) son las que más contribuyen a la excreción de N y P (Tabla I), especialmente las especies de pingüino macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) y de pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*), los cuales viven en la región subantártica. Por detrás estarían las Procellariiformes, especialmente el fulmar boreal (*Fulmarus glacialis*) y la Pardela de Tasmania (*Ardenna tenuirostris*), y las Charadriiformes, sobre todo los araos (*Uria aalge* y *Uria lomvia*), ambos órdenes con valores similares de N y P excretados. Los que menos contribuyen son las especies del orden Pelecaniformes, cuya especie principal es el cormorán guanay (*Phalacrocorax bougainvilliorum*). Sólo 10 especies, estas 7 mencionadas junto con el pingüino adelaída (*Pygoscelis adeliae*), el pinguino barbijo (*Pygoscelis antarcticus*) y el pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*), contribuyen con más del 60% del total mundial de N y P excretados, dado el elevado número de

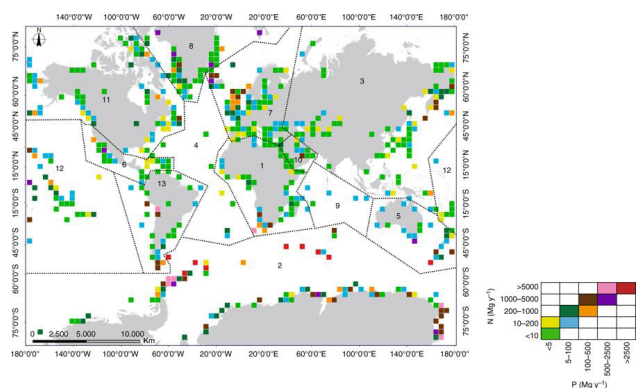


Figura 9. Distribución global de las excreciones de N y P por las colonias de aves marinas.



Tabla I. Tamaño de población y cantidades totales y lábiles de N y P excretadas por los diferentes órdenes taxonómicos de aves marinas.

Orden	Aves de cría y polluelos (millones)	Nº de especies	N total (GgN año <sup>-1</sup> )	N lábil (GgN año <sup>-1</sup> )	P total (GgP año <sup>-1</sup> )	P lábil (GgP año <sup>-1</sup> )
Charadriiformes	291	127	116	9,8	19	5,1
Pelecaniformes	30	53	51	6,5	9	1,5
Procellariiformes	424	123	117	21,2	20	4,3
Sphenisciformes	59	17	307	35	51	10,9
TOTAL	804	320	591	72,5	99	21,8

individuos existente de algunas de estas especies, pero principalmente debido a su gran tamaño corporal y el tiempo de residencia en las colonias de cría, como en el caso del pingüino emperador.

La cantidad total de N y P excretada por todas estas especies de aves marinas alcanza respectivamente 591.000 y 99.000 toneladas anuales en todo el planeta (Tabla I), pero podría llegar a ser de 3.800.000 y 630.000 toneladas si se consideran toda la población, no solo los adultos reproductores y los polluelos. Este flujo de N desde el ambiente marino hacia el terrestre es del mismo orden de magnitud que los movilizados por otros procesos biogeoquímicos, como los rayos, fijación de N por los arrozales, entrada de aguas subterráneas al océano o la transferencia de N por la actividad pesquera. Lo mismo con el P, donde la cantidad manejada por las aves marinas es similar a la transferencia de este elemento entre el océano y la atmósfera, la actividad pesquera o la cantidad de P inorgánico que fluye de ríos al océano. Estos resultados indican que estas transferencias de N y P por las aves marinas son muy relevantes a nivel global y deberían ser consideradas al estudiar los ciclos biogeoquímicos como si ocurre con otros procesos, tales como las actividades pesqueras.

Esta transferencia tan elevada conduce a concentraciones de N y P muy elevada en los puntos donde se distribuyen las colonias de cría (ornitoeutrofización). En el caso del pingüino macaroni las entradas de N pueden llegar a ser anualmente de 114 toneladas de N por hectárea, las cuales son las más altas de toda la superficie de la Tierra y suponen hasta más de 1000 veces las introducidas por la agricultura (65-80 kg N por hectárea).

Una fracción muy elevada del N contenido en los excrementos de las aves puede ser fácilmente solubilizado, ya que el ácido úrico que contiene es rápidamente mineralizado transformándose en formas inorgánicas muy biodisponibles, como NH<sub>3</sub> y NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, alterando severamente la vegetación existente en la zona. Estas formas

pueden transferirse a la atmósfera o movilizarse hacia a las aguas mediante las aguas de escorrentía o por lixiviación, incrementando la producción primaria de los ecosistemas acuáticos. En cuanto al P, su movilización está generalmente limitada debido a su adsorción sobre los coloides del suelo, aunque las condiciones ambientales en las que se encuentran las colonias (suelos poco profundos y arenosos y presencia de permafrost) facilitan su lixiviación. Los resultados de este estudio muestran que un 12,7% del N excretado y un 21% del P corresponden con formas lábiles (Tabla I), lo que puede ser especialmente relevante en las regiones antárticas y subantárticas donde se concentra la mayor cantidad de guano.

Los resultados de este estudio muestran que la acumulación de excrementos de las aves marinas puede ejercer un fuerte impacto en las zonas donde se concentran las colonias de cría. Esto es de especial interés en las regiones polares y subpolares, los cuales actúan como puntos calientes de exportación de N y P a los océanos. En estas zonas el cambio climático podría remobilizar los nutrientes acumulados durante largo tiempo en el suelo y los sedimentos y devolverlos al mar como consecuencia de la erosión debida al derretimiento del hielo y la elevación del nivel del mar, así como al aumento de las precipitaciones que tendrían lugar en las estas regiones polares.

Así, este trabajo pone en evidencia la gran relevancia a escala global de la ornitoeutrofización asociada a las colonias de cría de las aves marinas. Por ello, este proceso debería ser tenido en cuenta en el balance de materia de los ciclos biogeoquímicos de los nutrientes de forma similar a otros procesos que sí se consideran.

Consuelo Escolástico León  
Javier Pérez Esteban

Dpto. de Química Orgánica y Bio-Orgánica