



La exploración de la biodiversidad marina

Desafíos científicos y tecnológicos

Carlos M. Duarte (Ed.)

Fundación **BBVA**



La exploración de la biodiversidad marina

La exploración de la biodiversidad marina

Desafíos científicos y tecnológicos

Carlos M. Duarte (ed.)

La decisión de la Fundación BBVA de publicar el presente libro no implica responsabilidad alguna sobre su contenido ni sobre la inclusión, dentro de esta obra, de documentos o información complementaria facilitada por los autores.

No se permite la reproducción total o parcial de esta publicación, incluido el diseño de la cubierta, ni su incorporación a un sistema informático, ni su transmisión por cualquier forma o medio, sea electrónico, mecánico, reprográfico, fotoquímico, óptico, de grabación u otro sin permiso previo y por escrito del titular del *copyright*.

DATOS INTERNACIONALES DE CATALOGACIÓN

La exploración de la biodiversidad marina : desafíos científicos y tecnológicos / Carlos M. Duarte (ed.). — Bilbao : Fundación BBVA, 2006.
158 p. ; 18 x 26 cm
ISBN: 84-96515-26-5
1. Biodiversidad 2. Fondo marino 3. Investigación
I. Duarte, Carlos M. II. Fundación BBVA, ed.
574.5

*La exploración de la biodiversidad marina:
Desafíos científicos y tecnológicos*

EDITA:
© Fundación BBVA, 2006
Plaza de San Nicolás, 4. 48005 Bilbao

DISEÑO Y REALIZACIÓN EDITORIAL:
José Manuel Reyero / Comunicación y Gestión Ambiental ALAIRE, S.L.

IMPRESIÓN: V.A. Impresores, S.A.

ENCUADERNACIÓN: Ramos

ISBN: 84-96515-26-5
DEPÓSITO LEGAL: M-49290-2006

Impreso en España - Printed in Spain

Este libro está elaborado con papel totalmente libre de cloro (Totally Chlorine Free-TCF), cumpliendo los estándares medioambientales exigidos por la actual legislación.

ÍNDICE

Introducción	
<i>Carlos M. Duarte</i>	11
Bibliografía	16
1. Aspectos generales de la biodiversidad en los ecosistemas marinos y terrestres	
<i>Damià Jaume y Carlos M. Duarte</i>	17
1.1. Introducción	19
1.2. Comparación entre la biodiversidad de mares y continentes	20
1.3. La biodiversidad en el mar profundo	25
Agradecimientos	29
Bibliografía	30
2. La magnitud de la biodiversidad marina	
<i>Philippe Bouchet</i>	31
2.1. ¿Cuántas especies marinas están descritas en la actualidad?	34
2.2. ¿A qué velocidad avanza el inventario de biodiversidad marina?	41
2.3. ¿Podemos estimar la magnitud global de la biodiversidad marina? ...	46
2.3.1. Diversidad microbiana	49
2.3.2. Simbiontes	50
2.3.3. Extrapolaciones basadas en muestras	52
2.3.4. Extrapolación basada en la fauna y las regiones conocidas	55
2.3.5. Enfoques basados en criterios ecológicos	56
2.3.6. Sondeo de los taxonomistas	58
2.4. Epílogo	58
Agradecimientos	59
Bibliografía	59
3. Ecosistemas de las profundidades marinas: reservorio privilegiado de la biodiversidad y desafíos tecnológicos	
<i>Eva Ramírez Llodra y David S.M. Billett</i>	63
3.1. Introducción	65
3.2. Historia de la exploración de las profundidades marinas: de la teoría de la «zona azoica» de Forbes al descubrimiento de las fuentes hidrotermales	66

3.3. Ecosistemas de las profundidades marinas: características ambientales y biodiversidad	68
3.3.1. Ecosistemas heterotróficos	68
3.3.1.1. Sedimentos	68
3.3.1.2. Cañones	69
3.3.1.3. Corales de aguas profundas	70
3.3.1.4. Montañas submarinas	71
3.3.1.5. Áreas anóxicas	72
3.3.1.6. Llanuras abisales	73
3.3.2. Ecosistemas quimiosintéticos	74
3.3.2.1. Fuentes hidrotermales	74
3.3.2.2. Surgencias frías	78
3.3.2.3. Otros hábitats reductores	79
3.4. La tecnología y la exploración del fondo marino	81
3.5. Programas europeos para el estudio de las profundidades marinas ...	86
3.5.1. CoML	86
3.5.2. MarBEF	87
3.5.3. HERMES	88
3.6. Gestión y conservación	88
Bibliografía	90
4. La vida en suspensión: el plancton	
<i>Geoff Boxshall</i>	93
4.1. Introducción	95
4.2. Puntos clave	97
4.2.1. Descubrir	97
4.2.1.1. Puntos calientes	100
4.2.2. Comprender	103
4.2.2.1. El ciclo del carbono y la fotosíntesis	104
4.2.2.2. El ciclo del nitrógeno	107
4.2.2.3. Promotores del cambio: detección y seguimiento	109
4.2.3. Predecir	113
4.3. Conclusión	114
Bibliografía	115
5. Genómica marina y la exploración de la biodiversidad marina	
<i>J. Mark Cock, Delphine Scornet, Susana Coelho, Bénédicte Charrier, Catherine Boyen y Akira F. Peters</i>	117
5.1. Introducción	119
5.2. Programas genómicos y biología marina	120
5.3. Modelos genómicos en biología marina: la necesidad de disponer de organismos modelo distribuidos por todo el árbol filogenético	122
5.4. Red Europea de Excelencia en Genómica Marina	128
5.5. Organismos modelo como técnica para aplicar los métodos genómicos a cuestiones marinas	131

5.6. <i>Ectocarpus siliculosus</i> : un organismo modelo para las feofíceas	132
5.7. El proyecto genómico de <i>Ectocarpus</i> y la biodiversidad litoral	134
5.8. Otros organismos modelo actuales y futuros para los biosistemas marinos	136
5.9. Conclusión	138
Agradecimientos	138
Bibliografía	139
Índice de fotografías	145
Índice de ilustraciones	149
Índice alfabético	151
Nota sobre los autores	155

INTRODUCCIÓN

Carlos M. Duarte

Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA)
Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC)-Universidad de las Islas Baleares
Esporles, Mallorca, España



EL OCÉANO ES CUNA de la vida en nuestro planeta y representa, además, el hábitat más extenso de la biosfera. Sin embargo, mientras que la exploración de la biodiversidad en los ecosistemas terrestres depara actualmente pocas sorpresas, por cuanto las formas dominantes de vida están ya descritas, la exploración de la biodiversidad en los ecosistemas marinos se encuentra aún en sus inicios. Este contraste se debe a tres hechos principales:

1. Las limitaciones tecnológicas a la exploración del océano, ya que, por ejemplo, la vida a más de 200 m de profundidad –hábitat que comprende más del 90% del espacio disponible para la vida en el planeta– sólo se observó directamente por vez primera en 1934, y pocos países están hoy capacitados para la observación directa en las grandes profundidades oceánicas.
2. La biodiversidad marina está dominada por organismos microscópicos, con un repertorio metabólico muy superior al encontrado en tierra y que proporciona constantes sorpresas. Basta indicar, a modo de ejemplo, que los dos grupos de organismos fotosintéticos más abundantes en el océano, y responsables del 40% de la producción primaria marina, se describieron por primera vez hace poco más de dos décadas. El océano sigue asombrándonos a niveles taxonómicos elevados –incluso se descubren nuevos filos–, cosa que no ocurre en tierra, y algunos de los animales más grandes del planeta –como los calamares gigantes– todavía no han sido observados en su hábitat. Las mayores oportunidades de lograr hallazgos en biodiversidad marina se dan en los hábitats remotos o extremos –como fosas oceánicas, cuevas submarinas, ambientes hipersalinos y anóxicos, fuentes hidrotermales, y bolsas de aguas hipersalinas y anóxicas–, que son los menos explorados.
3. El esfuerzo de investigación invertido en la exploración de la biodiversidad marina es muy inferior al realizado para la exploración y conservación de la biodiversidad terrestre. Este contraste queda constatado en una serie de hechos objetivos. Así, en términos de publicaciones científicas en revistas internacionales, el

◀ **Foto 0.1: Vista submarina de un manglar de *Rhizophora* en Borneo, Indonesia.** Los bosques de manglar, con árboles adaptados al crecimiento en zonas intermareales mediante raíces que emergen y permiten el intercambio de gases con la atmósfera, están restringidos a las costas tropicales. Se trata de ecosistemas altamente productivos y que albergan una gran biodiversidad.



Foto 0.2: Pradera de posidonia (*Posidonia oceanica*) en el Mediterráneo español. La posidonia es una de las 60 especies de angiospermas (plantas superiores) marinas, y sus praderas constituyen uno de los ecosistemas más productivos y con mayor biodiversidad del Mediterráneo. Estos ecosistemas, que requieren de varios siglos para formarse, se encuentran actualmente en rápido retroceso por culpa de los impactos derivados de la actividad humana.

esfuerzo de investigación en el estudio de la biodiversidad marina es 10 veces inferior que en el caso de la biodiversidad terrestre (Hendriks, Duarte y Heip 2006). Otro ejemplo lo tenemos en el primer congreso del programa internacional Diversitas, dedicado a la investigación de la biodiversidad global, donde el número de contribuciones relacionadas con biodiversidad terrestre fue más de 10 veces superior al de las referentes a biodiversidad marina (v. www.diversitas-international.org).

La exploración de la biodiversidad marina se enfrenta, por tanto, con importantes desafíos tecnológicos, incluyendo el desarrollo de tecnologías para explorar y estudiar la vida a grandes profundidades (vehículos operados remotamente, submarinos, plataformas habitadas a gran profundidad, etc.), además de sondas moleculares para identificar nuevas formas de vida microbiana en el océano. Así pues, la exploración de la biodiversidad marina pasa por un estímulo tecnológico, del que se pueden derivar importantes beneficios para la sociedad. La importante riqueza genética presente en el océano representa ya hoy una significativa fuente de recursos y potencialidades para la biotecnología y la farmacia (Munro et al. 1999). El número de especies marinas cultivadas está aumentando rápida-

mente (Naylor et al. 2000) y, tras sólo 30 años de acuicultura intensiva, supera con mucho al de especies animales sujetas a explotación después de casi 10.000 años de ganadería.

El retraso en la investigación sobre biodiversidad marina en comparación con la biodiversidad terrestre se refleja también en un retraso paralelo en la conservación de los hábitats marinos en relación con los terrestres. Así, la tasa de pérdida de hábitats con un papel clave en la conservación de la biodiversidad marina –como arrecifes de coral, praderas submarinas, bosques de manglar y marismas– es entre 2 y 10 veces superior a la tasa de pérdida del bosque tropical (Hendriks, Duarte y Heip 2006). En contraste, el área marina protegida es inferior al 0,1% de la extensión de los océanos, mientras que la superficie terrestre amparada se aproxima al objetivo del 10% fijado por la Convención para la Biodiversidad Biológica (Hendriks, Duarte y Heip 2006). La conservación de la biodiversidad marina se basa, además, en modelos de áreas protegidas derivados directamente de modelos desarrollados para la conservación en ecosistemas terrestres y que, dado el carácter abierto de los océanos, podrían no resultar efectivos en el mar.

El desarrollo de las oportunidades para aportar servicios a la sociedad a partir de la biodiversidad marina, así como el de conceptos y modelos que permitan su conservación, requiere que progrese desde nuestra limitada comprensión actual de la vida en el océano hacia una exploración completa de los ecosistemas marinos y un aumento de nuestra capacidad de gestionar sus recursos. Este esfuerzo se ha de acompañar de un impulso paralelo en el desarrollo de tecnologías para la investigación de la vida oceánica, lo que plantea desafíos comparables a los de la exploración espacial, y por ello no resulta sorprendente que la NASA desempeñe un papel relevante en la promoción de la exploración de la biodiversidad marina (Fiala y Stetter 2004).

Este libro recoge los contenidos del primer ciclo de debates organizado conjuntamente entre el Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) y la Fundación BBVA en torno a la Estación de Investigación Costera del Faro Cap Salines (Mallorca, Illes Balears), con el objetivo de propiciar la reflexión acerca de los desafíos y descubrimientos científicos en el campo de la biodiversidad marina, y de sensibilizar a la sociedad sobre la necesidad de conservar los océanos y las costas.

La obra ofrece, a través de las contribuciones de varios expertos de renombre internacional, una visión prospectiva sobre la situación real de la exploración y la conservación de la vida en los océanos y sobre los futuros desafíos científicos y tecnológicos.

Agradezco la financiación y el apoyo de la Fundación BBVA, que ha hecho posible la organización del evento del que dimana esta obra y la edición de la misma. También me gustaría dar las gracias a José Manuel Reyero y sus colaboradores por su ayuda en la edición del libro.

BIBLIOGRAFÍA

- FIALA, G., y K. O. STETTER. «*Pyrococcus furiosus* sp. nov. represents a novel genus of marine heterotrophic archaeobacteria growing optimally at 100 °C». *Archiv. Microbiol.* 145 (2004): 56-61.
- HENDRIKS, I., C. M. DUARTE, y C. HEIP. «Biodiversity research still grounded». *Science* 312 (2006): 1715.
- MUNRO, M. H. G., J. W. BLUNT, E. J. DUMDEI, S. J. H. HICKFORD, R. E. LILL, S. LI, C. N. BATTERSHILL, y A. R. DUCKWORTH. «The discovery and development of marine compounds with pharmaceutical potential». *Journal of Biotechnology* 70 (1999): 15-25.
- NAYLOR, R. L., R. J. GOLDBURG, J. H. PRIMAVERA, N. KAUTSKY, M. C. M. BEVERIDGE, J. CLAY, C. FOLKE, J. LUBCHENCO, H. MONEY, y M. TROELL. «Effect of aquaculture on world fish supplies». *Nature* 405 (2000): 1017-1024.

1. ASPECTOS GENERALES DE LA BIODIVERSIDAD EN LOS ECOSISTEMAS MARINOS Y TERRESTRES

Damià Jaume y Carlos M. Duarte
Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA)
Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC)-Universidad de las Islas Baleares
Esporles, Mallorca, España



1.1. INTRODUCCIÓN

LOS OCÉANOS SON EL BIOMA más grande de la Tierra. Con 361 millones de km² y una profundidad media de 3.730 m, cubren el 71% de la superficie planetaria. Su volumen (1.348 millones de km³) resulta inmenso. Además, han sido el escenario primigenio de la diversificación de la vida. Así, los primeros fósiles conocidos corresponden a estromatolitos marinos, estructuras laminares producidas por la actividad de cianobacterias, preservados en Australia y datados en 3.500 millones de años. De igual modo, los primeros animales aparecen también en el mar. Se conocen rastros fósiles de 800 millones de años de antigüedad atribuibles directamente a su actividad, si bien los primeros fósiles de animales «reales» están datados algo más tardíamente, a finales del periodo Proterozoico, hace unos 640 millones de años. Estos animales integran la denominada fauna de «Ediacara» del sistema Vendense, nombre que hace referencia a la localidad australiana donde se descubrieron originariamente, si bien se han hallado con posterioridad en otros puntos del globo. Se trata de animales sin partes duras, difícilmente asignables a alguno de los tipos modernos.

En contraposición, el registro fósil terrestre más temprano lo conforman esporas, posiblemente de briófitos (musgos, hepáticas, etc.), adscribibles al Ordovícico medio (hace 450 millones de años). Por su parte, la primera ocupación animal de los continentes parece aún algo más tardía, pues se remonta al Silúrico (hace poco más de 400 millones de años), periodo del que proceden restos de miriápodos (ciempiés y milpiés) y arácnidos, si bien hay rastros fosilizados atribuibles a artrópodos terrestres datados en el Ordovícico.

Por tanto, los organismos marinos han contado con muchísimo más tiempo para la diversificación que los terrestres (el doble en el caso de los animales), pese a lo cual los océanos parecen albergar tan sólo un 2% de las especies animales conocidas. Los científicos han formulado diversas hipótesis para explicar esta paradoja. Se ha hablado del enorme potencial de dispersión de los propágulos (huevos y larvas) de los animales marinos, que actuaría en contra de la segregación genética de

◀ **Foto 1.1: Caballito de mar (*Hippocampus ramulosus*) en una pradera de angiospermas marinas.** Los caballitos de mar, frecuentemente asociados a praderas submarinas en nuestras costas, están experimentando una regresión a escala global, cuya causa se desconoce.

sus poblaciones en un mundo aparentemente sin barreras. Y también se ha aludido al diferente porte de los productores primarios en mares y continentes. Así, mientras que en tierra la vegetación arbórea puede alcanzar algo más de 100 metros de altura y proporciona multitud de nichos y microhábitats para la diversificación de otros organismos, en el mar el peso de la producción primaria pivota sobre bacterias y algas unicelulares, que ofrecen poco soporte estructural para la diversificación. Por no mencionar la ausencia de procesos coevolutivos entre insectos y angiospermas (plantas con flores) en el mar, verdadera fuerza impulsora de la biodiversidad terrestre (hay sólo 58 especies de angiospermas marinas, frente a unas 300.000 en los continentes).

¿Es esta situación –de preponderancia de la biota continental– un fiel reflejo de la realidad? Vamos a abordar la cuestión analizando primero lo que se sabe de la biodiversidad animal en continentes y océanos, para pasar luego a comentar algunos aspectos que limitan la exploración de la biodiversidad en el mar y que podrían explicar de algún modo esta paradoja.

1.2. COMPARACIÓN ENTRE LA BIODIVERSIDAD DE MARES Y CONTINENTES

Se estima que el número de especies animales en los continentes ronda los 12 millones (cuadro 1.1). El 91% de ellas pertenece a un único filo (el nivel más alto de la jerarquía taxonómica), el de los artrópodos, en el que se engloban criaturas como los insectos, crustáceos, arácnidos, ácaros y otros grupos menores. El de los continentes es, por tanto, un mundo poco diverso en cuanto a planes de organización corporal, habiéndose alcanzado el gran número de especies presentes mediante variaciones prácticamente infinitas de únicamente dos tipos de arquitecturas corporales, a saber: la de los artrópodos con un solo par de antenas y tres pares de patas (los insectos); y la de los artrópodos que caminan por medio de los apéndices de la región perioral (los quelicerados: arácnidos, ácaros y afines). Es cierto que lo que queda aún por descubrir y catalogar en los continentes en cuanto a número de especies es apabullante. Las expediciones entomológicas a los bosques tropicales siguen localizando miles de nuevas especies de insectos, hasta el

Cuadro 1.1: Número estimado de especies animales en los continentes por grupo taxonómico

Taxón	Número de especies según Briggs (1995)
Insecta	10.000.000
Acari	750.000
Arachnida	170.000
Nematoda	1.000.000
Mollusca	20.000
Otros grupos	100.000
Total	12.040.000



Foto 1.2: Estromatolitos en Hamelin Pool, Shark Bay, Australia. Los estromatolitos son las estructuras vivas más arcaicas conocidas, formadas por el crecimiento de comunidades de microorganismos. Los fósiles más antiguos, datados en unos 3.500 millones de años, se han encontrado en Australia.

punto de que muchas de ellas no pueden describirse con los métodos convencionales por falta de tiempo y/o de recursos, y se identifican únicamente con un número o código de registro. Un ejemplo: en un estudio de sólo 10 árboles de una selva de Borneo, el entomólogo británico Nigel Stork recogió un promedio de 580 especies de insectos por árbol, una cifra considerable si se compara con las 100-200 que alberga un roble europeo. En las selvas tropicales, la diversidad arbórea (hasta 250 especies por hectárea) es mucho mayor que en los bosques templados, y la especificidad de los insectos para con los árboles que los hospedan se sitúa entre el 3 y el 20% (Ødegaard et al. 2000). Estas cifras suponen un número extremadamente elevado de especies por hectárea, sin contar los insectos de hábitat terrestre en vez de arbóreo, que también presentan una diversidad mucho mayor en las selvas tropicales que en cualquier otro tipo de bosque.

Pero también es cierto que en los continentes ya raramente se describen categorías taxonómicas de rango superior. Recientemente (2002) se ha dado a conocer el hallazgo en Namibia y Tanzania de un nuevo orden de insectos, Mantophasmatodea, parecidos a las mantis religiosas, si bien había ejemplares de este grupo en museos sudafricanos desde hacía más de un siglo, aunque erróneamente clasificados. La última descripción de un nuevo orden de insectos databa de 1914 (Notoptera).

En los continentes tampoco se describen ya con frecuencia especies de gran porte. Éstas proceden siempre de áreas extremadamente remotas o azotadas por guerras o regímenes aislacionistas, lo que ha impedido su exploración zoológica hasta la actualidad. Los hallazgos más recientes y espectaculares incluyen a *Dendrolagus mbasio* –un canguro arborícola de Nueva Guinea descrito en 1995–, al bóvido *Pseudoryx nghetinhensis* y al cérvido *Megamuntiacus vuquangensis* –estos últimos, pobladores de los bosques de Vietnam y Laos, descritos respectivamente en 1993 y 1996.

La situación en el mar es diferente. La cifra de especies marinas descritas ronda solamente las 212.000, aunque aquí son 8, y no sólo 1, los filos animales que se reparten el 90% del total de especies (cuadro 1.2). La diversidad de planes corporales es, por tanto, mucho mayor que en los continentes: se conocen 30 filos en el mar, 15 de ellos –incluyendo algunos como equinodermos, urocordados o ctenóforos– exclusivos. En comparación, únicamente se han censado 15 filos terrestres, siendo sólo 1, el de los onicóforos –un tipo de gusanos con patas y mandíbulas y con textura de terciopelo–, exclusivo de este medio. Durante un tiempo, algunos fósiles marinos del Cámbrico, como *Aysbeaia*, han sido considerados representantes de este último filo, si bien ahora se los clasifica como pertenecientes a un grupo aparte, conocido vagamente como «lobópodos». Parece que limitaciones de tipo fisiológico (p. ej., la necesidad de vanadio, un componente de los pigmentos sanguíneos de los urocordados ampliamente disponible en el agua marina, pero en concentración mucho más baja o irregular en las aguas dulces) o estructural (la conexión directa del sistema ambulacral de los equinodermos con el exterior, que dificulta la osmorregulación) han frenado la invasión de las aguas continentales por parte de algunos filos típicamente marinos.

El inventario de la biodiversidad de los océanos dista mucho de estar completo, como lo demuestra el hecho de que aún se describen allí nuevos filos. En el año 2000 se incorporó a este catálogo el último de ellos, Ciliophora, un grupo de gusanos asquelmintos que viven como comensales en la región perioral de la cigala

Cuadro 1.2: Número aproximado de especies de animales marinos por grupo taxonómico

Taxón	Número de especies según Bouchet (v. capítulo 2)
Porifera	5.500
Cnidaria	10.000
Nematoda	12.000
Annelida	17.000
Arthropoda	45.000
Mollusca	52.500
Bryozoa	15.000
Chordata	21.000
Otros grupos	20.500
Total	212.000



Foto 1.3: Calamar gigante (*Architeuthis*) encontrado cerca de las costas de Asturias. Estos míticos cefalópodos son relativamente abundantes, pero aun así siguen envueltos en el misterio, ya que todavía no han sido observados vivos en su hábitat.

Nephrops norvegicus y de los bogavantes *Homarus gammarus* y *H. americanus* (Obst, Funch y Kristensen 2006). En 1983 se había añadido a la lista otro filo, Loricifera, un conjunto de animales que se parecen a los rotíferos y habitan entre los granos no consolidados de sedimentos marinos en todas las profundidades (Kristensen 1983). Y en cuanto a animales de gran porte, baste con recordar que aún no ha sido observada en vivo ninguna de las aproximadamente 10 especies de calamares gigantes –de más de 20 m de longitud– de cuya existencia se tiene constancia (foto 1.3), pese a ser aparentemente abundantes (los cachalotes muestran con frecuencia las marcas dejadas por sus ventosas); o con mencionar la descripción, en 1983, del tiburón de boca ancha, *Megachasma pelagios* –de 4,5 m de longitud– (foto 1.4), descubierto en aguas del Indopacífico, o, en 2003, la de *Balaenoptera omurai*, un pequeño rorcual –alcanza los 9 m de envergadura– descubierto en la misma zona.

En cuanto a animales de talla más discreta, queda aún mucho por catalogar y describir, incluso en aguas someras, fácilmente accesibles desde la costa. Centrándonos en la meiofauna, que es como se denomina a la comunidad animal pobladora de los intersticios existentes entre granos de sedimento no consolidados, su descripción y catalogación distan mucho de ser completas, incluso en las costas europeas de más larga tradición naturalística. Así, se calcula que del 35 al 45% de las



Foto 1.4: Tiburón de boca ancha (*Megachasma pelagios*) en aguas del Pacífico norteamericano. Los descubrimientos en biodiversidad marina no se limitan a especies de pequeño porte, sino que incluyen también animales de gran tamaño, como este tiburón de más de 4 m de longitud, descubierto hace 23 años.

especies de copépodos (pequeños crustáceos componentes mayoritarios del zooplancton, pero abundantes también en los sedimentos) de las playas belgas son nuevas para la ciencia (Rony Huys, comunicación personal). Otros hábitats costeros de más difícil acceso siguen ofreciendo también hallazgos inesperados de categoría taxonómica superior. Así, la exploración reciente de las denominadas cuevas anquialinas (cavidades situadas tierra adentro, pero con sus pasadizos anegados por agua marina o salobre) ha revelado la existencia de una nueva clase de crustáceos –de un total de cinco–, Remipedia (1980), parecidos a ciempiés nadadores; o de dos órdenes nuevos de peracáridos (parientes de anfípodos, isópodos y misidáceos), Mictacea y Bochsacea (1985), además de numerosas familias y géneros de otros grupos de crustáceos. Así, 8 de las 28 familias nuevas de copépodos descritas entre 1980 y 1999 fueron descubiertas en cuevas anquialinas, frente a sólo 3 en el plancton marino, que puebla un volumen comparativamente inmenso (Geoff Boxshall, comunicación personal).

Por lo que sabemos, la mayoría de organismos bentónicos de aguas someras muestran una distribución extremadamente discontinua, y se requiere de un muestreo intensivo y bien diseñado para revelar adecuadamente su diversidad. Así, Cunha et al. (2005) acaban de dar a conocer, mediante técnicas moleculares, la extraordinaria diversidad de moluscos gasterópodos del género *Conus* presen-



Foto 1.5: Arrecifes de coral en el mar Rojo. Los arrecifes de coral son ecosistemas muy diversos que se extienden por aguas poco profundas en mares tropicales. Recientemente se han descubierto enormes extensiones de corales blancos que viven en profundidades de hasta 1.000 m, incluso en aguas polares.

te en aguas del archipiélago de Cabo Verde (52 especies, 49 de ellas endémicas), con algunas especies restringidas incluso a una única bahía, y con vicariantes en bahías próximas. En mares tropicales, un estudio reciente de los moluscos existentes en un área de 292 km² situada en Nueva Caledonia (Pacífico suroeste), fuera ya de la zona de máxima diversidad de corales del Indopacífico, ha revelado la presencia de 2.738 especies en 42 estaciones de muestreo repartidas por todo tipo de hábitats, y las curvas de acumulación de especies sugieren que podrían alcanzarse las 3.900 con un esfuerzo de muestreo adicional (Bouchet et al. 2002). Esto es mucho más que lo contabilizado en ninguna otra parte en una superficie oceánica semejante; y, lo que resulta aún más apasionante, un lugar distante 200 km en la misma costa de Nueva Caledonia comparte con la zona estudiada ¡sólo un 36% de las especies!

1.3. LA BIODIVERSIDAD EN EL MAR PROFUNDO

Como hemos visto, la franja costera de los océanos, con su gran variedad de hábitats (arrecifes de coral, manglares, praderas de fanerógamas, estuarios, fondos blandos y rocosos...), alberga una biodiversidad extraordinaria. Cabría suponer que, en comparación, el fondo oceánico a más de 1.000 m de profundidad, supues-

tamente uniforme y mayoritariamente cubierto por sedimentos blandos, no pudiera rivalizar con ella en cuanto a número de especies. Es éste el hábitat más extenso del planeta, con una superficie de aproximadamente 300 millones de km². Y, no obstante, su diversidad biológica permanece prácticamente sin prospectar, debido sobre todo a limitaciones técnicas y económicas. Así, resulta muy difícil manejar con precisión maquinaria, redes y vehículos a estas profundidades, y el tiempo requerido para cada inmersión o lance de pesca es muy elevado. Sólo el descenso de una draga a 4.000 m de profundidad supone una inversión de dos horas, y otras dos su izamiento. Y el precio cobrado por usar un buque oceanográfico capacitado para operar a estas profundidades es muy elevado (unos 50.000 euros/día en el caso del buque alemán *Polarstern*, uno de los más cualificados en la actualidad para el estudio de fondos profundos). Si computamos 0,5 m² de superficie de fondo oceánico muestreada por draga, que es lo que abarcan las más grandes –del tipo llamado «Van Veen»–, y cinco lances de pesca al día –con el personal científico trabajando ininterrumpidamente 24 horas–, resulta que muestrear 2,5 m² de fondo oceánico supone un día completo de trabajo y un coste mínimo de ¡50.000 euros! No hay cabida, por tanto, para muchos lances pesqueros en los cruceros oceanográficos modernos, en general dedicados a menesteres diferentes a la mera prospección faunística.

Es, además, un mundo oscuro. Alrededor de los 900 m de profundidad, la oscuridad es total para el ojo humano, de modo que lo que pueda atisbarse directamente con cámaras de filmación, vehículos no tripulados o submarinos queda limitado a lo cubierto por los haces de luz artificial.

El estudio de este medio se inició tarde. Durante la primera mitad del siglo XIX, el océano se consideraba azoico más allá de las 300 brazas (aproximadamente 550 m) de profundidad. El arraigo de esta idea se debe al célebre naturalista británico Edward Forbes (1815-1854), uno de los biólogos marinos más cualificados y autor de *Natural history of the european seas*, el manual de biología marina más elaborado de su época, publicado póstumamente en 1859. Forbes publicó en 1843 una memoria sobre los moluscos, cnidarios y equinodermos del mar Egeo, donde no halló ningún rastro de vida animal en sondeos realizados a 230 brazas (unos 420 m) de profundidad. Esto le llevó a generalizar la situación a todo el océano, y su autoridad no dejó resquicios para la refutación de la teoría, que contó con una amplia aceptación pese a la existencia de indicios en su contra. Así, diversos científicos y exploradores británicos habían venido detectando señales de vida animal a gran profundidad durante la primera mitad del siglo. Entre ellos cabe mencionar a John Ross, que recuperó una estrella de mar a 1.800 m de profundidad en la bahía de Baffin en 1818; o a James Clark Ross, quien en los sondeos que realizó alrededor de Nueva Zelanda constató la existencia de vida animal en fondos a 730 m de profundidad en 1843. Algo más tarde, en 1860, George C. Wallich capturó 13 ofiuras a 2.293 m entre la península del Labrador e Islandia. Más concluyente aún para desacreditar la teoría azoica debería haber sido el hallazgo, ese



Foto 1.6: Copépodo marino. Los copépodos, crustáceos planctónicos, forman el grupo de organismos marinos más numeroso en individuos, siendo en este sentido el equivalente marino de los insectos.

mismo año, de animales sésiles adheridos a un cable telegráfico submarino averiado, y recuperado para su reparación, entre Cerdeña y el cabo Bon (Túnez) a 2.184 m de profundidad. Todo esto no se tuvo en consideración hasta 1868-1869, cuando los también británicos Charles Wyville Thomson y William Carpenter emprendieron sus célebres campañas de prospección en el Atlántico a bordo del *Lightning* y el *Porcupine*, en las que descubrieron vida animal a 4.289 m de profundidad. En descargo de Forbes cabe decir que el *Porcupine*, durante una ulterior campaña de dragados en el Mediterráneo iniciada en 1870, constató que la vida animal a 2.744 m de profundidad era allí muy pobre en comparación con la hallada en aguas profundas atlánticas, y que incluso algunas otras zonas prospectadas en el mismo mar resultaron ser prácticamente azoicas.

La vida en las profundidades oceánicas no se observó directamente por primera vez hasta 1934, cuando William Beebe, zoólogo, y Otis Barton, ingeniero, descendieron a 923 m de profundidad en aguas de las islas Bermudas dentro del *Bathysphere*, una claustrofóbica esfera de acero provista de ojos de buey y conectada al barco nodriza por vía telefónica. Y aún hubieron de transcurrir casi 30 años para que el hombre alcanzara el fondo de las fosas oceánicas más profundas; fue en 1960, cuando el batiscafo *Trieste*, con el suizo Jacques Piccard y el estadounidense Don Walsh a bordo, logró posarse en el fondo de la fosa de las Marianas, a 10.915 m de profundidad, la cota submarina más profunda conocida.

La superficie total de fondo oceánico a más de 3.000 m de profundidad que ha sido prospectada en busca de fauna es inferior a 30 m² y presenta una gran heteroge-



Foto 1.7: Nacra (*Pinna nobilis*) en una pradera de *Posidonia oceanica* en el Mediterráneo español. La nacra es el bivalvo de crecimiento más rápido (hasta 1 mm de concha por día), llegando a alcanzar 1 m de altura. Habita en praderas de *Posidonia oceanica*. Su abundancia ha mermado notablemente, por lo que en la actualidad su recolección está estrictamente prohibida.

neidad en cuanto a composición taxonómica de una zona a otra. El número de especies nuevas que se obtienen en los lances de pesca a estas profundidades es muy elevado, y prácticamente siempre supone más del 50% de las capturas. Recientemente, el muestreo de 1 m² de superficie oceánica a 5.000 m de profundidad en la cuenca de Angola, en el Atlántico sur, ha reportado 600 especies nuevas de copépodos harpacticoides (Pedro Martínez-Arbizu, comunicación personal). Si tenemos en cuenta que la cifra de especies de copépodos conocidas en la actualidad ronda las 12.500 –incluyendo las innumerables formas parásitas de peces e invertebrados marinos–, habría que dar crédito a algunas aproximaciones que calculan que en los fondos oceánicos profundos podrían existir hasta 10 millones de especies –o incluso 100 millones si se incluye la meiofauna (Lamshead, 1993)–. Cabe decir, no obstante, que los métodos de estimación utilizados para lanzar estas predicciones son poco elaborados, por lo que estas suposiciones deben considerarse con muchas reservas. En efecto, en un estudio que se ha convertido en clásico, Grassle y Maciolek (1992) establecieron un modelo de correlación espacial entre el número de especies capturadas y la distancia recorrida a lo largo de un transecto entre los 1.500 y los 2.100 m de profundidad en el talud continental de la costa este de Norteamérica, y estimaron que se acumulaba una especie adicional por cada km² de fondo oceánico muestreado. Basándose en esto, dedujeron que las 798 especies de invertebrados que hallaron en 21 m² de fondo se convertían en 100 millones cuando la cifra se extrapolaba a todo el fondo oceánico mundial situado por debajo de los 1.000 m. No es necesario decir que hacen falta muchos más estudios de prospección faunística y de heterogeneidad espacial a todas las escalas en muchas otras partes del océano para evaluar la solidez de este tipo de estimaciones.

Vemos, pues, que aún es extremadamente aventurado avanzar cifras sobre el grado de diversidad específica que albergan los océanos, si bien es probable que sea comparable al del medio terrestre. A lo rudimentario de los métodos estadísticos de estimación de este número cabe añadir que los datos de base que se manejan son extremadamente fragmentarios en el océano, tanto en cobertura geográfica como taxonómica. Y existen limitaciones operacionales graves para obtenerlos, sobre todo en el mar profundo. En cualquier caso, los océanos son un reservorio extraordinario de biodiversidad. La vida ha tenido en ellos mucho más tiempo para diversificarse que en los continentes. Albergan hasta 30 filos de metazoos, de los que 15 son exclusivamente marinos –frente a sólo 1 terrestre–, y, simultáneamente, constituyen el hábitat del animal más grande de la Tierra, la ballena azul, que puede alcanzar hasta 36 m de longitud.

AGRADECIMIENTOS

Este capítulo es una aportación a la red de excelencia MarBEF (Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning), financiada por la Comisión Europea.

BIBLIOGRAFÍA

- BOUCHET, P., P. LOZOUET, P. MAESTRATI, y V. HEROS. «Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonian site». *Biological Journal of the Linnean Society* 78 (2002): 421-436.
- BRIGGS, J. C. *Global biogeography*. Ámsterdam: Elsevier, 1995.
- CUNHA, R. L., R. CASTILHO, L. RÜBER, y R. ZARDOYA. «Patterns of cladogenesis in the venomous marine gastropod genus *Conus* from the Cape Verde Islands». *Systematic Biology* 54 (2005): 634-650.
- GRASSLE, J. L., y N. J. MACIOLEK. «Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples». *American Naturalist* 139 (1992): 313-341.
- KRISTENSEN, R. M. «Loricifera, a new phylum with Aschelminthes characters from the meiobenthos». *Z. Zool. Syst. Evolut. Forsch.* 21 (1983): 163-180.
- LAMBSHEAD, P. J. D. «Recent developments in marine benthic biodiversity research». *Oceanis* 19 (1993): 5-24.
- OBST, M., P. FUNCH, y R. M. KRISTENSEN. «A new species of Cyclophora from the mouthparts of the American lobster, *Homarus americanus* (Nephropidae, Decapoda)». *Organisms Diversity & Evolution* 6 (2006): 83-97.
- ØDEGAARD F., O. H. DISERUD, S. ENGEN, y K. AAGAARD. «The magnitude of local host specificity for phytophagous insects and its implications for estimates of global species richness». *Conservation Biology* 14 (2000): 1182-1186.

2. LA MAGNITUD DE LA BIODIVERSIDAD MARINA

Philippe Bouchet
Museo Nacional de Historia Natural, París, Francia



HACE UN CUARTO DE SIGLO, los científicos creían que las cerca de 1,6 millones de especies identificadas y descritas hasta ese momento representaban casi el 50% del total de especies de plantas y animales de la Tierra. Sin embargo, tras la aplicación de nuevos métodos de análisis al estudio de la diversidad de insectos en las selvas tropicales y de pequeños organismos macrobentónicos en aguas marinas profundas, el número de especies conocidas ha crecido hasta los 1,7-1,8 millones, y se estima que existen entre 10 millones y 100 millones de especies todavía por descubrir. Paralelamente al cambio de este paradigma, también se han producido cambios en el inventario de especies, actividad científica que ha pasado de considerarse anticuada a convertirse en una tarea puntera de megaciencia. Este cambio de actitud se debe seguramente a la inquietud de la sociedad respecto al cambio climático y el desarrollo no sostenible, cuya expresión más directa para la estrategia científica se traduce en que no podemos perder más tiempo si queremos documentar y dar nombre a la biodiversidad antes de que se pierda para siempre.

El mejor ejemplo para ilustrar cómo responde el público ante el descubrimiento de nuevas especies quizá lo hallemos en la reacción de los medios de comunicación tras la reciente descripción de *Kiwa hirsuta* (foto 2.2). Este nuevo cangrejo galateido, descubierto en unas fuentes hidrotermales en mayo de 2005 cerca de la isla de Pascua, fue presentado por Enrique Macpherson, William Jones y Michel Segonzac ese mismo año, en el número de diciembre de *Zoosystema*, como un nuevo miembro de una nueva familia, género y especie (Macpherson, Jones y Segonzac 2005). El 7 de marzo de 2006, un periódico local publicó un artículo sobre Michel Segonzac y el reciente descubrimiento del «cangrejo Yeti», suceso del que se harían eco rápidamente los medios nacionales e internacionales. El 17 de marzo había cerca de 150.000 referencias de *Kiwa hirsuta* en Internet. El 20 de marzo, esa cifra llegaba a las 200.000. En esta ocasión, tanto los medios como el público quedaron atónitos al enterarse de que todavía había zonas del mapa de la biodiversidad mundial por descubrir. En general es poco conocido, más allá del cerrado círculo de los sistemáticos, que el descubrimiento y la identificación de nuevas especies de plantas y animales no constituyen un hecho aislado, sino que se trata de algo común en los estudios científicos –tanto en los trabajos de campo

◀ **Foto 2.1: Comunidad de arrecife de coral.** Los hábitats coralinos son los ecosistemas marinos con mayor biodiversidad del planeta, por lo que frecuentemente han sido comparados con los bosques tropicales, con los que también comparten la problemática ambiental y los desafíos existentes para su conservación.



Foto 2.2: Los medios de comunicación, atónitos ante el descubrimiento del «cangrejo Yeti», *Kiwa hirsuta*

como en el laboratorio—. Con especial atención a los océanos, el presente artículo abordará las siguientes cuestiones: ¿cuántas especies marinas están descritas en la actualidad?; ¿a qué velocidad avanza el inventario de biodiversidad marina?; ¿podemos estimar la magnitud global de la biodiversidad marina?

2.1. ¿CUÁNTAS ESPECIES MARINAS ESTÁN DESCRITAS EN LA ACTUALIDAD?

La respuesta corta a la pregunta sobre el número de especies marinas descritas actualmente es la siguiente: entre 250.000 (Groombridge y Jenkins 2000; cuadro 2.1) y 274.000 (Reaka-Kudla 1997). La respuesta larga sería, sin embargo, que estas cifras son demasiado redondas como para no despertar sospechas. Esto es cierto, pero también lo es que existen grandes dificultades para analizar el número real de especies conocidas.

Las tecnologías de la información han facilitado la compilación y la actualización de los catálogos de especies, y algunas iniciativas importantes –entre las que destacan Species 2000 y Global Biodiversity Information Facility (GBIF)– han favorecido la creación de listados taxonómicos acreditados. Sin embargo, todavía estamos lejos de disponer de un registro de referencia global de todos los organismos que habitan en la Tierra, por no hablar de los océanos, y el grado de cobertura en los distintos grupos biológicos es muy desigual. En un extremo encontramos los taxones de los vertebrados, cuyos inventarios se



Foto 2.3: Enteropneusto en un fondo marino. Este espécimen que aparece en la foto posiblemente corresponda a una especie nueva para la ciencia. Fue fotografiado a 2.600 m de profundidad en la meseta del Pacífico este, pero aún no ha sido recolectado, lo que impide su descripción taxonómica. A veces, los sumergibles tripulados u operados por control remoto fotografían animales del océano profundo que nunca han sido capturados utilizando equipos convencionales, como redes o dragas.

actualizan constantemente en todo el mundo; así, por ejemplo, basta con pinchar varias veces con el ratón en Fishbase (www.fishbase.org) para saber que hoy en día se dan por válidas 27.683 especies de peces, de las cuales 16.475 son de origen marino. En el otro extremo hallamos taxones como los equinodermos o los poliquetos, para los que no hay ningún listado realmente global. Y en una posición intermedia se sitúan otros taxones, como los moluscos, para los que existen algunas bases de datos regionales relativamente importantes (p. ej., la base de datos de moluscos marinos europeos CLEMAM [v. cuadro 2.1], donde figuran 3.641 especies válidas), pero ninguna que incluya especies de todo el mundo.

Existen dos áreas dudosas importantes a la hora de evaluar el número de especies marinas válidas. Una de ellas es el número de eucariotas unicelulares, especialmente de foraminíferos y radiolarios. Los foraminíferos (filo Granuloreticulosa) poseen una concha calcárea, y los radiolarios (filo Actinopoda), un esqueleto de sílice, y los restos de ambos constituyen una parte significativa de los sedimentos marinos. Estos dos grupos son importantes en los estudios estratigráficos y paleoambientales, de modo que incluso las especies de la época reciente acaban siendo estudiadas por micropaleontólogos. Como resultado, las especies existentes hoy en día a veces no se computan por separado, y cabe la posibilidad de que las mismas cifras sean utilizadas por distintos autores para referirse a taxones actuales y taxones fósiles

Cuadro 2.1: Número global de especies marinas descritas por grupo taxonómico

Taxón	Número de especies según Groombridge y Jenkins (2000)	Número de especies según este artículo
Bacteria	4.800	4.800 ^{1, 2}
Cyanophyta		1.000 ³
Chlorophyta	7.000	2.500 ³
Phaeophyta	1.500	1.600 ³
Rhodophyta	4.000	6.200 ³
Otros Protocista ^a	23.000	
Bacillariophyta		5.000 ³
Euglenophyta		250 ³
Chrysophyceae		500 ³
Sporozoa		?
Dinomastigota		4.000 ⁴
Ciliophora		?
Radiolaria		550 ⁵
Foraminifera		10.000 ⁶
Porifera	10.000	5.500 ⁷
Cnidaria	10.000	9.795 ⁸
Ctenophora	90	166 ⁹
Platyhelminthes	15.000	15.000 ^{2, 10}
Nemertina	750	1180-1230 ¹¹
Gnathostomulida	80	97 ⁹
Rhombozoa	65	82 ⁹
Orthonectida	20	24 ⁹
Gastrotricha	400	390-400 ¹²
Rotifera	50	50 ²
Kinorhyncha	100	130 ¹³
Loricifera	10	18 ⁹
Acanthocephala	600	600 ^{2, 14}
Cycliophora		1
Entoprocta	170	165-170 ¹²
Nematoda	12.000	12.000 ¹⁵
Nematomorpha	<240	5 ¹⁶
Ectoprocta	4.000-5.000 ^b	5.700 ¹²
Phoronida	16	10 ¹⁷
Brachiopoda	350	550 ¹²
Mollusca	?75.000	52.525 ¹⁸
Priapulida	8	8 ¹⁹
Sipuncula	150	144 ⁹
Echiura	140	176 ⁹
Annelida	12,000	12.000 ²
Tardigrada	pocas	212 ¹⁹
Chelicerata	1.000	2.267 ²⁰
Crustacea	38.000	44.950 ²¹
Pogonophora	120	148 ⁹
Echinodermata	7.000	7.000 ²
Chaetognatha	70	121 ²²
Hemichordata	100	106 ⁹
Urochordata	2.000	4.900 ²³
Cephalochordata	23	32 ⁹
Pisces	14.673 ^c	16.475 ²⁴
Mammalia	110	110 ²
Fungi	500	500 ²
Total	242.135	229.602

- a Incluye los datos de Bacillariophyta, Euglenophyta, Chrysophyceae, Sporozoa, Dinomastigota, Ciliophora, Radiolaria y Foraminifera.
- b Listados dos veces, una como Ectoprocta (5.000 especies) y otra como Bryozoa (4.000).
- c Cyclostomata (52 especies), Chondrichthyes (821) y Osteichthyes (13.800).
- 1 Número total de especies descritas: Archaea: 409; Bacteria: 10.593. Fuente: www.psb.ugent.be/rRNA/index.html.
- 2 Aquí se han seguido las cifras de Groombridge y Jenkins (2000).
- 3 M. Guiry, comunicación personal, basada en AlgaeBase (www.algaebase.org).
- 4 Groombridge y Jenkins (2000); la cifra incluye aguas dulces.
- 5 De Wever, comunicación personal, basada en la base de datos de D. Boltovskoy 2006. El número asciende a 2.000 según Minelli (1993).
- 6 Vickerman (1992). La cifra se reduce a 8.000 según Minelli (1993).
- 7 Brusca y Brusca (2003). Hooper y Van Soest (2003) hablan en Sistema Porifera de 15.000 especies, pero contabilizando las no descritas.
- 8 Incluye 2.918 especies de Hexacorallia según Fautin (2005) en *Hexacorallians of the World* (hercules.kgs.ku.edu/hexacorall/anemone2/index.cfm).
- 9 UNESCO-IOC, Registro de Organismos Marinos (URMO) en Especies, 2000, edición de 2006 (annual.sp2000.org/2006).
- 10 Faubel y Norena, en Costello, Emblow y White (2001), cifran 3.224 especies sólo de Turbellaria.
- 11 Dato de Sundberg y Gibson (2006), basado en Gibson, *Journal of Natural History* 29 (1995): 271-562.
- 12 D'Hondt, comunicación personal.
- 13 Neuhaus y Van der Land, en Costello, Emblow y White (2001).
- 14 Brusca y Brusca (2003) calculan 1.100 especies para el total de Acanthocephala. Se desconoce la fuente de las 600 especies indicadas por Groombridge y Jenkins (2000), pero a falta de otras estimaciones se ofrece esta cifra.
- 15 Hugot, Baujard y Morand (2001) indican que existen 4.070 especies marinas de vida libre y 11.860 especies de parásitos de animales, pero esta última cifra no discrimina entre parásitos de vertebrados e invertebrados marinos y no marinos.
- 16 Poinar y Brockerhoff, *Systematic Parasitology* 50 (2001): 149-157.
- 17 Fuente: paleopolis.rediris.es/Phoronida.
- 18 Basado en listados regionales con información no solapada: Atlántico oeste: 6.170 especies (gasterópodos únicamente); Rosenberg 2005, *Malacolog* 4.0: data.acnatsci.org/wasp; Atlántico nordeste: 3.641 (listado de moluscos marinos europeos CLEMAM: www.somali.asso.fr/clemam/index.clemam.html); África oriental: 2.500 (Cosel, comunicación personal inédita); Indopacífico: 32.000 (24.269 en la Biotic Database of Indo-Pacific Marine Mollusks [data.acnatsci.org/obis], con dos tercios de la información completa); región de Panamá: 2.535 (Keen, *Sea shells of tropical West America*, 2.^a ed., 1971); Sudáfrica: 2.788 (Kilburn y Herbert, en Gibbons, ed., *South African Journal of Science* 95 [1999]: 8-12); Pacífico norte: 1.744 (Kantor y Sysoev, *Ruthenica* 14 [2005]: 107-118); Nueva Zelanda: 2.091 (Spencer y Willan, *New Zealand Oceanographic Institute Memoir* 105 [1996]); Antártico y Magallánico: 800 (estimación personal).
- 19 UNESCO-IOC, URMO, edición de 2004.
- 20 Pycnogonida: 1.245 especies; Merostomata: 4 (ambos datos basados en URMO); Acari (Halacaridae): 1.018 (Bartsch, *Experimental and Applied Acarology* 34 [2004]: 37-58).
- 21 Branchiura: 44 especies (Boxshall, comunicación personal, en Rohde, ed., *Marine Parasitology* 2005, 145-147); Ascothoracida: ~100 (Grygier y Hoeg, en Rohde, ed., *Marine Parasitology*, cit., 149-154); Rhizocephala: ~250 (Hoeg et al., en Rohde, ed., *Marine Parasitology*, cit., 154-165); Acrothoracica + Thoracica: 1.025 (Newman, comunicación personal, basada en los datos que publicó en Forest, ed., *Traité de Zoologie* 7 [1996]: 453-540, con algunas adiciones); Mystacocarida: 19 (G. Boxshall, comunicación personal); Tantulocarida: 28 (Boxshall, en Rohde, ed., *Marine Parasitology*, cit., 147-148); Facetotecta: 11 (Belmonte, *Marine Biology Research* 1 [2005]: 254-266); Cephalocarida: 9; Copepoda: 9.500 (G. Boxshall, comunicación personal, basada en la extrapolación de Humes [1991]); Ostracoda: 6.400 (Ostracoda recientes: 8.000 especies [Horne, en Selley, Cocks y Plimer, eds., *Encyclopaedia of Geology*, 2005, 3], menos 1.608 especies no marinas [Martens 2006]); Remipedia: 16; Leptostraca: 38 (Davie, *Zoological catalogue of Australia*, vol. 19.3A, 2002); Stomatopoda: 449 (Schram y Müller, *Catalogue and bibliography of the fossil and recent Stomatopoda*, 2004); Lophogastrida: 55 (G. Anderson, comunicación personal a M. Schotte); Mysida: 1.085 (G. Anderson, comunicación personal a M. Schotte, basada en peracarida.usm.edu); Amphipoda: 6.950 (Vader, *How many amphipod species?*, póster presentado en el XII International Amphipod Colloquium, Cork, Ireland, 2005, y comunicación personal; no incluye Talitridae); Isopoda: 5.270 (M. Schotte, comunicación personal, basada en Kensley, Schotte y Shilling, *Listado mundial de isópodos crustáceos marinos, de aguas dulces y terrestres*, 2005: www.nmnh.si.edu/iz/isopod/index.html); Tanaidacea: 857 (G. Anderson, comunicación personal a M. Schotte); Cumacea: 1.324 (S. Gerken, comunicación personal); Euphausiacea: 86 (Baker et al., *A practical guide to the Euphausiids of the world*, 1990); Dendrobranchiata: 522 (Penaeoidea: 419; Sergestoidea: 103 [Crosnier, comunicación personal]); Stenopodidea: 57 (T. Komai, comunicación personal); Caridea: 2.730 (C. Fransen, comunicación personal); Astacidea + Palinura: 148 (Holthuis, *FAO Fisheries Synopsis* 125 [1991]: [Thalassinidea excluida], con incremento); Thalassinidea: 556 (Dworschak, *Nauplius* 13 [2005]: 57-63); Anomura: 2.210 (Galatheoidea: 1.012 [E. Macpherson, comunicación personal]; Hippoidea: 67 [C. Boyko, comunicación personal]; Pagurida: 1.131 [P. McLaughlin, comunicación personal]); Brachyura: 5.200 (Ng y Davie, comunicación personal).
- 22 A. Pierrat-Bults 2004, en la base de datos de biodiversidad mundial Chaetognatha of the World (nlbif.eti.uva.nl/bis/index.php).
- 23 4.900 especies de Ascidiacea (Monniot, comunicación personal); otros miembros de Urochordata no evaluados.
- 24 N. Bailly, comunicación personal, basada en FishBase (www.fishbase.org); incluye Amphidromous (705 especies) y especies estrictamente salobres (86).

conjuntamente o sólo a los primeros. Así, según Groombridge y Jenkins (2000) existen «40.000 especies de fósiles» y «más de 4.000 de especies de la época reciente» de Granuloreticulosa, mientras que Brusca y Brusca (2003) cifran el número total de especies en 40.000. En mi caso me he decantado por la opinión de Vickerman (1992), quien una vez dijo que había 10.000 especies de foraminíferos, «excluyendo el enorme número de especies fósiles en tanto que esto sea posible».

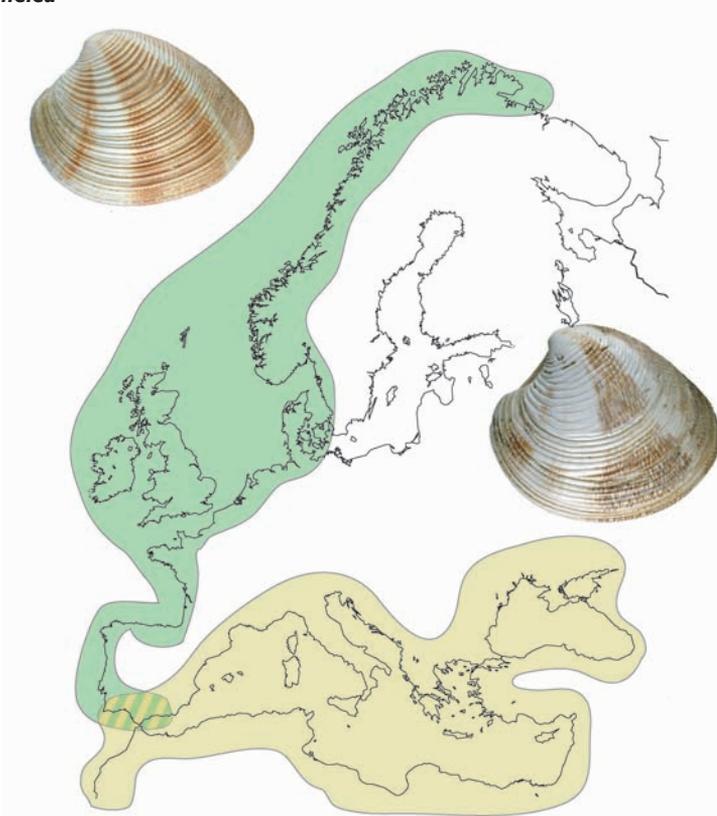
El otro campo dudoso se deriva del uso de sinónimos. Los naturalistas han dado nombre a plantas y animales durante casi 250 años. En este tiempo se han asignado millones de nombres, a veces como resultado de excelentes trabajos científicos, y a veces también como resultado de observaciones erróneas o del desconocimiento de las reglas de la biología. Algunos autores pueden haber descrito, sin saberlo, la misma especie con distintos nombres en diferentes regiones del mundo (foto 2.4), u organismos que creían que pertenecían a especies distintas cuando en realidad sólo estaban dando nombre a variantes ecológicas o fenotípicas, machos o hembras, jóvenes o adultos, o a diversas fases del ciclo vital de una misma especie.



Foto 2.4: Dos nombres y una única especie: *Facelina bostoniensis*. Durante años, esta especie, que habita a ambos lados del océano Atlántico, recibió varios nombres: en Europa era conocida como *Facelina curta* (Alder y Hancock, 1843); en Norteamérica, como *Facelina bostoniensis* (Couthouy, 1838). Pero, en 1970, el zoólogo danés Hennig Lemche constató que ambos nombres designaban una misma especie.

A menudo no disponemos de todas las piezas del rompecabezas, y los científicos pueden interpretar un mismo hecho de manera diferente. Por ejemplo, durante casi dos siglos se ha discutido si las formas atlánticas y mediterráneas de una pequeña almeja de la familia Veneridae, ingrediente de los *spaghetti alle vonglone*, pertenecían a una misma especie, o a dos, o si eran subespecies geográficas de una misma especie. Se trataba básicamente de una opinión personal hasta que con técnicas electroforéticas se analizaron las poblaciones de dos formas que coexisten en el sur de Portugal y se demostró que *Chamelea gallina* (Linnaeus) –la «forma mediterránea»– y *Chamelea striatula* (Da Costa) –la «forma atlántica»– eran dos especies aisladas biológicamente desde el punto de vista reproductivo (Backeljau et al. 1994) (mapa 2.1). El problema de la sinonimia no resulta tan acuciante en el caso de organismos difíciles de capturar o de estudiar o que no han despertado tanto la atención de los científicos, pues es menos probable que hayan generado errores o divergencias de opinión. Sin embargo, sí se trata de un problema importante en los grupos de organismos grandes o que suscitan mayor

Mapa 2.1: Distribución de la «forma atlántica» y la «forma mediterránea» de las almejas del género *Chamelea*



¿Variantes geográficas o especies distintas? Durante casi dos siglos se ha debatido si *Chamelea gallina* (Linnaeus), en el Mediterráneo, y *Chamelea striatula* (Da Costa), en el Atlántico, eran variantes de una misma especie, dos especies distintas o subespecies geográficas de una misma especie. Las dos formas que coexisten en el sur de Portugal son la prueba de que se trata de dos especies diferentes, aisladas sexualmente.

interés (peces, corales, cangrejos y moluscos), los cuales concentran la atención de viajeros, coleccionistas y científicos. Hablando de moluscos, Boss (1970) afirmó una vez que cada especie podía recibir cuatro o cinco nombres distintos. Con un total acumulado de 300.000 nombres y una ratio de sinónimos tal vez sólo comparable a la de las mariposas, los moluscos son el grupo de organismos marinos con mayor relación nombres-especie. Hoy en día desconocemos incluso si el número válido de especies de moluscos actuales es de 45.000 o de 130.000 (v. cuadro 2.2); esta falta de certeza está muy generalizada en el caso de la biota reciente y fósil, pero en los moluscos se considera «especialmente problemática» (Hammond 1995).

A falta de catálogos acreditados de especies, ¿qué hacen los sucesivos autores? Hasta cierto punto podemos decir que se copian unos a otros, lo que da una falsa

Cuadro 2.2: Discrepancias entre las estimaciones publicadas sobre el número de especies existentes en los principales taxones¹

Taxón	May (1988)	May (1990)	Brusca y Brusca (1990)	Minelli (1993)	Hammond (1995)	Groombridge y Jenkins (2000)	Brusca y Brusca (2003)
Porifera	10.000		9.000	6.000	10.000	10.000	5.500
Cnidaria	10.000	9.600	9.000	15.000	10.000	9.400	10.000
Platyhelminthes			20.000	14.838	14.000	20.000	20.000
Nematoda	1.000.000		12.000	20.000	20.500	25.000	25.000
Annelida	15.000		15.000	18.600	12.000	15.000	16.500
Chelicerata	63.000		65.000	74.732	75.000	75.000	70.000
Crustacea	39.000		32.000	55.364	75.000	40.000	68.171
Hexapoda	1.000.000	790.000	827.175	906.506	950.000	950.000	948.000
Mollusca	100.000	45.000	100.000	130.000	70.000	70.000	93.195
Ectoprocta	4.000		4.500	5.000		4.000	4.500
Echinodermata	6.000	6.000	6.000	6.700	6.000	7.000	7.000
Urochordata		1.600	3.000	3.000		1.400	3.000
Vertebrata	43.300	42.900	47.000	44.998	56.000	52.000	46.670

¹ En los grupos no estrictamente marinos, los números incluyen especies marinas y no marinas, de modo que no pueden compararse directamente con las cifras del cuadro 2.1. Véanse los comentarios en el texto.

impresión de seguridad. Cualquiera podría pensar que si todos los autores citan el mismo número, entonces es que ese número es correcto. La cifra de 6.000-7.000 especies de equinodermos suena «bien» porque es la que han citado todos los investigadores durante más de 20 años; pero podría ser que se tratase del mismo cálculo aproximado o de un error repetido una y otra vez. Incluso los números que se presentan en este capítulo (cuadro 2.1) podrían criticarse, dado que algunos provienen de una compilación previa. Sin embargo, en ocasiones también distintos autores dan valores muy diferentes sobre un mismo taxón (cuadro 2.2). Así, por ejemplo, pese a que frecuentemente se ha publicado que el número de especies de nematodos oscila entre 12.000 y 25.000, Robert May (1988) estimó que podía llegar a 1 millón de especies. La autoridad de Robert May en lo relativo al número de especies es tal, que esta cifra se ha citado repetidamente. No obstante, hoy en día se cree que el número real de especies de nematodos es de 27.000 (Hugot, Baujard y Morand 2001), y lo que May «contó» en 1988 era en realidad una estimación del número total de especies, conocidas y por conocer. Las últimas, por supuesto, no deberían incluirse en un estudio sobre la magnitud de la biodiversidad conocida.

La conclusión de este apartado es que cuando los científicos dicen que «se han descrito entre 1,7-1,8 millones de especies», o que «existen del orden de 230.000 a 250.000 especies de organismos marinos descritos», sus afirmaciones deberían interpretarse, en buena parte, como resultado de conjeturas hechas con cierto fundamento. Para matizar esta cifra, y sin olvidar que el cálculo del número de especies de la biota terrestre y de aguas dulces adolece de similares imprecisiones, señá-

laremos que la biodiversidad marina representa el 15% de la biodiversidad global descrita (1.860.000 especies; Reaka-Kudla 1997).

2.2. ¿A QUÉ VELOCIDAD AVANZA EL INVENTARIO DE BIODIVERSIDAD MARINA?

En los años cincuenta y sesenta, el público y los políticos veían la exploración del mundo en busca de nuevas especies que describir y nombrar como algo que había vivido su gran apogeo entre 1850 y los primeros años del siglo XIX, y estaban convencidos de que a finales del siglo XX conoceríamos la mayoría de las especies. Como resultado o causa de esta actitud, los recursos institucionales destinados al inventario de especies de la fauna y la flora (todavía no se había acuñado el término «biodiversidad») fueron relativamente escasos. En oceanografía, la expedición danesa *Galathea*, realizada en 1950-1952, fue la última expedición oceanográfica alrededor del mundo, en la misma línea que la expedición *Challenger* de 1873-1876. Las cosas cambiaron drásticamente en los años ochenta y noventa, cuando aparecieron nuevos paradigmas en el mundo de la ciencia y la política.



Foto 2.5: *Cookeolus* spp., una de las varias especies de peces descubiertas recientemente en los arrecifes de coral profundos de Vanuatu. Tecnologías punteras de última generación, con empleo de mezclas de gases y re-respiradores, están permitiendo el acceso de los buceadores a arrecifes profundos, de 120 a 140 m de profundidad, y revelando un nuevo mundo, inaccesible hasta ahora a la inmersión con escafandra autónoma o al dragado.

Ciencia. Tras la aplicación de nuevos métodos de muestreo en el estudio de la diversidad de insectos en las selvas tropicales, se estimó que existían 30 millones de especies de insectos. Tal estimación llevó a varios científicos a pensar que si había 1,7 millones de especies descritas, todavía quedaban de 10 millones a 100 millones de nuevas especies por descubrir, describir y nombrar (Stork 1988). Al mismo tiempo, también se observó que la velocidad de extinción de especies era mucho mayor de lo previsible. Pese a que el alcance de la crisis de extinción es tema de debate tanto dentro como fuera de la comunidad científica, algunas autoridades consideran que cada año se extinguen unas 50.000 especies. Esto significa que, al ritmo actual, a finales del siglo XXI habrá desaparecido entre una tercera parte y la mitad del total de especies de la Tierra.

Política. Los espectaculares avances en el campo de la ingeniería molecular han fomentado el estudio a gran escala de las características y las propiedades de los organismos microbianos, plantas y animales, en busca de nuevos compuestos bioactivos, así como el aislamiento de genes con aplicaciones en agricultura, farmacia o servicios ecológicos. Esto abre todo un mundo de nuevas posibilidades a la biodiversidad, en el que los organismos vivos pueden tener un potencial valor económico. La Convención sobre Diversidad Biológica (CDB) ha fomentado la aparición de nuevas actitudes y la implantación de nuevas normativas. Asimismo, también ha cambiado la manera en que las comunidades científicas y no científicas contabilizan, documentan, protegen y utilizan las especies de fauna y flora.

La taxonomía sigue siendo una disciplina muy activa dentro de la investigación y, literalmente, existen millares de revistas donde se publica el descubrimiento de nuevas especies. No obstante, saber cuántas nuevas especies se están describiendo en total es tarea difícil, debido nuevamente a la falta de un registro centralizado de biodiversidad. A partir de los datos de Hammond (1992) sobre animales y hongos y los datos del índice Kew para plantas, entre otros, se estima que los taxonomistas describen 16.600 nuevas especies al año, de las que 7.200 (43%) son insectos. ¿Cuántas de estas especies son marinas? De nuevo, no existe ningún registro de

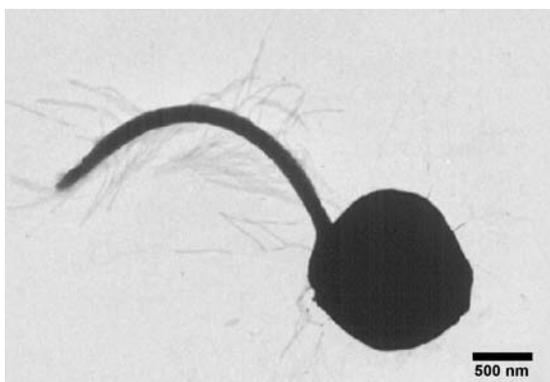
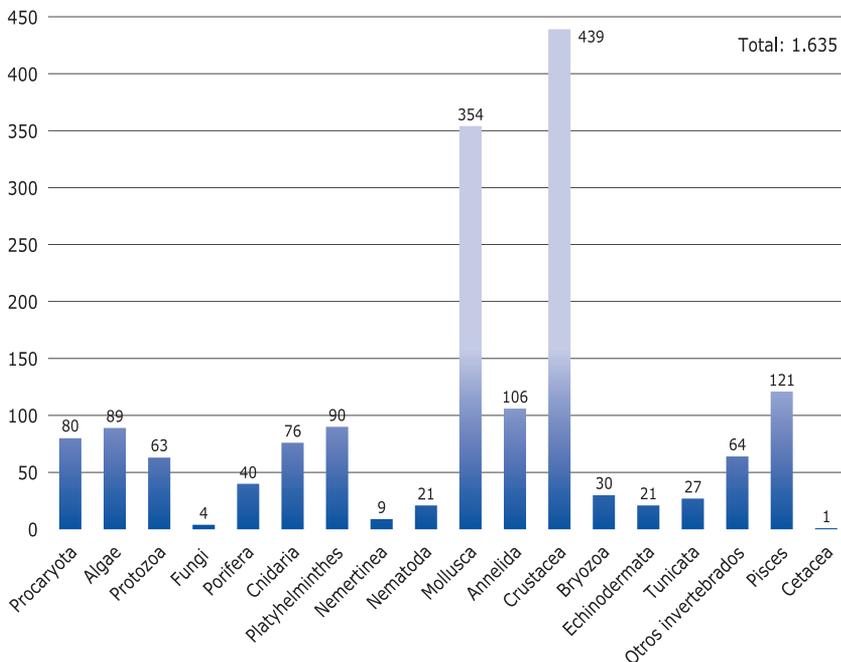


Foto 2.6: Célula de *Pelagomonas*. El descubrimiento del picofitoplancton y de su papel constituyen uno de los mayores avances en oceanografía de los últimos 20 años, aunque estos organismos siguen manteniéndose en la frontera de la exploración de la biodiversidad marina. Con menos de una micra de diámetro, una célula de *Pelagomonas* es bastante más pequeña que muchos procariotas; sin embargo, se trata de un eucariota fotosintético plenamente funcional.

biodiversidad centralizado ni ninguna respuesta inmediata. Con el firme propósito de responder a esta pregunta, entre febrero y junio de 2005 revisamos varias bases de datos bibliográficas (Ducloux 2005). Puesto que se pensó que los datos de 2004 serían incompletos, decidimos examinar únicamente los artículos publicados en 2002 y 2003. Tras la búsqueda bibliográfica identificamos 3.217 nombres. Entre enero y febrero de 2006 repetimos el mismo ejercicio y aparecieron 53 nuevos nombres (1,6% del total). Parece, pues, razonable pensar que los datos que aquí se presentan son representativos de la situación real.

Los datos de 2002-2003 nos muestran que cada año se describen 1.635 nuevas especies marinas (gráfico 2.1). No es sorprendente que los filos con mayor número de especies (Crustacea y Mollusca) sean también los filos en los que se describe un mayor número de especies nuevas. Por otro lado, filos más pequeños (Cnidaria, Porifera) contribuyen obviamente en menor proporción al crecimiento anual. Sin embargo, el crecimiento anual no sólo es proporcional al tamaño de los filos. El caso de los nematodos es un buen ejemplo. A pesar de que se conoce un número similar de especies de nematodos y de peces, se han descrito hasta cinco veces más especies nuevas de peces que de nematodos. Claramente, el inventario de biodiversidad marina refleja tanto el tamaño del filo como el tamaño de la comunidad taxonomista dedicada a su estudio. En el caso de los filos más pequeños (p. ej., Entoprocta, Gastrotricha, Kinorhyncha), la comunidad de taxonomis-

Gráfico 2.1: Media anual de nuevas especies marinas descritas en 2002-2003 por grupo taxonómico



tas es tan reducida que las descripciones publicadas en dos años muy probablemente sean el resultado del trabajo de tan sólo uno o dos científicos.

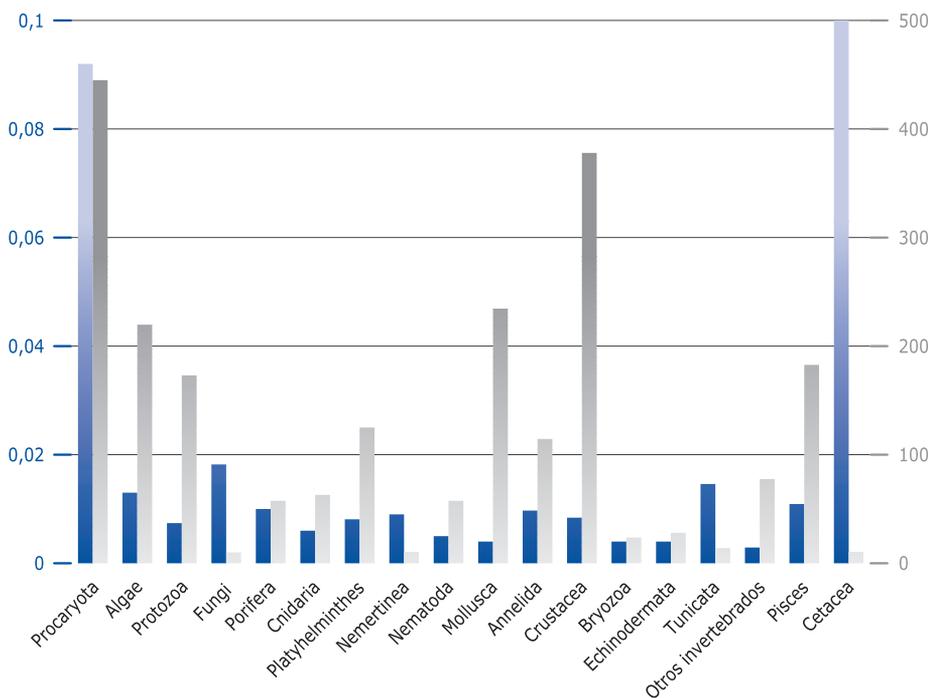
¿Cuántas de estas especies son válidas y cuántas de ellas son sinónimos? No hay motivos para pensar que los autores contemporáneos trabajen mucho mejor que los del siglo pasado, y por ello parece inevitable que algunas de las especies que se están describiendo ya se hayan descrito previamente. Los autores contemporáneos disponen de mejores herramientas técnicas y más conocimientos que los de hace una centuria, por lo que sería lógico pensar que las descripciones de especies son más acertadas y que se dan menos casos de sinónimos. Además existe una mayor comunicación entre científicos, hecho que debería favorecer el intercambio de conocimiento y, a su vez, disminuir el riesgo de duplicidad de las investigaciones y la aparición de sinónimos. Sin embargo, una de las principales características de la bibliografía moderna es la aparición de incontables libros, revistas y resúmenes de simposios que no son de libre acceso a través de Internet, motivo por el cual a menudo es difícil que los taxonomistas estén totalmente seguros de haber revisado toda la bibliografía relevante. Otra consecuencia del continuo crecimiento del número de revistas dedicadas a estos temas es la competencia, voluntaria o involuntaria, existente entre algunos autores por ser los primeros en dar nombre a una especie. Por ejemplo, el belga Koen Fraussen y el americano Martin Snyder describieron la misma especie de caracol marino procedente de una misma fuente comercial de Filipinas. Koen Fraussen la describió con el nombre *Euthria suduirauti* en una revista belga en abril de 2003, mientras que Martin Snyder hizo lo propio en una revista española en junio de 2003 con el nombre *Latirus cloveri*. En este caso particular, la sinonimia fue detectada rápidamente (Snyder y Bouchet 2006), pero lo habitual es que los sinónimos pasen desapercibidos durante décadas. Tal y como se apuntó anteriormente, determinados grupos de organismos siempre han suscitado gran competencia entre investigadores, pero otros muchos difícilmente atraerán la atención de más de una persona a la vez. Con todo, creo que los sinónimos representan un 10-20% de las 1.635 especies descritas anualmente, lo que significa que se incorporan de 1.300 a 1.500 especies válidas cada año al inventario de vida marina.

Los taxones marinos representan el 9,7% del total de nuevas especies descritas actualmente, pero la biodiversidad marina constituye el 15% de la biodiversidad total. Dicho de otra manera, el crecimiento anual del inventario de biodiversidad marina es del 0,65%, mientras que el de la biota terrestre y de aguas dulces es del 1%. Este desequilibrio entre el interés por la biodiversidad marina y no marina no parece haberse reconocido en la bibliografía, y se desconoce su importancia. Ciertamente, el peso de la entomología y de los entomólogos aficionados no tiene un equivalente en la biodiversidad marina, ni siquiera en el caso de los moluscos, donde los malacólogos aficionados son los responsables de la descripción del 27% de las nuevas especies (Bouchet 1997). Moluscos aparte, mi impresión es que los aficionados sólo desempeñan un pequeño papel en la descripción de nuevas especies marinas, representando quizá del orden de un 10-15% del total. En cambio, un análisis similar (Fontaine y Bou-

chet, sin publicar) sobre nuevas especies de animales en ecosistemas terrestres y de aguas dulces de Europa descritas entre 1998 y 2002 reveló que el 72% de las descripciones de nuevas especies correspondían a insectos y que los aficionados y los profesionales retirados habían descrito el 46 y el 12%, respectivamente. La aportación de los taxonomistas aficionados en entomología y malacología no es un fenómeno nuevo, pero las diferencias entre el ritmo de avance del inventario de biodiversidad marina y no marina pueden ser un reflejo del mermado papel de los aficionados en biodiversidad marina comparado con su papel en entomología.

El número total de autores que nombraron y describieron nuevas especies marinas en 2002-2003 fue de 2.208. La cifra media de especies descritas por autor fue de 1,5. En realidad, esta relación varía según los taxones (gráfico 2.2). Así, fueron necesi-

Gráfico 2.2: Número de autores que describieron nuevas especies marinas en 2002-2003 por grupo taxonómico, y grado de cobertura de cada grupo en cuanto a número de investigadores



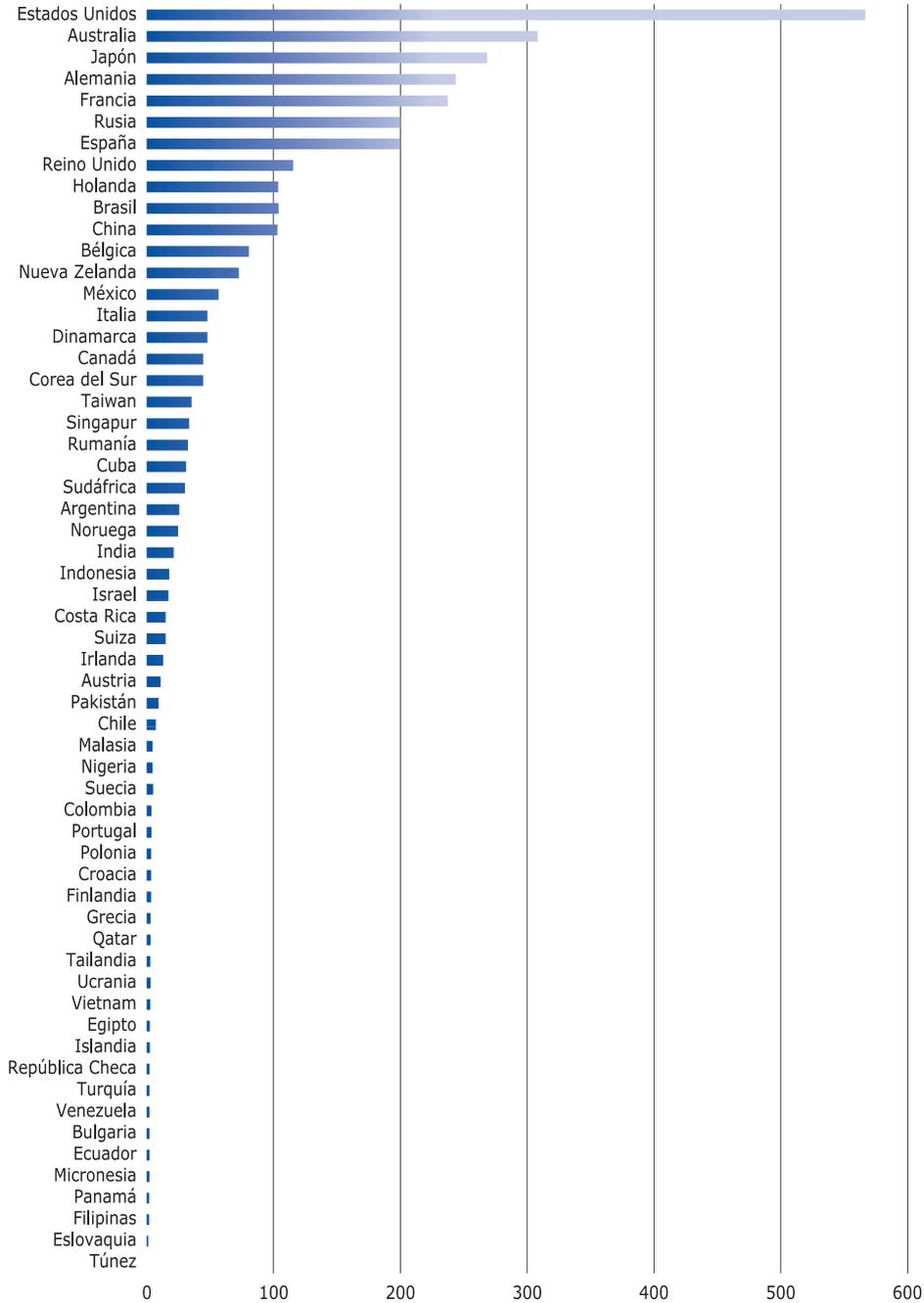
Gris, escala derecha: número de autores que describieron nuevas especies marinas en 2002-2003 en cada uno de los taxones principales; los autores se contabilizan una única vez, independientemente del número de especies que hayan descrito, y se les computa a todos (segundos, terceros y posteriores); total: 2.208 autores. Azul, escala izquierda: ratio entre el número de autores y el número global de especies descritas para un mismo taxón en 2002-2003 (v. cuadro 2.1); la ratio mide la cobertura del grupo en cuanto a número de investigadores: una ratio elevada indica que el grupo está bien cubierto (procariotas, mamíferos), en tanto que una ratio baja revela un déficit de sistemáticos para el grupo en cuestión (Nematoda, Mollusca, Bryozoa, Echinodermata).

rios 441 autores para nombrar y describir 159 especies de procariontas (0,36 especies por autor), mientras que sólo se precisaron 61 autores para nombrar y describir un número parecido (152 especies) de nuevos cnidarios (2,49 especies por autor). La relación es incluso mayor en el caso de los moluscos, donde el promedio por autor es de 3,05. Estas diferencias reflejan discrepancias en el contenido medio de las publicaciones taxonómicas: en microbiología, el número de autores en los artículos que describen una nueva especie es de 3-4; en zoología y ficología, sin embargo, un artículo típico está firmado sólo por 1-2 autores, que revisan un grupo o un género completo de especies y describen varias especies nuevas al mismo tiempo.

La Convención sobre Diversidad Biológica ha subrayado el desequilibrio entre la distribución de la biodiversidad y la distribución del conocimiento que ésta genera. La mayor parte de la biodiversidad conocida y por conocer se encuentra en países tropicales, la mayoría de los cuales son países emergentes del sur o países en vías de desarrollo, mientras que el grueso del conocimiento y los recursos sobre biodiversidad se halla en países desarrollados. La Convención sobre Diversidad Biológica utiliza el término «impedimento taxonómico» para aludir a la falta de expertos sistemáticos y de infraestructuras de apoyo para la documentación de la biodiversidad. Este impedimento taxonómico queda absolutamente patente cuando las nuevas especies marinas son clasificadas en función del país al que los autores estén afiliados institucionalmente (gráfico 2.3) (por ejemplo, las especies llevan la etiqueta «Alemania» cuando éste es el país de la dirección institucional que figura en los artículos publicados, independientemente de la nacionalidad de los autores). No resulta sorprendente entonces que los autores de Estados Unidos sean responsables de la descripción del 17,3% de las nuevas especies, y los países de la Unión Europea, de otro 34,4%. En el caso de los autores australianos, la cifra es del 9,4%, un rendimiento nada menospreciable si tenemos en cuenta que sus 20 millones de habitantes sólo representan el 0,3% de la población mundial. Si Japón se añade al listado anterior (8,1%), sólo nos queda un 30,8% para repartir entre el resto del mundo. En 1992, Gaston y May ya describieron un desajuste similar entre la ubicación geográfica de los taxonomistas en activo y la diversidad biológica, basándose en datos de plantas e insectos. En lo referente a biodiversidad marina, las zonas del globo mejor conocidas son las aguas templadas del hemisferio norte, donde la curiosidad científica cuenta con una tradición de más de dos siglos. En cualquier otra región, nuestros conocimientos varían desde razonables (Norteamérica, Japón, Nueva Zelanda y el Antártico) hasta pobres (la mayoría del trópico y de las aguas oceánicas profundas).

2.3. ¿PODEMOS ESTIMAR LA MAGNITUD GLOBAL DE LA BIODIVERSIDAD MARINA?

Ahora ya sabemos que se han descrito entre 230.000 y 275.000 especies marinas y que cada año se descubren entre 1.300 y 1.500 nuevas especies. La pregunta que

Gráfico 2.3: País de afiliación institucional de los autores que describieron nuevas especies en 2002-2003

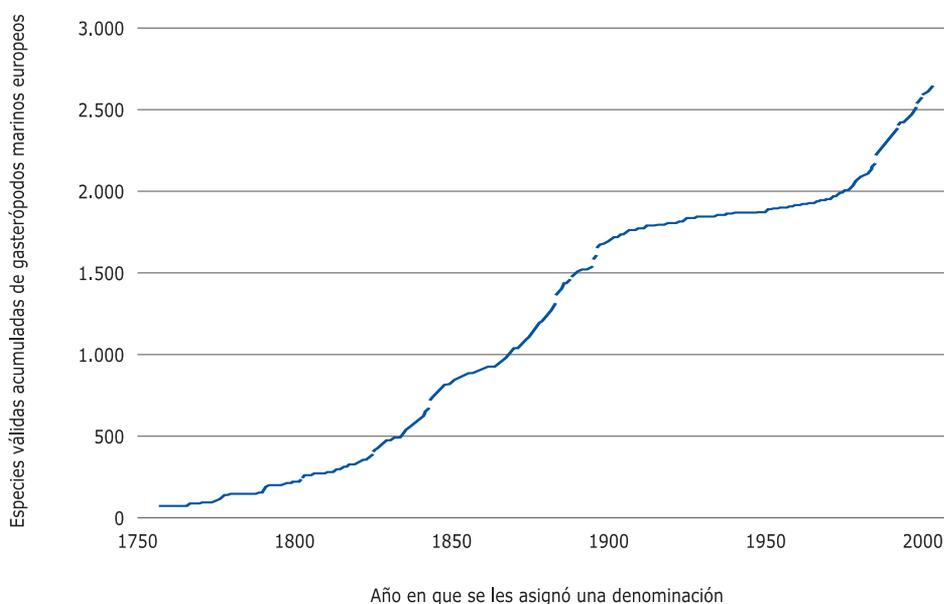
Sólo se ha considerado a los primeros autores, y los que han identificado más de una especie han sido contabilizados tantas veces como especies han descrito. Total: 3.270 parejas autor-especie.

surge a continuación es cuántas especies quedan por nombrar y cuánto tiempo será necesario para inventariar todas las especies. El crecimiento actual del inventario de varios grupos taxonómicos es reflejo de las motivaciones personales, el interés público y las ayudas concedidas a la investigación, y no del tamaño de los grupos en cuestión. Por ejemplo, es posible que el estancamiento de la curva acumulativa de gasterópodos marinos en Europa desde principios del siglo XX hasta los años sesenta diera la falsa impresión de que se había finalizado el inventario de especies (gráfico 2.4).

En realidad, esta estabilización se explica porque la atención de los zoólogos se centró durante esos años en otras regiones del globo; de hecho, cuando en los años setenta volvió a dirigirse hacia los mares europeos, comenzó una época de 25 años en la que se daría nombre a nada menos que el 20% de las especies de gasterópodos marinos de Europa. Por este motivo, posiblemente sea poco fiable la proyección de la magnitud de la biodiversidad basada en las tendencias actuales.

Efectivamente, existen varios agujeros negros que son vistos como inmensos reservorios de biodiversidad desconocida y de los que apenas sabemos nada. He decidido destacar dos de ellos: la diversidad microbiana y los simbioses.

Gráfico 2.4: Curva acumulativa de gasterópodos marinos en Europa desde el año de su descripción



Fuente: CLEMAM. Datos cedidos por Serge Gofas y Jacques Le Renard. Gráfico publicado por cortesía de G. Rosenberg.

2.3.1. Diversidad microbiana

Durante décadas, documentar la diversidad microbiana no era en esencia muy distinto de documentar la micro y macro fauna y flora: los organismos se aislaban a partir de muestras recogidas sobre el terreno, y posteriormente se cultivaban y se observaban al microscopio óptico y electrónico. Este método de trabajo sólo permite reconocer los organismos cultivables y/o los que tienen características morfológicas que posibilitan su identificación al microscopio. Los estudios basados en caracteres morfológicos realizados en los últimos dos siglos revelaron un número significativo de especies microbianas, pero la información se recogió de manera poco sistemática. El análisis completo de la comunidad microbiológica de más allá de unas pocas muestras es un trabajo tan laborioso que resulta casi inviable. Aunque todavía es preciso aislar y seccionar, teñir o cultivar las especies no descritas antes de asignarles un nombre, desde hace un tiempo también se aplican técnicas moleculares que no requieren el cultivo de organismos y que permiten explorar la diversidad de las comunidades naturales de las arqueas y las bacterias (estas técnicas se utilizan cada vez más también en el estudio de protistas). Otra ventaja de las técnicas moleculares respecto a los análisis al microscopio –que suelen estudiar la diversidad celular en pequeños volúmenes de agua (generalmente menos de 1 litro de agua filtrada) y que tienden a pasar por alto muchas de las especies más raras– radica en que las técnicas moleculares permiten extraer ADN de muestras grandes de agua (decenas de litros) e identificar taxones específicos poco abundantes (por ejemplo, con técnicas de PCR). No es de extrañar, pues, que los métodos de estudio no basados en el cultivo de organismos se estén empleando en la reevaluación de la diversidad microbiana de los ecosistemas naturales en todos los dominios de la vida (Venter et al. 2004; Habura et al. 2004).

En un estudio muy reciente (Countway et al. 2005), Peter Countway filtró 32 litros de agua de mar procedente de las costas de Carolina del Norte a través de una malla de 200 µm y recogió el ADN filtrado a las 0, 24 y 72 horas. La clonación y la secuenciación del ADNr 18S reveló 165 filotipos únicos con una similitud del 95%, un porcentaje indicativo de diferencias al menos a nivel de género. Un número importante de estos filotipos eran «desconocidos» o «no cultivados». Muchos de los filotipos estaban representados por una única secuencia, y los indicadores de rarefacción y de diversidad hallaron la presencia de 229 a 381 filotipos. Teniendo en cuenta que la distinción de especies a menudo se fija en niveles de similitud del 97-98% –en lugar del 95% que adoptaron estos autores–, Countway y sus colaboradores concluyeron que sus estimaciones eran «presuntamente el límite inferior de la verdadera diversidad de especies presente en la muestra». Así pues, si en una gota de agua de mar hay 160 especies de bacterias (Curtis, Sloan y Scannell 2002) y un cubo contiene centenares de especies de eucariotas unicelulares, el número de especies en el mundo es casi inconcebible. Ésta es otra gran incógnita que ha dado lugar a dos puntos de vista opuestos. El primero de ellos es el que defiende que «todo existe en todas partes». Basándose en el estudio de cilia-

dos de vida libre de dos masas de agua europeas, Fenchel y Finlay (2004) sostienen que los organismos pequeños (<1 mm de longitud) poseen una distribución cosmopolita. Según esto, los procariotas y los eucariotas unicelulares presentarían una elevada diversidad alfa, pero contribuirían poco a engrosar los números globales. Curtis, Sloan y Scannell (2002) creen que es poco probable que la diversidad bacteriana del mar supere los 2 millones de especies. Sin embargo, la idea de que los microorganismos tienen una distribución ubicua es cada vez más discutida por investigadores dedicados a la protistología (v., p. ej., Foissner 1999, Dolan 2006). Hemos planteado las preguntas y disponemos de las herramientas para responderlas, pero la diversidad alfa y global de los procariotas y los protistas probablemente seguirá siendo una de las incógnitas sobre la biodiversidad marina que tardaremos años en solucionar.

2.3.2. Simbiontes

Gran parte de la biodiversidad está representada por simbiontes, un término que engloba a comensales, mutualistas y parásitos (Windsor 1998). Los simbiontes han estado inframuestreados e infraestudiados (foto 2.7). En su artículo titulado «¿Cuántos copépodos?», Arthur Humes (1994) afirmó que el 95% de los copépodos de muestras de Madagascar, Nueva Caledonia y las islas Molucas que viven asociados con invertebrados bentónicos correspondían a especies nuevas. Los copépodos conocidos son «relativamente pocos (1,14%) en relación con las



Foto 2.7: Interacciones a modo de «muñeca rusa». La complejidad de las interacciones entre organismos marinos se evidencia en esta asociación entre un bivalvo arcado (familia Arcidae) y un cangrejo comensal (familia Pinnotheridae) que habita en la cavidad del manto del molusco (a la izquierda, señalado por la flecha); a su vez, el cangrejo se encuentra parasitado por un isópodo bopirido (familia Bopyridae), responsable de la deformación del caparazón del cangrejo.

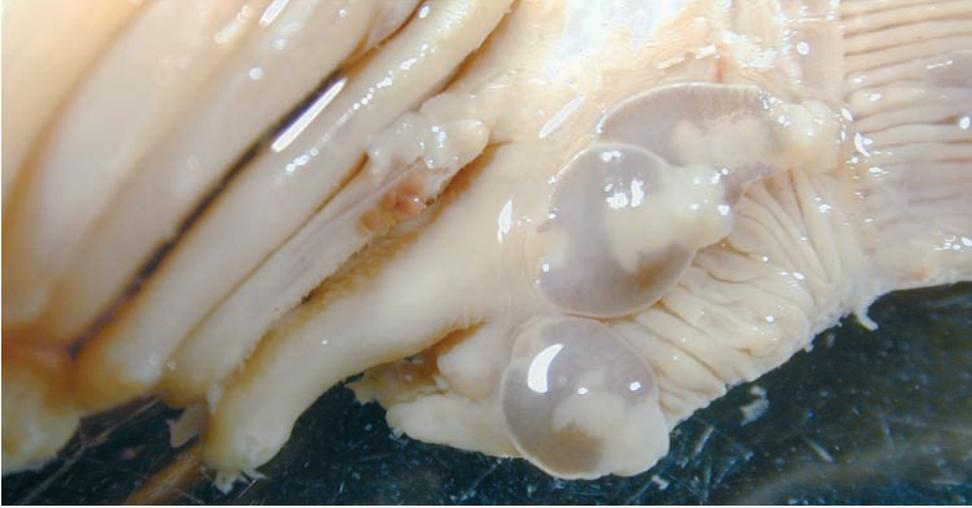


Foto 2.8: Tres especímenes del monogen *Lageniva ginopseudobenedenia* en las branquias del pez *Etelis coruscans* de Nueva Caledonia. A pesar de que numerosas especies de parásitos aún aguardan a ser descubiertas, descritas e identificadas, la helmintología marina (el estudio de los «gusanos» parásitos) es un campo de investigación que atrae a pocos investigadores.

151.400 posibles especies de invertebrados marinos huésped»: entonces se conocía un total de 1.614 especies de copépodos asociados a 1.727 especies huésped, además de otras 1.827 especies de copépodos parásitos de peces. El número real de especies de copépodos parásitos o asociados sería, por supuesto, mucho mayor. En Nueva Caledonia y en las islas Molucas, los corales duros viven en simbiosis con 5-9 especies de copépodos. Algunas especies de corales, como *Acropora hyacinthus*, pueden llegar incluso a vivir con 13 especies de copépodos. Un único ejemplar de holoturoideo estudiado por Humes, *Thelenota ananas*, albergaba 5 especies de copépodos. Obviamente, las 9.500 especies de copépodos de vida libre (parásitos o asociados) conocidas sólo constituyen una pequeña parte del número real en todo el mundo.

El número de helmintos marinos es otra incógnita (foto 2.8). La diversidad de parásitos de peces marinos se ha estudiado menos que la de los parásitos de peces de aguas dulces. Estudios previos –revisados por Justine, en prensa– estimaron que había de 3 a 5 especies de monogéneos por especie de pez. En la bibliografía pueden encontrarse también ejemplos de peces marinos con 10-13 especies de monogéneos parásitos. La diversidad engendra diversidad: Rohde (1999) ha demostrado que el número de monogéneos por especie de pez es mayor en las aguas tropicales (2 especies por pez como media) que en las aguas marinas profundas o los mares árticos (0,3 especies por pez). Los peces también tienen digéneos, cestodos y nematodos. En los mares europeos hay 1,7 veces más digéneos que monogéneos. En las aguas de México, el mero *Epinephelus morio* alberga un total

de 30 parásitos: 1 monogéneo, 3 cestodos, 17 digéneos, 8 nematodos y 1 acantocéfalo (Moravec et al. 1997). Las estimaciones sobre el número total de especies de helmintos son difíciles, debido a dos factores que pueden reforzarse o anularse mutuamente, al igual que sucede con las estimaciones sobre el número de insectos fitófagos (Ødegaard 2000): la especificidad del huésped y la vicarianza.

- Especificidad del huésped. Los parásitos pueden tener distintos grados de especificidad. De las 12 especies de monogéneos encontradas en las branquias del mero *Epinephelus maculatus* de las aguas de Nueva Caledonia, 10 eran específicas del huésped (Justine, en prensa), mientras que 1 o 2 eran generalistas.
- Vicarianza. Los peces pueden vivir en muchas zonas, pero generalmente sus parásitos sólo se han estudiado en algunas localizaciones, y no se sabe si las mismas especies de helmintos parasitan una misma especie de pez en distintas zonas. Por ejemplo, los monogéneos *Pseudorhabdosynochus cupatus*, *P. vagampullum* y dos especies todavía por nombrar parasitan el mero *Epinephelus merra* en Australia. Por otro lado, en las aguas de Nueva Caledonia y Vanuatu son *P. cupatus*, *P. melanesiensis* y una tercera especie todavía por nombrar (Justine, en prensa y referencias correspondientes) las que lo parasitan. Los parásitos todavía no se han estudiado en muchas zonas del rango biogeográfico de esta especie de mero, especialmente en la periferia, donde cabe encontrar diferentes especies (Briggs 2006). Dado que el número aproximado de especies de peces marinos es de 20.000, quizá no sea demasiado exagerado decir que existen unas 100.000-200.000 especies de helmintos marinos.

Más allá de estas incógnitas, la determinación de la riqueza de especies, cualquiera que sea la escala espacial, sigue siendo un desafío para la ciencia, la conservación y la gestión (Gray 2001). Los entomólogos han construido un modelo predictivo para el número de especies de insectos basado en el número de especies en las selvas tropicales (v. p. ej., Stork 1988), pero en la actualidad no existe ningún modelo equivalente que pueda aplicarse a la biodiversidad marina. En general se ha aceptado que existen cuatro posibles maneras de predecir la magnitud de la biodiversidad global: la extrapolación basada en muestras, la extrapolación basada en la fauna y las regiones conocidas, los enfoques basados en criterios ecológicos, y el sondeo de los taxonomistas.

2.3.3. Extrapolaciones basadas en muestras

Desde la publicación del influyente artículo de Hessler y Sanders en 1967, se ha destacado continuamente que las aguas profundas son reservorios de biodiversidad desconocida. En realidad, las profundidades marinas fascinan por sus dimensiones y su inaccesibilidad. Antes de los años sesenta, las aguas de las profundidades marinas eran vistas como zonas de condiciones muy duras donde únicamente podían vivir especies capaces de resistir en condiciones de oscuridad absoluta,

temperaturas cercanas a los 0 °C, escasez de nutrientes y presiones intolerables. Se creía que sólo un reducido número de especies eran capaces de vivir en zonas como ésta y que se trataba de especies cosmopolitas o, al menos, que presentaban una gran distribución. Era la analogía «tipo desierto», que todavía persiste cuando se describe a las fuentes hidrotermales como «oasis». En los años sesenta, tras conocerse la compleja topografía del fondo marino y descubrirse que los pequeños organismos macrobentónicos de las profundidades eran asombrosamente diversos, Sanders (1969) pronunció su «hipótesis estabilidad-tiempo». La oscuridad completa, las temperaturas cercanas a los 0 °C, la escasez de nutrientes y las presiones intolerables se convirtieron, de repente, en las características de un medio muy estable que favorecía la especialización de las especies con nichos reducidos, capaces de coexistir en equilibrio competitivo (foto 2.9). El intento más conocido, y más citado, de estimar el número de especies de las profundidades marinas es el trabajo de Grassle y Maciolek (1992), el equivalente marino al artículo de Erwin (1982) sobre el número de especies de insectos en las selvas tropicales. Grassle y Maciolek estudiaron la pequeña macrofauna contenida en 233 dragas (*box corers*), de 30 x 30 cm, en un transecto de 176 km a 2.100 m de profundidad



Foto 2.9: Fondo marino. La expresión «profusión de especies en un ambiente calmado» fue acuñada por los ecólogos Paul Snelgrove y Craig Smith para enfatizar la paradoja de la biodiversidad del océano profundo. Tradicionalmente, el océano profundo ha sido considerado como un ambiente hostil, pobre en especies. Sin embargo, unos pocos metros cuadrados de este fango desértico pueden contener varios centenares de especies de pequeños organismos macrobentónicos, especialmente poliquetos e isópodos, que en su mayoría aún están por describir.

Foto 2.10: Ctenóforo (*Leucothea multi-cornis*). Esta especie es abundante estacionalmente en el plancton del mar Mediterráneo.



frente a las costas de Nueva Jersey. Estas muestras, obtenidas de una superficie total de 21 m², contenían 798 especies. Tras un análisis de rarefacción, Grassle y Maciolek apreciaron que después de un rápido aumento inicial se incorporaba una nueva especie por cada km². Dado que la superficie de fondo oceánico por debajo de 1.000 m es de 3 x 10⁸ km², estimaron que el número de especies de macrofauna esperado en las profundidades marinas (a partir de los 3.000 m) era de 10⁸. Más adelante, tras conocerse que muchas de las llanuras abisales son oligotróficas, los mismos autores bajaron sus cálculos a unas 10⁷ especies (¡10 millones!), una «bomba» que inmediatamente dio lugar a una escalada en las cifras, a la par que a una amplia controversia.

En el lado de la escalada, Lamshead (1993) postuló que había nada menos que 100 millones de especies de nematodos marinos, dado que el número de especies de nematodos superaba al de la macrofauna en un orden de magnitud. A partir de la información extraída de una base de datos de isópodos del hemisferio sur, Poore y Wilson (1993) dijeron que el Atlántico norte no era un ejemplo de biodiversidad oceánica y sugirieron que el número de especies en el conjunto de todos los océanos era el resultado de multiplicar la cifra de especies conocidas por 20 (según estos autores, un factor de 20 era «razonable»).

En el lado de la controversia, May (1992) cuestionó la extrapolación de la curva de rarefacción y, basándose en que cerca del 50% de las especies en el estudio de Grassle y Maciolek eran nuevas, sugirió que sólo quedaba la mitad de la fauna de las profundidades marinas por describir y que era poco probable que el número real de especies fuera mayor de 5×10^5 , es decir, el doble de las especies descritas. En 1994, May criticó de nuevo las cifras hiperbólicas de especies marinas: «Muchas opiniones revisionistas sobre grupos particulares están en el aire. Especialmente destacables son las sugerencias de Grassle y Maciolek, Poore y Wilson y otros “chovinistas marinos” que estiman que el número de especies marinas es mayor (al menos 20 veces más). En mi opinión, sin embargo, las estimaciones más reales son las que se basan simplemente en la proporción de nuevas especies encontradas en nuevos grupos y nuevas regiones estudiadas, que rara vez representan más del 50%».

Diez años más tarde, tal controversia parece haber desaparecido, pero aún no se ha llegado a ningún consenso. Incluso considerando que las profundidades marinas son oligotróficas y que es probable que la riqueza de especies que las habitan no sea tan grande como en el litoral, 278 millones de km² (la superficie del océano por debajo de los 3.000 m) siguen siendo una superficie enorme. Coincido con Poore y Wilson (1993) en que las aguas profundas frente a la costa nordeste de Estados Unidos se hallan entre las más estudiadas del mundo, y en que el porcentaje (50%) de nuevas especies de macrofauna allí identificadas no es extrapolable a otras zonas menos estudiadas.

2.3.4. Extrapolación basada en la fauna y las regiones conocidas

Los peces son, sin lugar a dudas, la biota marina más estudiada; y los mares europeos, la región del mundo donde la biodiversidad marina ha sido mejor documentada. En el Registro Europeo de Especies Marinas (ERMS, en sus siglas en inglés) (Costello, Emblow y White 2001; Costello et al. 2006) hay registradas 29.713 especies marinas europeas –sin contar los organismos unicelulares–, de las cuales 1.349 son peces. Si asumimos que el porcentaje de peces con relación a la biodiversidad marina es constante en todo el mundo y que existen 16.475 especies descritas de peces marinos, podemos extrapolar que la magnitud global de biodiversidad marina es: $(16.475 : 1.349) \times 29.713 = 362.877$ especies.

La validez de esta cifra depende del número de suposiciones correctas e incorrectas. Por un lado, los cálculos dan por sentado que la división geográfica mundial de biodiversidad marina es igual en todos los grupos taxonómicos o ecológicos. Sabemos que esto no es verdad. Los taxones del plancton tienen rangos más amplios que los organismos bentónicos, de modo que la biota del plancton europeo representa una mayor proporción del total mundial en comparación con la biota bentónica. Por ejemplo, las 41 especies de Euphausiacea registradas en Europa

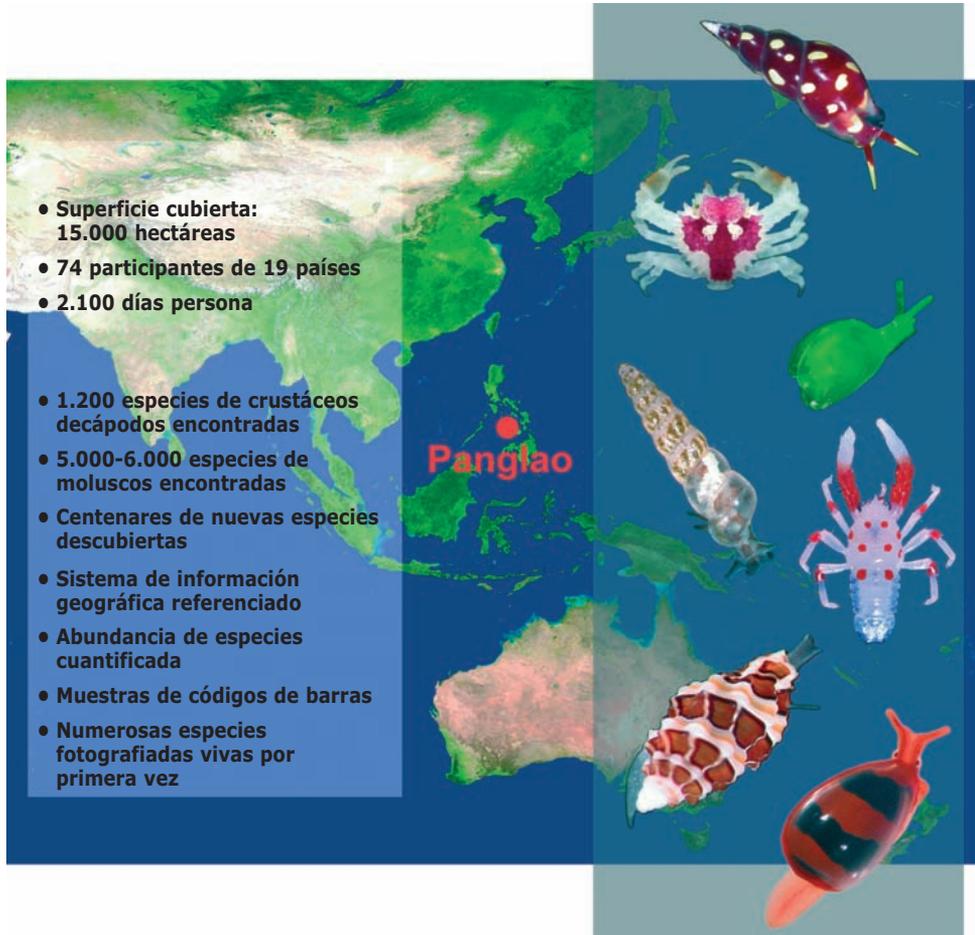
constituyen el 48% del total de las 86 especies existentes en todo el mundo, en tanto que las 212 especies de Brachyura de Europa suponen el 4% del total de las 5.200 de todo el mundo. La extrapolación anterior basada en las especies de Euphausiacea nos daría sólo 62.325 especies de biodiversidad marina –dato que sabemos que es incorrecto–, mientras que la misma extrapolación basada en las especies de Brachyura nos daría 728.809 especies (para las fuentes de estos datos, v. Costello, Emblow y White 2001 y el cuadro 2.1).

Otra razón por la cual deberíamos tener cuidado a la hora de aceptar las cifras extrapoladas es que no disponemos de un inventario completo de la biodiversidad europea en general ni de ningún taxón importante en el mundo. Constantemente se añaden nuevas especies –con un promedio de 121 por año– al inventario europeo de biodiversidad marina, y Wilson y Costello (2005) han utilizado aproximaciones estadísticas para predecir que todavía queda por descubrir un 11-15% de la fauna europea. A escala global, cada año también se describen nuevas especies de peces marinos y Brachyura. En los ejemplos anteriores, el número real de especies marinas en Europa podría oscilar entre 35.000 y 40.000, de las cuales 1.400 serían peces –de un total de 20.000 en todo el mundo– y 250 Brachyura –de un posible total mundial de 10.000–. Utilizando estas nuevas cifras, el número de especies de organismos marinos pluricelulares en todo el mundo sería de 500.000-570.000 especies o de 1,4-1,6 millones, dependiendo de si nos basamos en extrapolaciones del número de especies de peces o de Brachyura, respectivamente.

2.3.5. Enfoques basados en criterios ecológicos

Los arrecifes de coral cubren una superficie de 600.000 km², o, lo que es lo mismo, el 0,1% de la superficie del planeta. No obstante, albergan un número excepcional de especies, motivo por el cual a menudo se los compara con las selvas tropicales, además de por la complejidad de sus ecosistemas y por su vulnerabilidad (figura 2.1). A partir de las cifras que suponen la existencia de cerca de 274.000 especies de organismos marinos, y asumiendo, por un lado, que el 80% de ellas se encuentran en la zona litoral y, por otro, que las zonas litorales tropicales son dos veces más ricas en especies que las zonas templadas, Reaka-Kudla (1997) utilizó la relación especies/área para estimar que el número aproximado de especies en los arrecifes de coral era de 93.000. Posteriormente, basándose en la teoría de que en los arrecifes de coral se dan los mismos procesos ecológicos y evolutivos que en las selvas tropicales, y que el conocimiento de ambos medios es parecido, señaló que el número de especies en los arrecifes de coral rondaría «las 600.000-950.000 especies» si en las selvas tropicales viven 1-2 millones de especies, o alcanzaría los 4,7 millones si en aquéllas habitan 20 millones de especies. Su conclusión provisional fue que el número real de especies en los arrecifes

Figura 2.1: Principales logros del proyecto Panglao en los arrecifes de coral



La obtención de muestras de los arrecifes de coral supone un gran desafío, debido a la enorme diversidad de especies que albergan y a que la mayoría de ellas son raras y pequeñas. En este sentido, el proyecto Panglao de biodiversidad marina (Museo Nacional de Historia Natural, París; Universidad de San Carlos, Cebu City, Filipinas; Universidad Nacional de Singapur) representa un esfuerzo sin precedentes, que ha generado también resultados sin precedentes en cuanto a descubrimiento y documentación de nuevas especies. Para más información, véase www.panglao-hotspot.org.

de coral «probablemente sería como mínimo de 950.000», lo que a su vez sugería que los arrecifes de coral son el reservorio de una enorme diversidad de especies indocumentadas. De hecho, un estudio a gran escala reveló que el número de especies de moluscos presentes en 30.000 hectáreas del sudeste del Pacífico era mayor que el existente en los 300 millones de hectáreas de todo el Mediterráneo (Bouchet et al. 2002).

2.3.6. Sondeo de los taxonomistas

Tras revisar la diversidad de las algas eucariotas, Andersen (1992) publicó que «la mayoría de los ficólogos con los que he contactado piensan que el número total de especies de algas será de 1,2 a 10 veces superior al descrito». Los diatomistas creen que el número real de especies de diatomeas es de entre 2 y 1.000 veces mayor que el reconocido hoy en día. Entre los intentos regionales por recoger las opiniones de los taxonomistas, el Directorio de Fauna Australiano tiene una página web (www.deh.gov.au/biodiversity/abrs/online-resources/fauna) dedicada a las «estimaciones de la fauna australiana». A pesar de figurar todos los componentes de la fauna, marinos y no marinos, resulta interesante advertir que los investigadores australianos consideran que el porcentaje de su fauna conocida sobre la desconocida oscila entre el 80-90% en el caso de los macroinvertebrados (equinodermos, decápodos) y el 10% en el de los parásitos y la meiofauna. Parece difícil, no obstante, extrapolar estas cifras a la fauna mundial, sobre todo por su baja contribución a la cantidad global en aquellos taxones para los que existen estimaciones más ajustadas (peces, equinodermos, decápodos); todo lo contrario de lo que sucede en los taxones donde participan con una aportación importante (parásitos y nematodos). En este sentido cabe señalar también que el mismo Lamshead revisó sus teorías previas sobre la riqueza de especies de nematodos (Lamshead 1993; ¡100 millones de especies!) basándose en nuevos datos de las profundidades marinas, y concluyó que el número de especies de nematodos marinos tal vez no supere el millón (Lamshead y Boucher 2003).

A mi modo de ver, y a riesgo de que me tachen de chovinista europeo, las extrapolaciones más creíbles son las que derivan de la bien inventariada fauna europea, e intuyo que los 1,4-1,6 millones de especies extrapoladas a partir de las especies de *Brachyura* constituyen una buena aproximación a la biodiversidad marina mundial.

2.4. EPÍLOGO

A la velocidad actual de descripción de especies necesitaremos de 250 a 1.000 años para finalizar el inventario de biodiversidad marina: el «impedimento taxonómico» es real. Contribuyen a este impedimento numerosos factores, pero quiero centrarme en dos:

Dentro de la comunidad científica. Las carreras profesionales, la financiación y otros recursos dependen de evaluaciones por pares que favorecen los artículos publicados en revistas con un factor de impacto elevado. Según nuestra base de datos de 2002-2003, tan sólo el 12,6% de las descripciones de especies fueron publicadas en revistas con un factor de impacto igual o superior a 1, y únicamente el 36% aparecieron en revistas que tienen asignado un factor de impacto. Dado que el Código Internacional de Nomenclatura Bacteriana requiere que se describan nuevas especies de procariotas, o al menos que las descripciones se registren, en el *Interna-*

tional Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology (factor de impacto: 3,2) no hay ningún tipo de discriminación contra los sistemáticos dedicados al estudio de procariotas. Los taxonomistas que trabajan en algas o parásitos también tienen acceso a revistas con un buen factor de impacto que aceptarán la descripción de nuevas especies. Sin embargo, la mayoría de las descripciones de nuevas especies de invertebrados y peces marinos se publican en revistas de bajo o nulo factor de impacto, lo que perjudica a sus autores a la hora de competir por ofertas de trabajo, becas o ascensos. Los futuros historiadores de biología marina decidirán si iniciativas como el Censo de la Vida Marina deben considerarse como un punto de inflexión a la hora de restituir el prestigio de la taxonomía entre las ciencias marinas.

Fuera de la comunidad científica. Puede decirse que el «impedimento taxonómico» se ve reforzado o agravado por actitudes y reglamentos dentro y fuera de la Convención sobre Diversidad Biológica. El acceso a la biodiversidad –con fines académicos o industriales– se encuentra ahora estrictamente regulado por leyes nacionales de biodiversidad que aplican los acuerdos internacionales de la Convención. Los científicos han insistido en los beneficios económicos que pueden derivarse del descubrimiento de nuevos compuestos bioactivos, con la esperanza de captar fondos públicos y privados para sus trabajos de investigación. Ahora se enfrentan a la desconfianza, e incluso la hostilidad, de unos legisladores reacios a asumir ningún riesgo económico ni político permitiendo el acceso a la exploración y la bioprospección de la biodiversidad. Las autoridades, las ONG conservacionistas y los activistas del Tercer Mundo cada vez dirigen más el descubrimiento de nuevas especies marinas, e, indirectamente, de nuevos productos marinos, en detrimento de los propios científicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a Carlos Duarte su invitación para ofrecer en la Fundación BBVA (Madrid, 29 de noviembre de 2005) la conferencia en la que se ha basado este capítulo. Asimismo quiero dar las gracias a Marie-Emilie Ducloux, Joelle Rameau y Virginie Heros por su labor en la construcción de la base de datos 2002-2003, y a Benoit Fontaine y Didier Molin por la extracción de datos. Mi gratitud también a los numerosos colegas citados en los agradecimientos del cuadro 2.1 por sus estimaciones en el número de especies de su grupo taxonómico.

BIBLIOGRAFÍA

- ANDERSEN, R. A. «Diversity of eukaryotic algae». *Biodiversity and Conservation* 1 (1992): 267-292.
- BACKELJAU, T., P. BOUCHET, S. GOFAS, y L. DE BRUYN. «Genetic variation, systematics and distribution of the commercial venerid clam *Chamelea gallina*». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 74 (1994): 211-223.

- BOSS, K. J. «How many species of mollusks are there?». *Annual Report of the American Malacological Union* (1970): 41.
- BOUCHET, P. «Inventorying the molluscan diversity of the world: what is our rate of progress?». *The Veliger* 40 (1997): 1-11.
- BOUCHET, P., P. LOZOUET, P. MAESTRATI, y V. HÉROS. «Assessing the magnitude of species richness in tropical marine environments: exceptionally high numbers of molluscs at a New Caledonia site». *Biological Journal of the Linnean Society* 75 (2002): 421-436.
- BRIGGS, J. C. «Species diversity: land and sea compared». *Systematic Biology* 43 (1994): 130-135.
- BRIGGS, J. C. «Proximate sources of marine biodiversity». *Journal of Biogeography* 33 (2006): 1-10.
- BRUSCA, R. C., y G. J. BRUSCA. *Invertebrates*. Sunderland: Sinauer Associates, 2000.
- BRUSCA, R. C., y G. J. BRUSCA. *Invertebrates*, 2.^a ed. Sunderland: Sinauer Associates, 2003.
- COSTELLO, M., P. BOUCHET, C. EMBLOW, y A. LEGAKIS. «European marine biodiversity inventory and taxonomic resources: state of the art and gaps in knowledge». *Marine Ecology Progress Series* 316 (2006): 257-268.
- COSTELLO M., C. EMBLOW, y R. WHITE, eds. «European Register of Marine Species. A check-list of marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification». *Patrimoines Naturels* 50 (2001): 1-463.
- COUNTWAY, P., R. GAST, P. SAVAI, y D. CARON. «Protistan diversity estimates based on 18S rDNA from seawater incubations in the western North Atlantic». *Journal of Eukaryotic Microbiology* 53 (2005): 95-106.
- CURTIS, T. P., W. T. SLOAN, y J. W. SCANNELL. «Estimating prokaryotic diversity and its limits». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99 (2002): 10494-10499.
- DOLAN, J. «Microbial biogeography?». *Journal of Biogeography* 33 (2006): 199-200.
- DUCLoux, M. E. «Inventaire mondial de la biodiversité marine animale, végétale, champignons et procaryotes sur les années 2002 et 2003». Trabajo inédito, Université Pierre et Marie Curie, 2005. Se revisaron las siguientes bases de datos: para todos los taxones animales se utilizaron registros zoológicos impresos y en Internet (md2.csa.com/factsheets/zoooclust-set.c.php); para algas, hongos y procariotas se recurrió a Aquatic Sciences and Fisheries Abstract (md2.csa.com/factsheets/aquoclust-set.c.php), Plant Science (md2.csa.com/factsheets/plantsci-set.c.php) y Plant Science (md2.csa.com/factsheets/bioloclust-set.c.php); en el caso de los procariotas se usó como fuente adicional Medline (md2.csa.com/factsheets/medline-set.c.php). Los resultados se cruzaron con bases de datos específicas: Fishbase (ichtyonb1.mnhn.fr/search.com) para peces, y Moe y Silva (ucjeps.berkeley.edu/INA.html) para algas; y se consultó a varios colegas del Muséum National d'Histoire Naturelle para identificar otras posibles fuentes.
- ERWIN, T. L. «Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species». *Coleopterists' Bulletin* 36 (1982): 74-82.
- FENCHEL, T., y B. J. FINLAY. «The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity». *BioScience* 54 (2004): 777-784.
- FOISSNER, W. «Protist diversity: estimates of the near-imponderable». *Protist* 150 (1999): 363-368.
- GASTON, K. J., y R. MAY. «Taxonomy of taxonomists». *Nature* 356 (1992): 281-282.
- GRASSLE, J. F., y N. J. MACIOLEK. «Deep-sea species richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples». *American Naturalist* 139 (1992): 313-341.

- GRAY, J. S. «Marine diversity: the paradigms in patterns of species richness examined». *Scientia Marina* 65, supl. 2 (2001): 41-56.
- GROOMBRIDGE, B., y M. D. JENKINS, eds. *Global biodiversity: Earth's living resources in the 21st century*. Cambridge: World Conservation Press, 2000.
- HABURA, A., J. PAWLOWSKI, S. D. HANES, y S. S. BOWSER. «Unexpected foraminiferal diversity revealed by small-subunit rDNA analysis of Antarctic sediment». *Journal of Eukaryotic Microbiology* 51 (2004): 173-179.
- HAMMOND, P. M. «Species inventory». En B. Groombridge, ed. *Global biodiversity. Status of the Earth's living resources*. Londres: Chapman and Hall, 1992, 17-39.
- HAMMOND, P. M. (autor principal). The current magnitude of biodiversity. En V. H. Heywood y R. T. Watson, eds. *Global biodiversity assessment*. Cambridge: Cambridge University Press, 1995, 113-138.
- HESSLER, R. R., y H. L. SANDERS. «Faunal diversity in the deep sea». *Deep-Sea Research* 14 (1967): 65-78.
- HUGOT, J. P., P. BAUJARD, y S. MORAND. «Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview». *Nematology* 3 (2001): 199-208.
- HUMES, A. G. «How many copepods?». *Hydrobiologia* 292-293 (1994): 1-7.
- JUSTINE, J. L. «Parasite biodiversity in a coral reef fish: twelve species of monogeneans on the gills of the grouper *Epinephelus maculatus* (Perciformes: Serranidae) off New Caledonia, with a description of eight new species of *Pseudorhabdosynochus* (Monogenea: Diplectanidae)». *Systematic Parasitology* (en prensa).
- LAMBSHEAD, J. «Recent developments in marine benthic biodiversity research». *Oceanis* 19 (1993): 5-24.
- LAMBSHEAD, J., y G. BOUCHER. «Marine nematode deep-sea biodiversity – hyperdiverse or hype?». *Journal of Biogeography* 30 (2003): 475-485.
- MACPHERSON, E., W. JONES, y M. SEGONZAC. «A new squat lobster family of Galatheoidea (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the hydrothermal vents of the Pacific-Antarctic Ridge». *Zoosystema* 27 (2005): 709-723.
- MAY, R. M. «How many species are there on earth?». *Science* 241 (1988): 1441-1449.
- MAY, R. M. «How many species?». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 330 (1990): 293-304.
- MAY, R. M. «Bottoms up for the oceans». *Nature* 357 (1992): 278-279.
- MAY, R. M. «Biological diversity: differences between land and sea». *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, 343 (1994): 105-111.
- MINELLI, A. *Biological systematics*. Londres: Chapman and Hall, 1993.
- MORAVEC, F., V. M. VIDAL-MARTINEZ, J. VARGAS-VASQUEZ, C. VIVAS-RODRIGUEZ, D. GONZALEZ-SOLIS, E. MENDOZA-FRANCO, R. SIMA-ALVAREZ, y J. GÜEMEZ-RICALDE. «Helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) of the Yucatan Peninsula, southeastern Mexico». *Folia Parasitologica* 44 (1997): 255-266.
- ØDEGAARD, F. «How many species of arthropods? Erwin's estimate revised». *Biological Journal of the Linnean Society* 71 (2000): 283-296.
- POORE, G., y G. WILSON. «Marine species richness». *Nature* 361 (1993): 597-598.
- REAKA-KUDLA, M. L. «The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests». En M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson y E. O. Wilson, eds. *Biodiversity II*. Washington: Joseph Henry Press, 1997, 83-108.

- ROHDE, K. «Latitudinal gradients in species diversity and Rappoport's rule revisited: a review of recent work and what can parasites teach us about the causes of the gradients?». *Ecography* 22 (1999): 593-613.
- SANDERS, H. L. «Marine benthic diversity and the stability-time hypothesis». *Brookhaven Symposium on Biology* 22 (1969): 71-80.
- SNYDER, M., y P. BOUCHET. «New species and new records of deep-water *Fusolatirus* (Neogastropoda: Fascioliariidae) from the West Pacific». *Journal of Conchology* 39 (2006): 1-12.
- STORK, N. «Insect diversity: facts, fiction and speculation». *Biological Journal of the Linnean Society* 35 (1988): 321-337.
- VENTER, J. C., K. REMINGTON, J. F. HEIDELBERG, A. L. HALPERN, D. RUSCH, J. A. EISEN, D. WU, et al. «Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea». *Science* 304 (2004): 66-74.
- VICKERMAN, K. «The diversity and ecological significance of Protozoa». *Biodiversity and Conservation* 1 (1992): 334-341.
- WILSON, S. P., y M. J. COSTELLO. «Predicting future discoveries of European marine species by using non-homogeneous renewal process». *Applied Statistics* 54 (2005): 897-918.
- WINDSOR, D. A. «Most of the species on Earth are parasites». *International Journal for Parasitology* 28 (1998): 1939-1941.

3. ECOSISTEMAS DE LAS PROFUNDIDADES MARINAS: RESERVORIO PRIVILEGIADO DE LA BIODIVERSIDAD Y DESAFÍOS TECNOLÓGICOS

Eva Ramírez Llodra^{1,2} y David S. M. Billett²

1 Instituto de Ciencias del Mar (CMIMA-CSIC), Barcelona, España

2 Centro Oceanográfico Nacional (NOC), Southampton, Reino Unido



3.1. INTRODUCCIÓN

LAS PROFUNDIDADES MARINAS son el mayor ecosistema de la Tierra: cerca del 50% de la superficie de nuestro planeta se encuentra por debajo de los 3.000 m de profundidad. Además albergan uno de los mayores reservorios de biodiversidad. Pero, debido a su distancia y a los desafíos tecnológicos que supone su estudio, también constituyen uno de los ecosistemas más desconocidos. La expedición *HMS Challenger* (1872-1876) marcó el inicio de la época «heroica» en la exploración de las profundidades marinas. Desde entonces, nuestros conocimientos han evolucionado en paralelo a los avances tecnológicos.

Se considera fondo marino profundo aquel que se extiende por debajo de los aproximadamente 200 metros de profundidad del talud continental hasta las llanuras abisales (3.000-6.000 m) y las fosas marinas, como la fosa de las Marianas, donde se alcanza la mayor profundidad del planeta (11.000 m). Estos ecosistemas se caracterizan por la ausencia de luz, por un aumento de la presión directamente proporcional a la profundidad y por temperaturas bajas –salvo en algunos casos–. En las aguas marinas profundas pueden encontrarse desde hábitats inmensos, como las llanuras abisales (millones de km²) y las dorsales oceánicas (65.000 km de longitud), hasta otros accidentes geológicos y/o biológicos más pequeños, como cañones submarinos, montañas submarinas, arrecifes de coral de aguas profundas, fuentes hidrotermales y surgencias frías, donde habitan comunidades únicas de microorganismos y animales.

Para estudiar los ecosistemas de las profundidades marinas es imprescindible la utilización de la última tecnología, que nos proporciona las herramientas necesarias para la localización, la cartografía y el estudio de los diferentes hábitats y de la fauna que albergan. Estas herramientas incluyen sonares de alta resolución para cartografiar el fondo marino, sumergibles tripulados, vehículos operados por control remoto, vehículos submarinos autónomos, remolcadores de grandes profundidades, material de muestreo, sondas, instrumentos hidroacústicos y cámaras isotérmicas e isobáricas, además de técnicas de laboratorio, como las herramientas moleculares. También son cruciales las colaboraciones internacionales, para compartir equipos, experiencia y recursos.

◀ **Foto 3.1: *Anoplogaster cornuta*, pez abisal del Atlántico.** Ésta es una de las especies de peces que pueden vivir a mayor profundidad, ya que ha sido encontrada hasta los 5.000 m, aunque habitualmente ocupa fondos entre los 200 y 2.000 m. Su enorme cabeza y sus grandes dientes son características morfológicas típicas de los peces que habitan en la total oscuridad de los más profundos fondos marinos.

Las profundidades marinas esconden importantes recursos biológicos y geológicos. Por este motivo, industrias como la pesca de arrastre de profundidad o la exploración petrolífera se adentran cada vez más en zonas de aguas profundas. Los científicos están colaborando con las industrias, las agencias de conservación y los políticos con objeto de desarrollar alternativas para la promoción de la conservación y la gestión de un medio que sigue siendo uno de los grandes desconocidos de nuestro planeta.

3.2. HISTORIA DE LA EXPLORACIÓN DE LAS PROFUNDIDADES MARINAS: DE LA TEORÍA DE LA «ZONA AZOICA» DE FORBES AL DESCUBRIMIENTO DE LAS FUENTES HIDROTERMALES

Las raíces de nuestro conocimiento sobre los ecosistemas de las profundidades marinas se encuentran en las grandes expediciones del siglo XIX, posibles gracias al perfeccionamiento de la navegación y de las técnicas e instrumentos de muestreo. Entre 1841 y 1842, Edward Forbes postuló la «teoría azoica», tras observar que el número de animales en las aguas del mar Egeo disminuía a medida que aumentaba la profundidad de los dragados. La extrapolación de sus resultados le llevó a creer que no existía vida por debajo de los 600 m de profundidad. Sin embargo, las expediciones del *HMS Lightning* (1868) y el *HMS Porcupine* (1869 y 1870) en la región nordeste del Atlántico y el Mediterráneo y, en especial, la expedición del *HMS Challenger* alrededor del mundo (1872-1876) demostraron que existía vida a cualquier profundidad, desde la costa hasta las profundidades abisales (Murray y Hjort 1912). La expedición del *Challenger* es considerada hoy en día como el inicio de la oceanografía moderna.

A mediados del siglo XX, la expedición *Galathea* (1950-1952) encontró pruebas de vida marina incluso en las zonas más profundas del fondo marino, obteniendo muestras de fauna a 10.200 m en la fosa de Filipinas. La información y los datos de expediciones previas, junto con el desarrollo de métodos de muestreo nuevos y más precisos, favorecieron un cambio en la forma de llevar a cabo la investigación biológica en las profundidades marinas. A partir de mediados de los años sesenta, la biología descriptiva empezó a complementarse con biología ecológica y de procesos basada en métodos científicos rigurosos (Hessler y Sanders 1967; Grassle y Sanders 1973; Grassle 1977). Cuando las dragas del tipo *boxcorer* permitieron obtener muestras cuantitativas de la pequeña fauna de las profundidades marinas, supimos que los sedimentos de los fondos marinos profundos sustentan una gran biodiversidad, distando mucho de ser la «zona azoica» del «fondo marino azoico» que pronosticaba Forbes (Hessler y Sanders 1967). El desarrollo de instrumentos para fotografiar las aguas profundas y, más adelante, también de sumergibles capaces de bajar a grandes profundidades nos permitió observar, por primera vez en la historia, la fauna de las aguas profundas, estudiarla en su propio hábitat y disponer de información esencial que los muestreos a ciegas o a distancia no nos proporcionaban.

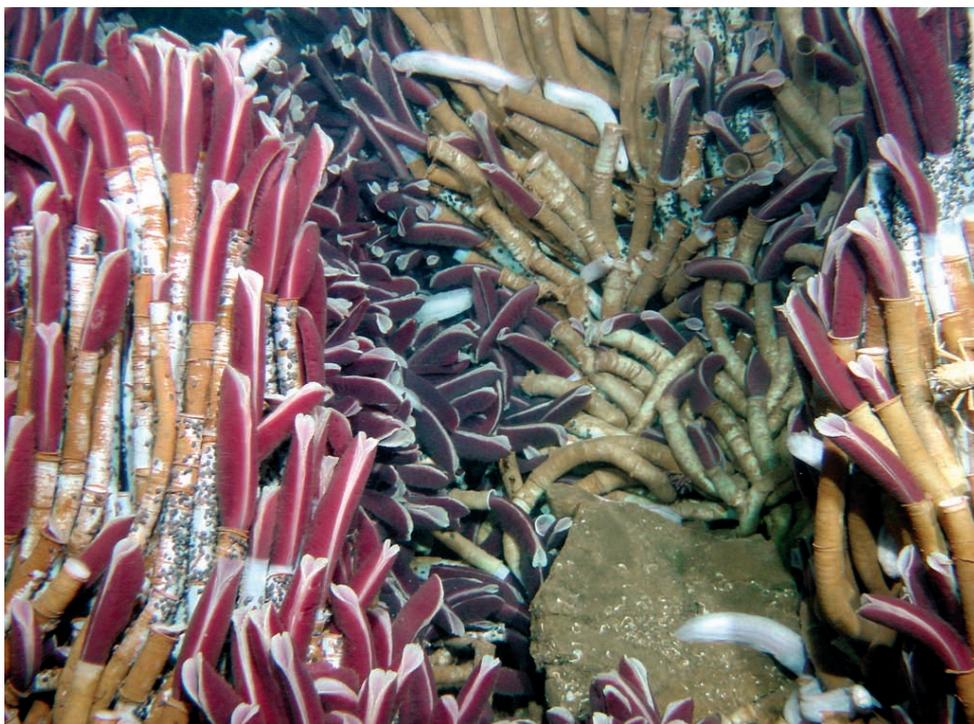


Foto 3.2: El gusano tubícola gigante *Riftia pachyptila*, de las fuentes hidrotermales del Pacífico este

Hace menos de 30 años tuvo lugar uno de los hallazgos más importantes de nuestro tiempo: el descubrimiento de las fuentes hidrotermales en la dorsal de las Galápagos en el océano Pacífico (1977), mientras se realizaban estudios geotérmicos sobre el equilibrio de los flujos térmicos (Lonsdale 1977; Corliss et al. 1979). Pero lo que los tripulantes y los científicos del sumergible norteamericano *Alvin* no esperaban encontrar era el extraordinario paisaje de fumarolas negras colonizadas por densas poblaciones de exóticos y desconocidos animales, como el gusano tubícola gigante *Riftia pachyptila* (foto 3.2).

Lo más sorprendente de todo fue descubrir que estos ecosistemas dependían de la producción primaria de bacterias quimioautotróficas que para sintetizar materia orgánica utilizan compuestos inorgánicos reducidos que fluyen del interior de la Tierra en los fluidos hidrotermales (v. apartado 3.3.2). Estos nuevos hábitats donde la vida prospera sin necesidad de energía solar son los conocidos ecosistemas quimiosintéticos. Hoy en día sabemos que otros hábitats reductores, como las surgencias frías, los restos de ballenas y zonas con mínimos de oxígeno, también albergan comunidades que dependen de la energía química, con especies y fisiología similares a las de los animales de las fuentes hidrotermales (v. apartado 3.3.2).

3.3. ECOSISTEMAS DE LAS PROFUNDIDADES MARINAS: CARACTERÍSTICAS AMBIENTALES Y BIODIVERSIDAD

Los océanos cubren el 70% de la superficie de la Tierra o, dicho de otra manera, una superficie equivalente a la suma de dos veces la superficie de Marte y la Luna juntos. ¡Pero sabemos más de la geografía de la Luna o Marte que de nuestros océanos! Un porcentaje superior al 50% de la superficie de la Tierra se encuentra por debajo de los 3.000 m de profundidad, con una media de 3.800 m. Las profundidades marinas son, por lo tanto, el mayor ecosistema de nuestro planeta y uno de los menos estudiados. Comprenden gran variedad de hábitats, desde el margen inferior de la plataforma continental hasta las zonas más profundas de las fosas marinas, cada uno de los cuales tiene características físicas y geoquímicas definidas que sustentan una de las mayores biodiversidades del planeta. Según la fuente de energía utilizada por los ecosistemas marinos, los hábitats de las profundidades marinas se dividen en dos grupos principales: heterotróficos y quimiosintéticos. En los hábitats heterotróficos, las comunidades de animales dependen de la materia orgánica sintetizada en la superficie a partir de la fotosíntesis, y por ello también de la energía solar. En los hábitats quimiosintéticos, las comunidades biológicas dependen de la energía de compuestos químicos reducidos, como el sulfuro de hidrógeno (H_2S) o el metano (CH_4), procedentes de las capas internas de la Tierra.

3.3.1. Ecosistemas heterotróficos

Gran parte de la vida en las aguas profundas de los océanos depende de la llegada de materia orgánica producida en las capas superficiales por fotosíntesis. Son los denominados hábitats heterotróficos, porque en ellos no hay ningún tipo de producción primaria intrínseca. En el bentos de las profundidades marinas, los ecosistemas heterotróficos se extienden desde los márgenes continentales y llanuras abisales hasta las zonas más profundas en las fosas marinas. Los márgenes continentales comprenden gran variedad de hábitats, con características físico-químicas, geológicas y biológicas definidas y específicas que trataremos a continuación.

3.3.1.1. SEDIMENTOS

Los márgenes continentales cubren el 13% de la superficie mundial de fondo marino (Wollast 2002). Constituyen el mayor reservorio de sedimentos de la Tierra, y en ellos llegan a depositarse hasta el 90% de los sedimentos procedentes de la erosión de la superficie terrestre (McCave 2002). El ecosistema de márgenes abiertos está muy influenciado por procesos dinámicos como las corrientes de agua, que afectan y dirigen el transporte de energía y materia orgánica. En algunas regiones de la costa, el viento también puede provocar movimientos ascendentes

de agua, que movilizan aguas de las capas inferiores y las elevan hacia la superficie, pobre en nutrientes, proporcionando alimentos y favoreciendo la alta productividad en la plataforma continental (Wollast 2002). En otras zonas, los desprendimientos de tierras provocan alteraciones a gran escala, capaces de destruir comunidades enteras de un solo golpe.

Las fuerzas que crean la heterogeneidad en la distribución, composición y abundancia de la fauna en los márgenes continentales son distintas según la escala espacial. A gran escala (por encima de los 1.000 km), factores físicos como la geología, la temperatura, las corrientes y las masas de agua son los más importantes. A una escala intermedia (1-100 km), la distribución de animales viene determinada por factores como el flujo descendente de materia orgánica producida en la capa fótica, la disponibilidad de oxígeno (zonas con concentraciones mínimas de oxígeno), el tipo de sedimento y los desastres naturales (Gage 2002). Por último, a pequeña escala, las interacciones biológicas son el principal motor de la distribución de la fauna. La información disponible sobre la biodiversidad y la biogeografía de la fauna en los márgenes continentales es todavía muy escasa. La biomasa de la epifauna (animales que viven sobre el sedimento) disminuye con la profundidad, mientras que en las aguas más profundas la presencia de un elevado número de animales excavadores se refleja en la aparición de hoyos y montículos. Los animales que habitan en las zonas profundas del margen continental son sobre todo detritívoros, alimentándose de la materia orgánica acumulada en el sedimento, mientras que en la franja superior del margen continental, donde las corrientes son más intensas, los animales de la megafauna y los filtradores aumentan en número. Finalmente, en el límite superior del talud continental, un incremento del tamaño del grano del sedimento comporta una disminución de la biota. Una de las observaciones más llamativas en los márgenes abiertos es el pico de biodiversidad en las zonas medias (Stuart, Rex y Etter 2003). Se desconoce el porqué de este fenómeno, pero hay varios proyectos dedicados a estudiar los factores que hacen posible tales niveles de biodiversidad (v. apartado 3.5).

3.3.1.2. CAÑONES

Los cañones submarinos son estructuras topográficas similares a los cañones en tierra, que se abren en los márgenes continentales y resultan muy característicos de los mares europeos, como el Mediterráneo catalán (mapa 3.1) y los mares del sur de Francia y Portugal.

Los cañones son puntos calientes de biodiversidad en los márgenes continentales. Por sus características morfológicas e hidrodinamismo, son zonas que favorecen el transporte de materia orgánica desde la superficie terrestre hacia el fondo marino. Los cañones contienen gran variedad de sustratos, como zonas rocosas y zonas de sedimento y arena, donde pueden encontrarse complejos ecosistemas que albergan un elevado número de especies endémicas. Constituyen asimismo un

Mapa 3.1: Mapa batimétrico de una sección del Mediterráneo occidental donde puede observarse el sistema de cañones



Fuente: www.icm.csic.es/geo/gma/MCB.

hábitat importante para especies comerciales como la gamba rosada (*Aristeus antennatus*), una de las capturas más importantes del Mediterráneo catalán (Sardà, Company y Castellón 2003). Sin embargo, la topografía irregular de los cañones y la dificultad para conseguir muestras han impedido históricamente su estudio. Ahora, las nuevas técnicas para la obtención de imágenes en aguas profundas con vehículos remolcados u operados por control remoto y sumergibles están favoreciendo la exploración y el estudio de las características geofísicas y biológicas de estas formaciones geológicas (v. apartado 3.5).

3.3.1.3. CORALES DE AGUAS PROFUNDAS

Los estudios de los márgenes continentales de la década pasada nos descubrieron la existencia de corales de aguas profundas en forma de arrecifes a lo largo de los márgenes continentales de la región nordeste y noroeste del océano Atlántico. Los arrecifes de coral del nordeste del Atlántico (foto 3.3) se encuentran aproximadamente a 1.000 m de profundidad, extendiéndose entre Noruega y Portugal, y recientemente se han descubierto ecosistemas similares en el Mediterráneo. Los



Foto 3.3: Corales de profundidad observados con el ROV francés *Victor 6000* a 1.650 m de profundidad en el Atlántico nordeste

corales de aguas profundas, como *Lophelia pertusa* y *Madrepora oculata*, forman arrecifes de carbonato que se extienden a lo largo de varios kilómetros y albergan una gran biodiversidad. Sirven de refugio, de estructura y como vivero para otras especies. Los arrecifes son complejos hábitats tridimensionales que acogen gran variedad de esponjas, corales blandos, moluscos, crustáceos y equinodermos (Freiwald 2002), además de especies comerciales. Aunque sabemos muy poco sobre la composición y el funcionamiento de estas ricas comunidades, ya existe evidencia del daño provocado por la pesca de arrastre de profundidad en zonas con corales de aguas profundas (v. apartado 3.6).

3.3.1.4. MONTAÑAS SUBMARINAS

Las montañas submarinas se caracterizan por pendientes pronunciadas, presencia de sustratos blandos y duros, gran variedad de profundidades –desde abisales hasta sublitorales– y aislamiento geográfico (Rogers 1994). Se estima que hay cerca de 100.000 montañas submarinas que superan los 1.000 m de altitud en el conjunto de océanos de la Tierra, y muchas más de menor altitud. No obstante,

únicamente se han muestreado cerca de 350, y sólo 100 se han estudiado con detalle. Las características biológicas que definen las montañas submarinas son: elevada productividad, grandes reservas de peces con valor comercial, notable biodiversidad y alto grado de endemismo de la fauna bentónica. Todas ellas son consecuencia de sus particularidades topográficas e hidrográficas (Forges, Koslow y Poore 2000).

Igual que sucede con otras zonas de terreno difícil, como los cañones, sabemos muy poco de la biodiversidad, la distribución y el funcionamiento de las montañas submarinas. Sin embargo, sí sabemos que la pesca en las montañas submarinas ha sido muy intensa en las últimas décadas (Koslow et al. 2001), y que ello podría tener graves consecuencias a largo plazo sobre la biodiversidad de un ecosistema aún por conocer. Hoy en día, con la ayuda de nuevos estudios basados en medios tecnológicos como los ROV (vehículos de control remoto) o las cámaras incorporadas a remolcadores de grandes profundidades, se están implantando medidas para favorecer su adecuada gestión y conservación (v. apartado 3.6).

3.3.1.5. ÁREAS ANÓXICAS

En determinadas regiones geográficas existen masas de agua con concentraciones muy bajas de oxígeno (<0,5 ml/l de O₂ en disolución) que bañan el suelo marino del margen continental, dando lugar a la aparición de sedimentos con bajas concentraciones de oxígeno o zonas con concentraciones mínimas de oxígeno (ZMO). Las ZMO surgen en zonas donde existe una intensa producción primaria en superficie y poca circulación de las aguas, donde la degradación biológica de la materia orgánica en la columna de agua provoca una disminución de oxígeno (Rogers 2000; Levin 2003). Las ZMO del fondo marino aparecen típicamente en aguas a 200-1.000 m de profundidad de la región este del Pacífico, el margen noroeste del Pacífico, Filipinas, la bahía de Bengala, el mar Arábigo y el suroeste de África por debajo de la corriente de Benguela (Rogers 2000; Levin 2003). Pero, a pesar de las bajas concentraciones de oxígeno, algunos protozoos y metazoos pueden sobrevivir en estos ecosistemas. Las altas concentraciones de materia orgánica sustentan densas poblaciones de bacterias capaces de oxidar el sulfuro (p. ej., *Beggiatoa*, *Thioploca*, *Thiomargarita*) y comunidades de protozoos y metazoos de baja biodiversidad pero altas biomásas. Los principales grupos de organismos en estas zonas son foraminíferos, nematodos, ciliados, flagelados, poliquetos, gasterópodos y bivalvos con adaptaciones específicas para sobrevivir en condiciones de concentraciones de oxígeno bajas, a saber: elevadas concentraciones de hemoglobina y piruvato oxidorreductasa, amplias superficies de respiración, cuerpo pequeño y delgado, y presencia de simbioses con capacidad para oxidar sulfuro (Levin 2003; v. apartado 3.3.2.3 para más información sobre el ensamblaje quimiosintético en las ZMO).

3.3.1.6. LLANURAS ABISALES

Las llanuras abisales constituyen el mayor ecosistema del planeta. Se extienden por debajo del talud continental, entre 3.000 y 6.000 m de profundidad. Están recubiertas por una gruesa capa de sedimento fino –que puede alcanzar miles de metros de espesor–, responsable de dar al lecho oceánico el típico aspecto de superficie llana y monótona. Las principales características de las masas de agua de las llanuras abisales son: temperaturas bajas (~2 °C, excepto en el Mediterráneo, con 13 °C, y en el mar Rojo, con 21,5 °C), salinidad (35‰, excepto en el Mediterráneo y en el mar Rojo, donde es >39‰), concentraciones de oxígeno disuelto cercanas a la saturación (5-6 ml/l), ausencia de luz (la luz necesaria para la fotosíntesis no penetra más allá de los ~250 m de profundidad) y presión elevada (1 atmósfera por cada 10 m de profundidad). Esta distribución relativamente uniforme de los factores físicos es la causa por la que durante años se pensó que las llanuras abisales eran hábitats estables donde las condiciones físicas y biológicas se mantenían constantes durante cortas y largas escalas de tiempo. No obstante, hoy en día existen pruebas de que las llanuras abisales sufren alteraciones físicas, como las variaciones diarias y anuales (mareas) del flujo de agua fría y densa más próxima al fondo marino, y que tales perturbaciones inducen importantes cambios biológicos. En general no acaba de entenderse el efecto de estas mareas sobre las comunidades biológicas, pero algunos autores sugieren que podrían ser aprovechadas por determinadas especies para orientarse o para establecer claves biológicas internas para la puesta sincronizada (Tyler 1998). Asimismo, también es posible que se produzcan incidentes imprevistos muy enérgicos, como tormentas bentónicas o corrientes de densidad, que pueden tener graves consecuencias sobre el fondo marino, especialmente por la redistribución de los sedimentos y las respuestas biológicas que de ella se derivan (Aller 1989). Otro factor medioambiental que afecta de manera importante a las comunidades bentónicas de las llanuras abisales es la deposición estacional de fitodetritus (materia orgánica de las aguas superficiales) tras los meses de elevada producción (Beaulieu y Smith 1998). El rápido descenso de este material impide que los detritívoros pelágicos lo consuman todo, y se convierte así en una fuente periódica de nutrientes de alta calidad para las comunidades abisales (Ginger et al. 2001; Billett et al. 2001).

Las llanuras abisales albergan una gran biodiversidad, constituida principalmente de macro y meiofauna. La meiofauna (organismos cuyo tamaño se mide en micras) está compuesta principalmente por nematodos y foraminíferos (Gooday 1996). La macrofauna (organismos cuyo tamaño se mide en milímetros) está integrada principalmente por poliquetos, si bien también son abundantes algunos pequeños crustáceos peracáridos, moluscos, nemertinos, sipuncúlidos, equiueros y enteropneustos (Grassle y Maciolek 1992). Por último, la megafauna (organismos cuyo tamaño se mide en centímetros) está formada por holoturias (pepinos de mar), asteroideos (estrellas de mar), equinoideos (erizos de mar), crustáceos decá-

podos y peces, y por fauna sésil, como crinoideos, esponjas y antozoarios sobre sustrato duro (Gage y Tyler 1991).

A pesar de que las llanuras abisales han sido muestreadas desde los tiempos de la expedición del *Challenger*, sólo conocemos con detalle una pequeña parte de estos extensos ecosistemas. Los últimos resultados de estudios realizados en las llanuras abisales han revelado que cambios en la producción primaria en las aguas superficiales pueden tener efectos a largo plazo sobre la composición de su megafauna. Por ejemplo, se ha demostrado que una pequeña holoturia, *Amperima rosea*, casi inexistente en la llanura abisal Porcupine (región nordeste del océano Atlántico) antes de 1996, pasó rápidamente a ser una especie dominante a partir de ese año, gracias a su capacidad para aprovechar los recursos nutricionales de los fitodetrítus estacionales (Wigham, Tyler y Billett 2003). Esto nos indica que existe una estrecha relación entre el ecosistema abisal y la superficie de la biosfera, de modo que factores como el cambio climático podrían tener importantes consecuencias sobre la biodiversidad de las llanuras abisales.

3.3.2. Ecosistemas quimiosintéticos

Los ecosistemas quimiosintéticos de las aguas profundas se conocen y estudian desde hace tan sólo 30 años. Los primeros ecosistemas descubiertos de este tipo fueron las fuentes hidrotermales, en 1977, ¡ocho años después de que Neil Armstrong y Buzz Aldrin pisaran la Luna! Posteriormente se descubrieron más comunidades de las aguas profundas que dependían de la energía química proveniente del subsuelo marino –como las surgencias frías–, los grandes restos orgánicos que descienden hacia el fondo marino –como, por ejemplo, esqueletos de ballenas, maderas o algas kelp– y las zonas con concentraciones mínimas de oxígeno que bañan el fondo de ciertos márgenes continentales. Los responsables de la producción primaria en los ecosistemas quimiosintéticos son microorganismos quimioautotróficos que sintetizan materia orgánica a partir de materia inorgánica reducida. Estos microorganismos pueden ser de vida libre, agregados en *biofilms*, o vivir en simbiosis con algunos de los grupos más importantes de invertebrados.

3.3.2.1. FUENTES HIDROTERMALES

Las fuentes hidrotermales fueron descubiertas por primera vez en 1977 en la dorsal de las Galápagos (Lonsdale 1977; Corliss et al. 1979). Desde entonces se han encontrado también en el resto de cuencas oceánicas. Las fuentes hidrotermales aparecen en las dorsales oceánicas, en cuencas aisladas cercanas a zonas de subducción y en algunas montañas submarinas activas. Las dorsales oceánicas son cordilleras volcánicas que se forman en el eje de separación entre dos placas tec-

tónicas contiguas. En estas zonas, las aguas frías del fondo marino (2 °C) penetran a través de las hendiduras de la corteza. Durante su transición por el manto, estas aguas se calientan al pasar cerca de la cámara magmática que alimenta la dorsal. En el proceso, el fluido sufre cambios químicos, perdiendo oxígeno y magnesio y cargándose de otros metales. Al aumentar de temperatura, el fluido supercaliente (350 °C) sube hacia la superficie del fondo marino y, al mezclarse con el agua fría y rica en oxígeno que lo rodea, los metales disueltos en el fluido precipitan, formando las densas fumarolas negras tan características de las fuentes hidrotermales (foto 3.4).

Uno de los descubrimientos más sorprendentes en las fuentes hidrotermales fue el hallazgo de densas poblaciones biológicas y la estructura trófica que sustenta estas comunidades. Nadie esperaba encontrar densas comunidades de animales capaces de vivir sin energía solar, aprovechando la energía de compuestos químicos reducidos provenientes del interior de la Tierra que los microorganismos quimiosintéticos usan para producir materia orgánica y así mantener la red trófica (Karl, Wirsen y Jannasch 1980; Jannasch y Mottl 1985). Pero más sorprendente fue, si cabe, descubrir que estos microorganismos establecían relaciones de simbiosis con la mayoría de grupos importantes de invertebrados (Cavanaugh et al. 1981; Felbeck, Childress y Somero 1981), y observar la gran variedad de adapta-

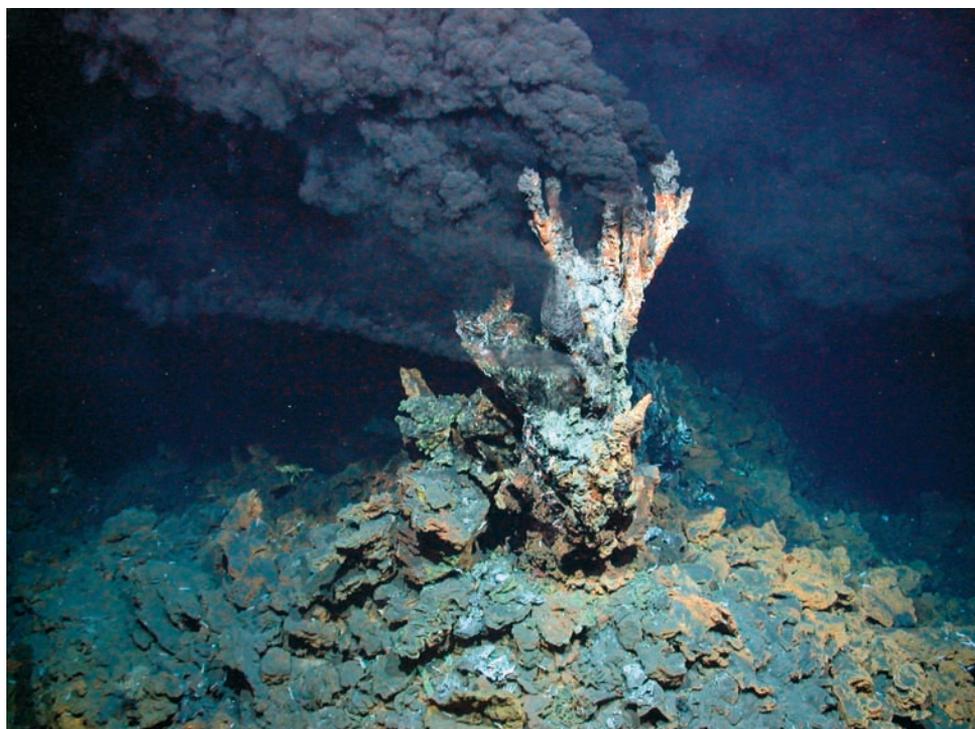


Foto 3.4: Fumarola negra en la dorsal atlántica



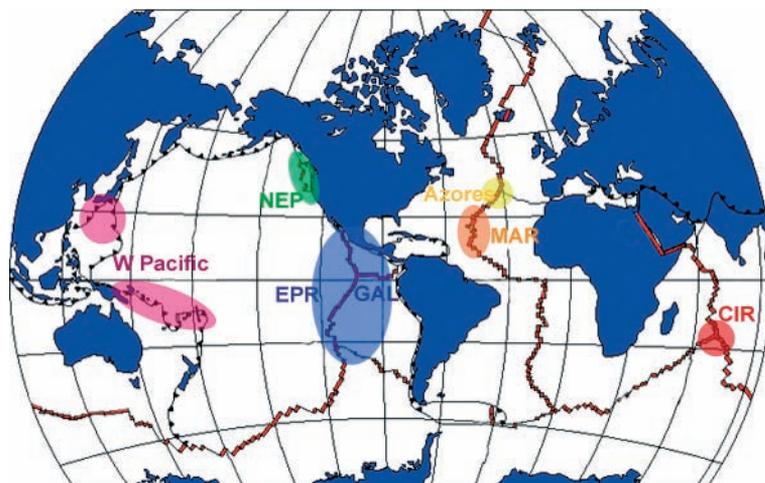
Foto 3.5 (izda.): Gasterópodos de las fuentes hidrotermales de la cuenca de Lau, en el Pacífico oeste. Foto 3.6 (dcha.): Cangrejos galatéidos de las fuentes hidrotermales del Pacífico

ciones que estos invertebrados habían desarrollado para sobrevivir en las fuentes hidrotermales. Uno de los invertebrados con un mayor número de adaptaciones es seguramente el gusano tubícula gigante *Riftia pachyptila*, que vive en las fuentes hidrotermales del Pacífico (foto 3.2). Este animal no tiene boca ni sistema digestivo, pero en su lugar posee un órgano llamado trofosoma que ocupa prácticamente todo su cuerpo. El trofosoma es una especie de saco repleto de bacterias quimioautotróficas. *Riftia pachyptila* extrae oxígeno del agua que lo rodea y CO_2 y H_2S procedentes de los fluidos hidrotermales por medio de su bien irrigada zona apical o pluma, que sobresale del tubo en el que vive este animal. Los compuestos químicos circulan a través de sus vasos sanguíneos hasta llegar al trofosoma, donde son utilizados por las bacterias para sintetizar materia orgánica. La supervivencia y la reproducción de *Riftia pachyptila* dependen totalmente de la producción de las bacterias. También existen relaciones de simbiosis en otros grupos, como almejas, mejillones, gambas, cangrejos y poliquetos, con un grado de dependencia variable.

En ocasiones, a las fuentes hidrotermales se las denomina «oasis» de vida de los fondos marinos profundos, por el exuberante aspecto de sus densas poblaciones de grandes invertebrados. Sin embargo, igual que sucede en otros ecosistemas con parámetros fisicoquímicos extremos, las comunidades de las fuentes hidrotermales son sistemas sencillos. La biodiversidad en las fuentes hidrotermales es baja, pero la biomasa es alta y se mantiene gracias al abundante y constante aporte de energía en forma de compuestos químicos reducidos que emanan de los fluidos. Desde su descubrimiento, en 1977, se han descrito 590 especies de orga-

nismos en las fuentes hidrotermales, lo que equivale a una nueva especie cada dos semanas (Van Dover et al. 2002). Además, cerca de 400 de las casi 600 especies descritas son endémicas. Los principales grupos de organismos en las fuentes hidrotermales son los gusanos tubícolas vestimentíferos, mejillones del género *Bathymodiolus*, almejas de la familia Vesicomidae, gambas de la familia Bresiliidae, cangrejos, anfípodos y poliquetos (fotos 3.5 y 3.6). Los estudios de las fuentes hidrotermales se encuentran todavía en una primera y larga fase exploratoria, y hasta ahora sólo se ha examinado una pequeña fracción de los 65.000 km del sistema dorsal. No obstante, los datos disponibles indican que la fauna de las fuentes hidrotermales forma distintas regiones biogeográficas. En un estudio realizado por Van Dover et al. (2002) se reconocen seis regiones biogeográficas de fuentes hidrotermales, cada una de ellas con su correspondiente composición faunística (mapa 3.2). Pero todavía queda mucho por estudiar y conocer antes de que podamos comprender la diversidad global de especies en las fuentes hidrotermales y los procesos que determinan su distribución y funcionamiento.

Mapa 3.2: Sistema de dorsales oceánicas, donde se muestran las regiones biogeográficas de las fuentes hidrotermales.



Regiones biogeográficas de las fuentes hidrotermales. Azores: dominadas por mejillones del género *Bathymodiolus*, anfípodos y gambas del orden Caridea; MAR: región norte de la dorsal atlántica media, dominada por gambas del orden Caridea, principalmente *Rimicaris exoculata*, y mejillones del género *Bathymodiolus*; EPR y GAL: dorsal del Pacífico este y dorsal de las Galápagos, dominadas por gusanos tubícolas del grupo Vestimentifera, mejillones del género *Bathymodiolus*, almejas de la familia Vesicomidae, poliquetos de la familia Alvinellidae, anfípodos y cangrejos. NEP: región nordeste del Pacífico, dominada por gusanos tubícolas vestimentíferos, a excepción de Riftiidae, poliquetos y gasterópodos; W Pacific: Pacífico oeste, dominado por mejillones del género *Bathymodiolus*, gasterópodos «peludos», almejas de la familia Vesicomidae y gambas; y CIR: dorsal del Índico central, dominada por la gamba *Rimicaris*, mejillones, gasterópodos y anémonas.

Fuente: Mapa modificado de Van Dover et al. 2002.

3.3.2.2. SURGENCIAS FRÍAS

Las comunidades de las surgencias frías fueron descubiertas en 1983 a 500 m aproximadamente de profundidad en el margen oeste de Florida, en el Golfo de México (Paull et al. 1984). Las surgencias frías se caracterizan por la filtración de fluido frío con concentraciones elevadas de metano. El metano puede ser de origen biológico –procedente de la descomposición de la materia orgánica que realizan algunas bacterias en sedimentos anóxicos– o de origen termogénico –producido a partir de la rápida transformación de la materia orgánica provocada por altas temperaturas– (Sibuet y Olu 1998; Levin 2005). Otra característica de las surgencias frías son las altas concentraciones de H_2S en los sedimentos, producto de la reducción bacteriana de sulfatos –con la ayuda del metano–. Tanto el metano como el sulfuro desempeñan un papel esencial en el mantenimiento de las tan productivas comunidades de las surgencias frías (foto 3.7) a través de bacterias quimioautotróficas de vida libre y simbiotas (Paull et al. 1984; Barry et al. 1997). Las comunidades de las surgencias frías pueden encontrarse tanto en el margen pasivo (p. ej., en el Golfo de México, el talud continental de Carolina, el mar de Barents, el Golfo de Guinea y el margen continental de Angola) como en el talud activo –o zonas de subducción–, principalmente en el Pacífico (p. ej., en el margen de Perú-Chile), pero también en el prisma de acreción de Barbados y en la zona este del Mediterráneo.



Foto 3.7: Comunidad de mejillones del género *Bathymodiolus* en las surgencias frías del Golfo de México



Foto 3.8: Gusanos tubícolas *Lamellibrachia* de las surgencias frías del Golfo de México

Igual que en el caso de las fuentes hidrotermales, sólo se ha explorado una pequeña fracción de las posibles ubicaciones de surgencias frías. Hasta el momento únicamente se han descubierto 35 regiones con surgencias frías y tan sólo conocemos con detalle la geoquímica y la biología de unas pocas (Sibuet y Olu 1998; Kojima 2002; Levin 2005).

Desde su descubrimiento se han descrito 230 especies de organismos en las surgencias frías. Estos sistemas son más estables que las fuentes hidrotermales. Además se da una lenta transición de factores físicos y químicos entre el hábitat de las surgencias y el sistema heterotrófico que lo rodea, que propicia más biodiversidad que en las fuentes hidrotermales. Los principales grupos en las surgencias frías son bivalvos (Mitilidae, Vesicomidae, Lucinidae y Thyasiridae) y gusanos tubícolas del filo Vestimentifera, aunque a veces también pueden encontrarse abundantes pogonóforos, esponjas, gasterópodos y gambas (Levin 2005) (foto 3.8).

3.3.2.3. OTROS HÁBITATS REDUCTORES

Craig Smith, de la Universidad de Hawái, fue el primero en observar, en 1987, comunidades quimiosintéticas en el esqueleto de una ballena (foto 3.9), encontra-

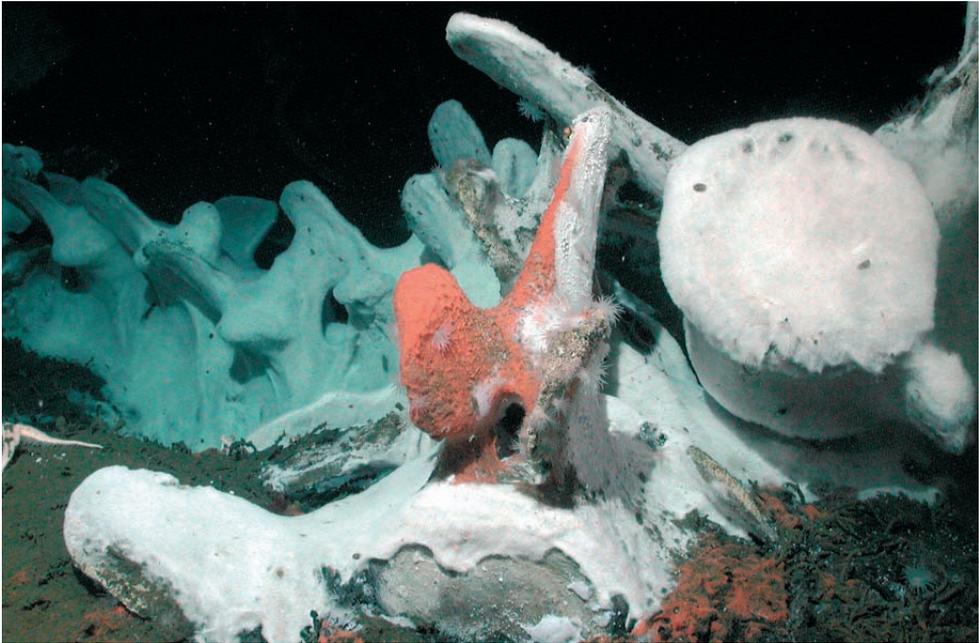


Foto 3.9: Esqueleto de ballena colonizado por una capa de bacterias en el fondo marino

do por casualidad en el norte del Pacífico durante una inmersión en el sumergible *Alvin* (Smith et al. 1989).

Desde entonces, el estudio de las comunidades biológicas en los restos de ballena y otros restos orgánicos de gran tamaño, como madera hundida y algas kelp, ha avanzado con rapidez. En el caso particular de los restos de ballena, existe una progresión ecológica en tres fases (Smith y Baco 2003). Primero, durante la fase carroñera, algunos organismos se comen la carne y dejan el esqueleto al descubierto. A continuación viene la fase oportunista, en la que los sedimentos y el esqueleto son colonizados por una densa población de poliquetos y crustáceos. La tercera y última fase es la quimiotrófica, también llamada fase sulfofílica. Los huesos de las ballenas están compuestos en un 60% de lípidos; la degradación bacteriana anaeróbica de estos lípidos produce sulfuros que, posteriormente, son utilizados por microorganismos quimioautotróficos, lo que favorece la colonización por parte de fauna que depende de la energía química (Smith y Baco 2003).

La biodiversidad de la fauna que coloniza estos hábitats aislados y efímeros es elevada. Desde su descubrimiento se han observado algo más de 400 especies morfológicas en los restos de ballenas, pero todavía quedan muchas más por identificar. Algunos autores han sugerido que los restos de ballenas podrían actuar como nexos de unión para la dispersión de especies entre los ecosistemas

quimiosintéticos a través de sus estados larvarios (Smith et al. 1989). Esta teoría está respaldada por el hecho de que los tres hábitats quimiosintéticos (fuentes hidrotermales, surgencias frías y esqueletos de ballena) comparten algunas especies y un número aún mayor de grupos de organismos de niveles taxonómicos superiores (Smith y Baco 2003).

Finalmente, las zonas con mínimos de oxígeno también tienen las características químicas que permiten sustentar la vida quimiosintética (v. apartado 3.3.1.5). Un elevado número de heterótrofos de las ZMO consumen las bacterias quimioautotróficas de los *biofilms*, o bien se alimentan de animales que han ingerido estas bacterias previamente (Gallardo et al. 1995). La presencia de bacterias endosimbióticas con capacidad para oxidar azufre es frecuente igualmente en los foraminíferos, los flagelados, los ciliados y algunos poliquetos y bivalvos (Levin 2005). En la actualidad siguen sin conocerse los detalles de las interacciones metabólicas entre el huésped y el simbionte y hasta qué punto la quimiosíntesis es fuente de nutrientes en las ZMO bentónicas. Pero, sin lugar a dudas, estudios actuales y futuros ampliarán el listado de relaciones y contribuirán a explicar las uniones filogenéticas y evolutivas con la fauna de otros ecosistemas quimiosintéticos de aguas profundas.

Del total de especies descritas en fuentes hidrotermales, surgencias frías y restos de ballenas, las fuentes hidrotermales y las surgencias frías comparten 18, las fuentes hidrotermales y los restos de ballenas 11, las surgencias frías y los restos de ballenas 20, y 7 son comunes a los tres hábitats (Tunnicliffe, McArthur y McHugh 1998; Smith y Baco 2003). Sin embargo, estos números cambiarán en cuanto se descubran nuevas especies y prosiga el estudio de las zonas actualmente conocidas. Con ello lograremos ampliar nuestros conocimientos sobre la diversidad y la distribución de las especies en los hábitats quimiosintéticos de las aguas profundas, así como sobre los procesos que las rigen.

3.4. LA TECNOLOGÍA Y LA EXPLORACIÓN DEL FONDO MARINO

Desde las primeras expediciones oceanográficas del siglo XIX, la exploración y la investigación del fondo marino han evolucionado en paralelo a los avances tecnológicos. La flota oceanográfica internacional es grande y diversa, y dispone de cables de remolque y perforación para los instrumentos de muestreo del fondo marino profundo.

Antes de iniciar el estudio de cualquier comunidad biológica es preciso conocer las características geofísicas de su hábitat. El primer paso consiste en el uso de sistemas de batimetría multihaz montados en el casco –equipamiento ya habitual en los barcos de investigación actuales– para obtener mapas batimétricos del fondo marino. Los sonares de barrido lateral permiten la elaboración de mapas acústicos más detallados (foto 3.10).



Foto 3.10: El TOBI (Towed Ocean Bottom Instrument) es uno de los sonares de barrido lateral del Reino Unido utilizados para obtener mapas acústicos del fondo marino profundo

Estos instrumentos se remolcan detrás del barco, aproximadamente a 500 m por encima del fondo marino, y permiten obtener imágenes acústicas del fondo con información geofísica detallada, como la presencia de sedimentos o sustrato duro, elevaciones y depresiones. El estudio de la columna de agua con instrumentos como CTD –que miden en continuo la conductividad, temperatura y profundidad de la masa de agua estudiada durante su despliegue vertical– es un método importante para caracterizar los parámetros físicos de la masa de la zona estudiada.

El equipo tradicionalmente más utilizado en los estudios biológicos de la fauna de las profundidades marinas incluye redes de arrastre profundo para recoger muestras de megafauna; *multicorers* y *megacorers* para la obtención de muestras cuantitativas de testigos de sedimento, así como de la interfase sedimento-agua, que se usan en química orgánica, en el análisis de nutrientes y en estudios de la meiofauna; sacas testigo tipo *boxcorer* para la recolección de muestras cuantitativas de macrofauna; trampas de sedimentos para determinar la cantidad de fitodetritus que llega al fondo marino; y medidores de corrientes para el análisis de parámetros físicos. Finalmente, el estudio de los sistemas de las profundidades marinas dio un paso importante a partir del momento en que pudimos observar los hábitats mediante instrumentos fotográficos y de vídeo. Los remolcadores de profundidad equipados con cámaras fotográficas y de vídeo han sido muy útiles para la descripción in situ de los ecosistemas, así como para obtener información espacial y de distribución que otras muestras recogidas con redes de arrastre no pueden proporcionarnos. Estos instrumentos también son muy eficientes en hábitats de terreno complicado, como los cañones, las montañas submarinas o los corales de aguas profundas, donde el arrastre o la perforación para la toma de testigos de sedimento resultan difíciles, cuando no imposibles.

Uno de los avances tecnológicos más importantes de los últimos tiempos en oceanografía ha sido el desarrollo de sumergibles tripulados, vehículos operados por control remoto (ROV) y vehículos submarinos autónomos (AUV). Los sumergibles y los ROV no sólo permiten ver el fondo marino y la fauna directamente, sino que también facilitan el muestreo detallado y dirigido y la experimentación in situ. Estos vehículos resultan básicos en el estudio de los ecosistemas quimiosintéticos de las aguas profundas. Actualmente ya hay varios países que cuentan con sumergibles y ROV (cuadro 3.1, foto 3.11).

En la actualidad se han construido varios nuevos buques oceanográficos. Ejemplo de ello son el *B. O. Sarmiento de Gamboa* en España, el *N/O Pourquoi Pas?* en Francia, y el *RRS James Cook* en el Reino Unido. Todos ellos están diseñados para operar con sumergibles y/o ROV. Otra área de desarrollo tecnológico es la tecnología AUV. Los AUV permiten el estudio de zonas de difícil acceso o sin acceso, como el fondo marino situado por debajo del hielo de los océanos Ártico y Antártico. Recientemente se han utilizado AUV en la exploración y localización de fuentes hidrotermales. Es el caso del AUV *ABE* (WHOI, EE. UU.), que se ha empleado con éxito en la fase final del estudio de una sección de dorsal atlántica al sur del ecuador para dar la localización exacta y las primeras imágenes fotográficas de nuevas fuentes hidrotermales, en una única campaña oceanográfica de carácter exploratorio (foto 3.12).

Cuadro 3.1: Listado de sumergibles tripulados (SUB) y vehículos operados por control remoto (ROV) utilizados en el estudio actual de los ecosistemas quimiosintéticos

Nombre	Tipo vehículo	Organización	País	Profundidad máxima
<i>Ropos</i>	ROV	CSSF	Canadá	6.000 m
<i>Nautile</i>	SUB	Ifremer	Francia	6.000 m
<i>Robin</i>	ROV	Ifremer	Francia	3.000 m
<i>Victor 6000</i>	ROV	Ifremer	Francia	6.000 m
<i>Jago</i>	SUB	MPI Seewiesen	Alemania	400 m
<i>Quest</i>	ROV	Universidad de Bremen	Alemania	4.000 m
<i>Cherokee</i>	ROV	Universidad de Bremen	Alemania	1.000 m
<i>Shinkai 2000</i>	SUB	JAMSTEC	Japón	2.000 m
<i>Shinkai 6500</i>	SUB	JAMSTEC	Japón	6.500 m
<i>Dolphin 3k</i>	ROV	JAMSTEC	Japón	3.300 m
<i>Aglanta</i>	ROV	Universidad de Bergen	Noruega	2.000 m
<i>Argus</i>	ROV	Universidad de Bergen	Noruega	2.000 m
<i>Bathysaurus</i>	ROV	Universidad de Bergen	Noruega	5.000 m
<i>MIR 1 y MIR 2</i>	SUB	Shirshov Institute	Rusia	6.000 m
<i>Isis</i>	ROV	NOC (Southampton)	Reino Unido	6.500 m
<i>PISCES IV y PISCES V</i>	SUB	HURL (Hawái)	EE. UU.	2.000 m
<i>Alvin</i>	SUB	WHOI	EE. UU.	4.500 m
<i>Deepworker</i>	SUB	Nuytco Ltd (para NOAA-OE)	EE. UU.	600 m
<i>Johnson Sea Link 1</i>	SUB	HBOI	EE. UU.	900 m
<i>Hercules</i>	ROV	IFE	EE. UU.	4.000 m
<i>Jason</i>	ROV	WHOI	EE. UU.	6.000 m
<i>Tiburón</i>	ROV	MBARI	EE. UU.	4.000 m

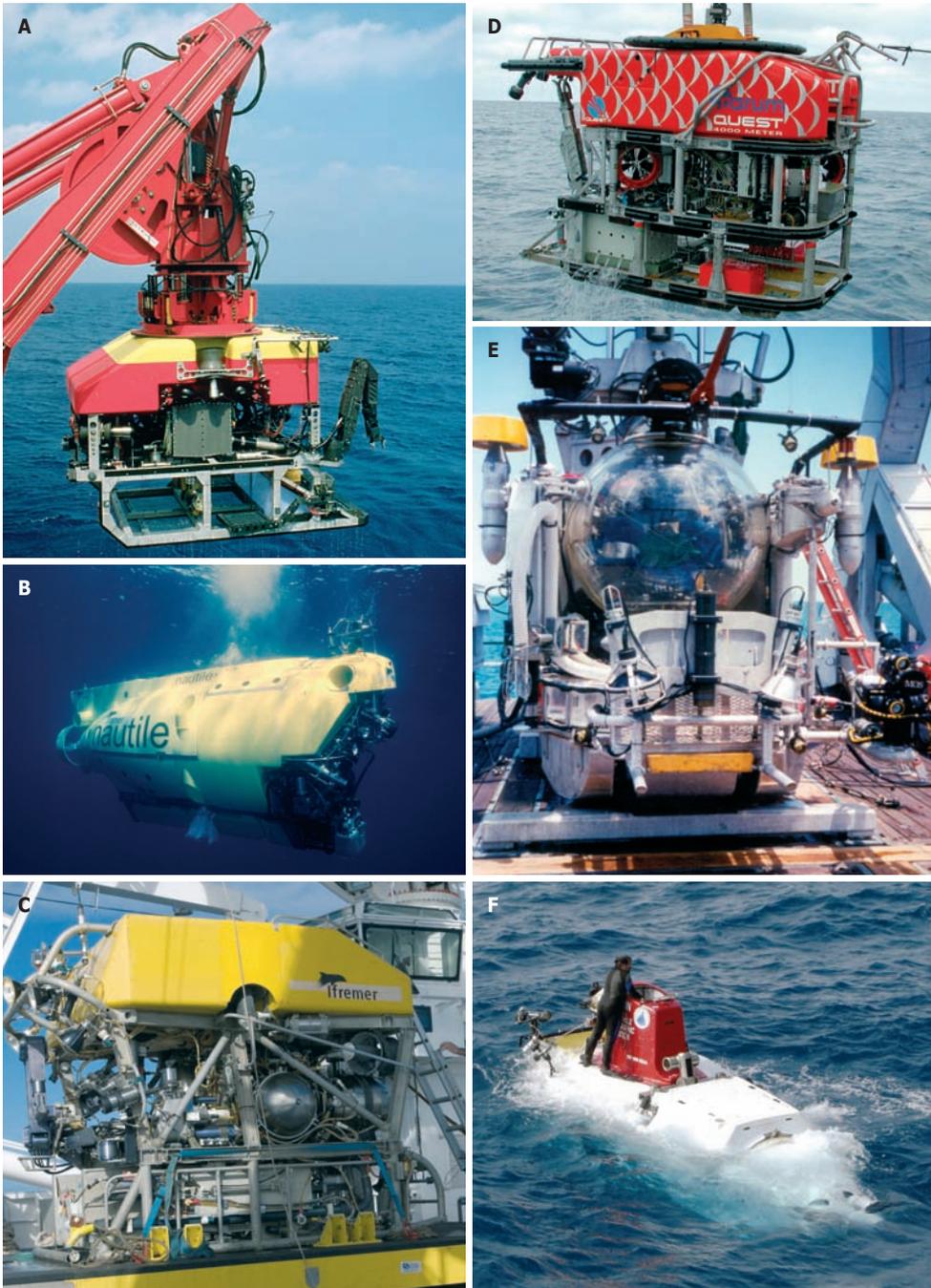


Foto 3.11: Algunos ejemplos de sumergibles tripulados y vehículos operados por control remoto de la flota internacional utilizados en el estudio de las profundidades marinas. A: el ROV británico *Isis*; B: el sumergible francés *Nautilus*; C: el ROV francés *Victor*; D: el ROV alemán *Quest*; E: el sumergible norteamericano *Johnson Sea Link*; F: el sumergible norteamericano *Alvin*.

El desarrollo de nuevas tecnologías también es importante en los métodos de análisis en el laboratorio. Por ejemplo, las técnicas moleculares marinas han evolucionado muy rápidamente. El enfoque molecular proporciona las herramientas necesarias para identificar especies crípticas y discriminar entre poblaciones y metapoblaciones, además de permitir analizar el flujo genético y las relaciones filogenéticas entre especies de distintos hábitats, la filogeografía y la evolución (Shank, Lutz y Vrijenhoek 1999). El desarrollo de isótopos estables y el análisis con biomarcadores también han resultado básicos en el estudio de la estructura trófica de las comunidades quimiosintéticas de las aguas profundas. Por ejemplo, los isótopos estables se han empleado para diferenciar entre pautas de alimentación heterotróficas y quimiotróficas en los ecosistemas quimiosintéticos (Van Dover y Fry 1994). Por otro lado, las técnicas basadas en biomarcadores se han aplicado para estudiar el papel de una pequeña holoturia, *Amperima rosea*, en el cambio de la fauna que durante largo tiempo se ha observado en la llanura abisal Porcupine, en la región nordeste del Atlántico (Wigham, Tyler y Billett 2003).

Además, el uso de cámaras hiperbáricas es de vital importancia cuando se trabaja con animales vivos de las profundidades marinas. Estas cámaras varían en su tamaño y prestaciones. Hay cámaras de presión pequeñas y simples para estudios embriológicos, basadas en un cilindro de titanio (Young et al. 1996), y otras más grandes, como la francesa IPOCAMP (Incubateur Pressurisé pour l'Observation



Foto 3.12: El vehículo submarino autónomo ABE del Instituto Oceanográfico Woods Hole, EE. UU.

et la Culture d'Animaux Marins Profonds), que puede llevarse en campañas oceanográficas y permite estudiar las respuestas de los grandes invertebrados sometidos a distintas presiones y temperaturas (Shillito et al. 2001). Este sistema se ha utilizado en estudios experimentales de la fauna de las fuentes hidrotermales. Uno de los mayores desafíos de los estudios en las aguas profundas radica en encontrar nuevas alternativas que nos permitan obtener muestras de fauna y subirlas a la superficie evitando su despresurización y los cambios de temperatura a los que están sometidas las muestras en su transporte desde el fondo marino hasta el barco.

3.5. PROGRAMAS EUROPEOS PARA EL ESTUDIO DE LAS PROFUNDIDADES MARINAS

Estamos todavía en una fase inicial del estudio de los ecosistemas de las profundidades marinas, ámbito donde la exploración desempeña un papel vital. Para entender los procesos que rigen los distintos hábitats de las profundidades marinas y el funcionamiento del ecosistema en su conjunto es necesario que los trabajos de investigación sean multidisciplinarios. Para alcanzar nuestros objetivos y movilizar equipos eficientes se requiere un esfuerzo internacional, con la participación de varios países con recursos y experiencia científica diversos. El reconocimiento de las profundidades marinas exige el uso de grandes plataformas (barcos de investigación, observatorios) y el perfeccionamiento constante de las tecnologías (vehículos que puedan sumergirse a grandes profundidades, técnicas de laboratorio; v. apartado 3.4). Debido a que se trata de hábitats remotos y de difícil acceso, la exploración y el estudio de las profundidades marinas han estado limitados por razones tanto logísticas como económicas. Por ello es preciso desarrollar programas internacionales y multidisciplinarios que permitan el acceso a instalaciones grandes y a expertos más allá de los límites fronterizos. A continuación se citan algunos ejemplos de estudios internacionales actuales para la investigación del medio marino profundo.

3.5.1. CoML (www.coml.org)

El CoML (Censo de la Vida Marina, en sus siglas inglesas) es una red creciente de científicos de 70 países comprometidos en una iniciativa de 10 años de duración (2000-2010) para evaluar y explicar la diversidad, distribución y abundancia de la vida en los océanos; pasado, presente y futuro (O'Dor y Gallardo 2005; Yarincik y O'Dor 2005). El CoML recibe su financiación de la A. P. Sloan Foundation (EE. UU.) y está compuesto por un programa que estudia la historia de las poblaciones marinas, por otro que analiza el futuro de dichas poblaciones gracias a sistemas de modelización y por 14 proyectos de campo que investigan el estado actual de todos los ecosistemas marinos más importantes, desde la zona

intermareal hasta las llanuras abisales. Cuatro de estos proyectos de campo se dedican al estudio de las profundidades marinas y, aunque son de naturaleza internacional, están dirigidos desde laboratorios europeos: ChEss (Reino Unido y España), MAR-ECO (Noruega), COMARGE (Francia y EE. UU.) y CeDAMar (Alemania). El objetivo principal de ChEss consiste en estudiar la biogeografía de los ecosistemas quimiosintéticos a escala global. ChEss tiene cuatro áreas de prioridad con varios programas en marcha (v. www.noc.soton.ac.uk/chess), en los que la coordinación internacional y el uso conjunto de los recursos humanos y las infraestructuras resultan primordiales. MAR-ECO (www.mar-eco.no) investiga las comunidades pelágicas y bentónicas no quimiosintéticas en la dorsal atlántica septentrional. COMARGE (www.ifremer.fr/comarge) examina los márgenes continentales a escala global, comparando los datos de estudios previos y actuales y abriendo nuevas líneas de investigación. CeDAMar (www.cedamar.org) analiza la vida en las llanuras abisales, con varios estudios en curso en los océanos Atlántico, Antártico, Pacífico e Índico. Además existen otros programas relacionados desde el punto de vista científico con estudios de las profundidades marinas, como los proyectos sobre montañas submarinas, sobre microorganismos y sobre los ecosistemas marinos del Ártico y la Antártida. Finalmente, uno de los legados a largo plazo de la iniciativa CoML será el OBIS, el sistema de información biogeográfica de los océanos (www.iobis.org). OBIS es un proveedor en Internet de información global sobre especies marinas referenciadas geográficamente donde se recopila toda la información recogida en los distintos proyectos del CoML y otros programas relacionados. En resumen, OBIS es una red de bases de datos integradas en un único portal.

3.5.2. MarBEF (www.marbef.org)

MarBEF (Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning) es una red de excelencia financiada por la Comisión Europea e integrada por 78 institutos marinos de toda Europa. Su objetivo radica en integrar y difundir el conocimiento en biodiversidad marina a investigadores, empresas, grupos de interés y público en general. MarBEF tiene una rama dedicada al estudio de las profundidades marinas, DEEPSETS (Deep-Sea & Extreme Environments, Patterns of Species and Ecosystem Time-Series), formada por 11 laboratorios europeos que llevan a cabo grandes estudios multidisciplinares de calidad en las profundidades marinas. DEEPSETS ha financiado dos tesis doctorales, una de ellas dedicada al estudio de la biodiversidad y los cambios a largo plazo de la meiofauna abisal, y la otra centrada en el estudio de la biodiversidad y los cambios a largo plazo de las comunidades quimiosintéticas. Paralelamente organiza talleres sobre grupos taxonómicos específicos y temas ecológicos para asegurar la transmisión de los conocimientos adquiridos por los científicos experimentados a la remesa de jóvenes que liderarán las investigaciones futuras en Europa.

3.5.3. HERMES (www.eu-hermes.net)

HERMES (Hotspot Ecosystem Research on the Margins of European Seas, 2005-2009) es un proyecto integrado, financiado por el Sexto Programa Marco de la Comisión Europea y formado por 45 grupos de investigación, incluyendo 9 pymes, procedentes de 15 países. El proyecto reúne a expertos en biodiversidad, geología, sedimentología, oceanografía física, microbiología y biogeoquímica para estudiar los puntos calientes de los ecosistemas de los márgenes continentales. Su objetivo principal consiste en establecer las relaciones entre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas en las laderas de sedimentos en zonas de desprendimiento de tierras, corales de aguas profundas, cañones, sedimentos anóxicos sustentados por comunidades microbianas y surgencias frías.

HERMES es novedoso porque estudiará la totalidad del margen continental europeo integrando toda la información obtenida en varias disciplinas y distintas zonas geográficas, facilitando la comparación de ecosistemas diferenciados pero interrelacionados, y proveyendo información para decisiones de gestión a un nivel supranacional. Las campañas de investigación, el muestreo y los análisis de laboratorio utilizan tecnología punta, y se han establecido lazos con otros programas, como ChEss y COMARGE del CoML.

3.6. GESTIÓN Y CONSERVACIÓN

El fondo marino es el mayor ecosistema de la Tierra y un reservorio de biodiversidad todavía por conocer. Es también uno de los hábitats menos estudiados del planeta. Pero con el rápido desarrollo de las nuevas tecnologías, industrias como la extracción petrolífera, la pesca de arrastre de profundidad o la minería están penetrando cada vez más en las zonas profundas de los océanos. Estas actividades humanas, así como el vertido de materiales tóxicos, están afectando a un ecosistema muy frágil, a veces incluso antes de que conozcamos la diversidad y el funcionamiento de sus diferentes comunidades. Las alteraciones antropogénicas son especialmente importantes en el fondo marino, porque muchas de las especies que alberga tienen una vida larga, crecen lentamente y su maduración sexual es tardía, de modo que la recuperación de las poblaciones afectadas por posibles alteraciones del medio puede ser un proceso largo, pudiéndose llegar incluso a la extinción. Algunos de los ecosistemas con mayor riesgo son los corales de aguas profundas, las montañas submarinas por debajo de los 1.000 m de profundidad donde crecen y se desarrollan varias especies de peces comerciales.

En el espacio económico europeo, muchas de las áreas de pesca se solapan con zonas coralinas (Freiwald et al. 2004). En el océano Atlántico se han encontrado evidencias de daños importantes debidos a la utilización de las técnicas de arrastre en márgenes continentales donde se desarrollan comunidades coralinas. Los efec-

tos de la pesca sobre los corales de aguas profundas no se traducen únicamente en una merma de la biodiversidad, sino también en la destrucción de un ecosistema y en la pérdida de hábitats que albergan gran variedad de especies. Esto es especialmente importante en ecosistemas donde viven especies longevas, por los motivos expuestos anteriormente. En los últimos años se han puesto en marcha varias iniciativas con el fin de proteger los corales de las aguas profundas. Según la Convención OSPAR (Convención para la Protección del Medio Marino en el Atlántico Nordeste), los corales de aguas profundas son uno de los ecosistemas más vulnerables del planeta y donde es preciso implantar medidas de protección. Asimismo, la CE garantizó en 2003 la protección urgente de un área al noroeste de Escocia (Darwin Mounds) donde viven corales de agua fría, y en 2004 propuso la prohibición de practicar el arrastre cerca de los arrecifes de coral de las Azores, Madeira y las islas Canarias. Por otro lado, el Departamento de Pesca y Océanos de Canadá (DFO) ordenó cerrar una zona de *Lophelia* en Nueva Escocia.

Las características hidrográficas de las montañas submarinas favorecen una alta productividad, que atrae a grandes animales, entre ellos algunas especies de peces comerciales. El resultado ha sido un aumento de la explotación de los recursos biológicos alrededor de las montañas submarinas, incluso antes de que sus ecosistemas hayan sido caracterizados y estudiados con detalle. A raíz de ello, la Convención OSPAR y el Fondo Mundial para la Naturaleza (WWF, World Wildlife Fund) reconocieron las montañas submarinas como puntos calientes y las consideraron zonas prioritarias para la gestión medioambiental. Nueva Zelanda, Australia y Canadá ya han adoptado algunas medidas a favor de la conservación y la protección de estos ecosistemas, pero ninguna de ellas se ha aplicado todavía en aguas europeas. La pesca de arrastre de profundidad también ha provocado el colapso casi total de las poblaciones de especies comerciales en algunas zonas. Tal es el caso de la pesca del pez emperador (*Hoplostethus atlanticus*) a 750 y 1.200 m de profundidad en las aguas de Nueva Zelanda, actualmente sujeta a estrictas cuotas. Para evitar la sobreexplotación de especies comerciales y el daño al hábitat bentónico del fondo marino profundo en el Mediterráneo, la comunidad científica, en colaboración con la Unión Mundial para la Naturaleza (UICN) y WWF, consiguió prohibir el arrastre por debajo de los 1.000 m y la pesca con red de cerco en todos los países mediterráneos, tras aprobarse su propuesta en la vigésimo novena sesión de la Comisión General de Pesca del Mediterráneo (GFCM, General Fisheries Commission for the Mediterranean), celebrada en Roma en 2005. Esto es lo que se conoce como el principio del enfoque preventivo, aplicado, en este caso, a la protección de un ecosistema rico, pero todavía desconocido, en el que encontramos gran variedad de puntos calientes, como surgencias frías, corales de aguas profundas, cañones, cubetas hipersalinas y montañas submarinas.

La exploración y la explotación de los hidrocarburos (petróleo y gas) también están avanzando rápidamente hacia zonas de aguas más profundas. Se desconocen los posibles efectos de las plataformas de extracción y los procesos de explotación sobre los ecosistemas cercanos, pero la industria del gas y del petróleo ha

trabajado conjuntamente con la comunidad científica para obtener información fiable sobre la biodiversidad y el funcionamiento de los ecosistemas y para apoyar el desarrollo de medidas de gestión eficientes en las zonas potencialmente explotables.

Con relación a la minería en aguas internacionales, la ISA (International Seabed Authority) es la agencia de la ONU encargada de desarrollar reglamentos y procedimientos relacionados con la explotación de los recursos minerales en el «Área» (fondo marino fuera de los límites de jurisdicción nacionales) y favorecer su gestión sostenible. La ISA concederá derechos de explotación a los diferentes países en zonas específicas (p. ej., para nódulos polimetálicos, depósitos de azufre, nódulos de ferromanganeso), pero manteniendo un cierto porcentaje para la conservación. La ISA colabora muy estrechamente con los científicos y la industria para ofrecer a la comunidad internacional reglamentos que ayuden a gestionar los recursos del «Área» y a conservar sus ecosistemas y biodiversidad.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLER, J. Y. «Quantifying sediment disturbance by bottom currents and its effect on benthic communities in a deep-sea western boundary zone». *Deep-Sea Research* 36 (1989): 901-934.
- BARRY, J. P., R. E. KOICHEVAR, J. HASHIMOTO, Y. FUJIWARA, K. FUJIKURA, y H. G. GREENE. «Studies of the physiology of chemosynthetic fauna at cold seeps in Sagami Bay, Japan». *JAMSTEC Journal of Deep Sea Research* 13 (1997): 417-423.
- BEAULIEU, S. E., y K. L. J. SMITH. «Phytodetritus entering the benthic boundary layer and aggregated on the sea floor in the abyssal NE Pacific: macro- and microscopic composition». *Deep-Sea Research II* 45 (1998): 781-815.
- BILLETT, D. S. M., B. J. BETT, A. L. RICE, M. H. THURSTON, J. GALÉRON, M. SIBUET, y G. A. WOLFE. «Long-term change in the megabenthos of the Porcupine Abyssal Plain». *Progress in Oceanography* 50 (2001): 325-348.
- CAVANAUGH, C. M., S. L. GARDINER, M. L. JONES, H. W. JANNASCH, y J. B. WATERBURY. «Prokaryotic cells in hydrothermal vent tube worm *Riftia pachyptila* Jones: possible chemoautotrophic symbionts». *Science* 213 (1981): 340-342.
- CORLISS, J. B., J. DYMOND, L. I. GORDON, J. M. EDMOND, R. P. VON HERZEN, R. D. BALLARD, K. GREEN, D. WILLIAMS, A. BAINBRIDGE, K. CRANE, y T. H. VAN ANDEL. «Submarine thermal springs on the Galapagos Rift». *Science* 203 (1979): 1073-1083.
- FELBECK, H., J. J. CHILDRESS, y G. N. SOMERO. «Calvin-Benson cycle and sulfide oxidation enzymes in animals from sulfide-rich habitats». *Nature* 293 (1981): 291-293.
- FORGES, B. R. DE, J. A. KOSLOW, y G. C. B. POORE. «Diversity and endemism of the benthic seamount fauna in the southwest Pacific». *Nature* 405 (2000): 944-947.
- FREIWALD, A. «Reef-forming cold-water corals». En G. Wefer, D. S. M. Billett, D. Hebeln, B. B. Jorgensen, M. Schluter y T. C. E. Van Weering. *Ocean margin systems. Hanse conference report*. Berlín: Springer, 2002, 365-385.
- FREIWALD, A., J. H. FOSSÅ, A. GREHAN, T. KOSLOW, y J. M. ROBERTS. *Cold-water coral reefs*. Cambridge, Reino Unido: UNEP-WCMC, 2004.

- GAGE, J. D. «Benthic biodiversity across and along the continental margin: patterns, ecological and historical determinants and anthropogenic threats». En G. Wefer, D. S. M. Billett, D. Hebbeln, B. B. Jorgensen, M. Schluter y T. C. E. Van Weering. *Ocean margin systems. Hanse conference report*. Berlín: Springer, 2002, 307-321.
- GAGE, J. D., y P. A. TYLER. *Deep-sea biology. A natural history of organisms at the deep-sea floor*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- GALLARDO, V. A., F. D. CARRASCO, R. ROAR, y J. I. CAÑETES. «Ecological patterns in the benthic microbiota across the continental shelf off Central Chile». *Ophelia* 40 (1995): 167-188.
- GINGER, M. L., D. S. M. BILLETT, K. L. MACKENZIE, K. KIRIAKOULAKIS, R. R. NETO, D. K. BOARDMAN, V. L. C. S. SANTOS, I. M. HORSFALL, y G. A. WOLFF. «Organic matter assimilation and selective feeding by holothurians in the deep sea: some observations and comments». *Progress in Oceanography* 50 (2001): 407-421.
- GOODAY, A. J. «Epifaunal and shallow infaunal foraminiferal communities at three abyssal NE Atlantic sites subject to differing phytodetritus input regimes». *Deep-Sea Research I* 43 (1996): 1395-1421.
- GRASSLE, J. F. «Slow recolonisation of deep-sea sediment». *Nature* 26 (1977): 618-619.
- GRASSLE, J. F., y N. J. MACIOLEK. «Deep-sea richness: regional and local diversity estimates from quantitative bottom samples». *American Naturalist* 139 (1992): 313-341.
- GRASSLE, J. F., y H. L. SANDERS. «Life histories and the role of disturbance». *Deep-Sea Research* 20 (1973): 643-659.
- HESSLER, R. R., y H. L. SANDERS. «Faunal diversity in the deep sea». *Deep-Sea Research* 14 (1967): 65-78.
- JANNASCH, H. W., y M. J. MOTTL. «Geomicrobiology of deep-sea hydrothermal vents». *Science* 229 (1985): 717-725.
- KARL, D. M., C. O. WIRSEN, y H. W. JANNASCH. «Deep-sea primary production at the Galapagos hydrothermal vents». *Science* 207 (1980): 1345-1347.
- KOJIMA, S. «Deep-sea chemoautotrophy-based communities in the northwestern Pacific». *Journal of Oceanography* 58 (2002): 343-363.
- KOSLOW, J. A., K. GOLETT-HOLMES, J. K. LOWRY, T. O'HARA, G. C. B. POORE, y A. WILLIAMS. «Seamount benthic macrofauna off southern Tasmania: Community structure and impacts of trawling». *Marine Ecology Progress Series* 213 (2001): 111-125.
- LEVIN, L. A. «Oxygen minimum zone benthos: adaptation and community response to hypoxia». *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 41 (2003): 1-45.
- LEVIN, L. A. «Ecology of cold seep sediments: interactions of fauna with flow, chemistry and microbes». *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 43 (2005): 1-46.
- LONSDALE, P. «Clustering of suspension-feeding macrobenthos near abyssal hydrothermal vents at oceanic spreading centers». *Deep-Sea Research* 24 (1977): 857-863.
- MCCAVE, I. N. «Sedimentary settings on continental margins – an overview». En G. Wefer, D. S. M. Billett, D. Hebbeln, B. B. Jorgensen, M. Schluter y T. C. E. Van Weering. *Ocean margin systems. Hanse conference report*. Berlín: Springer, 2002, 1-14.
- MURRAY, J., y J. HJORT. *The depths of the ocean*. Londres, 1912.
- O'DOR, R., y V. A. GALLARDO. «How to Census Marine Life: ocean realm field projects». *Scientia Marina* 69, supl. 1 (2005): 181-199.

- PAULL, C. K., B. HECKER, R. COMMEAU, R. P. FREEMAN-LYNDE, C. NEUMAN, W. P. CORSO, S. GOLUBIC, J. E. HOOK, J. E. SIKES, y J. CURRAY. «Biological communities at the Florida Escarpment resemble hydrothermal vent taxa». *Science* 226 (1984): 965-967.
- ROGERS, A. D. «The biology of seamounts». *Advances in Marine Biology* 30 (1994): 305-350.
- ROGERS, A. D. «The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea». *Deep-Sea Research II* 47 (2000): 119-148.
- SARDÀ, F., J. B. COMPANY, y A. CASTELLÓN. «Intraspecific aggregation structure of a shoal of a western Mediterranean (Catalan coast) deep-sea shrimp, *Aristeus antennatus* (Risso, 1816), during the reproductive period». *Journal of Shellfish Research* 22 (2003): 569-579.
- SHANK, T. M., R. A. LUTZ, y R. C. VRIJENHOEK. «Miocene radiation of deep-sea hydrothermal vent shrimp (Caridea: Bresiliidae): evidence from mitochondrial Cytochrome Oxidase subunit I». *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13 (1999): 244-254.
- SHILLITO, B., D. JOLLIVET, P. M. SARRADIN, P. RODIER, F. LALLIER, D. DESBRUYÈRES, y F. GAILL. «Temperature resistance of *Hesiolyra bergi*, a polychaetous annelid living on deep-sea vent smoker walls». *Marine Ecology Progress Series* 216 (2001): 141-149.
- SIBUET, M., y K. OLU. «Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins». *Deep-Sea Research II* 45 (1998): 517-567.
- SMITH, C. R., H. KUKERT, R. A. WHEATCROFT, P. A. JUMARS, y J. W. DEMING. «Vent fauna on whale remains». *Nature* 341 (1989): 27-28.
- SMITH, C., y A. BACO. «The ecology of whale falls at the deep-sea floor». *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 41 (2003): 311-354.
- STUART, C. T., M. A. REX, y R. J. ETTER. «Large-scale spatial and temporal patterns of deep-sea benthic species diversity». En P. A. Tyler, ed. *Ecosystems of the deep oceans. Ecosystems of the world*. Ámsterdam: Elsevier, 2003, 295-311.
- TUNNICLIFFE, V., A. G. MCARTHUR, y D. MCHUGH. «A biogeographical perspective of the deep-sea hydrothermal vent fauna». *Advances in Marine Biology* 34 (1998): 353-442.
- TYLER, P. A. «Seasonality in the deep-sea». *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 26 (1988): 227-258.
- VAN DOVER, C. L., y B. FRY. «Microorganisms as food resources at deep-sea hydrothermal vents». *Limnology and Oceanography* 39 (1994): 51-57.
- VAN DOVER, C. L., C. R. GERMAN, K. G. SPEER, L. M. PARSON, y R. C. VRIJENHOEK. «Evolution and biogeography of deep-sea vent and seep invertebrates». *Science* 295 (2002): 1253-1257.
- WIGHAM, B., P. A. TYLER, y D. S. M. BILLETT. «Reproductive biology of the abyssal holothurian *Amperima rosea*: an opportunistic response to variable flux of surface derived organic matter?». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 83 (2003): 175-188.
- WOLLAST, R. «Continental margins: Review of geochemical settings». En G. Wefer, D. S. M. Billett, D. Hebbeln, B. B. Jorgensen, M. Schluter y T. C. E. Van Weering. *Ocean margin systems. Hanse conference report*. Berlín: Springer, 2002, 15-31.
- YARINCIK, K., y R. O'DOR. «The Census of Marine Life: goals, scope and strategy». *Scientia Marina* 69, supl. 1 (2005): 201-208.
- YOUNG, C. M., E. VÁZQUEZ, A. METAXAS, y P. A. TYLER. «Embryology of vestimentiferan tube worms from deep-sea methane/sulphide seeps». *Nature* 381 (1996): 514-516.

4. LA VIDA EN SUSPENSIÓN: EL PLANCTON

Geoff A. Boxshall

Museo de Historia Natural, Londres, Reino Unido



4.1. INTRODUCCIÓN

LA TIERRA ES UN PLANETA DE AGUA: los océanos cubren el 71% de su superficie. Tal vez hubiera sido más adecuado que se llamara el Planeta Azul. La zona pelágica del océano abierto, lejos del fondo marino y del litoral, es el mayor hábitat del planeta y abarca una extensión aproximada de 1.347 millones de km³. En este enorme volumen habita una comunidad muy diversa de microorganismos y metazoos: el plancton. El término plancton deriva de la palabra griega utilizada para «errante» y se utiliza para referirse a una comunidad de organismos transportados por las corrientes oceánicas y las masas de agua. Los animales planctónicos tienen capacidad para nadar, pero, debido a su tamaño generalmente pequeño, no pueden nadar lo suficientemente rápido ni lo bastante lejos como para moverse con autonomía en la masa de agua en la que se encuentran. Existen algunas especies de plancton de mayor tamaño, como colonias de taliáceos del género *Pyrosoma*, que pueden llegar a medir 4 metros en aguas tropicales, y medusas como la recientemente descubierta gran medusa roja, *Tiburonia granrojo*. Con todo, se trata de excepciones que ni a pesar de su gran tamaño son capaces de moverse con autonomía contra el flujo de las masas de agua.

En la columna de agua pelágica habita una comunidad diversa y dinámica en la que podemos encontrar organismos holoplanctónicos (aquellos que completan la totalidad de su ciclo de vida en el plancton) y organismos meroplanctónicos (los que sólo son planctónicos durante una parte de sus vidas). El meroplancton se compone principalmente de formas larvarias, y su composición varía considerablemente según la estación, especialmente en latitudes templadas. Las larvas meroplanctónicas maduran y se transforman en necton (conjunto de organismos capaces de nadar contra el flujo de las masas de agua, como, por ejemplo, algunas larvas de peces), o en organismos bentónicos (los que viven en el fondo marino, como, por ejemplo, larvas de equinodermos o de moluscos bivalvos). La distribución de los organismos del plancton no es uniforme en el tiempo ni en el espacio. Esta característica complica el estudio de la dinámica del plancton, ya que la detección de cambios en el tiempo exige análisis estadísticos rigurosos capaces de identificar tendencias frente a la variabilidad debida a una distribución horizontal o vertical desigual.

◀ **Foto 4.1: Ballena azul (*Balaenoptera musculus*).** Este cetáceo, el mayor animal que jamás haya existido en los mares, se alimenta exclusivamente de plancton, en especial de krill.



Foto 4.2: Krill antártico (*Euphasia superba*). Estos pequeños crustáceos planctónicos constituyen la base de la cadena alimentaria en los ecosistemas antárticos.

Los sistemas planctónicos dependen en buena parte de la captación de la energía solar a través de la fotosíntesis en las aguas superficiales, donde los niveles de luz son adecuados. La producción primaria, tanto la de las algas eucarióticas como la de bacterias fotosintéticas, también puede depender de la cantidad de nutrientes: la reducida disponibilidad de nutrientes podría llegar a limitarla, incluso en aguas bien iluminadas. Los patrones de movimiento de los océanos, la estratificación de la columna de agua y los movimientos ascendentes de agua pueden tener todos importantes efectos. La mayor parte del plancton se halla en aguas próximas a la superficie, pero también puede encontrarse en cualquier punto de la columna de agua y alcanzar las fosas oceánicas más profundas. Por debajo del nivel de profundidad donde cesa la producción primaria neta, los organismos del plancton aprovechan la «nieve marina» (materia orgánica que desciende desde las capas más superficiales de la columna de agua). El flujo de materia hacia el fondo marino sigue un patrón estacional en las zonas templadas, y en el hemisferio norte se ha detectado un impulso diferenciado de este material, que se dirige a la zona abisal coincidiendo con la llegada de la primavera. Así pues, los cambios que tienen lugar en la superficie pueden afectar a los procesos que se producen en las aguas profundas en periodos relativamente cortos.

4.2. PUNTOS CLAVE

Los desafíos científicos y técnicos que deben afrontar los investigadores que trabajan en el estudio del plancton son, en esencia, los mismos a los que se enfrenta la biología marina en su conjunto. Los tres fundamentales son:

- Descubrir: hallar nuevas formas de vida desconocidas y estudiar nuevos hábitats, a fin de identificar áreas de importancia concreta.
- Comprender: observar y llevar a cabo experimentos en todas las escalas temporales y espaciales.
- Predecir: desarrollar modelos que nos permitan identificar futuros cambios de los sistemas marinos en respuesta a un cambio ambiental, natural o antropogénico.

Todos estos desafíos obligan a enfrentarse a problemas de envergadura, especialmente la necesidad de integración de los datos a escalas ultrapequeñas –como los procedentes de la biología molecular– con los datos a gran escala obtenidos de observaciones terrestres con satélites. Además es preciso poder generalizar en las diferentes escalas, integrando desde observaciones de organismos individuales o poblaciones locales hasta procesos de la cuenca oceánica o de escala global.

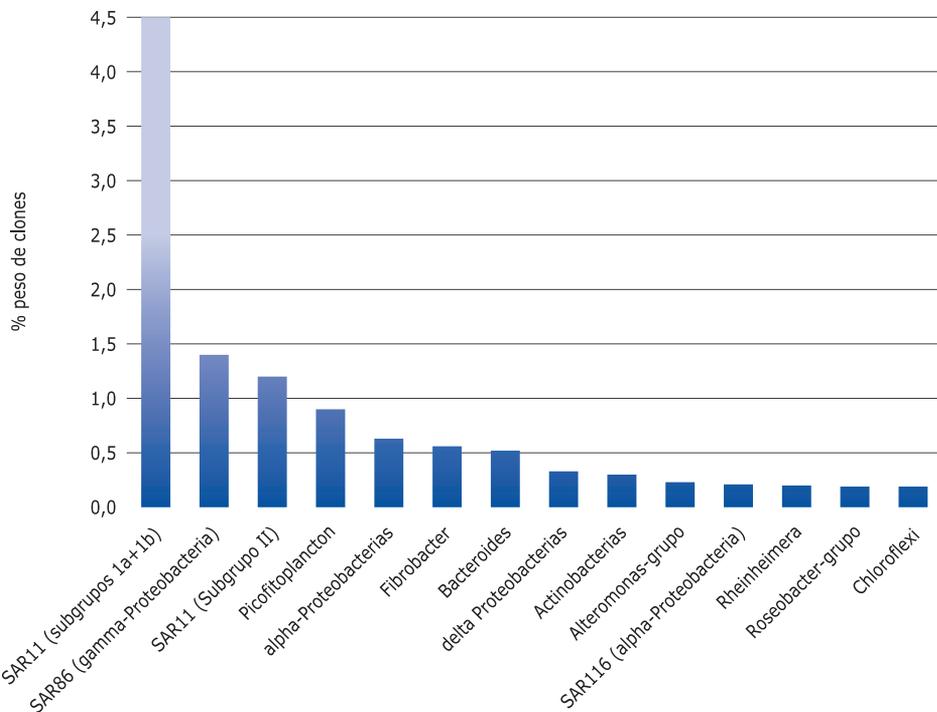
4.2.1. Descubrir

En el año 2004, Craig Venter y sus colaboradores utilizaron técnicas de secuenciación aleatoria para estudiar los genes presentes en una muestra de agua del mar de los Sargazos, y hallaron 1.214.207 nuevos genes y cerca de 1.800 nuevas especies de organismos microbianos (gráfico 4.1).

Hallazgos de este tipo nos indican que todavía queda cerca del 99% de la diversidad de vida en los océanos por conocer y que la mayor parte de estos organismos son microbianos.

El descubrimiento de nuevos microorganismos marinos no está limitado únicamente a las capas superficiales del agua. Las bacterias verdes del azufre son organismos anaerobios (organismos que crecen y se reproducen en ausencia de oxígeno molecular) capaces de oxidar compuestos de azufre en presencia de luz, para posteriormente reducir el CO_2 y obtener el carbono orgánico necesario para su crecimiento. Asimismo, también tienen capacidad para realizar la fotosíntesis y crecer en condiciones mínimas de luz. Recientemente se han descrito nuevas especies de bacterias verdes del azufre en muestras de fuentes hidrotermales submarinas donde la única fuente de luz son las radiaciones geotérmicas, las cuales contienen longitudes de onda que pueden ser absorbidas por los pigmentos fotosintéticos de estos organismos.

Gráfico 4.1: Diversidad bacteriana del mar de los Sargazos



Fuente: Venter et al., 2004.

Más pequeños aún que las bacterias son los virus marinos. Los virus son tan sumamente abundantes en el plancton, que se cree que constituyen el segundo componente más importante de la biomasa oceánica, por detrás de las bacterias. En las aguas cercanas al litoral habrá unos 10^7 virus por mililitro de agua, aunque esta cifra disminuye progresivamente a medida que nos alejamos de la costa y aumenta la profundidad del agua. Pero los virus no son importantes solamente por su abundancia, sino también por la gran diversidad biológica y genética que presentan.

Los organismos microbianos de origen marino no son los únicos poco estudiados. Se cree que todavía hay miles de especies animales por descubrir (v. capítulo 2), además de otras especies ya conocidas en las que la aplicación de nuevos métodos de estudio ha contribuido a afinar nuestro concepto sobre las fronteras que las separan. Por ejemplo, cada vez parece más evidente que las especies de zooplankton marino denominadas «cosmopolitas» son en realidad complejos de especies muy relacionadas entre sí, cada una de las cuales predomina en zonas concretas del océano. Las nuevas técnicas moleculares han puesto de manifiesto estos problemas, pero el estudio morfológico detallado será también una herramienta útil para su resolución.

Existen pocos estudios sobre el plancton de aguas oceánicas más profundas: los océanos son inmensos, y apenas existen sumergibles equipados para extraer muestras a profundidades medias superiores a los 2.000 metros. La cantidad de zooplancton disminuye a medida que aumenta la profundidad, pero se incrementa de nuevo en las zonas más próximas al fondo marino. Esta región de la base de la columna de agua, la zona hiperbentónica, es una región de interacción dinámica entre la columna de agua y el suelo oceánico de la que es difícil extraer muestras. Hay que arrastrar las redes muy cerca de la profundidad máxima (en condiciones ideales, a tan sólo 1 metro por encima del sedimento), sin llegar a tocar el fondo. Las muestras que se han podido conseguir demuestran que en la zona hiperbentónica habitan numerosas especies nuevas, como, por ejemplo, de copépodos, diminutos crustáceos de 1-2 mm de longitud de la familia de los cangrejos y las gambas. La zona hiperbentónica es rica en nuevas especies, nuevos géneros e incluso nuevas familias de copépodos, pero la obtención de muestras sigue siendo uno de los mayores retos de la biología submarina.

No obstante, también se están descubriendo otras especies de mayor tamaño. En el cañón submarino de Monterrey, frente a las costas de California, se ha observado en varias ocasiones la presencia de una medusa de un color rojo intenso, *Tiburonia granrojo* (foto 4.3), a profundidades de 645 metros y superiores. Hasta el momento sólo se ha capturado un ejemplar, pero se sabe que el diámetro de estos predadores

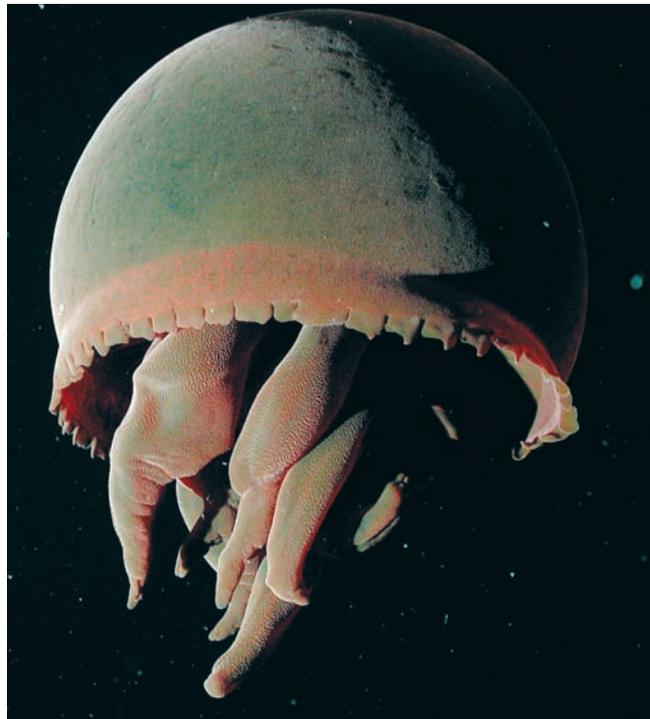


Foto 4.3: *Tiburonia granrojo*. Esta medusa, de gran tamaño (hasta 90 cm), ha sido recientemente descubierta en la costa del Pacífico este (EE. UU.).

oscila entre 60 y 90 cm. Una característica poco habitual de esta nueva especie es que carece de tentáculos alrededor de su cuerpo –en forma de campana–, los cuales son utilizados por la mayoría de las medusas para cazar a sus presas; en lugar de tentáculos, posee entre cuatro y siete brazos gruesos y arrugados en su parte inferior.

Gracias a la utilización de una amplia variedad de técnicas, desde la extracción de ADN en muestras de agua hasta la incorporación de redes a los brazos robóticos de sumergibles tripulados, los biólogos marinos siguen hallando e identificando nuevas formas de vida. Entre ellas se encuentran desde los más pequeños organismos microbianos, de unos pocos micrómetros de tamaño, hasta grandes animales que pueden alcanzar incluso 1 m de longitud. En la actualidad podemos afirmar con seguridad que en la inmensidad del reino pelágico existe un elevadísimo número de nuevas especies aguardando ser descubiertas.

4.2.1.1. PUNTOS CALIENTES

El concepto de puntos calientes (*hotspots*) de biodiversidad, entendidos como regiones que destacan por su gran riqueza biótica, se ha adoptado como método para identificar zonas prioritarias en los programas de conservación. En la actualidad sólo se han reconocido unos pocos puntos calientes en el reino marino, incluyendo los arrecifes de coral, las fuentes hidrotermales y las surgencias frías (v. capítulo 3). En cierta medida, la dificultad para aplicar el concepto de puntos calientes al plancton es un reflejo de la ausencia de barreras físicas claras en los océanos. Con todo, estudios recientes han revelado que el plancton de cuevas anquialinas y submarinas es muy rico en especies nuevas.

Los hábitats anquialinos son cuevas litorales y submarinas que carecen de una superficie de contacto directo con el mar abierto. En ellos viven animales muy especializados, muchos de los cuales se consideran supervivientes de antiguos linajes que en la actualidad se encuentran amenazados por alteraciones de su frágil hábitat. En los últimos 25 años se han descrito cerca de 250 nuevas especies, al menos 17 nuevas familias e incluso una nueva clase de crustáceo remipedio de aspecto parecido a una gamba en muestras de plancton de cuevas anquialinas (foto 4.4), especialmente en islas tropicales y subtropicales.

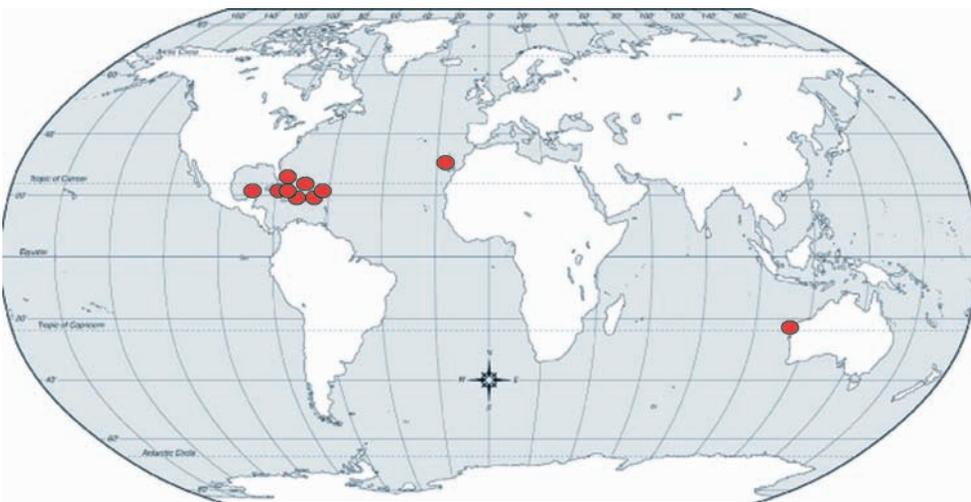
El asombroso número de nuevas especies en las cuevas anquialinas las convierte en un hábitat único y extraordinario. Un elevado porcentaje de los crustáceos que viven en ellas podrían considerarse fósiles vivientes. Los estudios de animales tan primitivos han arrojado nueva luz sobre la trayectoria evolutiva y las relaciones de numerosos grupos de animales. Además, los animales de las cuevas poseen características genéticas poco frecuentes que, por ejemplo, les permiten sobrevivir en aguas con niveles muy reducidos de oxígeno disuelto. Con las potentes técnicas de la genética moderna, estos animales con adaptaciones únicas se perfilan como una posible fuente de genes.



Foto 4.4: Remipedio de cuevas anquialinas de Cayo Exuma, en las islas Bahamas. En la actualidad sólo se conocen 16 especies de remipedios en todo el mundo, y todas ellas se han hallado únicamente en cuevas anquialinas.

La exploración de las cuevas se encuentra todavía en una fase inicial, y aún estamos lejos de conocer y comprender cómo se colonizaron las cuevas y en qué lugar aparecieron las primeras colonias. Como ejemplo cabe destacar la distribución de los remipedios (mapa 4.1): 14 de las 16 especies conocidas viven en el Caribe y en la península del Yucatán; respecto a las otras dos especies, una habita en un tubo

Mapa 4.1: Distribución conocida de las especies de remipedios



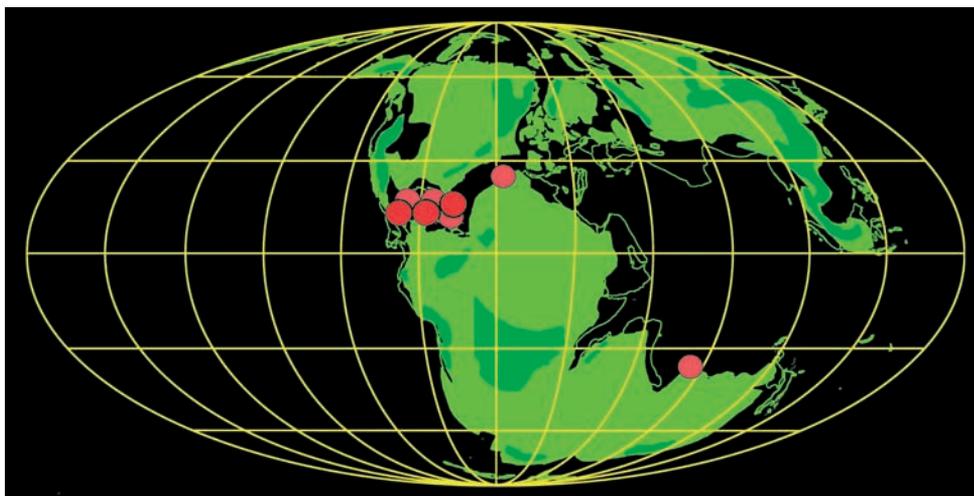
de lava anegado de Lanzarote, y la otra se localiza en una cueva al oeste de Australia. Otros crustáceos que componen la fauna anquialina (por ejemplo, los ostrácodos del género *Thaumatocypris* y los copépodos de las familias Epacteriscidae y Speleophriidae) presentan también patrones de distribución similares. ¿Cómo se explica esta distribución tan extremadamente dispar?

Las hipótesis actuales sugieren que la característica distribución de los remipedios y otros animales tiene que ver con movimientos tectónicos producidos a lo largo de periodos geológicos (mapa 4.2).

Algunos autores sugieren que la fauna anquialina se extendía por los márgenes cálidos y poco profundos del antiguo mar de Tethys, que algunos organismos colonizaron cuevas próximas a estas aguas poco profundas y que posteriormente fueron separados cuando los movimientos tectónicos de la Tierra provocaron la apertura del Atlántico y el cierre del mar de Tethys. Estos organismos han sobrevivido en las cuevas durante largos periodos de tiempo geológico, ajenos a los cambios globales del nivel del mar. Es probable que las cuevas sirvieran de refugio térmico para la fauna anquialina durante la última era glacial, por ejemplo. La utilización de técnicas moleculares nos permitiría demostrar estas teorías con relativa facilidad, pero hasta ahora no ha sido posible, debido a la dificultad que entraña la extracción de muestras en muchas de las cuevas.

Es fundamental que localicemos y exploremos nuevas zonas anquialinas en todo el mundo y describamos todas las especies existentes antes de que sea demasiado tarde. Investigaciones de este tipo nos facilitarán la resolución de algunas cuestiones ecológicas y evolutivas interesantes, como, por ejemplo, cuál es el origen de

Mapa 4.2: Reconstrucción que muestra la distribución de las zonas habitadas por los remipedios en relación con la posición de las masas continentales hace 120 millones de años, durante el periodo Jurásico



esta fauna tan primitiva y qué razón explica sus sorprendentes pautas de distribución. Además debemos estudiar las amenazas que acechan a las regiones anquialinas más importantes, para luego promover la inclusión de estos hábitats en las iniciativas de protección costera de los responsables políticos y conservacionistas.

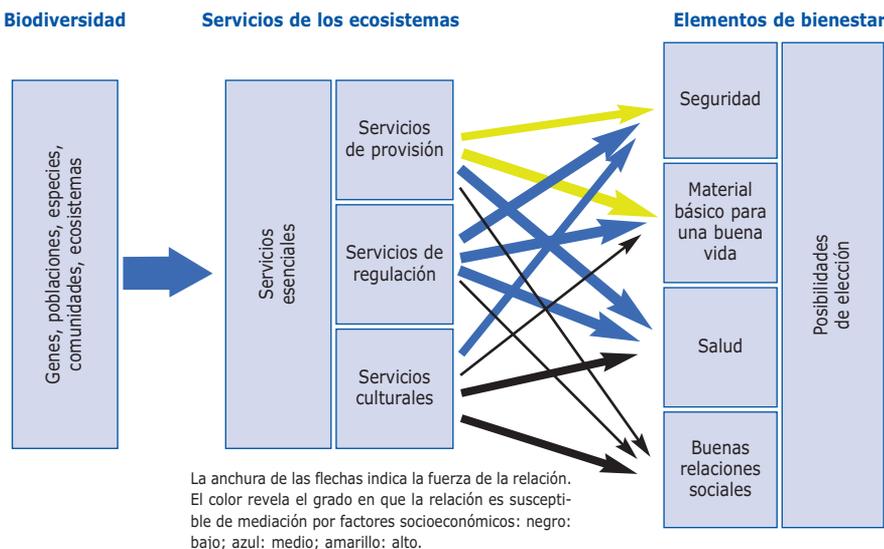
El descubrimiento de nuevas especies y nuevos patrones de distribución contribuye al desarrollo del conocimiento sobre los océanos, y nos permite realizar una evaluación inicial de lo que está pasando en los océanos. Se trata de un primer paso imprescindible, al proporcionar una referencia para el seguimiento y la medición de los cambios futuros.

4.2.2. Comprender

El avance en los conocimientos sobre ecología y los ciclos globales de todo tipo de elementos y recursos ha comportado un cambio conceptual en nuestra manera de entender los ecosistemas terrestres. Este cambio se debe en parte a la aparición de una nueva manera de cuantificar la dependencia del hombre de los servicios y funciones de los ecosistemas naturales (Costanza et al. 1997; esquema 4.1).

Los servicios de los ecosistemas se han clasificado en servicios de provisión –tales como la provisión de alimentos para el consumo humano–, servicios de regulación –como el papel de los océanos en la regulación del clima (p. ej., el transporte de

Esquema 4.1: Relaciones entre la biodiversidad, los servicios del ecosistema y el bienestar del hombre



Fuente: *Millennium Ecosystem Assessment*, Washington, D. C., World Resources Institute, 2005.



Foto 4.5: Larvas del percebe *Semibalanus balanoides*. Muchos organismos de los fondos marinos tienen fases larvarias que forman parte temporalmente de las comunidades planctónicas, como es el caso de estas larvas de percebes.

calor hacia el norte en el Atlántico a través de la corriente del Golfo), servicios culturales –tales como actividades de ecoturismo o avistamiento de ballenas– y servicios esenciales –como la regulación del gas atmosférico–. Los océanos en general, pero también los grandes sistemas pelágico-planctónicos, son fundamentales para el suministro de muchos de los servicios y funciones de los que depende la continuidad del bienestar social.

El hombre ha dado siempre por hecho la existencia de estos servicios. No obstante, los recientes avances en el conocimiento y la comprensión de los sistemas terrestres han puesto de manifiesto nuestra elevada dependencia de los sistemas naturales para obtener el oxígeno que respiramos y los alimentos y el agua que ingerimos. Todos los organismos vivos, y la biosfera donde habitan, son elementos que interactúan en un único sistema global cuya dinámica se estudia en términos de flujo de materia, es decir, como ciclos biogeoquímicos globales.

4.2.2.1. EL CICLO DEL CARBONO Y LA FOTOSÍNTESIS

Los océanos son parte integral de los procesos naturales del ciclo del carbono a escala global. Se estima que desde la época preindustrial, hace más de 200 años, han absorbido cerca de la mitad de las emisiones de CO₂ generadas por la combustión

de los hidrocarburos y la producción de cemento. Se calcula que los océanos y los organismos que los habitan almacenan 38.000 gigatoneladas de carbono, cifra que equivale al 95% de todo el carbono del conjunto de los océanos, la atmósfera y la superficie terrestre. Los océanos constituyen un gran reservorio de carbono, pero su capacidad para absorber el CO₂ atmosférico disminuirá a medida que aumenten las cantidades de éste en la atmósfera.

La abundancia de vida en la superficie de la Tierra depende prácticamente en su totalidad de la fotosíntesis, proceso natural que utiliza la energía luminosa del Sol para fijar CO₂. La principal fuente de luz de los hábitats naturales es el Sol, y por este motivo la fotosíntesis se circunscribe en gran medida a medios solares fóticos de la superficie terrestre. Durante mucho tiempo, los integrantes del fitoplancton eucariótico marino, en especial las diatomeas, y en menor grado también los dinoflagelados, fueron considerados los organismos fotosintéticos más abundantes de los océanos. No obstante, más recientemente se ha observado que las bacterias de los océanos también pueden realizar la fotosíntesis a gran escala. Hace un par de años, por ejemplo, Craig Venter et al. (2004) encontraron 782 genes pseudo-rodopsina en el mar de los Sargazos. La fotosíntesis mediada por rodopsina que efectúan las bacterias del plancton puede desempeñar un papel muy importante en el flujo de energía y carbono en los océanos.

Con el tiempo hemos llegado a conocer mejor el papel del plancton marino en los ciclos biogeoquímicos globales (Raven y Falkowski 1999). La actividad fotosintética del bacterioplancton y el fitoplancton se utiliza para fijar el carbono de modo que otros organismos del plancton lo aprovechen. En este punto, el tamaño es muy importante, ya que determina si la producción primaria sigue hacia la red alimentaria microbiana o se dirige hacia la cadena trófica tradicional, en la que el fitoplancton de mayor tamaño es consumido por el zooplancton y éste, a su vez, por los peces.

La base de las redes tróficas microbianas la constituyen organismos fotosintéticos, conocidos como picoplancton. Estos organismos son tan pequeños, que una gran parte de la materia que producen no puede ser aprovechada por herbívoros del zooplancton como los copépodos, y se transfiere a través de bacterias, flagelados heterotróficos de pequeño tamaño y ciliados. Se cree que este tipo de red trófica es la más común en los océanos, especialmente en regiones estratificadas y oligotróficas (con baja productividad), donde se encarga de dirigir la transferencia de energía y materia en la zona epipelágica. La estrecha relación entre consumidores y productores es una de las principales características de las redes tróficas bacterianas, en las que dominan los procesos de reciclado de la energía sobre los procesos de exportación de energía y materia desde el sistema. Estos dos tipos de redes tróficas coexisten y están interrelacionados. Se cree que los pequeños copépodos del zooplancton desempeñan un papel importante en esta relación. Por un lado, su reducido tamaño sugiere que pueden alimentarse de organismos menores, como la fracción más pequeña del nanoplancton, y así saltar varios niveles tróficos. Por otro lado, y a diferencia de los copépodos de tamaño medio y grande –productores

res de grandes partículas fecales que pueden descender y salir de la zona fótica, transportando el carbono fuera de las aguas superficiales—, los copépodos pequeños producen partículas fecales también pequeñas. Estas partículas descienden hacia el fondo a muy baja velocidad y probablemente sean consumidas antes de abandonar la zona eufótica. Por último, algunos copépodos, como ciertas especies del género *Oncaea*, se alimentan de la nieve marina, y otros, como algunas especies de *Oithona*, de las partículas fecales de otros organismos del zooplancton. Como resultado se potencian los procesos de reciclaje en las capas superiores del agua y se retrasa la exportación vertical de materia y energía.

El movimiento de carbono orgánico desde la superficie hacia el fondo se conoce como «bomba biológica» (suma de todos los procesos biológicos responsables del transporte de carbono desde la zona eufótica bien iluminada hacia las capas más profundas del océano).

La escala de la bomba biológica convierte a los océanos en la mayor reserva activa de carbono del planeta. Existe también un componente inorgánico en el flujo del carbono que llega a las aguas profundas del océano, en forma de conchas o placas de carbonato cálcico producidas por algunos organismos del plancton, como los cocolitofóridos (foto 4.6) y los foraminíferos.

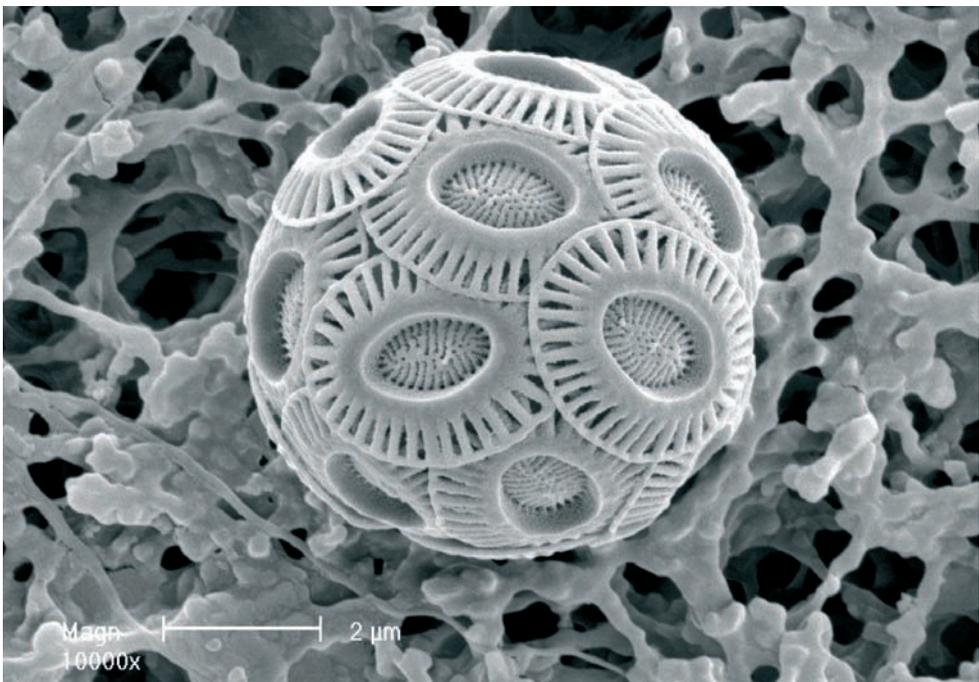


Foto 4.6: El cocolitofórido *Emiliana huxleyi*, observado al microscopio. En esta imagen, obtenida mediante un microscopio de barrido electrónico, se pueden observar placas complejas de carbonato cálcico inorgánico (escamas) sobre la superficie externa del alga.



Foto 4.7: Imagen por satélite del extenso florecimiento de algas cocolitofóridas en las aguas entre las costas de Francia y Reino Unido

En ciertas condiciones puede producirse el florecimiento de algas cocolitofóridas (foto 4.7) y generarse grandes cantidades de carbonato cálcico inorgánico (en forma de escamas). La velocidad de disolución del carbonato cálcico depende de la química del carbonato, que a su vez viene determinada por factores locales, como la temperatura y la profundidad. Sin embargo, estos procesos de disolución suelen ser más lentos que los procesos de síntesis. En general, la bomba biológica se encarga de transportar materia desde la superficie hacia las aguas profundas del océano.

4.2.2.2. EL CICLO DEL NITRÓGENO

Los océanos desempeñan asimismo un papel fundamental en el ciclo del nitrógeno. Desde hace mucho tiempo se sabe que en ellos viven algunas especies de cianobacterias fijadoras de nitrógeno, y se suponía que los organismos filamentosos de *Trichodesmium* (foto 4.8) eran los principales agentes responsables. Sin embargo, la abundancia de *Trichodesmium* en los océanos no podía explicar la tasa de fijación observada. Estudios recientes, como los realizados por Zehr y sus colaboradores en 2001, han encontrado abundantes cianobacterias unicelulares de entre 3 y 10 μm de longitud que expresan enzimas nitrogenasas, un indicador de su capacidad para fijar nitrógeno. Estos organismos picoplanctónicos no se han estudiado todavía

Foto 4.8: Colonia filamentosa de *Trichodesmium*, cianobacteria fotosintética de gran tamaño fijadora de nitrógeno



con detalle, pero los resultados parecen apuntar a una ruta trófica diferente a la de otros organismos fijadores de nitrógeno.

La función contraria, es decir, la conversión de nutrientes en nitrógeno gaseoso, es un proceso que efectúan otras bacterias picoplanctónicas. Estudios recientes han mostrado que gran parte de la conversión inversa no la realizan bacterias desnitrificadoras que conviertan el nitrato en nitrógeno gaseoso en ausencia de oxígeno, tal y como se creía, sino bacterias *anammox* (foto 4.9) que eliminan el amonio directamente del océano (Kuypers et al. 2005).

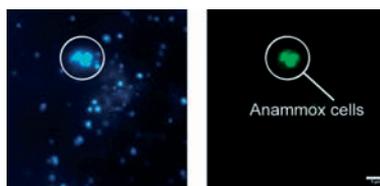


Foto 4.9: Fotografías de una bacteria *anammox*. El término *anammox* proviene del acrónimo en inglés de oxidación anaeróbica del amonio.

Estas bacterias, descubiertas por primera vez en aguas pobres en oxígeno del mar Negro, se han hallado ahora también en océano abierto, en aguas igualmente pobres en oxígeno del Atlántico sur, frente a las costas de Namibia, donde se producen fenómenos de corrientes ascendentes, y se calcula que el 30-50% de la conversión total de nutrientes a nitrógeno gaseoso tiene lugar en estas zonas. Este descubrimiento supone un gran avance en el conocimiento del ciclo global del nitrógeno, dado que, en el sistema tan complejo de interconexiones de la Tierra, las variaciones en la cantidad de nitrógeno disponible repercutirán en el ciclo global del carbono.

Trichodesmium destaca entre los organismos marinos fijadores de nitrógeno por el gran tamaño de sus colonias, que pueden crecer en medios pelágicos del océano abierto pobres en nutrientes donde los niveles de fósforo –esencial para el crecimiento– son extremadamente bajos. Uno de los factores que explican este fenómeno es su capacidad, recién descubierta, para usar fosfonatos como fuente de fósforo, cuando siempre se había pensado que el fitoplancton no podía utili-

zarlos. Gracias a esta capacidad, *Trichodesmium* aumenta la biodisponibilidad de fósforo, y éste, a su vez, es empleado por otros organismos del plancton en las redes tróficas microbianas y tradicionales. Por su doble participación en el ciclo del carbono y en el ciclo del nitrógeno, *Trichodesmium* se ha convertido en un modelo para el estudio de la fisiología del plancton: hallazgos recientes indican que el estudio detallado de la diversidad de productores primarios de origen microbiano nos desvelará una diversidad similar en los procesos fisiológicos básicos.

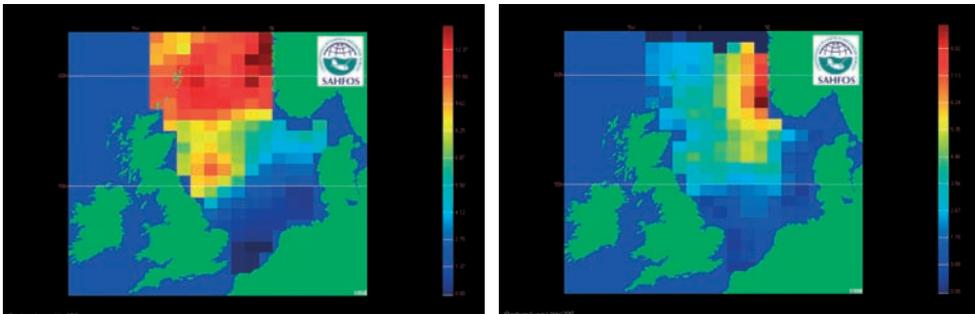
Los virus marinos son una de las principales causas de mortalidad entre los organismos microbianos del plancton y, como tales, también participan en los ciclos de nutrientes. Los virus actúan como catalizadores, acelerando la transformación de nutrientes desde un estado particulado (microorganismos vivos) hasta un estado disuelto, para ser incorporados nuevamente a la comunidad microbiana. Esta «lanzadera vírica» reduce la eficiencia de la transferencia de carbono hacia niveles tróficos superiores, aumenta la respiración de la comunidad y, de forma indirecta, disminuye el transporte de carbono desde la zona eufótica hacia aguas más profundas. Estas observaciones ponen de manifiesto que hasta el más pequeño de los microorganismos puede tener importantes implicaciones en los ciclos biogeoquímicos globales.

4.2.2.3. PROMOTORES DEL CAMBIO: DETECCIÓN Y SEGUIMIENTO

Las posibles alteraciones en la biodiversidad marina y el funcionamiento de los ecosistemas despiertan gran preocupación en relación con el cambio climático global. Los organismos del plancton son indicadores ecológicos muy útiles, y el estudio minucioso de sus patrones de variación nos ayudará a diferenciar entre variabilidad natural y cambios antropogénicos. Gracias a los datos de la serie temporal recogidos en el programa de registro continuo del plancton CPR (Continuous Plankton Recorder) se han podido demostrar algunos cambios en los patrones biogeográficos del Atlántico norte. Existen evidencias de que algunas especies de plancton subtropical están avanzando hacia el norte como respuesta al calentamiento global. Asimismo, otras especies del norte, como el abundante copépodo *Calanus finmarchicus*, están desplazándose en dirección al polo desde zonas más meridionales (mapa 4.3).

Investigaciones recientes (Beaugrand et al. 2002) demostraron que los copépodos de aguas templadas avanzaron 10° de latitud hacia el norte, con la correspondiente retirada de otras especies de aguas frías.

No es fácil disponer de datos a largo plazo para los organismos marinos. El programa CPR se ha venido realizando con sólo breves interrupciones durante casi 70 años, y actualmente constituye la mayor y más completa serie de datos activa

Mapa 4.3: Distribución en retículas de *Calanus finmarchicus* en el mar del Norte

La comparación entre las distribuciones en 1958 (izquierda) y 1988 (derecha) muestra la regresión en el norte de este copépodo de aguas frías.

Fuente: Vezzulli et al. 2005.

del mundo. Las agencias de financiación de la investigación no suelen reconocer el inmenso valor que tiene la recogida de datos a lo largo de los años, y muchas series se encuentran en una situación delicada, a pesar de ofrecernos una perspectiva excelente sobre aspectos relacionados con los cambios ambientales. Uno de los desafíos prácticos que deben afrontar los biólogos marinos consiste en asegurar la continuación de programas como éste.

Otro importante hallazgo derivado del programa CPR es la constatación de la interrupción de la red trófica planctónica como resultado del calentamiento global durante la segunda mitad del siglo XX. En la base de la red trófica tradicional se encuentran las diatomeas, que son ingeridas por los copépodos, organismos tremendamente eficaces en la captación de células de algas. A su vez, los copépodos son ingeridos por consumidores secundarios de la cadena alimentaria, como larvas de peces, entre ellos el bacalao, y algunos peces adultos como el arenque. Durante el invierno, las diatomeas de las aguas templadas del Atlántico norte presentan poca actividad: los niveles de luz son bajos y, por tanto, la tasa de fotosíntesis también. En primavera, los niveles de luz aumentan y los niveles de fosfonatos y nitrógeno de la columna de agua se elevan gracias a las tormentas invernales, como consecuencia de lo cual empiezan a florecer las diatomeas. El florecimiento primaveral de algas constituye para el plancton una importante fuente de recursos, una aportación masiva de biomasa y de energía. Después del florecimiento primaveral se produce un pico máximo de zooplankton en las aguas. Los copépodos del zooplankton se reproducen a gran velocidad gracias a la utilización de la biomasa disponible de algas. Las larvas de pez se alimentan, a su vez, de los copépodos de mayor tamaño y longevidad. Estudios recientes (Edwards y Richardson 2004) han demostrado que el factor que determina el momento de máximo florecimiento primaveral es la duración del día, y que no ha cambiado como consecuencia del calentamiento global. En cam-



Foto 4.10: Pesquería de túnidos. Los peces de la familia de los túnidos constituyen un recurso marino de alto valor comercial, pero la falta de regulación de sus pesquerías en aguas internacionales ha reducido drásticamente las capturas. Por ello se hace urgente la creación de reservas marinas protegidas en alta mar.

bio, la aparición del pico máximo de zooplancton depende de la temperatura, y, según se ha observado, el aumento de la temperatura del océano ha provocado que la aparición de zooplancton se adelante progresivamente a lo largo del año. Hay un desajuste temporal en el sistema, por lo que el zooplancton se reproduce antes de tiempo, adelantándose ligeramente al florecimiento de las algas, su fuente de alimento. Los organismos que componen este sistema han evolucionado en paralelo durante millones de años, pero en la actualidad el sistema se encuentra en una situación delicada.

Los organismos vivos tienen una gran capacidad de adaptación al medio. No obstante, la velocidad de alteración dictada por el cambio climático no tiene precedentes en la historia. El sistema planctónico no consigue adaptarse. La falta de copépodos como fuente de alimento para las larvas de peces tendrá consecuencias en el reclutamiento de reservas pesqueras. Y, en efecto, el desajuste entre los niveles tróficos y los grupos funcionales ya se ha señalado como uno de los factores responsables de la no recuperación de los bancos de bacalao en el mar del Norte, a pesar de las medidas de control de pesca puestas en práctica (Beaugrand et al. 2003). El ecosistema del plancton sobrevivirá a los cambios. El florecimiento primaveral de algas continuará siendo una fuente importante de recursos, y los orga-

nismos lo explotarán; pero no sabemos si estos organismos serán o no componentes de la red alimentaria microbiana adecuados como alimento para las larvas de peces. El problema se agravará si el cambio en el plancton es irreversible. Podemos predecir con casi total seguridad que el sistema no se comportará del mismo modo que lo ha hecho en los últimos siglos, y que ello afectará profundamente a la industria pesquera. En general, vaticinios de este tipo sólo se pueden aplicar a sistemas concretos de regiones específicas, y debemos ampliar nuestros conocimientos para poder pronosticar los efectos del cambio a gran escala. Para ello será necesario desarrollar nuevas series temporales que nos proporcionen una red de puntos de muestreo en todo el mundo y nos ofrezcan una imagen más real del estado actual de los océanos.

Otro factor impulsor de cambio, incluso en los sistemas planctónicos marinos, son las especies invasivas. Especies de zooplancton gelatinoso no autóctonas se han introducido en diversas regiones y han participado en cambios importantes en sistemas semicerrados. Por ejemplo, el ctenóforo predador *Mnemiopsis leidyi* fue introducido en el mar Negro a principios de los años ochenta, probablemente a través del agua de lastre de los barcos. Tras un masivo crecimiento se registró una rápida reducción del mesozooplancton y el ictioplancton (huevos y larvas de espadín y anchoas) (Kidneys 2002). No obstante, es importante destacar que el crecimiento explosivo de *Mnemiopsis* fue precedido por un descenso del número de peces que se alimentan de plancton debido a la pesca excesiva. La disminución de la población de estos peces, sus principales competidores, podría explicar también el brote de *Mnemiopsis*, lo cual pondría de nuevo de manifiesto la vulnerabilidad de los sistemas más frágiles.

Los florecimientos de zooplancton gelatinoso son cada vez más frecuentes, y algunos investigadores han descrito sus efectos nocivos en los ecosistemas y la pesca de las aguas del este del Mediterráneo, Japón y el mar del Norte. Igualmente se prevé que el aumento de la biomasa de medusas en el mar de Bering, dominado en la actualidad por *Chrysaora melanaster*, también tenga consecuencias directas sobre la pesca de arrastre. La presencia relativa de las especies dominantes puede variar a lo largo del tiempo, pero cambios súbitos como el florecimiento y las invasiones de medusas parecen estar ya indicándonos la inestabilidad de los ecosistemas. Asimismo, nuestro creciente conocimiento sobre el papel de las especies raras en los ecosistemas sugiere que las débiles relaciones tróficas existentes entre ellas pueden favorecer la estabilidad del resto de la red alimentaria. Un reto importante consiste en desarrollar un modelo teórico que describa la relación entre la estabilidad y la diversidad de especies de los sistemas planctónicos marinos. La teoría actual, basada en un modelo terrestre, no se aplica bien al medio marino, y es preciso que comprendamos mejor los factores que hacen que algunos sistemas marinos sean más vulnerables a las invasiones que otros y por qué algunas especies raras pueden convertirse repentinamente en comunes.

4.2.3. Predecir

Además de documentar y describir los organismos vivos de los océanos, y de ampliar nuestro conocimiento sobre las interacciones que se establecen entre ellos y su papel en los ciclos biogeoquímicos globales, es necesario utilizar mejor los resultados de estos trabajos de investigación. En concreto, tenemos que realizar estudios y obtener datos a largo plazo que se incorporen en el desarrollo de modelos que nos ayuden a predecir de qué manera algunos factores abióticos –como el calentamiento global, el aumento del nivel del mar y la acidificación (resultado de un incremento del CO_2)– pueden ocasionar cambios en el plancton. En la actualidad disponemos de datos sobre la temperatura (mapa 4.4), la clorofila de la superficie y el transporte de carbono a escala global gracias a los satélites. La integración de estos datos globales con datos regionales y locales es una importante línea de trabajo en el campo de la investigación.

El desarrollo de modelos de predicción del cambio climático a gran escala ha sido valorado muy positivamente por la comunidad mundial de climatólogos. El Comité Internacional sobre Cambio Climático depende cada vez más de modelos complejos que precisan la utilización de superordenadores para prever los efectos del calentamiento global sobre el clima regional en las próximas décadas. Estos modelos han permitido a los climatólogos transmitir bien sus ideas sobre el comportamiento de sistemas complejos al gran público y a los responsables políticos, especificando incluso el nivel de incertidumbre asociado a dichas predicciones. En el campo de la biología oceanográfica, el mayor desafío al que nos enfrentamos radica en desarrollar modelos complejos capaces de pronosticar cómo cambiarán los sistemas planctónicos y averiguar si los océanos continuarán proporcionándonos los servicios de los que depende nuestro bienestar.

Mapa 4.4: Temperatura de la superficie global del mar. La temperatura aumenta desde el color violeta (aproximadamente 0 °C) hasta el color rojo (aproximadamente 28 °C).

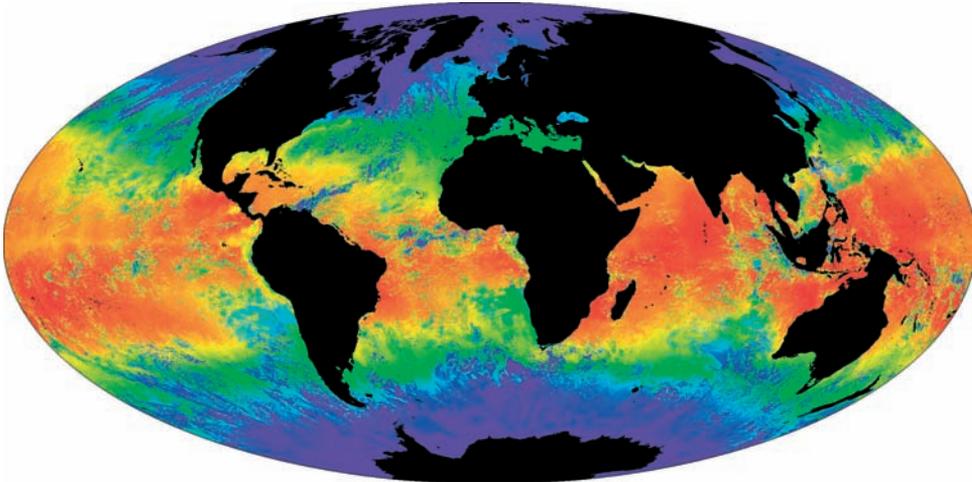




Foto 4.11: Medusa (*Cotylorhiza tuberculata*). En aguas pelágicas abiertas, el plancton gelatinoso integrado por medusas sirve de refugio y foco de atracción a algunas comunidades de pequeños peces.

4.3. CONCLUSIÓN

Sabemos poco sobre la biología de los océanos que nos rodean. Dada su inmensidad, quizá no sea de extrañar que nuestro conocimiento sobre los microorganismos marinos resulte tan incompleto. Sin embargo, el desarrollo de nuevas técnicas moleculares ha proporcionado nuevas y potentes herramientas de estudio que están contribuyendo a reconfigurar nuestras ideas. La vida microbiana en los océanos es mucho más diversa de lo que nunca habíamos imaginado, y la diversidad fisiológica bacteriana está cambiando nuestras teorías sobre los procesos de flujo de materia en los ciclos biogeoquímicos. En términos funcionales, está claro que la cadena trófica microbiana es al menos tan importante como la tradicional diatomea-copépodo-pequeño pez. El objetivo final de las investigaciones sobre biología marina debe ser el desarrollo de modelos capaces de integrar los conocimientos disponibles sobre la diversidad del plancton con nuestro mejor entendimiento del funcionamiento de los sistemas planctónicos. Estos modelos nos permitirán predecir el cambio, pero también, y más importante si cabe, usar nuestro conocimiento para hacer más sostenible la utilización de los océanos en beneficio de la humanidad. Los retos científicos a los que nos enfrentamos en esta tarea son:

- Documentar y describir la diversidad de la vida en el plancton, incluyendo la diversidad microbiana.

- Explorar y estudiar la biodiversidad única que se observa en algunos puntos calientes, como las cuevas anquialinas.
- Entender el papel de la biodiversidad en los ciclos globales.
- Medir los cambios en la biodiversidad a lo largo del tiempo y desarrollar una red global de puntos de observación.
- Identificar los promotores del cambio en el plancton.
- Desarrollar modelos robustos que expliquen cómo cambiará el plancton en respuesta a cambios ambientales regionales y globales.

BIBLIOGRAFÍA

- BEAUGRAND G., K. M. BRANDER, J. A. LINDLEY, S. SOUISSI, y C. P. REID. «Plankton effect on cod recruitment in the North Sea». *Nature* 426 (2003): 661-664.
- BEAUGRAND, G., C. P. REID, F. IBÁÑEZ, J. A. LINDLEY, y M. EDWARDS. «Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate». *Science* 296 (2002): 1692-1694.
- COSTANZA, R., R. D'ARGE, R. DE GROOT, S. FARBER, M. GRASSO, B. HANNON, K. LIMBURG, et al. «The value of the world's ecosystem services and natural capital». *Nature* 387 (1998): 253-260.
- EDWARDS, M., y A. J. RICHARDSON. «Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch». *Nature* 430 (2004): 81-83.
- KIDNEYS, A. E. «Rise and fall of the Black Sea ecosystem». *Science* 297 (2002): 1482-1484.
- KUYPERS, M. M. M., G. LAVIK, D. WÖBKEN, M. SCHMID, B. M. FUCHS, R. AMANN, B. BARKER JØRGENSEN, y M. S. M. JETTEN. «Massive nitrogen loss from the Benguela upwelling system through anaerobic ammonium oxidation». *PNAS* 102 (2005): 6478-6483.
- RAVEN, J. A., y P. G. FALKOWSKI. «Oceanic sinks for atmospheric CO₂». *Plant Cell Environ.* 22 (1999): 741-755.
- VENTER, J. C., K. REMINGTON, J. F. HEIDELBERG, A. L. HALPERN, D. RUSCH, J. A. EISEN, D. WU, et al. «Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea». *Science* 304 (2004): 66-74.
- VEZZULLI, L., P. S. DOWLAND, P. C. REID, N. CLARKE, y M. PAPADAKI. *Gridded database browser of North Sea plankton: fifty years (1948-1997) of monthly plankton abundance from the Continuous Plankton Recorder (CPR) survey*. Plymouth (Reino Unido): Sir Alister Hardy Foundation, 2005. Disponible en CD-ROM.

5. GENÓMICA MARINA Y LA EXPLORACIÓN DE LA BIODIVERSIDAD MARINA

**J. Mark Cock, Delphine Scornet, Susana Coelho, Bénédicte Charrier,
Catherine Boyen y Akira F. Peters**
Laboratorio de Plantas Marinas y Biomoléculas (UMR 7139, CNRS-UPMC)
Estación Biológica de Roscoff, Roscoff, Francia



5.1. INTRODUCCIÓN

LOS OCÉANOS CUBREN aproximadamente el 70% de la superficie de la Tierra. Además de proporcionar una tercera parte del oxígeno que respiramos y de actuar como moduladores del cambio climático global, con una influencia considerable sobre las poblaciones humanas en el medio ambiente terrestre, también son una importante fuente de alimentos de alto contenido en proteínas. Los medios marinos y litorales están compuestos por gran variedad de hábitats pelágicos y bénticos, como los ecosistemas del océano abierto y los de las grandes profundidades –entre los que se encuentran las fuentes hidrotermales–, los bosques de sargazo (algas kelp), los manglares y los arrecifes de coral. A pesar de la abundancia de vida dentro de estos muy variados entornos, la biodiversidad marina ha despertado mucho menos interés que su homóloga terrestre, probablemente debido a la antigua creencia de que los océanos eran zonas de poca biodiversidad y a la dificultad para acceder a los medios marinos. De hecho, atendiendo a diversos criterios, la biodiversidad marina supera la biodiversidad terrestre. Los biosistemas marinos han evolucionado 2.700 millones de años más que los medios terrestres, y en ellos pueden encontrarse representantes de prácticamente todos los filos descritos, mientras que en los medios terrestres sólo se hallan representantes de la mitad de ellos. La diversidad filogenética de los organismos marinos es, por tanto, mayor que su homóloga terrestre (Ray 1988). Asimismo, es posible que la biodiversidad marina sea más amplia en términos funcionales, en el sentido de que los organismos marinos han adoptado muchas estrategias de supervivencia novedosas que no tienen equivalente en el medio terrestre, como, por ejemplo, las desarrolladas por los microorganismos y los animales de las fuentes hidrotermales.

Es urgente estudiar la biodiversidad de los océanos con mayor detalle, prestando especial atención a las zonas litorales, cada vez más amenazadas por la contaminación, la sobreexplotación y los programas de desarrollo mal gestionados. Estas amenazas pueden adoptar diversas formas y ejercer sus efectos de manera directa –como en el caso de la contaminación química, la eutrofización, la sobrepesca y las alteraciones físicas del litoral– o de manera indirecta –a través de las alteracio-

◀ **Foto 5.1: Alga gigante (*Macrocystis pyrifera*).** Esta alga tiene pneumatocistos llenos de gas que la mantienen erecta, flotando cerca de la superficie. El genoma de esta especie está siendo explorado por un consorcio de laboratorios en Estados Unidos y Europa.

nes provocadas por el cambio climático global o la introducción de especies exóticas—. Como resultado, muchas de las zonas litorales han sufrido una sobreexplotación y degradación difíciles de mitigar hoy en día. En la actualidad, los arrecifes de coral y los manglares son las zonas de mayor riesgo. La creciente preocupación por estos problemas se ha traducido en un incremento del número de instrumentos internacionales para proteger la biodiversidad marina y litoral de las amenazas que la acechan, así como para preservar los recursos marinos y promover su uso sostenible. Sin embargo, para que todos estos instrumentos sean efectivos es necesario conocer con mayor detalle los ecosistemas amenazados. Los estudios no pueden limitarse a censar los organismos de los distintos biosistemas, sino que deberían recoger también información sobre la estructura genética de las poblaciones que los conforman, sobre aspectos funcionales de las interacciones dentro de los ecosistemas y sobre la capacidad de adaptación de las poblaciones ante cambios en el entorno. Actualmente existen varias herramientas para realizar estudios de este tipo. El presente capítulo analiza de qué manera las técnicas desarrolladas en el campo de la genómica pueden aplicarse al estudio de la diversidad marina, especialmente en lo relativo a la biodiversidad litoral. Nos centraremos en los organismos eucariotas, que, debido al tamaño generalmente grande de sus genomas, constituyen el mayor reto para la aplicación de estas técnicas.

5.2. PROGRAMAS GENÓMICOS Y BIOLOGÍA MARINA

Se espera que el enfoque genómico proporcione información básica para estudiar, monitorizar y explotar la biodiversidad de los océanos. En este sentido, si la extraordinaria diversidad de vida en el mar puede verse como una ventaja por parte de la comunidad de biólogos marinos, también tiene algo de desventaja. Desde un punto de vista optimista, esta gran diversidad parece prometernos una enorme riqueza a distintos niveles, desde los ecosistemas hasta los genes. Sin embargo, desde un punto de vista práctico surge el problema de cómo desarrollar métodos que nos permitan estudiar tan elevado número de ecosistemas y organismos. Este problema se agrava cuando nuestro objetivo consiste en aplicar los enfoques genómicos, ya que en un amplio rango de organismos es difícil aprovechar este tipo de análisis a gran escala.

La genómica fue desarrollada inicialmente por biólogos especializados en el estudio de especies terrestres. Uno de los factores clave para su aparición fue la existencia de organismos modelo muy bien conocidos y caracterizados, como la levadura de la cerveza (*Saccharomyces cerevisiae*), la mosca de la fruta (*Drosophila melanogaster*), un nematodo (*Caenorhabditis elegans*), el vernáculo (*Arabidopsis thaliana*) y, más recientemente, también el ratón (*Mus musculus*) (Davis 2004). Estos modelos fueron desarrollados para facilitar el estudio de la biología animal y de las plantas terrestres, y, aunque mucha de la información que aportan posee un valor fundamental, con frecuencia su estudio se ha justificado, y se ha venido

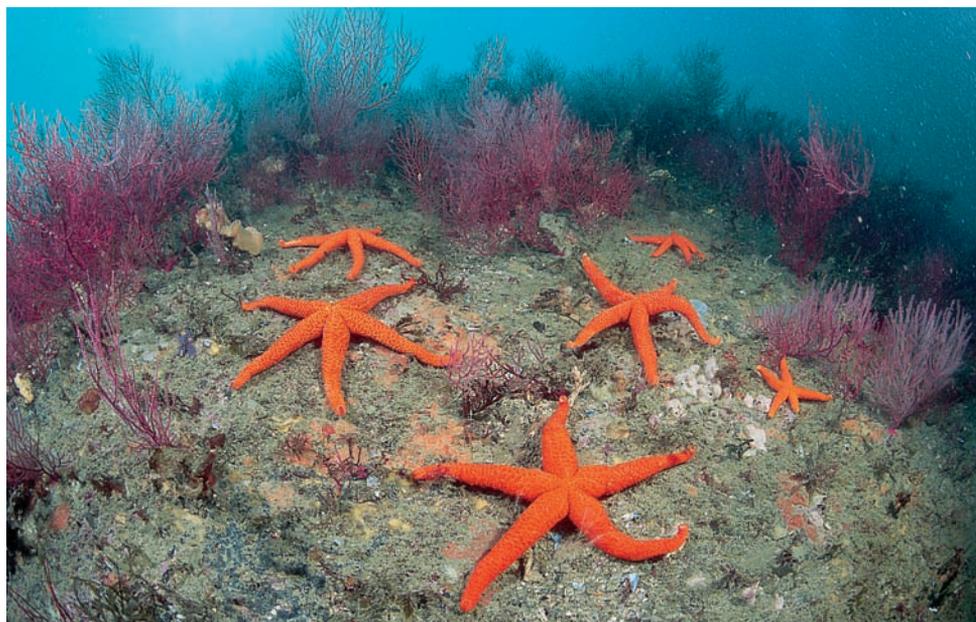


Foto 5.2: Estrella de mar roja espinosa (*Echinaster sepositus*). Las estrellas de mar se alimentan de organismos con defensas químicas, como es el caso de algunas esponjas, y han desarrollado adaptaciones para poder consumir estas presas. Esta «guerra química» ha servido de motor evolutivo para la producción de compuestos bioactivos.

impulsando, por su utilidad a la hora de abordar problemas concretos significativos y de importancia práctica para el hombre. Estos problemas son básicamente de dos tipos: en los modelos de animales, las enfermedades, lo que incluye tanto las infecciosas como las provocadas por alteraciones de procesos, como el cáncer; y en los modelos de plantas, la producción de alimentos en un sentido amplio, incluyendo los efectos de los factores de desarrollo y las enfermedades en la producción de plantas. Con objeto de transferir y aplicar los conocimientos adquiridos a los humanos y a las plantas de cultivo, los estudios realizados en estos organismos modelo se han concentrado principalmente en rasgos comunes que en la mayoría de los casos se conocen con detalle. Este enfoque ha facilitado la constitución de amplias comunidades de investigadores y la concentración de recursos alrededor de estos sistemas modelo, lo que ha propiciado la transición hacia una biología a escala genómica.

El contexto de la biología marina es bien diferente, ya que los esfuerzos se han centrado en comprender cómo funcionan los organismos en el contexto de su ecosistema particular, más que en plantear cuestiones generales sobre su biología. Esto no significa que el enfoque genómico no sea importante para la biología marina, sino más bien que ha de aplicarse de una forma distinta. Por ejemplo, el concepto de «organismo modelo» es mucho más flexible para los biólogos mari-

nos. En algunos contextos puede resultar útil tener un organismo modelo muy completo para el que se disponga tanto de la secuencia genómica como de herramientas de genómica funcional. En otras ocasiones, en cambio, no hay necesidad de que estos modelos permitan un análisis tan detallado, y bastaría, por ejemplo, con la secuencia genómica o incluso con una colección de etiquetas de secuencia expresada (EST, del inglés *expressed sequence tags*).

En algunas situaciones, incluso el enfoque a nivel de organismo puede no ser importante. De ahí el desarrollo de enfoques metagenómicos en los que se obtienen y secuencian muestras de sistemas marinos (Beja et al. 2000; v. también el trabajo de Venter et al. 2004, quienes realizaron una secuenciación a gran escala de ADN de microplancton obtenido cribando agua tomada del mar de los Sargazos con un filtro de 3 μm). Este tipo de enfoque no sólo representa un método muy interesante para captar «instantáneas» de la complejidad genética de un biosistema particular, sino que además evita la necesidad de cultivar los organismos de la muestra. La metagenómica tuvo su primer reconocimiento en el ámbito de la biología marina y constituye un buen ejemplo de cómo el enfoque genómico puede adaptarse para resolver algunas de las cuestiones que se plantean los biólogos marinos. No obstante, y a pesar de que la metagenómica nos permite obtener una visión amplia de la composición genética de los ecosistemas, análisis más detallados requerirán enfoques centrados en los organismos. El problema sigue siendo de qué manera deben desarrollarse enfoques genómicos que puedan aplicarse a la diversidad de los biosistemas marinos.

5.3. MODELOS GENÓMICOS EN BIOLOGÍA MARINA: LA NECESIDAD DE DISPONER DE ORGANISMOS MODELO DISTRIBUIDOS POR TODO EL ÁRBOL FILOGENÉTICO

Los organismos marinos presentan una enorme diversidad filética, y los modelos genómicos existentes a veces pierden utilidad debido a la gran distancia evolutiva que los separa de los organismos objeto de estudio. Por ello, un objetivo importante para proporcionar herramientas adecuadas a los biólogos marinos estriba en desarrollar enfoques genómicos, como, por ejemplo, la secuenciación completa del genoma y la genómica funcional, para especies clave del árbol evolutivo. Estas especies clave podrán utilizarse como modelos «locales» de organismos relacionados filogenéticamente, al igual que, por ejemplo, la riqueza de información genética de *Arabidopsis* ha podido ser aprovechada por investigadores que trabajan con plantas de cultivo (angiospermas) de gran importancia económica. El primer paso para establecer y definir estos modelos consiste en obtener la secuencia completa del genoma –o, en algunos casos, la de las EST–. Como se describe más adelante, la colección de genomas completos disponible constituirá el punto de partida de tal proyecto; pero, para alcanzar este objetivo, la comunidad de biólogos marinos habrá de adoptar medidas de forma concertada y exponer argumentos convincentes que justifiquen un programa de este tipo.

Hasta hace poco, los proyectos genómicos se han centrado en organismos modelo u otros organismos, tales como patógenos o plantas de cultivo, que revestían importancia directa para el hombre. Aunque la posición filogenética de estos organismos no fue el motivo principal de su elección, en la actualidad representan una variada muestra de diversos grupos filogenéticos. La mayoría de los genomas secuenciados disponibles hoy en día corresponden a organismos modelo (entendidos como aquellos susceptibles de ser manipulados en el laboratorio) del linaje de los opistocontos (animales u hongos) o de Viridiplantae (plantas y algas verdes), a excepción de *Dictyostelium discoideum*, un mohó mucilaginoso del filo Amoebozoa. No obstante, la secuenciación del genoma de algunos patógenos humanos ha proporcionado la secuencia de especies eucariotas importantes, entre las que se encuentran una ameba (*Entamoeba histolytica*), algunos apicomplejos (p. ej., *Plasmodium falciparum*) y euglenozoos (p. ej., *Trypanosoma brucei*).

A medida que se han reducido los costes de los proyectos genómicos se ha podido financiar una mayor diversidad de ellos, incluido, por ejemplo, el de la secuenciación de genomas de organismos importantes desde el punto de vista medioambiental, como *Thalassiosira pseudonana* (una diatomea), que permitió obtener la primera secuencia completa del genoma de un organismo del linaje de los heterocontos. Como es de suponer, la importancia medioambiental de *Thalassiosira pseudonana* no constituyó la única razón para su elección, siendo el argumento filogenético un factor también importante, junto con el potencial biotecnológico del metabolismo del silicio en esta especie (*Thalassiosira pseudonana* tiene, como la mayoría de las diatomeas, un exoesqueleto de sílice, el frústulo, y los procesos de formación de esta estructura revisten gran interés por sus aplicaciones en nanotecnología). En este sentido, *Thalassiosira pseudonana* supone un buen ejemplo para los biólogos marinos sobre cómo combinar los criterios filogenéticos con otros distintos (p. ej., de naturaleza biotecnológica o medioambiental) para convencer a las instituciones u organismos que aportan fondos del interés de secuenciar el genoma de un organismo concreto.

En el cuadro 5.1 se muestra una relación de todos los organismos eucariotas cuyo genoma completo ha sido publicado. Una de las principales conclusiones que pueden extraerse es que los proyectos genómicos cada vez cubren un mayor número de linajes de los eucariotas. En la actualidad hay algunos proyectos genómicos centrados en el estudio de especies clave, entre las que se incluyen algunas marinas, como *Emiliana huxleyi* (un cocolitifórido pelágico), *Hydra magnipapillata*, *Strongylocentrotus purpuratus* (erizo de mar), *Litopenaeus vannamei* (la gamba blanca del Pacífico) y *Amphioxys* (el pariente invertebrado vivo más cercano de los vertebrados), además de especies importantes de otros medios, como *Phytophthora infectans* (un oomiceto) y *Chlamydomonas reinhardtii* (un alga verde unicelular para la cual ya se dispone del genoma completo). En el grupo de los procariotas, los avances son mucho más rápidos y ya disponemos de los geno-

Cuadro 5.1: Organismos eucariotas cuyo genoma completo ha sido publicado

Especie	Clasificación	
<i>Homo sapiens</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Pan troglodytes</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Rattus norvegicus</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Mus musculus</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Danio rerio</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Tetraodon nigroviridis</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Takifugu rubripes</i>	Metazoa, Chordata, Vertebrata	
<i>Ciona intestinalis</i>	Metazoa, Chordata	
<i>Drosophila melanogaster</i>	Metazoa, Arthropoda	
<i>Bombyx mori</i>	Metazoa, Arthropoda	
<i>Anopheles gambiae</i>	Metazoa, Arthropoda	
<i>Caenorhabditis briggsae</i>	Metazoa, Nematoda	
<i>Caenorhabditis elegans</i>	Metazoa, Nematoda	
<i>Neurospora crassa</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Aspergillus fumigatus</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Saccharomyces cerevisiae</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Schizosaccharomyces pombe</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Kluyveromyces lactis</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Candida glabrata</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Ashbya (Eremothecium) gossypii</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Yarrowia lipolytica</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Debaryomyces hansenii</i> var. <i>hansenii</i>	Fungi, Ascomycota	
<i>Phanerochaete chrysosporium</i>	Fungi, Basidiomycota	
<i>Cryptococcus neoformans</i>	Fungi, Basidiomycota	
<i>Encephalitozoon cuniculi</i>	Fungi, Microsporidia	
<i>Entamoeba histolytica</i>	Entamoebidae	
<i>Dictyostelium discoideum</i>	Mycetozoa, Dictyosteliida	
<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>indica</i>	Viridiplantae	
<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>japonica</i>	Viridiplantae	
<i>Arabidopsis thaliana</i>	Viridiplantae	
<i>Cyanidioschyzon merolae</i>	Rhodophyta, Bangiophyceae	
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Stramenopiles, Bacillariophyta	
<i>Plasmodium falciparum</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Plasmodium yoelii yoelii</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Cryptosporidium hominis</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Cryptosporidium parvum</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Theileria parva muguga</i>	Alveolata, Apicomplexa	
<i>Trypanosoma brucei</i>	Euglenozoa, Kinetoplastida	
<i>Trypanosoma cruzi</i>	Euglenozoa, Kinetoplastida	

	Descripción	Tamaño del genoma	Criterio principal ¹	¿Especie marina?
	Humano	3.300 Mpb	M	
	Chimpancé	3.100 Mpb	C	
	Modelo de vertebrado	2.800 Mpb	M	
	Modelo de vertebrado	3.454 Mpb	M	
	Pez cebra, modelo de vertebrado	1.700 Mpb	M	
	Modelo genómico de pez	342 Mpb	C	
	Modelo genómico de pez	400 Mpb	C	Sí
	Ascidia, cordado basal	160 Mpb	M	Sí
	Organismo modelo	122 Mpb	M	
	Gusano de la seda	530 Mpb	I	
	Mosquito transmisor de la malaria	26 Mpb	P	
	Modelo de genómica comparada	104 Mpb	C	
	Organismo modelo	97 Mpb	M	
	Organismo modelo	38 Mpb	M	
	Moho, patógeno humano oportunista	30 Mpb	M	
	Organismo modelo	12,1 Mpb	M	
	Organismo modelo	12,4 Mpb	M	
	Levadura, estudios genéticos y aplicaciones industriales	10,6 Mpb	C	
	Patógeno humano oportunista	12,3 Mpb	C/P	
	Patógeno del algodón y de cítricos en el trópico	9,2 Mpb	P	
	Frecuente (en alimentos), aplicaciones industriales	20,5 Mpb	C/I	
	Levadura marina halotolerante	12,2 Mpb	C	Sí
	Hongo lignolítico, descomposición de la madera	30 Mpb	I	
	Patógeno humano oportunista	24 Mpb	C/P	
	Patógeno que afecta al sistema nervioso	2,8 Mpb	P	
	Parásito entérico	20 Mpb	P	
	Moho mucilaginoso, organismo modelo	34 Mpb	M	
	Cultivo alimentario	390 Mpb	F	
	Cultivo alimentario	390 Mpb	F	
	Especie modelo de plantas	157 Mpb	M	
	Alga roja de manantiales de agua caliente y ácida	16,5 Mpb	E	
	Diatomea del plancton	34,5 Mpb	E	Sí
	Parásito humano transmisor de la malaria	22 Mpb	P	
	Parásito transmisor de la malaria en roedores	23 Mpb	C	
	Parásito intestinal	9 Mpb	C/P	
	Agente causante de la criptosporidiosis en humanos	10,4 Mpb	C/P	
	Parásito de garrapatas (fiebre de la costa oriental)	8,3 Mpb	P	
	Agente causante de la enfermedad del sueño africana	35 Mpb	P	
	Agente causante de la enfermedad de Chagas	108 Mpb	P	

¹ Motivo principal que llevó a la inclusión de cada especie en el programa del genoma: C: genómica comparada; E: relevancia filogenética o medioambiental; F: planta de cultivo; I: aplicaciones industriales; M: especie modelo; P: patógeno humano o de plantas de cultivo.

mas completos de varios de ellos, algunos de los cuales son también de origen marino, como es el caso de múltiples cepas de las bacterias pelágicas fotosintéticas *Synechococcus* y *Prochlorococcus*. Así pues, estamos progresando hacia la cobertura de todos los principales grupos de eucariotas y procariotas. Sin embargo, en un futuro será necesario canalizar activamente este proceso para dar prioridad a los grupos más importantes, especialmente a los grupos clave para los biólogos marinos, y en particular a los eucariotas, muchos de los cuales poseen genomas de gran tamaño. Iniciativas como el libro blanco *Frontiers in genomics: insights into protist evolutionary biology* (*Las fronteras de la genómica: una mirada a la biología evolutiva de los protistas*), producto del taller de trabajo internacional organizado por Debashish Bhattacharya en la Universidad de Iowa en 2004 (www.biology.uiowa.edu/workshop/Genomics_of_Eukaryotic_Microbes.html), son muy importantes en este sentido, porque los argumentos que exponen se asientan en una perspectiva filogenética amplia. En esta obra se propone la secuenciación del genoma completo de ciertas especies de protistas escogidos del árbol evolutivo de los eucariotas basándose en una combinación de criterios filogenéticos y de otra índole. Las especies propuestas no sólo contribuirían a cubrir los vacíos del árbol filogenético de los eucariotas, sino que también estarían representados algunos grupos marinos, como los de la clase Chlorarachnea y los foraminíferos, junto con otros, como los quitridiales y paraphysomonas, en los que se encuentran algunas especies marinas.

Disponer de la secuencia completa del genoma es, por supuesto, un requisito esencial para que un organismo pueda servir como organismo modelo. No obstante, su utilidad aumenta de manera importante si además se cuenta con herramientas que faciliten el estudio de la función génica. La genómica funcional permite descubrir nuevas características biológicas de grupos definidos de organismos imposibles de conocer mediante el simple análisis de la secuencia genómica. Asimismo, estos dos aspectos (la secuencia genómica y las herramientas funcionales) están relacionados en la medida en que la disponibilidad de herramientas para el análisis de la función génica proporcione un argumento adicional para la secuenciación del genoma. Éste fue el caso de modelos clásicos, como *Drosophila* y *Arabidopsis*, y ha sido un factor importante para la selección de *Phaeodactylum tricorutum* en el segundo proyecto de secuenciación del genoma realizado en diatomeas, proyecto que está a punto de finalizar en el Joint Genome Institute (JGI).

Evidentemente, resulta difícil imaginar a estas alturas un organismo modelo que pueda ser útil a la vez en genómica funcional y como modelo de todos los grupos más importantes de eucariotas. Por este motivo convendría definir, como un objetivo inicial, los criterios mínimos que debería cumplir cualquier modelo genómico. Recientemente, el Aquaculture Genome Coordinating Committee elaboró un informe que incluía una propuesta de criterios para promover la genómica en especies cultivadas (www.animalgenome.org/aquaculture/updates/NRSP8/White_Paper_2005_s.html).



Foto 5.3: Comunidad de fondos rocosos con presencia de varias especies de esponjas. Las esponjas producen gran variedad de sustancias químicas para defenderse, de las que ya se han extraído algunos compuestos de interés farmacéutico.

A continuación se sugiere cómo se podrían adaptar estos requisitos al contexto más amplio de la biología marina general.

Propuesta de criterios para definir una especie como modelo genético:

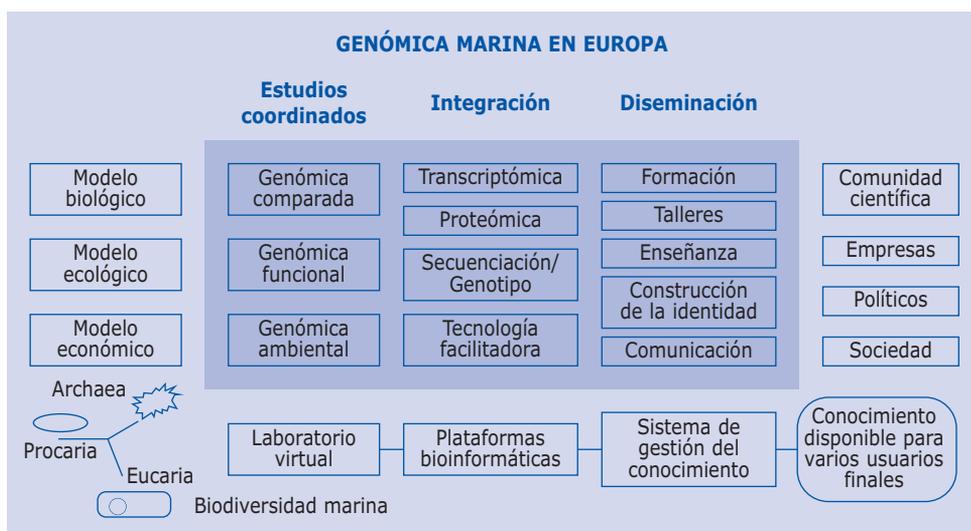
- Contar con una amplia y exhaustiva base de datos de EST (tejidos y ciclos de desarrollo/vida) en la que se encuentren representados la mayoría de transcritomas del organismo.
- Poseer genotecas de cromosomas bacterianos artificiales (BAC) de amplia cobertura con insertos grandes.
- Tener micromatrices con el número máximo de genes únicos identificables.
- Presentar suficientes fragmentos de genoma secuenciado que permitan la identificación inicial de genes, del contenido repetido y del polimorfismo.
- En aquellos casos en los que se pueda aplicar un enfoque genético clásico, disponer de un mapa genético con una resolución <1 centiMorgan.
- Disfrutar de una infraestructura estable, tanto física como bioinformática, que asegure el mantenimiento y la disponibilidad pública de recursos genómicos.

Otro objetivo importante para promover la aplicación de los enfoques genómicos a los sistemas marinos consiste en agrupar a toda la comunidad de biólogos marinos para que colaboren entre sí y centren sus esfuerzos en un número razonable de especies. Iniciativas de este tipo son importantes para crear grupos de interés con relevancia suficiente que trabajen en nuevos sistemas modelo, así como para favorecer la colaboración entre investigadores con amplia experiencia en aspectos biológicos clave pero poca en genómica e investigadores con una dilatada experiencia técnica en genómica. En Europa, la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina (MGE, Marine Genomics Europe) está realizando grandes esfuerzos al respecto.

5.4. RED EUROPEA DE EXCELENCIA EN GENÓMICA MARINA

La Red Europea de Excelencia en Genómica Marina (www.marine-genomics-europe.org) está compuesta por 450 investigadores de 45 instituciones (118 laboratorios o grupos de investigación) y 16 países. Su objetivo principal radica en promover la aplicación de enfoques genómicos basados en técnicas de secuenciación de alto rendimiento al estudio de los organismos marinos. El método consiste en agrupar laboratorios de biología marina en torno a proyectos comunes, con la finalidad de crear la masa crítica necesaria para el desarrollo de enfoques genómicos (esquema 5.1). Ejemplos de este tipo de integración son la formación de redes de diversas plataformas genómicas, el establecimiento de una

Esquema 5.1: Red Europea de Excelencia en Genómica Marina



Esta representación esquemática muestra cómo el objetivo principal de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina («Integración») se conjuga con el programa de investigación («Estudios coordinados») y con otras actividades, como la interacción con los responsables políticos y la sociedad («Diseminación»).

infraestructura bioinformática común, el lanzamiento de varios y muy importantes proyectos a gran escala, y la puesta en marcha de un programa de educación y formación para jóvenes científicos. Dentro de la red MGE, los enfoques genómicos se utilizan para investigar una amplia gama de asuntos relacionados con el funcionamiento de los ecosistemas marinos y con la biología de los organismos marinos.

La investigación coordinada (programa de investigación coordinada) entre miembros de la red se divide en enfoques genómicos comparados, funcionales y ambientales, centrados respectivamente en la comparación de genomas en el contexto filogenético, en el análisis de la función genética mediante técnicas de alto rendimiento y en la aplicación de la metodología genómica al estudio de la diversidad marina (esquema 5.2). Estos enfoques se utilizan en cuatro «nodos» que asocian a laboratorios interesados en determinados grupos de organismos: el nodo microbiano, el nodo de algas, el nodo de evolución, desarrollo y diversidad, y el nodo de peces y marisco. El programa de investigación coordinada fue creado con el fin de obtener datos que pudieran ser aprovechados en los programas de gestión de recursos marinos (predicción de cambios globales en las poblaciones marinas, conservación de la biodiversidad, control de la pesca y mejora de las especies de cultivo), así como en los proyectos de exploración genómica en temas de salud y biotecnología. A continuación se detallan los objetivos de estos tres tipos de investigación coordinada (comparada, funcional y ambiental).

Esquema 5.2: Estructura de la investigación coordinada de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina¹



¹ En cursiva se muestran los objetivos principales de la red, que incluyen problemas importantes para la gestión y explotación de la biodiversidad litoral.



Foto 5.4: Laboratorio de secuenciación de DNA en el Instituto de Investigación Genómica de Gaithersburg, Maryland, EE. UU. Los rápidos avances en la tecnología de secuenciación del DNA están permitiendo conocer el genoma de muchos organismos marinos. El reto estriba ahora en interpretar la información que este genoma contiene.

El propósito principal del programa de genómica comparada es identificar y trabajar con organismos marinos modelo que representen los distintos filos del árbol filogenético. Algunas de las especies identificadas ya han entrado en la era posgenómica, y la atención se ha centrado en entender la función de los genes. La lista de nuevos candidatos crece continuamente. Algunos de ellos son organismos clave en la evolución, ya sea por su novedad filética o porque sus genomas contienen familias de genes de especial interés para realizar un análisis comparativo.

El programa de genómica funcional investiga las complejas relaciones entre los estímulos endógenos y exógenos, bióticos y abióticos, y la expresión génica mediante la aplicación de una gran variedad de métodos, entre los cuales se encuentran el estudio en micromatrices y enfoques proteómicos y metabolómicos. Estos enfoques se están desarrollando para organismos modelo seleccionados.

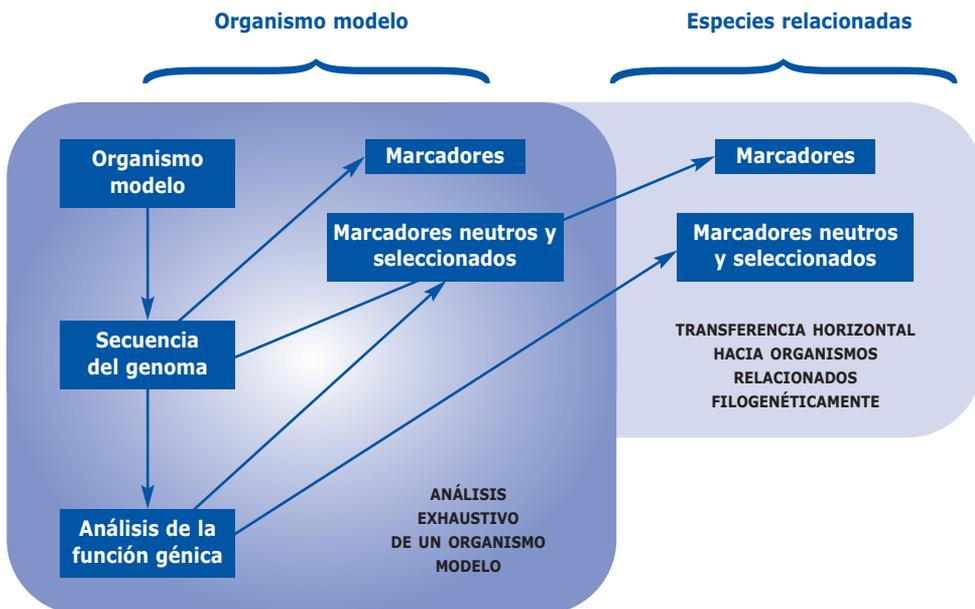
El objetivo principal del programa de genómica ambiental consiste en definir la estructura y la dinámica de la biodiversidad de los ecosistemas marinos. Actualmente existe un gran interés por asociar estos estudios con el programa de genómica funcional, de modo que los datos obtenidos en ambos programas puedan emplearse en los distintos biosistemas estudiados. Esta articulación entre el estudio en organismos modelo y la aplicación directa de enfoques genómicos en un contexto ecológico es una de las características más destacadas del trabajo de la

red. En los próximos apartados se amplía este tema a partir de los trabajos realizados en las algas pardas o feofíceas, y en particular en *Ectocarpus siliculosus*, una especie modelo.

5.5. ORGANISMOS MODELO COMO TÉCNICA PARA APLICAR LOS MÉTODOS GENÓMICOS A CUESTIONES MARINAS

Las causas que provocan cambios en los biosistemas marinos sólo pueden comprenderse si se conoce con exactitud la biología de los organismos que los conforman. La mejor manera de adquirir dicho conocimiento es mediante la comprensión exhaustiva de la biología de organismos modelo seleccionados (análisis vertical) y su posterior aplicación al estudio de otros organismos relacionados (transferencia horizontal). Así pues, como ya se dijo anteriormente, la existencia de un organismo modelo bien caracterizado facilitará la caracterización de otro organismo de un biosistema ecológico determinado siempre que los dos pertenezcan a un mismo grupo filogenético (esquema 5.3). Las feofíceas o algas pardas, por ejemplo, son los organismos más abundantes de los ecosistemas rocosos de la orilla en términos de biomasa, y, en algunas zonas submarinas, los bosques de sargazo compiten en extensión y en densidad con los bosques terrestres. No obstante, la información disponible sobre las feofíceas es limitada, especialmente en el nivel molecular. Además, otros sistemas modelo, por ejemplo, en los linajes

Esquema 5.3: Ejemplo de cómo el análisis exhaustivo de un organismo modelo puede emplearse en el desarrollo de herramientas útiles para el análisis de la biodiversidad de los ecosistemas



de opistocontos o de plantas verdes, son de uso limitado debido a la gran distancia que los separa de las feofíceas (más de 1.000 millones de años) en el árbol filogenético. Basándonos en estos y otros factores decidimos desarrollar un modelo de feofíceas que fuera válido para el enfoque genómico y la genómica funcional. Los criterios para la selección del organismo modelo fueron el tamaño del genoma (tamaño pequeño) y la presencia de características que facilitarían los análisis genéticos (capacidad para completar su ciclo vital y hacer cruzamientos en el laboratorio).

Antes del inicio del programa, varias especies de feofíceas habían servido de modelo en el estudio de su biología. Por ejemplo, *Fucus* spp. se utilizó ampliamente en biología celular (Berger, Taylor y Brownlee 1994; Bouget, Berger y Brownlee 1998; Corellou et al. 2000; Goddard et al. 2000; Corellou et al. 2001; Brownlee, Bouget y Corellou 2001; Coelho et al. 2002), y se disponía de datos de EST (Roeder et al. 2004) para *Laminaria digitata*, un alga marina de gran importancia económica (McHugh 2003). Sin embargo, tanto *Fucus* spp. como *Laminaria digitata* producen largos talos y su ciclo vital es difícil de completar en el laboratorio. Asimismo, se sabía que el genoma de *L. digitata* era muy grande (Le Gall et al. 1993), y determinamos que los genomas de *Fucus* spp. eran incluso mayores (más de 1.000 Mpb; Peters et al. 2004; v. también Kapraun 2005). En cambio, estudios previos habían descrito que el tamaño del genoma de los ectocarpales era significativamente menor (Stache 1993), dato que pudimos confirmar (Peters et al. 2004). Igualmente, los miembros de este orden son menores y su cultivo en laboratorio resulta más sencillo. Por ello, tras realizar un estudio comparativo de varios miembros de ectocarpales, propusimos *Ectocarpus siliculosus* como organismo modelo para las feofíceas.

5.6. ECTOCARPUS SILICULOSUS: UN ORGANISMO MODELO PARA LAS FEOFÍCEAS

Ectocarpus puede cultivarse en el laboratorio en placas de Petri recubiertas de agua de mar natural o artificial sea cual sea el estadio en que se encuentre de su ciclo vital. Su ciclo sexual, en el que hay una alternancia de dos generaciones independientes (los esporofitos y los gametocitos), puede completarse en tres meses, y los cruces sexuales pueden realizarse con gametos masculinos y gametofitos femeninos. Otras ventajas a favor de *Ectocarpus* como organismo modelo son su elevada fertilidad, la existencia de numerosas cepas en distintas zonas templadas de todo el mundo, la corta distancia filogenética que separa a ectocarpales y laminariales –tan importantes desde el punto de vista económico–, y el hecho añadido de que ha sido una de las feofíceas más estudiadas (v. Peters et al. 2004 y las referencias que contiene).

En junio de 2004, un consorcio de 35 laboratorios presentó a Genoscope –un centro francés de secuenciación– una propuesta para secuenciar el genoma de *Ecto-*

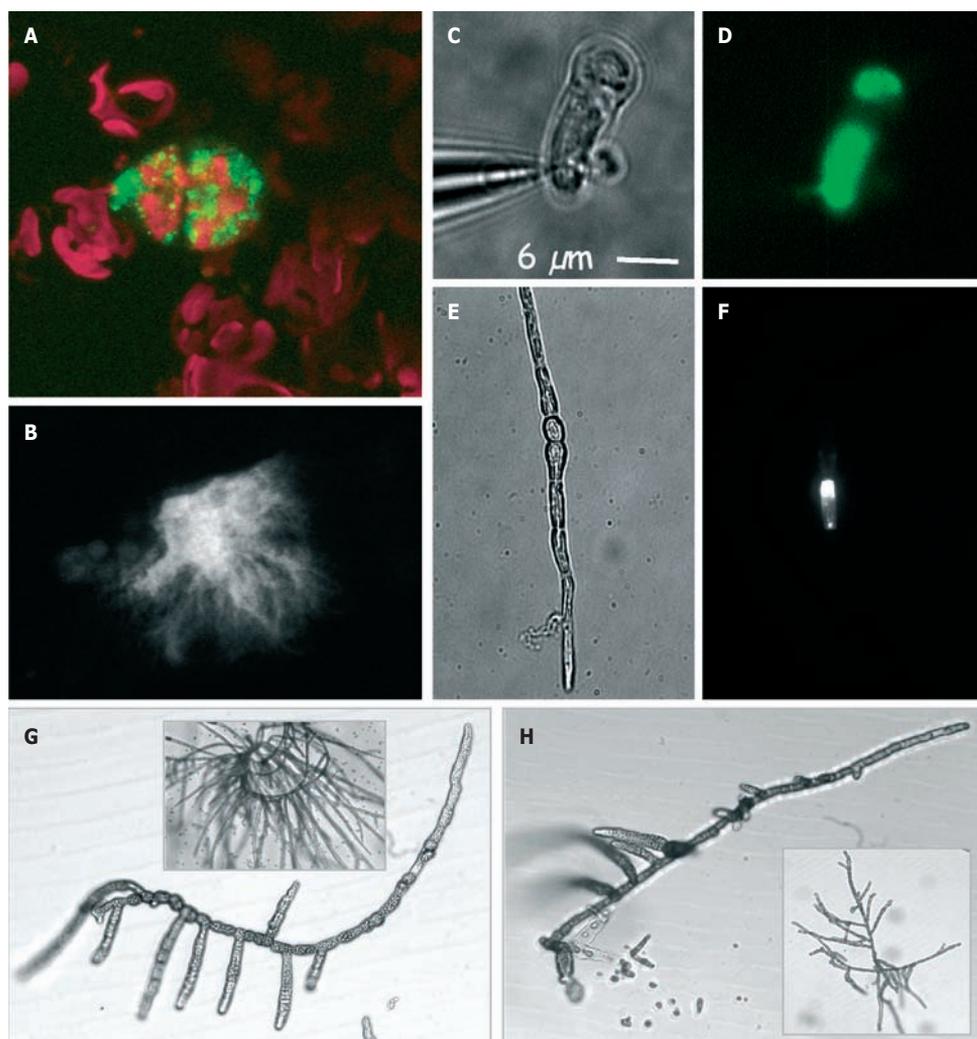


Foto 5.5: Algunas herramientas moleculares desarrolladas para *Ectocarpus siliculosus*, organismo modelo utilizado en el estudio de las algas pardas.

A: Marcadores fluorescentes introducidos dentro de una célula filamentosas de *Ectocarpus* mediante biolística. Los dos marcadores fluorescentes, FITC (verde) y rojo Texas (rojo), fueron detectados con técnicas de microscopía confocal. También se puede observar la autofluorescencia de los cloroplastos (violeta). Este método permite la introducción de marcadores fluorescentes en biología celular, y también se está utilizando para optimizar la carga biolística en el desarrollo de un protocolo de transformación (colaboración con Colin Brownlee, Marine Biological Association, Plymouth, Reino Unido). **B:** Ejemplo de una técnica de biología celular aplicada a *Ectocarpus*. Imagen de la actina del citoesqueleto de una célula filamentosas de un esporofito obtenida por microscopía confocal. Las células fueron fijadas y teñidas con faloidina-alexa-flúor. **C y D:** Microinyección de un gameto de *Ectocarpus* con marcador fluorescente FITC (C: campo brillante; D: fluorescencia). **E y F:** Desarrollo de un protocolo de interferencia de ARN. Microinyección de un esporofito joven de *Ectocarpus* (ocho células) con ARN de doble hebra y un marcador fluorescente (alexa-flúor 488). **G y H:** Ejemplo de *Ectocarpus* mutante aislado de una población irradiada con UV. El alga mutante inmadura (H) se compara con un esporofito original (sin mutación) en el mismo estadio (G); además se muestran intercalados estadios de desarrollo posteriores.

carpus. Este proyecto, aceptado en septiembre de ese mismo año, planteaba una cobertura del genoma de 10x mediante la técnica de secuenciación aleatoria *shot-gun* (4.280.000 lecturas), más otras 100.000 lecturas adicionales de secuencias de ADNc para obtener el número máximo de secuencias de ADNc completas. Se espera que la fase de secuenciación finalice en 2006. En la actualidad, la secuencia de *Ectocarpus* puede consultarse en <http://genomer.sb-roscoff.fr/Ectocarpus>, si bien para ello es necesario disponer de una clave de acceso.

Paralelamente se está trabajando en el desarrollo de herramientas moleculares para *Ectocarpus*, como la transformación génica y la tecnología de ARN de interferencia (ARNi) (foto 5.5). Hasta la fecha se han descrito protocolos de mutagénesis química y por UV (MMS y EMS), y se ha preparado y ensayado una micromatriz piloto.

En abril de 2005 se celebró un encuentro internacional sobre *Ectocarpus* en Roscoff, en el que participaron cerca de 50 científicos de países como Japón, Corea, EE. UU., Australia, Chile, Francia, Alemania y Reino Unido (v. www.sb-roscoff.fr/Esil2005prog.pdf). Esta cita permitió el intercambio de opiniones sobre la coordinación del proyecto genómico, además de una puesta al día de las investigaciones relacionadas con *Ectocarpus* en una amplia gama de disciplinas, tales como biología del desarrollo, biología celular, fisiología, ecología y sistemática, ecología química y bioquímica.

5.7. EL PROYECTO GENÓMICO DE *ECTOCARPUS* Y LA BIODIVERSIDAD LITORAL

¿De qué manera la aplicación de la genómica de *Ectocarpus* nos permitirá entender la biodiversidad litoral? Por un lado, *Ectocarpus* servirá como modelo para estudiar cómo se adaptan las poblaciones de feofíceas al medio; y, por otro, una vez conocida la estructura del genoma y las funciones génicas, los conocimientos adquiridos podrán aplicarse al estudio de otras especies (p. ej., de *Fucus*) con un papel más importante en los ecosistemas litorales. En la actualidad ya se han iniciado estudios para ampliar nuestros conocimientos sobre la ecología de *Ectocarpus*, tanto a nivel de su distribución mundial y de la interrelación entre distintas variedades, como en un ámbito más local y ecológico. En este proyecto, que se basará en estudios previos (p. ej., Stache 1989), participan varios laboratorios del Consorcio del Genoma de *Ectocarpus*.

Respecto a la transferencia de información de *Ectocarpus* a otras feofíceas, cabe destacar que el conocimiento actual sobre la influencia relativa de factores como la selección, las mutaciones, la deriva genética y el flujo de genes en la composición génica de los biosistemas del litoral se ha visto dificultado por la falta de marcadores genéticos adecuados, especialmente marcadores nucleares. En términos generales, la aplicación de la genómica a la genética de poblaciones ha aportado

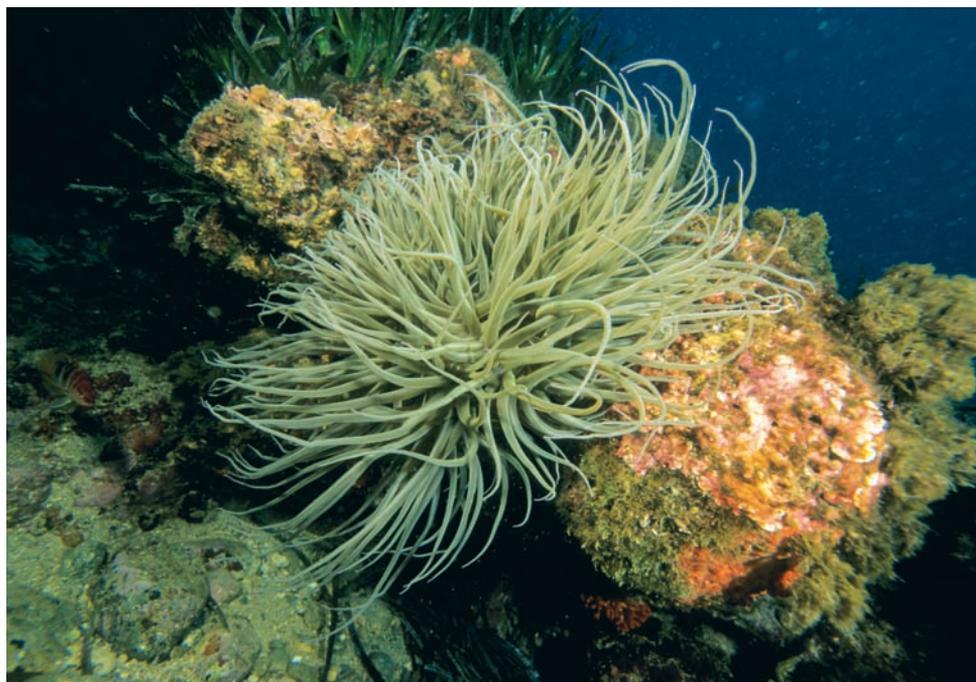


Foto 5.6: Actinia o anémona de mar (*Anemonia sulcata*). Las actinias, junto con otros organismos sésiles, se cuentan entre los seres vivos marinos más ricos en sustancias bioactivas y constituyen una fuente potencial de moléculas para uso farmacéutico.

nuevos datos sobre los procesos genéticos y evolutivos que afectan a la variación nuclear de muchos animales y plantas modelo (Mitchell-Olds y Clauss 2002; Nordberg e Innan 2002; Maloof 2003). En este contexto, el proyecto del genoma de *Ectocarpus* ha captado la atención de varios grupos interesados en la microevolución de la genética de poblaciones y la sistemática de las feofíceas, algunos de los cuales aplicarán la información del genoma de *Ectocarpus* al estudio de algas paradas clave en ecosistemas litorales.

Efectivamente, el genoma de *Ectocarpus* proporcionará herramientas genéticas de gran valor para el estudio de los procesos de microevolución (interespecífica e intraespecífica) de las feofíceas. A partir del estudio de la conservación y el polimorfismo de los *loci* homólogos del genoma de *Ectocarpus* y otras algas, el análisis detallado del genoma en busca de secuencias codificadoras y no codificadoras entre distintas distribuciones de especies permitirá obtener información sobre la dinámica de procesos evolutivos y genéticos *loci* específicos (p. ej., selección, mutaciones, emparejamiento selectivo y recombinación), así como sobre procesos demográficos que afectan al conjunto del genoma (p. ej., deriva genética, flujo de genes, endogamia; Luikart et al. 2003). La disponibilidad de secuencias homólogas codificadoras de proteínas posibilitará el estudio de las

variaciones moleculares adaptativas en este grupo. Por ejemplo, mediante la comparación de la genealogía alélica de los *loci* con secuencias que codifican múltiples proteínas en varias especies, las diferencias en los niveles de polimorfismo intra e interespecíficos nos proporcionarán información clave sobre los efectos selectivos de los procesos funcionales durante la especiación (Mitchell-Olds y Clauss 2002). Además, la comparación de las variaciones del fenotipo y del genotipo entre distintos individuos de una misma especie nos permitirá esclarecer los controles genéticos y factores limitantes que influyen no sólo en la distribución de los organismos, sino también en las interacciones ambientales (Jackson et al. 2002). La comparación de las variaciones de las secuencias en todo el genoma entre individuos de una misma población y entre varias poblaciones facilita la identificación de los *loci* verdaderamente no codificantes (Luikart et al. 2003). Estos *loci* no codificantes resultan imprescindibles para poder estimar con exactitud parámetros de genética de poblaciones, como el tamaño efectivo de la población y la tasa efectiva de migración. En especies haploides-diploides, como *Ectocarpus*, estos parámetros son de especial interés para estudiar las consecuencias de la coexistencia de individuos de vida independiente en fase haploide y diploide en la estructura de la genética de poblaciones (p. ej., Engel, Destombe y Valero 2004).

5.8. OTROS ORGANISMOS MODELO ACTUALES Y FUTUROS PARA LOS BIOSISTEMAS MARINOS

Por su biomasa, las rodofíceas (algas rojas), las clorofíceas (algas verdes) y las praderas marinas son, con las feofíceas o algas pardas, los organismos más importantes de la flora de los biosistemas litorales. Las praderas marinas son angiospermas, por lo que los trabajos previos sobre angiospermas terrestres, como *Arabidopsis* o el arroz, podrían aportar datos de interés para su estudio. Sin embargo, las rodofíceas y clorofíceas se hallan muy alejadas filogenéticamente de las feofíceas y de otros organismos modelo (en el caso de las clorofíceas marinas, sin embargo, la situación es ligeramente mejor, al pertenecer al grupo más amplio de las clorofíceas, Viridiplantae, que también incluyen a las angiospermas). Recientemente se ha publicado la secuencia del genoma de *Cyanidioschyzon merolae*, una rodofícea unicelular (Matsuzaki et al. 2004), pero esta especie se encuentra relativamente alejada de las rodofíceas pluricelulares y posee un genoma poco común y muy compacto, probablemente porque habita en fuentes de agua caliente y ácidas ricas en sulfato. Por este motivo es importante caracterizar organismos modelo que permitan estudiar los otros grupos de algas, especialmente las rodofíceas, al igual que el desarrollo de *Ectocarpus* como modelo ha posibilitado el estudio de las feofíceas.

Una encuesta reciente sobre potenciales modelos para las macroalgas propuso a *Porphyra yezoensis* como candidato (Waaland, Stiller y Cheney 2004). La elec-

ción de *Porphyra yezoensis* se basó en muchos de los criterios que se utilizaron durante la selección de *Ectocarpus* como modelo de las feofíceas, entre los que se incluyen el tamaño del genoma (aproximadamente 300 Mpb; Kapraun et al. 1991), la facilidad de cultivo en el laboratorio, la existencia de mutantes (Ohme y Miura 1988; Mitman y Van der Meer 1994; Yan, Fujita y Aruga 2000), el desarrollo de métodos para preparar y regenerar protoplastos (Waaland et al. 1990), y la gran cantidad de información disponible sobre aspectos bioquímicos, fisiológicos y de cultivo. Otros factores considerados fueron la importancia económica de *Porphyra* (es la base de la multimillonaria industria de las algas nori), su relevancia ecológica en algunos hábitats litorales, la existencia de EST (Nikaido et al. 2000; Asamizu et al. 2003) y los avances en transformación génica (Cheney, Metz y Stiller 2001; He et al. 2001; Lin et al. 2001). Conjuntamente, estos argumentos para desarrollar *Porphyra yezoensis* como modelo genómico son bastante consistentes, y es probable que en un futuro próximo se inicie un proyecto genómico dedicado a este organismo. No obstante, las muestras genómicas de rodofíceas no deberían limitarse a organismos de la clase Bangiophyceae –a la que pertenecen tanto *P. yezoensis* como *C. merolae*–, sino que también habría que incluir como mínimo un miembro de la otra gran clase, Floridiophyceae, en la que se encuentran organismos económicamente importantes, como algunos productores de agar (p. ej., *Gracilaria* spp.) o carrogenatos (p. ej., *Kappaphycus* spp. y *Chondrus crispus*).

La genómica de las macroalgas verdes parece no ser un tema prioritario, posiblemente porque sus aplicaciones industriales son menos evidentes que las de las rodofíceas y las feofíceas. Independientemente de ello, el mejor candidato para convertirse en modelo para las clorofíceas probablemente sea *Ulva* (incluyendo taxones antiguamente llamados *Entheromorpha*), debido al gran número de publicaciones disponibles (Bryhni 1974; Fjeld y Løvle 1976; Reddy, Iima y Fujita 1992), a la amplia colección de EST y a la alta velocidad de multiplicación de este organismo, cuya proliferación litoral se ve favorecida por los procesos de eutrofización (mareas verdes). No obstante, en la actualidad no existe ningún programa genómico dedicado a *Ulva*.

La exposición precedente se ha limitado a las macroalgas como componentes más destacados de los biosistemas litorales, pero indudablemente existen también otros organismos modelo importantes para los ecosistemas marinos. Dentro del grupo de organismos fotosintéticos de la zona pelágica, procariotas como *Synechococcus* y *Prochlorococcus* han sido ya estudiados mediante enfoques genómicos. Más recientemente, un eucariota del filo de Prasinophyta, *Ostreococcus tauri*, un alga verde picoplanctónica de amplia distribución en los océanos, se ha convertido también en organismo modelo. *Ostreococcus tauri* posee el genoma más pequeño conocido de todos los eucariotas fotosintéticos de vida independiente (11,5 Mpb); mide 1,5 μm de diámetro y tiene un cloroplasto y una mitocondria. Recientemente se ha obtenido su genoma completo en el Labora-

torio Arago (Banyuls, Francia, miembro de la red MGE). Se trata de un genoma bastante compacto, con sólo unos pocos intrones y secuencias intragénicas cortas. Un factor importante para el análisis genético es su bajo nivel de redundancia genética, con familias de genes pequeñas, generalmente formadas por un único gen. En la actualidad están desarrollándose para este organismo herramientas genéticas como la transformación génica y el análisis de la expresión génica con micromatrices.

En el linaje metazoario está apareciendo un número considerable de nuevas especies modelo distribuidas en puntos clave del árbol filogenético, tras la aplicación de enfoques tipo evo-devo (evolución-desarrollo) para entender la evolución de la complejidad de este filo. Muchos de estos modelos son de origen marino.

5.9. CONCLUSIÓN

Las necesidades de la comunidad marina en materia genómica difieren en cierta medida de las de los biólogos terrestres, y los enfoques de muestreo generalizado, como la metagenómica, pueden resultar más relevantes en este contexto. Sin embargo, el desarrollo en profundidad de la genómica aplicada a organismos modelo es también importante para que nuestra comprensión de los biosistemas progrese desde un conocimiento descriptivo hacia uno funcional. Una de las dificultades a las que se enfrenta este tipo de enfoque es la diversidad filogenética de los biosistemas marinos. Como resultado de ello, los organismos modelo suelen encontrarse muy alejados de las especies objeto de estudio, lo que obstaculiza su utilización. Para abordar este problema es preciso que la secuenciación del genoma y otros enfoques genómicos se apliquen a especies seleccionadas a lo largo del árbol filogenético, cubriendo así la mayor parte posible de su inherente biodiversidad. El futuro desarrollo de algunas de estas especies como modelos genómicos completos aportará el conocimiento funcional exhaustivo que podrá aplicarse a especies relacionadas dentro del mismo grupo filogenético.

AGRADECIMIENTOS

Marine Genomics Europe, la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina, recibe financiación de la Unión Europea. El genoma de *Ectocarpus* se está secuenciando en Genoscope, Evry, Francia. El trabajo sobre *Ectocarpus* realizado en el laboratorio de Roscoff está financiado por Marine Genomics Europe, el programa nacional de genómica marina francés (Groupement d'Intérêts Scientifiques), el Centre National de Recherche Scientifique francés y la Universidad Pierre y Marie Curie de París.

BIBLIOGRAFÍA

- ASAMIZU, E., M. NAKAJIMA, Y. KITADE, N. SAGA, Y. NAKAMURA, y S. TABATA. «Comparison of RNA expression profiles between the two generations of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta), based on expressed sequence tag frequency analysis». *J. Phycol.* 39 (2003): 923-930.
- BEJA, O., L. ARAVIND, E. V. KOONIN, M. T. SUZUKI, A. HADD, L. P. NGUYEN, S. B. JOVANOVIĆ, et al. «Bacterial rhodopsin: evidence for a new type of phototrophy in the sea». *Science* 289 (2000): 1902-1906.
- BERGER, F., A. TAYLOR, y C. BROWNLEE. «Cell fate determination by the cell wall in early *Fucus* development». *Science* 263 (1994): 1421-1423.
- BOUGET, F. Y., F. BERGER, y C. BROWNLEE. «Position dependent control of cell fate in the *Fucus* embryo: role of intercellular communication». *Development* 125 (1998): 1999-2008.
- BRYHNI, E. «Control of morphogenesis in the multicellular alga *Ulva mutabilis*. Defect in cell wall production». *Dev. Biol.* 37 (1974): 273-277.
- BROWNLEE C., F. Y. BOUGET, y F. CORELLOU. «Choosing sides: establishment of polarity in zygotes of fucoid algae». *Semin. Cell Dev. Biol.* 12 (2001): 345-351.
- CHENEY, D., B. METZ, y J. STILLER. «*Agrobacterium*-mediated genetic transformation in the macroscopic marine red alga *Porphyra yezoensis*». *J. Phycol.* 37, supl. (2001): 11.
- COELHO S. M., A. R. TAYLOR, K. P. RYAN, I. SOUSA-PINTO, M. T. BROWN, y C. BROWNLEE. «Spatiotemporal patterning of reactive oxygen production and Ca(2+) wave propagation in *Fucus* rhizoid cells». *Plant Cell* 14 (2002): 2369-2381.
- CORELLOU F., S. R. BISGROVE, D. L. KROPF, L. MEIJER, B. KLOAREG, y F. Y. BOUGET. «A S/M DNA replication checkpoint prevents nuclear and cytoplasmic events of cell division including centrosomal axis alignment and inhibits activation of cyclin-dependent kinase-like proteins in fucoid zygotes». *Development* 127 (2000): 1651-1660.
- CORELLOU F., C. BROWNLEE, B. KLOAREG, y F. Y. BOUGET. «Cell cycle-dependent control of polarised development by a cyclin-dependent kinase-like protein in the *Fucus* zygote». *Development* 128 (2001): 4383-4392.
- DAVIS, R. H. «The age of model organisms». *Nat. Rev. Genet.* 5 (2004): 69-76.
- ENGEL, C. R., C. DESTOMBE, y M. VALERO. «Mating system and gene flow in the red seaweed *Gracilaria gracilis*: Effect of haploid-diploid life history and intertidal rocky shore landscape on fine-scale genetic structure». *Heredity* 92 (2004): 289-298.
- FJELD, A., y A. LØVLE. «Genetics of multicellular algae». En R. A. Lewin, ed. *The genetics of algae*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1976, 219-235.
- GODDARD H., N. F. MANISON, D. TOMOS, y C. BROWNLEE. «Elemental propagation of calcium signals in response-specific patterns determined by environmental stimulus strength». *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97 (2000): 1932-1937.
- HE, P., Q. YAO, Q. CHEN, M. GUO, A. XIONG, W. WU, y J. MA. «Transferring and expression of glucose oxidase gene – gluc in *Porphyra yezoensis*». *J. Phycol.* 37, supl. (2001): 22.
- JACKSON, R. B., D. R. LINDER, M. LYNCH, M. PURUGGANAN, S. SOMERVILLE, y S. S. THAYER. «Linking molecular insight and ecological research». *Trends Ecol. Evol.* 17 (2002): 409-414.
- KAPRAUN, D. F. «Nuclear DNA content estimates in multicellular green, red and brown algae: phylogenetic considerations». *Annals of Botany* 95 (2005): 7-44.

- KAPRAUN, D. F., T. K. HINSON, y A. J. LEMUS. «Karyology and cytophotometric estimation of inter-and intraspecific nuclear DNA variation in four species of *Porphyra* (Rhodophyta)». *Phycologia* 30 (1991): 458-66.
- LE GALL, Y., S. BROWN, D. MARIE, M. MEJJAD, y B. KLOAREG. «Quantification of nuclear DNA and G-C content in marine macroalgae by flow cytometry of isolated nuclei». *Protoplasma* 173 (1993): 123-132.
- LIN, C. M., J. LARSEN, C. YARISH, y T. CHEN. «A novel gene transfer in *Porphyra*». *J. Phycol.* 37, supl. (2001): 31.
- LUIKART, G., P. R. ENGLAND, D. TALLMON, S. JORDAN, y P. TABERLET. «The power and promise of population genomics: from genotyping to genome typing». *Nature Rev. Genet.* 4 (2003): 981-994.
- MALOOF, J. «Genomic approaches to analyzing natural variation in *Arabidopsis thaliana*». *Curr. Opin. Genet. Dev.* 13 (2003): 576-582.
- MATSUZAKI M., O. MISUMI, T. SHIN-I, S. MARUYAMA, M. TAKAHARA, S. Y. MIYAGISHIMA, T. MORI, et al. «Genome sequence of the ultrasmall, unicellular red alga *Cyanidioschyzon merolae* 10D». *Nature* 428 (2004): 653-657.
- McHUGH, D. J. *A guide to the seaweed industry*. FAO Fisheries Technical Paper, t. 441. Roma: FAO, 2003.
- MITCHELL-OLDS, T., y M. J. CLAUSS. «Plant evolutionary genomics». *Curr. Opin. Plant Biol.* 5 (2002): 74-79.
- MITMAN, G. G., y J. P. VAN DER MEER. «Meiosis, blade development, and sex determination in *Porphyra purpurea* (Rhodophyta)». *J. Phycol.* 30 (1994): 147-159.
- NIKAIKO, I., E. ASAMIZU, M. NAKAJIMA, Y. NAKAMURA, N. SAGA, y S. TABATA. «Generation of 10,154 expressed sequence tags from a leafy gametophyte of a marine red alga, *Porphyra yezoensis*». *DNA Res.* 7 (2000): 223-227.
- NORDBERG, M., y H. INNAN. «Molecular population genetics». *Curr. Opin. Plant Biol.* 5 (2002): 69-73.
- OHME, M., y A. MIURA. «Tetrad analysis in conchospore germlings of *Porphyra yezoensis* (Rhodophyta, Bangiales)». *Plant Sci.* 57 (1988): 135-140.
- PETERS, A. F., D. MARIE, D. SCORNET, B. KLOAREG, y J. M. COCK. «Proposal of *Ectocarpus siliculosus* as a model organism for brown algal genetics and genomics». *J. Phycol.* 40 (2004): 1079-1088.
- RAY, G. C. «Ecological diversity in coastal zones and oceans». En E. O. Wilson, ed. *Biodiversity*. Washington, D. C.: National Academy Press, 1988, 36-50.
- REDDY, C. R. K., M. IIMA, y Y. FUJITA. «Induction of fastgrowing and morphologically different strains through intergeneric protoplast fusions of *Ulva* and *Enteromorpha* (Ulvales, Chlorophyta)». *J. Appl. Phycol.* 4 (1992): 57-65.
- ROEDER, V., J. COLLÉN, S. ROUSVOAL, E. CORRE, L. LEBLANC, y C. BOYEN. «Identification of stress genes transcripts in *Laminaria digitata* (Phaeophyceae) protoplast cultures by expressed sequence tag analysis». *Journal of Phycology* 41 (2005): 1227-1235.
- STACHE, B. «Sexual compatibility and species concept in *Ectocarpus siliculosus* (Ectocarpales, Phaeophyceae) from Italy, North Carolina, Chile and New Zealand». En D. J. Garbary y G. R. South, eds. *NATO ASI Series G-22. Evolutionary biogeography of the marine algae of the North Atlantic*. Berlín/Heidelberg: Springer-Verlag, 1989.

- STACHE, B. «Kreuzungsexperimente bei Braunalgen. Vergleich von lokalpopulationen des kosmopoliten *Ectocarpus siliculosus*». Tesis doctoral. Constanza: Hartung-Gorre, 1993.
- VENTER, J. C., K. REMINGTON, J. F. HEIDELBERG, A. L. HALPERN, D. RUSCH, J. A. EISEN, D. WU, et al. «Environmental genome shotgun sequencing of the Sargasso Sea». *Science* 304 (2004): 66-74.
- WAALAND, J. R., L. G. DICKSON, y B. A. WATSON. «Protoplast isolation and regeneration in the marine red alga *Porphyra nereocystis*». *Planta* 181 (1990): 522-8.
- WAALAND, J. R., J. W. STILLER, y D. P. CHENEY. «Macroalgal candidates for genomics». *J. Phycol.* 40 (2004): 26-33.
- YAN, X., Y. FUJITA, y Y. ARUGA. «Induction and characterization of pigmentation mutants in *Porphyra yezoensis* (Bangiales, Rhodophyta)». *J. Appl. Phycol.* 12 (2000): 69-81.

ÍNDICES

ÍNDICE DE FOTOGRAFÍAS

Cubierta:	(Izda.) Medusa (<i>Cotylorhiza tuberculata</i>). © Juan Carlos Calvín. (Centro) Gusanos tubícolas <i>Lamellibrachia</i> . © C. Fisher/PSU. (Dcha.) Pez ángel (<i>Holocanthus ciliaris</i>). © Constantinos Petrin/naturepl.com	
Foto 0.1:	Vista submarina de un manglar de <i>Rhizophora</i> en Borneo, Indonesia. © Peter Scoones/naturepl.com	12
Foto 0.2:	Pradera de posidonia (<i>Posidonia oceanica</i>) en el Mediterráneo español. © Juan Carlos Calvín	14
Foto 1.1:	Caballito de mar (<i>Hippocampus ramulosus</i>) en una pradera de angiospermas marinas. © Ángel M. Fitor/Seaframes	18
Foto 1.2:	Estromatolitos en Hamelin Pool, Shark Bay, Australia. © Carlos M. Duarte	21
Foto 1.3:	Calamar gigante (<i>Architheutis</i>) encontrado cerca de las costas de Asturias. © Eloy Alonso	23
Foto 1.4:	Tiburón de boca ancha (<i>Megachasma pelagios</i>) en aguas del Pacífico norteamericano. © Bruce Rasner/Rotman/naturepl.com	24
Foto 1.5:	Arrecifes de coral en el mar Rojo. © Juan Carlos Calvín	25
Foto 1.6:	Copépodo marino. © David Shale/naturepl.com	27
Foto 1.7:	Nacra (<i>Pinna nobilis</i>) en una pradera de <i>Posidonia oceanica</i> en el Mediterráneo español. © Juan Carlos Calvín	28
Foto 2.1:	Comunidad de arrecife de coral. © Patrice Petit-De Voize/Panglao Marine Biodiversity Project	32
Foto 2.2:	Los medios de comunicación, atónitos ante el descubrimiento del «cangrejo Yeti», <i>Kiwa hirsuta</i> . (Izda.): Materiales cortesía de Violaine Martin. (Dcha.): © A. Fifis/IFREMER	34
Foto 2.3:	Enteropneusto en un fondo marino. © Cyamex cruise/IFREMER	35
Foto 2.4:	Dos nombres y una única especie: <i>Facelina bostoniensis</i> . © Claude Huyghens	38
Foto 2.5:	<i>Cookeolus</i> spp., una de las varias especies de peces descubiertas recientemente en los arrecifes de coral profundos de Vanuatu. © Richard Pyle/Mission MNHN-IRD-PNI Santo 2006	41
Foto 2.6:	Célula de <i>Pelagomonas</i> . © Nathalie Simon	42
Foto 2.7:	Interacciones a modo de «muñeca rusa». © Masako Mitsuhashi/Mission MNHN-IRD-PNI Santo 2006	50

Foto 2.8:	Tres especímenes del monogen <i>Lageniva ginopseudobenedenia</i> en las branquias del pez <i>Etelis coruscans</i> de Nueva Caledonia. © Jean-Lou Justine	51
Foto 2.9:	Fondo marino. © Naudur cruise/IFREMER	53
Foto 2.10:	Ctenóforo (<i>Leucothea multicornis</i>). © David Luquet	54
Foto 3.1:	<i>Anoplogaster cornuta</i> , pez abisal del Atlántico. © David Shale/naturepl.com	64
Foto 3.2:	El gusano tubícola gigante <i>Riftia pachyptila</i> , de las fuentes hidrotermales del Pacífico este. © D. Desbruyères/IFREMER	67
Foto 3.3:	Corales de profundidad observados con el ROV francés <i>Victor 6000</i> a 1.650 m de profundidad en el Atlántico nordeste. © K. Olu/IFREMER-Caracole	71
Foto 3.4:	Fumarola negra en la dorsal atlántica. © K. Haase/MARUM-University of Bremen	75
Foto 3.5:	Gasterópodos de las fuentes hidrotermales de la cuenca de Lau, en el Pacífico oeste. © C. Fisher/PSU	76
Foto 3.6:	Cangrejos galatéidos de las fuentes hidrotermales del Pacífico. © R. Lutz ..	76
Foto 3.7:	Comunidad de mejillones del género <i>Bathymodiolus</i> en las surgencias frías del Golfo de México. © Ian MacDonald/Texas A&M-Corpus Christi Univ.	78
Foto 3.8:	Gusanos tubícolas <i>Lamellibrachia</i> de las surgencias frías del Golfo de México. © C. Fisher/PSU	79
Foto 3.9:	Esqueleto de ballena colonizado por una capa de bacterias en el fondo marino. © C. Smith/University of Hawaii	80
Foto 3.10:	El TOBI (Towed Ocean Bottom Instrument) es uno de los sonares de barrido lateral del Reino Unido utilizados para obtener mapas acústicos del fondo marino profundo. © Eva Ramírez Llodra/NOC Southampton	82
Foto 3.11:	Algunos ejemplos de sumergibles tripulados y vehículos operados por control remoto de la flota internacional utilizados en el estudio de las profundidades marinas. A: © H. Luppi/NOCS; B: © D. Desbruyères/IFREMER; C: © Gouillow/IFREMER; D: © Bremen University; E: © Eva Ramírez Llodra/HBOI; F: © C. German/WHOI	84
Foto 3.12:	Foto 3.12. El vehículo submarino autónomo <i>ABE</i> del Instituto Oceanográfico Woods Hole, EE. UU. © C. German/WHOI	85
Foto 4.1:	Ballena azul (<i>Balaenoptera musculus</i>). © Doc White/naturepl.com	94
Foto 4.2:	Krill antártico (<i>Euphasia superba</i>). © David Tipling/naturepl.com	96
Foto 4.3:	<i>Tiburonia granrojo</i> . © 2002 MBARI	99
Foto 4.4:	Remipedio de cuevas anquialinas de Cayo Exuma, en las islas Bahamas. © T. M. Iliffe	101
Foto 4.5:	Larvas del percebe <i>Semibalanus balanoides</i>	104
Foto 4.6:	El cocolitofórido <i>Emiliana huxleyi</i> , observado al microscopio. © NHM London	106
Foto 4.7:	Imagen por satélite del extenso florecimiento de algas cocolitofóridas en las aguas entre las costas de Francia y Reino Unido. © NASA/Visible Earth	107
Foto 4.8:	Colonia filamentosa de <i>Trichodesmium</i> , cianobacteria fotosintética de gran tamaño fijadora de nitrógeno	108

Foto 4.9: Fotografías de una bacteria <i>anammox</i> . © Max Planck Institute for Marine Biology	108
Foto 4.10: Pesquería de túnidos. © Ángel M. Fitor/Seaframes	111
Foto 4.11: Medusa (<i>Cotylorhiza tuberculata</i>). © Juan Carlos Calvín	114
Foto 5.1: Alga gigante (<i>Macrocystis pyrifera</i>). © Georgette Douwma/naturepl.com	118
Foto 5.2: Estrella de mar roja espinosa (<i>Echinaster sepositus</i>). © José Luis González/Marevisión	121
Foto 5.3: Comunidad de fondos rocosos con presencia de varias especies de esponjas. © Ángel M. Fitor/Seaframes	127
Foto 5.4: Laboratorio de secuenciación de DNA en el Instituto de Investigación Genómica de Gaithersburg, Maryland, EE. UU. © Hank Morgan/Science Photo Library/AGE Fotostock	130
Foto 5.5: Algunas herramientas moleculares desarrolladas para <i>Ectocarpus siliculosus</i> , organismo modelo utilizado en el estudio de las algas pardas ..	133
Foto 5.6: Actinia o anémona de mar (<i>Anemonia sulcata</i>). © Juan Carlos Calvín ...	135

ÍNDICE DE ILUSTRACIONES

Cuadro 1.1:	Número estimado de especies animales en los continentes por grupo taxonómico	20
Cuadro 1.2:	Número aproximado de especies de animales marinos por grupo taxonómico	22
Cuadro 2.1:	Número global de especies marinas descritas por grupo taxonómico ..	36
Cuadro 2.2:	Discrepancias entre las estimaciones publicadas sobre el número de especies existentes en los principales taxones	40
Cuadro 3.1.	Listado de sumergibles tripulados (SUB) y vehículos operados por control remoto (ROV) utilizados en el estudio actual de los ecosistemas quimiosintéticos	83
Cuadro 5.1:	Organismos eucariotas cuyo genoma completo ha sido publicado ...	124
Mapa 2.1:	Distribución de la «forma atlántica» y la «forma mediterránea» de las almejas del género <i>Chamelea</i>	39
Mapa 3.1:	Mapa batimétrico de una sección del Mediterráneo occidental donde puede observarse el sistema de cañones	70
Mapa 3.2:	Sistema de dorsales oceánicas, donde se muestran las regiones biogeográficas de las fuentes hidrotermales	77
Mapa 4.1:	Distribución conocida de las especies de remipedios	101
Mapa 4.2:	Reconstrucción que muestra la distribución de las zonas habitadas por los remipedios en relación con la posición de las masas continentales hace 120 millones de años, durante el periodo Jurásico	102
Mapa 4.3:	Distribución en retículas de <i>Calanus finmarchicus</i> en el mar del Norte	110
Mapa 4.4:	Temperatura de la superficie global del mar. NASA/Visible Earth	113
Gráfico 2.1:	Media anual de nuevas especies marinas descritas en 2002-2003 por grupo taxonómico	43
Gráfico 2.2:	Número de autores que describieron nuevas especies marinas en 2002-2003 por grupo taxonómico, y grado de cobertura de cada grupo en cuanto a número de investigadores	45
Gráfico 2.3:	País de afiliación institucional de los autores que describieron nuevas especies en 2002-2003	47
Gráfico 2.4:	Curva acumulativa de gasterópodos marinos en Europa desde el año de su descripción	48

Gráfico 4.1:	Diversidad bacteriana del mar de los Sargazos	98
Figura 2.1:	Principales logros del proyecto Panglao en los arrecifes de coral. Fotos: © Pierre Lozouet y Tin-Yam Chan	57
Esquema 4.1:	Relaciones entre la biodiversidad, los servicios del ecosistema y el bienestar del hombre	103
Esquema 5.1:	Red Europea de Excelencia en Genómica Marina	128
Esquema 5.2:	Estructura de la investigación coordinada de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina	129
Esquema 5.3:	Ejemplo de cómo el análisis exhaustivo de un organismo modelo puede emplearse en el desarrollo de herramientas útiles para el análisis de la biodiversidad de los ecosistemas	131

ÍNDICE ALFABÉTICO

- acidificación: 113
ADN: 49, 100, 122, 134
aguas marinas profundas: 33, 51, 65
algas pardas: 131, 133, 135, 136
algas rojas: 136
algas verdes: 123, 136, 137
algas: 20, 58, 60, 74, 80, 96, 107, 110, 111, 119, 129, 135, 136, 137
ambientes anóxicos: 13
ambientes hipersalinos: 13
ameba: 123
Amoebozoa: 123
Amperima rosea: 74, 85, 92
Amphioxys: 123
angiospermas: 14, 19, 20, 122, 136
apicomplejos: 123
Arabidopsis thaliana: 120, 122, 124, 126, 136, 140
archaeobacteria: 16
áreas anóxicas: 72
Aristeus antennatus: 70, 92
ARN: 133, 134
arrecifes de coral: 15, 25, 41, 56, 57, 65, 70, 89, 100, 119, 120
artrópodos: 19, 20
aumento del nivel del mar: 113
AUV: 83
Aysheaia: 22

bacterias: 16, 19, 20, 36, 37, 49, 67, 72, 76, 78, 81, 96, 97, 98, 105, 108, 126, 129
Balaenoptera omurai: 23
Barton, Otis: 27
base de datos: 35, 54, 58, 59
Bathymodiolus: 77, 78
Bathysphere: 127
Beebe, William: 27
Beggiattoa: 72
Bermudas: 27
biodiversidad: 13, 14, 15, 17, 20, 22, 24, 25, 27, 31, 33, 34, 37, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 48, 50, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 63, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 73, 74, 76, 79, 80, 87, 88, 89, 90, 100, 103, 109, 115, 117, 119, 120, 128, 129, 130, 134, 138
biología molecular: 97
bioma: 19, 69, 136
bioprospección: 59
biosfera: 13, 74, 104
biotecnología: 14, 129
bivalvo: 28, 50, 72, 79, 81, 95
Bochusacea: 24
bolsas de aguas anóxicas: 13
bolsas de aguas hipersalinas: 13
bosque tropical: 15
boxcorer: 66, 82
Bresiliidae: 92
briófitos: 19
buques oceanográficos: 83

Cabo Verde: 25
Caenorhabditis elegans: 120
calamar gigante: 23
calentamiento global: 109, 110, 113
cámaras hiperbáricas: 85
cambio climático: 33, 74, 109, 111, 113, 119, 120
Cámbrico: 22
cangrejo: 33, 34, 39, 50, 76, 77, 99
cañones submarinos: 65, 69

- Carpenter, William: 27
 catálogo: 22, 34, 39
 CeDAMar: 87
 Censo de la Vida Marina: 59
Challenger: 41, 65, 66, 74
 ChEss: 87, 88
Chlamydomonas reinhardtii: 123
 Chlorarachnea: 126
Chondrus crispus: 137
 cianobacterias: 19, 107, 108
 Cicliophora: 22
 ciclo del carbono: 104, 109
 ciclo del nitrógeno: 107, 109
 CO₂: 76, 97, 104, 105, 113, 115
 COMARGE: 87, 88
 conservación: 13, 15, 33, 52, 66, 72, 88, 89, 90, 100, 129, 135
 Consorcio del Genoma de *Ectocarpus*: 134
Conus: 24, 30
 Convención sobre Diversidad Biológica: 42, 46, 59
 copépodo: 24, 27, 29, 50, 51, 99, 102, 105, 106, 109, 110, 111, 114
 corales profundos: 41
 cordilleras volcánicas: 74
 cromosomas bacterianos artificiales: 127
 Crustacea: 36, 40, 43, 61
 crustáceos: 20, 24, 27, 37, 57, 71, 73, 80, 96, 99, 100, 102
 CTD: 82
 ctenóforos: 22
 cuenca de Angola: 29
 cuevas anquialinas: 24, 100, 101, 115
 cuevas submarinas: 13
Cyanidioschyzon merolae: 124, 136, 140

Dendrolagus mbasio: 22
 descubrimiento: 15, 24, 33, 34, 42, 57, 59, 66, 67, 75, 76, 79, 80, 97, 103, 108
 diatomea: 58, 105, 110, 114, 123, 125, 126
Dictyostelium discoideum: 123, 124
 dispersión: 19, 80
 diversidad bacteriana: 20, 98
 draga: 35, 41, 53, 66
Drosophila melanogaster: 120, 124

 Echinodermata: 36, 40, 45
 ecosistemas heterotróficos: 68
 ecosistemas quimiosintéticos: 74, 80, 81, 83, 85, 87
Ectocarpus siliculosus: 131, 132, 133, 140, 141
 Egeo: 26, 66
Emiliana huxleyi: 106, 123
 enfoques metagenómicos: 122
Entamoeba histolytica: 123, 124
 equinodermos: 22, 26, 35, 40, 58, 71, 95
 erizo de mar: 123
 especies terrestres: 120
 EST: 122, 127, 132, 137
 estromatolitos: 19, 21
 eucariota: 35, 42, 49, 50, 58, 120, 123, 124, 126, 129, 137
 euglenozoos: 123
 exoesqueleto de sílice: 123
 expediciones oceanográficas: 81
 exploración genómica: 129
 exploración: 13, 14, 15, 20, 22, 24, 41, 42, 59, 65, 66, 70, 81, 83, 86, 89, 101, 117
 extinción: 42, 88

 factor de impacto: 58, 59
 farmacéutico: 127, 135
 Faro Cap Salines: 15
 fauna de "Ediacara": 19
 filos: 13, 22, 29, 43, 119, 130
 fitodetritus: 73, 74, 82
 Foraminifera: 36, 37
 foraminíferos: 35, 38, 72, 73, 81, 106, 126
 Forbes, Edward: 26, 27, 66
 fosa de Filipinas: 66
 fosa de las Marianas: 27, 65
 fosas oceánicas: 13, 27, 96
 fósforo: 108, 109
 fósiles: 19, 21, 22, 35, 38, 100
 fotosíntesis: 68, 73, 96, 97, 104, 105, 110
 frústulo: 123
Fucus: 132, 134, 139
 fuentes hidrotermales: 13, 33, 53, 65, 66, 67, 74, 75, 76, 77, 79, 81, 83, 86, 97, 100, 119
 Fundación BBVA: 15, 59

 gamba blanca del Pacífico: 123
 gasterópodos: 24, 37, 48, 72, 76, 77, 79
 genética de poblaciones: 134, 135, 136
 genómica: 122, 125, 126, 128, 129, 130, 134, 137, 138

genómica funcional: 122, 126, 130, 132
 Genoscope: 13

hábitats extremos: 13
 hábitats remotos: 13
 HERMES: 88
Homarus americanus: 23, 30
Homarus gammarus: 23
 hongos: 42, 60
Hydra magnipapillata: 123

Indopacífico: 23, 25
 insectos: 20, 21, 27, 33, 42, 45, 46, 52, 53
 instrumentos internacionales: 120
 interacciones: 50, 69, 81, 113, 120, 136
 International Seabed Authority: 90
 inventario: 22, 33, 34, 41, 43, 44, 45, 48, 56, 58
 isópodo: 24, 37, 50, 53, 54

Kappaphycus spp.: 137

Lamellibrachia: 79
Laminaria digitata: 132
 levadura de la cerveza: 120
Lightning: 27, 66
Litopenaeus vannamei: 123
 llanuras abisales: 54, 65, 68, 73, 74, 87
 lobópodos: 22
Lophelia pertusa: 71
 Loricífera: 23, 36

macrofauna: 53, 54, 55, 73, 82
Madrepora oculata: 71
 manglar: 13, 15, 25, 119, 120
 Mantophasmatodea: 21
 mapa genético: 127
 MarBEF: 29, 87
 MAR-ECO: 87
 Mediterráneo: 14, 27, 39, 54, 57, 66, 69, 70, 73, 78, 89, 112
 Mediterráneo español: 14, 28
Megachasma pelagios: 23, 24
 megacorers: 82
 megafauna: 69, 73, 74, 82
Megamuntiacus vuquangensis: 22
 meiofauna: 23, 29, 58, 73, 82, 87
 microbiología: 46, 88
 microevolución: 135

micromatrices: 127, 130, 138
 microorganismos quimiosintéticos: 75
 Mictacea: 24
 miriápodos: 19
 moho mucilaginoso: 123, 125
 moluscos: 24, 25, 26, 35, 37, 39, 44, 46, 50, 57, 71, 73, 95
 montañas submarinas: 65, 71, 72, 74, 82, 87, 88, 89
multicorer: 82
 mutagénesis: 134

Nematoda: 20, 22, 36, 40, 45, 124
 nematodos: 40, 43, 51, 52, 54, 58, 72, 73
Nephrops norvegicus: 23
 nitrogenasas: 107
 Nueva Caledonia: 25, 50, 51, 52
 nuevas especies: 20, 33, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 55, 56, 57, 58, 59, 81, 87, 99, 100, 103, 138
 número de especies: 14, 20, 22, 26, 29, 33, 34, 35, 36, 38, 40, 43, 45, 49, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 69

OBIS: 87
 onicóforos: 22
 oomiceto: 123
 opistocontos: 123, 132
 organismos modelo: 120, 121, 122, 123, 130, 131, 136, 137, 138
 osmorregulación: 22
 OSPAR: 89
 ostrácodos: 102
Ostreococcus tauri: 137

paraphysomonas: 126
 parásito: 37, 50, 51, 52, 58, 59, 125
 peces: 29, 35, 39, 41, 43, 51, 52, 55, 56, 58, 59, 65, 72, 74, 88, 89, 95, 105, 110, 111, 112, 114, 129
 peracáridos: 24, 73
Phaeodactylum tricornutum: 126
Phytophthora infectans: 123
 Pickard, Jacques: 27
 picoplanctónico: 107, 108, 137
 plancton: 24, 54, 55, 93, 95, 96, 97, 98, 99, 100, 105, 106, 109, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 122, 125

Plasmodium falciparum: 123, 124
 poliquetos: 35, 53, 72, 73, 76, 77, 80, 81
Porcupine: 27, 66, 74, 85
Porphyra yezeensis: 136, 137
Posidonia oceanica: 14, 28
 procariota: 42, 45, 46, 50, 58, 59, 123, 126, 137
 procesos coevolutivos: 20
Prochlorococcus: 126, 137
 producción de alimentos: 121
 profundidades marinas: 52, 53, 54, 55, 58, 63, 65, 66, 68, 82, 84, 85, 86, 87
 propágulos: 19
Pseudoryx nghetinhensis: 22
 puntos calientes (*hotspots*): 69, 88, 89, 100, 115

 quelicerados: 20
 quitridiales: 126

 Red Europea de Excelencia en Genómica Marina: 128, 129, 138
 regiones biogeográficas: 77
 Registro Europeo de Especies Marinas: 55
 registro fósil terrestre: 19
 Remipedia: 24, 37
Riftia pachyptila: 67, 76
 rorcual: 23
 Ross, James Clark: 26
 Ross, John: 26
 ROV: 71, 72, 83, 84

Saccharomyces cerevisiae: 120, 124
 salud: 103, 129
 secuencia genómica: 122, 126
 sedimento: 23, 24, 26, 35, 66, 68, 69, 72, 73, 78, 80, 82, 88, 99
 servicios del ecosistema: 103
 servicios ecológicos: 42
 simbioses: 48, 50, 72, 78
 sinónimo: 38, 39, 44

 sistema ambulacral: 22
 sistemática: 49, 134, 135
 sonares de barrido: 81, 82
Strongylocentrotus purpuratus: 123
 subespecies: 38, 39
 sumergibles tripulados: 35, 65, 83, 84, 100
 surgencias frías: 65, 67, 74, 78, 79, 81, 88, 89, 100
Synechococcus: 126, 137

 talud continental: 29, 65, 69, 73, 78
 tasa de pérdida: 15
 taxonomía: 42, 59
 tecnología: 14, 15, 34, 41, 65, 81, 83, 85, 86, 88, 123, 128, 129, 130, 134
 teoría azoica: 26, 66
Thalassiosira pseudonana: 123, 124
 Thomson, Charles Wyville: 27
 tiburón de boca ancha: 23, 24
 transformación génica: 134, 137, 138
Trichodesmium: 107, 108, 109
Trieste: 27
Trypanosoma brucei: 123, 124

 UICN: 89
Ulva: 137
 Unión Europea: 46, 138
 urocordados: 22

 van Veen: 26
 vanadio: 22
 vernáculo: 120
 Vesicomidae: 77, 79
 Viridiplantae: 123, 124, 136

 Wallich, George C.: 26
 Walsh, Don: 27
 WWF: 89

 zona azoica: 66

NOTA SOBRE LOS AUTORES

David Billet lidera el Grupo DEEPSEAS del Centro Oceanográfico Nacional (NOC) en Southampton, Reino Unido. Su labor investigadora se centra en los efectos del cambio climático en los ecosistemas de los fondos oceánicos, en la biodiversidad de los ecosistemas del margen continental y de las llanuras abisales, y en cómo aplicar nuestros conocimientos de la ecología béntica a la gestión de los recursos marinos.

e-mail: dsmb@noc.soton.ac.uk

Philippe Bouchet es catedrático adjunto del Museo Nacional de Historia Natural de París. Sus trabajos de investigación se centran en la taxonomía, historia natural y conservación de los moluscos, así como en el estudio de la riqueza en especies de ecosistemas costeros tropicales complejos.

e-mail: pbouchet@mnhn.fr

Geoff A. Boxshall es actualmente investigador asociado en el Museo de Historia Natural de Londres y catedrático de honor de la Universidad de Londres. Sus principales áreas de investigación son la biodiversidad, la morfología funcional, el comportamiento y la evolución de los copépodos y otros crustáceos, en sus diferentes formas de vida, desde los parásitos hasta el plancton.

e-mail: g.boxshall@nhm.ac.uk

Catherine Boyen es científica del Centro Nacional de Investigación Científica (CNRS) francés, directora del Laboratorio de Plantas y Biomoléculas Marinas de Roscoff y coordinadora de la Red Europea de Excelencia en Genómica Marina. Su trabajo se centra en las respuestas de macroalgas pardas y rojas ante el estrés.

e-mail: boyen@sb-roscoff.fr

Bénédicte Charrier es científica investigadora del Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS-INRA) destinada actualmente en la Estación Biológica de Roscoff. Sus investigaciones se centran en los mecanismos de desarrollo que conducen a la estructura final del alga parda filamentosa *Ectocarpus siliculosus* utilizando métodos moleculares y celulares.

e-mail: charrier@sb-roscoff.fr

J. Mark Cock es miembro del Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS) francés y jefe de grupo en la Estación Biológica de Roscoff. Actualmente trabaja en la biología del desarrollo de las algas pardas utilizando a *Ectocarpus siliculosus* como organismo modelo.

e-mail: cock@sb-roscoff.fr

Susana Coelho trabaja como científica investigadora en el Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS) en la Estación Biológica de Roscoff, Francia. Actualmente investiga diferentes aspectos de la biología celular del alga parda filamentosa *Ectocarpus siliculosus*, con especial atención al control genético de los ciclos vitales haplo-diploides.

e-mail: coelho@sb-roscoff.fr

Carlos M. Duarte es profesor de investigación del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) en el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA) en Esporles, Mallorca (CSIC-Universidad de las Islas Baleares). Su campo de investigación abarca una amplia gama de estudios, con una atención especial a la ecología de los ecosistemas acuáticos y su papel en el funcionamiento de la biosfera.

e-mail: carlosduarte@imedea.uib.es

Damià Jaume es científico titular del Consejo Superior de Investigaciones Científicas (CSIC) en el Instituto Mediterráneo de Estudios Avanzados (IMEDEA) en Esporles, Mallorca (CSIC-Universidad de las Islas Baleares). Sus áreas de especialización son la taxonomía y biogeografía de los crustáceos de todo el planeta, especialmente aquellos que habitan las cuevas costeras.

e-mail: vieadjl@uib.es

Akira F. Peters es ficólogo, con especial interés en las algas pardas. Sus trabajos recientes en la Estación Biológica de Roscoff se centran en el desarrollo de *Ectocarpus siliculosus* como organismo modelo para este grupo.

e-mail: akirapeters@hotmail.fr

Eva Ramírez Llodra divide su trabajo de investigación entre el Instituto de Ciencias del Mar (CMIMA-CSIC) en Barcelona y el Centro Oceanográfico Nacional (NOC) en Southampton, Reino Unido. Sus principales áreas de interés son los patrones reproductores y la ecología larvaria de especies pelágicas, con atención especial a las condiciones que rigen el funcionamiento de estas comunidades, su distribución geográfica y los efectos de la creciente presión antropogénica en un ecosistema tan poco conocido.

e-mail: ezs@icm.csic.es

Delphine Scornet es técnica de investigación en el Centro Nacional de Investigaciones Científicas (CNRS) francés. Actualmente trabaja en la Estación Biológica de Roscoff en el proyecto del genoma de *Ectocarpus siliculosus*.

e-mail: scornet@sb-roscoff.fr

El estudio de la biodiversidad de los océanos ha pasado en muy pocos años de ser una disciplina poco significativa a convertirse en una empresa muy relevante que involucra a toda la comunidad científica marina. Uno de los factores impulsores de esta evolución ha sido el reconocimiento de que actualmente nos enfrentamos a muchos y graves problemas en cuanto al uso sostenible de los océanos, entre los que destaca la creciente presión ejercida sobre las especies marinas por el cambio climático global y la pesca no sostenible. En los últimos años, muchos de los avances científicos han tenido su origen en la investigación europea, a través, por ejemplo, de las redes de excelencia financiadas por la UE, como MarBEF (Marine Biodiversity and Ecosystem Functioning) y Marine Genomics Europe. Científicos europeos de prestigio procedentes de estas redes han contribuido a la realización de este libro ameno, actualizado e interesante desde el punto de vista científico, que revisa la situación presente y los retos futuros de la exploración de los océanos y de la riqueza biológica que albergan.

Carlo Heip

Coordinador General de MarBEF

Este libro constituye una llamada de atención muy oportuna sobre lo poco que sabemos de la vida en los océanos. Sus diferentes capítulos evalúan de manera exhaustiva el estado de conocimiento de la biodiversidad marina, desde las aguas costeras hasta el bentos de las profundidades oceánicas, y explican con claridad los retos tecnológicos a los que se enfrenta la exploración de estos ecosistemas. También ofrecen unas comparaciones interesantes entre el sistema terrestre y el marino, junto con estimaciones sobre el número de especies marinas todavía por describir. «A la velocidad actual de descripción de especies necesitaremos de 250 a 1.000 años para finalizar el inventario de biodiversidad marina», con el riesgo de que para entonces muchas de estas especies se habrán perdido definitivamente. Debería enviarse una copia de esta obra a cada organismo público con competencias en la conservación de la biodiversidad para explicarles todo lo que nos queda por hacer en esta importante tarea.

Diana Walker

Escuela de Biología Vegetal (Botánica M090)

Universidad del Oeste de Australia



ISBN 84-96515-26-5



9 788496 151526

www.fbbva.es