


**Discurso de ingreso como académico correspondiente en la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales de Granada del Ilmo. Sr. D. Ruben Sommaruga**

**Granada, 8 de octubre de 2026**

**Academia de Ciencias Matemáticas,**
**Físico-Químicas y Naturales de Granada**

# Estrategias adaptativas de los organismos y entidades biológicas que habitan los lagos de alta montaña

**DISCURSO LEÍDO EN EL ACTO DE SU RECEPCIÓN**
**COMO ACADÉMICO CORRESPONDIENTE POR EL**

Prof. Dr. Dr. h.c. Ruben Sommaruga

**Granada, octubre de 2026**



Lago Gossenkölle con la estación de investigación Roland Pechlaner ubicado a 2413 m s.n.m. en Tirol, Austria. Foto: R. Sommaruga

*Lo que conocemos es una gota,*
*lo que no conocemos, un océano*
Isaac Newton

**ÍNDICE**


Agradecimientos **5**

Introducción **6**

¿Por qué estudiar los lagos de (alta) montaña? **8**

La radiación solar, su componente de ultravioleta y su importancia en ecosistemas de alta montaña **10**

Estrategias para minimizar el daño de la radiación solar UV: la victoria de lo invisible **13**

El control de la producción y bioacumulación de compuestos fotoprotectores: ¿existe un mecanismo general? **18**

Uso eficiente de la radiación solar: un ejemplo de "motor híbrido" en el mundo microbiano **25**

Los virus: entidades biológicas más abundantes de la biosfera con sorpresas **31**

Reflexiones finales **36**

Referencias **37**

## Agradecimientos

*En primer lugar, mi agradecimiento va dirigido a mis numerosos mentores, colegas y colaboradores, sin los cuales no habría podido alcanzar numerosos logros a lo largo de mi trayectoria científica. En especial, quiero agradecer a mis colegas y colaboradores de mi grupo en la Universidad de Innsbruck. A mi hija Laura, por enseñarme el espíritu de lucha en la vida. A mis padres, que ya no están aquí, pero que, de alguna forma, participan en mis logros.*

**Excelentísimo Señor Presidente de la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales de Granada,**
**Excelentísimos e Ilustrísimos Miembros de la Academia,**
**Estimados colegas,**
**Señoras y Señores,**

En primer lugar, en este acto de ingreso en la Academia, quisiera agradecer sinceramente a *su*s miembros por aceptar, a propuesta de la Sección de Naturales, mi incorporación a ella, lo cual es para mí un gran honor. En especial, mi agradecimiento va al Prof. Luis Cruz Pizarro de la Universidad de Granada y entonces presidente de dicha Sección, con quien comparto no solo el interés por la ecología de los lagos de alta montaña (su discurso de ingreso en 2010 demuestra ya su trabajo pionero), sino también una larga relación académica y personal, y quien tuvo a bien proponer mi candidatura a esta Academia.

Este nombramiento me produce una enorme satisfacción, pues mi relación con Granada y con Andalucía *se* remonta a muchos años atrás. Sirvan como ejemplo las visitas de trabajo que he venido realizando desde el año 2014, con estudiantes de la Máster en Ecología de la Universidad de Innsbruck a distintas zonas de Andalucía, en las que colegas de distintas universidades y centros de investigación nos han recibido siempre con los brazos abiertos. Debo confesar también que soy un enamorado de esta hermosa tierra y, por supuesto, estoy dispuesto a colaborar activamente con cuanto esta Academia necesite de mí.

Como soy originario de Uruguay, un país sin montañas, quisiera explicar brevemente por qué he dedicado más de 30 años de mi vida principalmente al estudio de lagos de montaña, en especial los de alta montaña en distintas regiones del mundo. Después de haber estudiado lagos con problemas de enriquecimiento por nutrientes, denominados eutróficos y también lagunas

costeras del océano Atlántico, ya en mi doctorado comencé a trabajar con lagos de montaña. Por razones que a veces resultan inesperadas, mi segunda estancia postdoctoral me llevó, en 1994 y en el marco de un proyecto financiado por la Unión Europea, a estudiar los efectos de la radiación solar ultravioleta (UV) en lagos de alta montaña. En esa época estaba muy presente la problemática de la disminución de la capa de ozono estratosférico y la incertidumbre sobre sus efectos negativos en los seres humanos y en los ecosistemas. Sin embargo, más allá de esta problemática descubrí que a pesar de la gran transparencia característica de las aguas de los lagos de alta montaña (excepto, como comentaré más adelante, en aquellos bajo la influencia de un glaciar), no solo faltaba información, sino también una percepción realista en ecología sobre la importancia que podría tener la radiación solar, en especial la UV, para los organismos y los procesos biológicos de estos y otros ecosistemas acuáticos. Sin duda esta carencia se debía en parte a que los textos de ecología general o ecología acuática hasta esas fechas propagaban erróneamente que la radiación de corta longitud de onda, como la UV, no penetraba más allá de un metro en sistemas acuáticos. Dado que mi experiencia limnológica procedía del estudio de ecosistemas acuáticos en los que la penetración de la radiación solar siempre era una condición limitante, mi primer objetivo fue entender qué efectos tenía y qué factores controlaban su penetración en el medio acuático de los lagos de alta montaña. A raíz de un resultado inesperado que obtuve al cuantificar los cambios temporales en la atenuación de la radiación UV, terminé descubriendo la existencia de una familia particular de compuestos fotoprotectores, de la cual hablaré más adelante, que apenas se conocían. Este descubrimiento de algún modo catapultó mi interés por entender las distintas estrategias que los organismos de lagos de alta montaña han

desplegado para vivir y sobrevivir bajo condiciones 'casi extremas' y cómo su eficiencia puede verse afectada por distintos cambios globales. También me ha interesado obtener una visión comparativa de estos ecosistemas en otras zonas montañosas del mundo y aprender de sus similitudes y, principalmente, de sus diferencias.

## ¿Por qué estudiar los lagos de (alta) montaña?

Además de razones personales, también existen razones científicas de peso para investigar la ecología alpina o de alta montaña. Las regiones montañosas tienen un valor inmenso debido a los numerosos servicios ecosistémicos que brindan, incluyendo los recreativos, espirituales y culturales (Jacobsen & Dangles 2017). Esto concuerda con la percepción social generalizada de los entornos de alta montaña como especialmente prístinos y poco afectados por factores antrópicos, al menos de forma directa (Jacobsen & Dangles 2017, Moser et al. 2019). De hecho, estos ecosistemas suelen ser menos intensamente utilizados por los seres humanos en comparación con muchos otros entornos. Sin embargo, las regiones de alta montaña se ven fuertemente afectadas por procesos atmosféricos que incluyen el transporte a larga distancia de aerosoles y contaminantes y un elevado aporte atmosférico de contaminantes (Sommaruga-Wögrath et al. 1997, Mladenov et al. 2011, Rogora 2018, Reche et al. 2022). El creciente turismo, la expansión de la frontera agrícola y los cambios en el uso del suelo, la introducción de especies no nativas, la construcción de infraestructuras, las intervenciones hidrológicas, la minería, la contaminación y el cambio climático son amenazas en rápido crecimiento para la biodiversidad de las montañas y sus ecosistemas acuáticos no son una excepción (Battarbee et al. 2009, Catalan et al. 2006, 2013, Moser et al. 2019, Schmeller et al. 2022).

La región alpina, o la localizada por encima del límite del crecimiento del bosque, está generalmente caracterizada por la existencia de pendientes pronunciadas y zonas escarpadas, aunque numerosos sistemas acuáticos se localizan en mesetas de gran altitud (sin la presencia de bosques) y relieve bajo, y sobre los cuales sabemos mucho menos que sobre los localizados en la región templada, sobre todo del hemisferio norte. De ahí también el gran valor que tiene el poder realizar estudios comparativos de sistemas alpinos en distintas regiones del planeta ya que los encontramos prácticamente en todos los continentes, aunque a distinta altitud (Körner et al. 2007, 2017). Los lagos de montaña y en especial los de alta montaña, presentan una elevada transparencia del agua a consecuencia de la reducción del aporte de materia orgánica de origen terrestre. Esta condición hace que los niveles más altos de radiación incidente UV y de penetración en el sistema acuático supongan un elevado nivel de estrés para su biota (Laurion et al. 2000, Sommaruga 2001, Rose et al. 2009). Este estrés ocurre principalmente debido a la absorción molecular de la radiación UV que causa daños estructurales en el ADN y las proteínas, y altera diversos procesos bioquímicos.

Por es*t*as características especiales de los lagos de alta montaña, me interesaba comprender las estrategias de adaptación empleadas por sus organismos para formar comunidades funcionales. En general, las adaptaciones de los organismos pueden clasificarse en morfológicas o fisiológicas, conductuales y fenológicas y muchas de ellas tienen como objetivo minimizar los efectos negativos de la radiación solar UV, como describiré más adelante.

Por último, es interesante decir que, en las etapas iniciales de la formación de la mayoría de los lagos de montaña, sus aguas son muy turbias debido a las elevadas concentraciones de sedimentos en suspensión (limo y

arcilla) principalmente inorgánicos (conocidos como "harina o polvo de roca glaciar") generados por la acción erosiva del hielo sobre la roca y transportados por el agua de fusión. Estos sedimentos dificultan la penetración de la radiación solar y reducen el daño potencial de la radiación UV (Rose et al. 2014, Sommaruga 2015).

## La radiación solar, su componente de ultravioleta y su importancia en ecosistemas de alta montaña

La radiación solar UV actualmente incidente en la superficie de la Tierra se divide en dos rangos de longitudes de onda: la UV-A (315-400 nm) y la UV-B (280-315 nm). Las longitudes de onda más cortas del espectro UV-B (< 290 nm) no llegan a la superficie de la Tierra debido a la absorción por el ozono estratosférico. La mayor parte de la energía del espectro solar correspondiente al rango UV se encuentra en el UV-A (que no se ve afectada por cambios en la concentración de ozono estratosférico). Sin embargo, la radiación UV-B contiene fotones más energéticos, lo que es crucial para entender su efecto biológico. La radiación solar UV ha sido un factor ambiental determinante desde el inicio de la vida en la Tierra (cuando incidía también la radiación UV-C, 200-280 nm), pero sólo se convirtió en un tema de atención científica global con el descubrimiento del “agujero” de la capa de ozono (que no lo es en la realidad) sobre la Antártida y que dio lugar a un mayor esfuerzo de investigación sobre sus efectos en diversos procesos biológicos y organismos acuáticos.

Estudios recientes sobre las tendencias en la radiación solar UV-B para muchas regiones de latitud media han confirmado que los cambios ocurridos en los últimos 20 años han sido pequeños (UNEP 2022, WMO 2022). Para la mayoría de las regiones no polares, los cambios a largo plazo en la radiación

UV-B están principalmente gobernados por variaciones en las nubes, aerosoles y reflectividad de la superficie, mientras que los cambios en el ozono estratosférico han sido menos importantes (UNEP 2022, WMO 2022). Sin embargo, la radiación incidente UV, especialmente la radiación UV-B, aumenta con la altitud. En los Alpes, por ejemplo, la **radiación UV-B aumenta aproximadamente un 20% por cada kilómetro** de altitud (Blumthaler et al. 1992, Neale et al. 2001), aunque este factor puede variar en otras regiones de montaña debido a factores como la contaminación atmosférica.

Ya en el ecosistema acuático, los **factores más importantes que controlan la transmisión de la radiación UV son la presencia de una cobertura de hielo y las concentraciones de material orgánico disuelto y particulado en la columna de agua** (Morris et al. 1995, Laurion et al. 2000). Durante la temporada de cobertura de hielo, cuando hay **nieve y hielo "blanco"**, los organismos del lago están **relativamente protegidos de la radiación UV** porque los valores de irradiancia se reducen significativamente y las longitudes de onda más cortas en el UV-B quedan excluidas debido al alto albedo de la nieve. Sin embargo, antes de que se rompa el hielo y después del deshielo, la biota del lago experimenta importantes cambios cualitativos y cuantitativos en la radiación UV (Sommaruga 1997, 2001).

La cobertura de hielo y nieve entonces protege la biota acuática de la radiación UV, pero es un hecho que las **áreas cubiertas por hielo están disminuyendo en los sistemas acuáticos** debido al cambio climático. Por ejemplo, la fecha de deshielo en 152 lagos del hemisferio norte durante 1951-2014 ha mostrado una tendencia en la que se aprecia una anticipación del deshielo de 1.2 días por década (Lopez et al. 2019). Sobre la base de escenarios futuros de cambio climático, la duración proyectada de la cobertura de hielo en lagos históricamente cubiertos de hielo será de entre

15 y 29 días más corta en el período 2080-2100 que en 1985-2005 (Woolway et al. 2020). Por tanto, es **muy importante conocer cómo los organismos se protegen de la radiación UV** pues ésta aumentará en lagos afectados por esta previsible futura pérdida de la cobertura de hielo.

En un cuerpo de agua, se pueden distinguir **tres componentes de absorción de la radiación solar**: las propias moléculas de agua (absorción de fondo), los organismos productores primarios planctónicos (fitoplancton) y la materia orgánica disuelta, especialmente aquella que da un tinte (colorea) al agua, como la procedente del lavado de suelos con vegetación terrestre. Dado que el agua pura absorbe muy poco en el rango de UV, este factor generalmente desempeña un papel secundario. En los lagos donde la cuenca terrestre está cubierta con vegetación, la materia orgánica disuelta coloreada (**CDOM** por su sigla en inglés) es la principal causa de la atenuación de la radiación UV (de hecho, es **el primer filtro que protege a los organismos** contra el posible daño causado por la radiación UV solar). El CDOM contiene una gran diversidad de tipos de cromóforos (moléculas o sustancias que absorben fotones) como, por ejemplo, **las sustancias húmicas** disueltas que causan la absorción de radiación en un patrón característico donde aumenta exponencialmente con la disminución de la longitud de onda (Sommaruga 2001).

Los lagos alpinos son **más transparentes a la radiación UV** que los lagos de tierras bajas precisamente porque la concentración de CDOM es notoriamente más baja (Sommaruga et al. 1997, Laurion et al. 2000, Sommaruga & Augustin 2006). Este patrón refleja la reducción de las aportaciones de origen terrestre en carbono alóctono con el incremento de la altitud, ya que las cuencas de lagos de alta montaña en la zona templada en

su mayoría están constituidas principalmente por rocas y sus suelos poco profundos, tienen una escasa cobertura vegetal.

**En lagos de alta montaña transparentes** (también en áreas oligotróficas del océano), **el tercer componente, es decir, el fitoplancton, desempeña un papel importante para la atenuación** de la radiación UV en la columna de agua, en especial cuando éste produce metabolitos secundarios especiales que absorben eficientemente este componente de la radiación solar (Sommaruga & Augustin 2006). Curiosamente (al menos a comienzos de los años noventa y tras descartar cambios en la calidad y en la concentración de CDOM), observé que, durante el desarrollo estival del fitoplancton en un lago alpino, algunas longitudes de onda (por ejemplo, a ~340 nm) se atenuaban con mayor intensidad en el tiempo que otras. Este fenómeno sugería que los cambios se debían a modificaciones en la magnitud de la absorción por parte del fitoplancton y condujo al **descubrimiento** de la existencia de compuestos **intracelulares sin color (por lo tanto, no son pigmentos)** conocidos como **aminoácidos tipo micosporinas,** que describiré en detalle en el siguiente capítulo.

## Estrategias para minimizar el daño de la radiación solar UV: la victoria de lo invisible

Los organismos han desarrollado **estrategias muy diversas para protegerse** de la radiación UV y reducir su efecto en moléculas sensibles como el ADN y las proteínas. Por ejemplo, muchas especies pasan las horas de luz o incluso permanecen de manera continuada a profundidades donde la intensidad de la radiación es menor. La evitación de la región superficial con alta radiación UV durante el día es una estrategia eficaz, particularmente

relevante dentro del zooplancton como, por ejemplo, para las **especies del género *Daphnia*** (pulga de agua dulce), que son capaces de detectar la radiación UV-A con su ojo compuesto (Smith & Macagno 1990), pero también para muchas especies de copépodos, aunque se desconoce el mecanismo de detección (Hansson et al. 2007, Williamson et al. 2011). De hecho, en lagos alpinos transparentes y sin peces, **la radiación UV es el principal factor que explica la distribución vertical del zooplancton** (Williamson et al. 2011). Sin embargo, la evitación de altas intensidades puede ser insuficiente para lograr una protección completa en lagos que son poco profundos y en los que, además, la mezcla impulsada por el viento puede llevar recurrentemente a los organismos planctónicos a la superficie donde los niveles de radiación UV son más altos (Neale et al. 2003, Helbling et al. 2013).

Además de las estrategias de elección de hábitat, evasión y de la presencia de caparazones protectores, muchos **organismos poseen diferentes compuestos que absorben la energía de la radiación UV y la disipan** directa o indirectamente para evitar daños celulares. En lo que respecta a los compuestos que absorben la radiación UV, podemos distinguir entre **componentes extracelulares e intracelulares**, así como entre **componentes coloreados y no coloreados**.

La **escitonemina** es un pigmento amarillo-marrón producido únicamente por cianobacterias bentónicas en las que se acumula en las envolturas extracelulares (Garcia-Pichel & Castenholz 1991). Su máxima absorción se encuentra en el rango de longitudes de onda del UV-A, a 370 nm (en vivo), pero también absorbe en las regiones del UV-B y UV-C (presente en el origen de la vida). La **melanina** es otro pigmento que, como cabe esperar de las sustancias negras, absorbe la luz en todo el rango de longitudes de onda visible*s*, así como también en el infrarrojo y en el UV. La melanina suele

encontrarse en el integumento de muchos animales y dentro del plancton, principalmente en algunas especies de cladóceros que habitan lagos de alta montaña o polares (Ulbing et al. 2019, Sommaruga 2010).

Los **carotenoides** generalmente se encuentran como gotas lipídicas, en estructuras cristalinas y, junto con proteínas, en las membranas celulares. Son el grupo más ampliamente distribuido de pigmentos para proteger a los organismos de la oxidación inducida por la radiación solar y mediada por especies reactivas de oxígeno formadas en procesos fotoquímicos (Caferri et al. 2022). Aunque los carotenoides no absorben directamente la radiación UV, pueden desactivar de manera muy eficiente el oxígeno activado (por ejemplo, oxígeno singlete). Estos pigmentos protegen no sólo a los organismos fotosintéticos contra los daños causados por la excitación de su propia clorofila (un sensibilizador muy efectivo), sino que también protegen a organismos no fotosintéticos contra el estrés oxidativo (Schneider et al. 2012, Fig. 1).

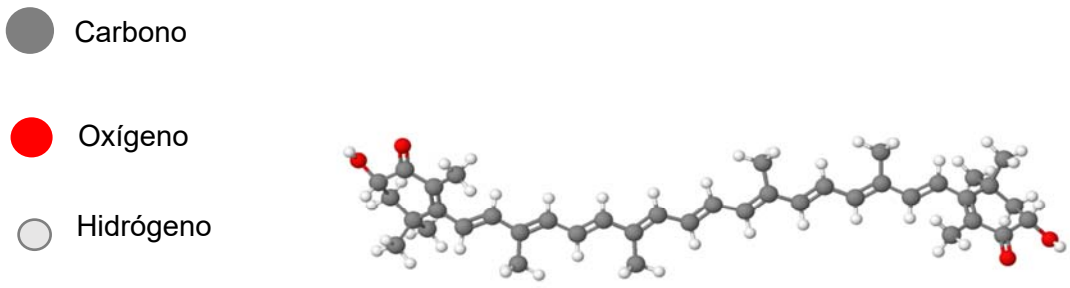



**Fig. 1.** Estructura química de la astaxantina, un carotenoide acumulado por especies de zooplancton. Diseñado con Jmol.

Otros compuestos fotoprotectores sobre los que me extenderé aquí son los **aminoácidos tipo micosporina** (MAAs por su sigla en inglés, Fig. 2). Este tipo de **metabolitos secundarios incoloros** (pues absorben sólo en el rango UV) son sintetizados por el fitoplancton (entre otros productores primarios) o acumulados por consumidores a través de la dieta, y son muy eficientes al transformar la energía de la radiación UV en calor **sin causar efectos negativos secundarios** (Sommaruga 2001).

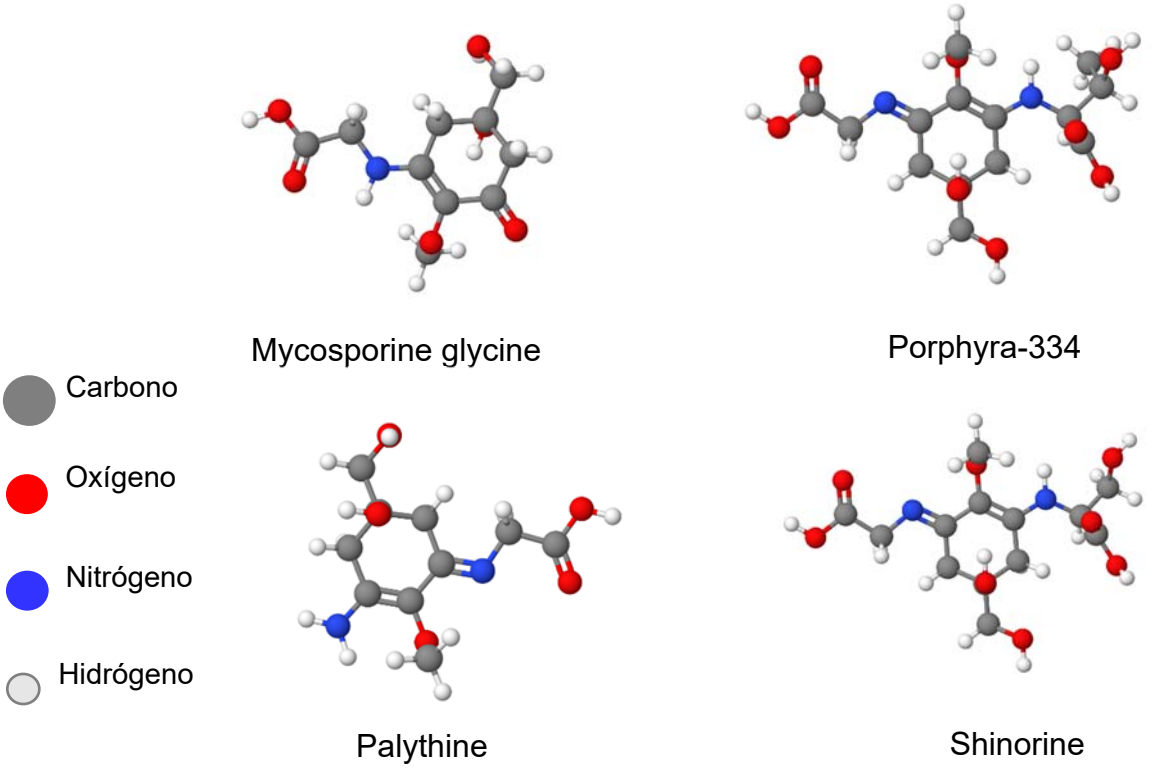



**Fig. 2.** Estructura química de cuatro (de un total de 42) aminoácidos tipo micosporina (MAAs) conocidos: compuestos fotoprotectores incoloros de organismos acuáticos. Diseñado con Jmol.

La presencia de MAAs en muchos grupos diferentes de organismos en ambientes marinos y de agua dulce sugiere que su producción y acumulación han constituido una estrategia adaptativa importante para minimizar el daño causado por la radiación UV. Descubiertos originalmente en organismos

marinos (Dunlap et al. 1986), su presencia en el plancton de agua dulce se descubrió precisamente en un lago de montaña en 1994 (Sommaruga & Garcia-Pichel 1999) como expliqué anteriormente. Rápidamente resultó evidente que especies como el copépodo *Cyclops abyssorum tatricus* que no puede sintetizar MAAs, los acumulaba a través de su dieta basada en el fitoplancton (Sommaruga & Garcia-Pichel 1999). Más tarde, al comparar diferentes poblaciones de esta especie en lagos ubicados a lo largo de un gradiente de altitud en los Alpes Centrales, se encontró que el refugio físico (Fig. 3, es decir, un índice del grado de exposición de la biota en un cuerpo de agua dado por el cociente entre la profundidad de penetración de la radiación UV y la máxima profundidad del ecosistema) era un parámetro crucial para explicar la variabilidad en las concentraciones de MAAs (Tartarotti et al. 2001; Sommaruga 2001).

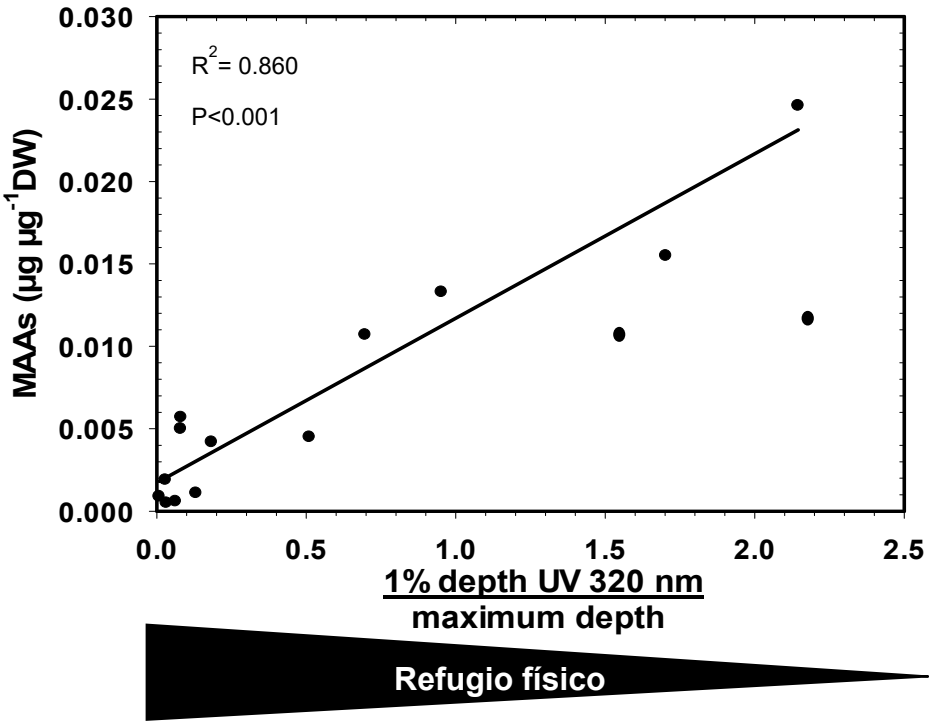



**Fig. 3.** Concentración de MAAs en distintas poblaciones del copépodo *Cyclops abyssorum* en relación al refugio físico de los lagos.

La evidencia más concluyente del papel fotoprotector de los MAAs en el zooplancton proviene de experimentos con el copépodo *Leptodiaptomus minutus* (Moeller et al. 2005). En este estudio se demostró que los MAAs tienen una eficiencia mayor que los carotenoides en la protección de los copépodos. Los carotenoides en los copépodos se almacenan principalmente como astaxantina libre (no esterificada) o esterificada, pero especialmente la forma libre es un antioxidante eficiente que protege contra el daño fotooxidativo causado por la radiación UV y la luz azul (Hairston 1976). Sin embargo, la capacidad de los carotenoides para filtrar la radiación UV es muy limitada porque absorben principalmente en la región azul. Por el contrario, la mayoría de los MAAs tienen un máximo de absorción en el rango UV-A, aunque algunos absorben eficientemente en el rango UV-B. Es decir, la «ventana» de absorción y eficiencia de los MAAs depende de la presencia de varios compuestos al mismo tiempo, así como de sus características de absorción y concentraciones.

## El control de la producción y bioacumulación de compuestos fotoprotectores: ¿existe un mecanismo general?

**La expresión de rasgos como la acumulación de compuestos fotoprotectores** en poblaciones naturales del zooplancton a menudo depende tanto de las condiciones ambientales abióticas predominantes como **del riesgo de depredación**. De hecho, la radiación UV y la depredación por peces tienen una fuerte influencia en las concentraciones de carotenoides acumulados en los copépodos. Por ejemplo, **los copépodos pueden variar su expresión de compuestos que les otorgan protección** contra la radiación UV como la astaxantina y los MAAs (Fig. 4), en relación con el riesgo de

depredación (Hansson et al. 2007). Y aquí radica una **diferencia fundamental entre los MAAs y los carotenoides**, ya que la acumulación de un compuesto fotoprotector incoloro no aumenta, hasta donde sabemos, el riesgo potencial de ser detectado por predadores visuales como muchas especies de peces. A pesar de la abundante evidencia bibliográfica de que los copépodos acumulan menos astaxantina en presencia de predadores visuales, se sabía poco sobre cómo la composición de la comunidad de peces planctívoros podría afectar la expresión general de los compuestos de protección contra la radiación y menos aún sobre cómo son capaces de modificarla.

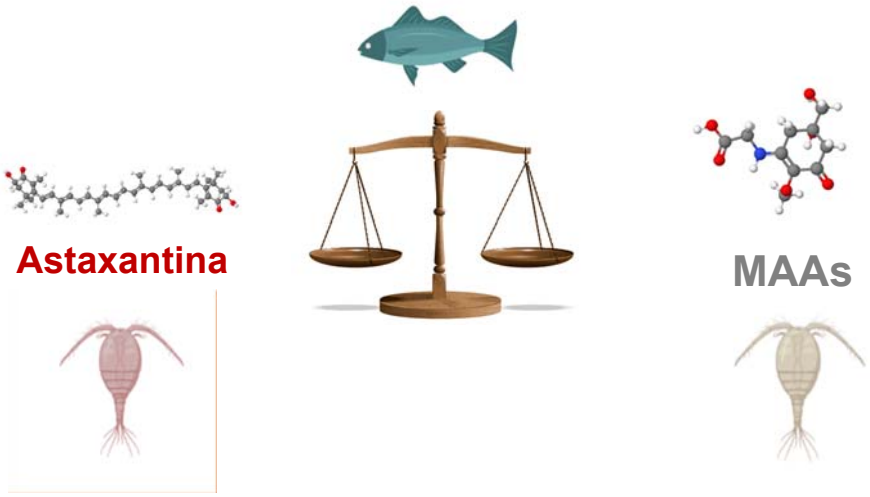



**Fig. 4.** Influencia de predadores visuales como peces en el balance acumulativo en copépodos entre compuestos fotoprotectores pigmentados como la astaxantina e incoloros como los MAAs. Extraído de Sommaruga (2025).

Al analizar los dos tipos de compuestos fotoprotectores a nivel de individuo, se encontró que los contenidos promedio de astaxantina y MAAs eran más bajos en los lagos habitados por el pez *Gasterosteus aculeatus* (espinoso), pero no se encontró evidencia de que estos compuestos se vieran afectados por la presencia de *Salvelinus alpinus* (salvelino ártico). Es decir, la **especie y su preferencia alimentaria o su capacidad de predar sobre el**

**zooplancton son decisivas a la hora de observar un efecto regulador por predación** (Oester et al. 2022). Además, el contenido en carotenoides de los copépodos se correlacionó negativamente con el aumento de la densidad poblacional del espinoso. Este es un buen ejemplo en el que pudimos demostrar que la presencia y densidad de peces afectan conjuntamente al contenido de compuestos de protección contra la radiación solar en copépodos, ilustrando, al mismo tiempo, cómo la composición de la comunidad de predadores en un ecosistema puede determinar la expresión fenotípica de las presas que también están influidas por factores de estrés abiótico.

A pesar de algunos conocimientos recientes obtenidos sobre las diferentes estrategias adaptativas de los organismos planctónicos de agua dulce para minimizar el daño causado por la radiación UV, **las condiciones ambientales que favorecen una u otra estrategia todavía no se comprenden completamente**. Por ejemplo, aunque las concentraciones más altas de MAAs en ensamblajes de fitoplancton de lagos generalmente se encuentran en los lagos más transparentes y poco profundos, en algunos estudios realizados en lagos tropicales de gran altitud y transparentes, se han encontrado concentraciones muy bajas. También en lagos transparentes de Norte América se ha observado que copépodos con altas concentraciones de carotenoides a veces tienen concentraciones bajas a moderadas de MAAs. Esta cuestión me ha ocupado en los últimos años ya que en lagos que estudié en el Himalaya y que están situados por encima de los 4900 m de altitud, el contenido de carotenoides en el zooplancton era muy alto, pero el de MAAs casi indetectable.

**Los lagos del Gran Himalaya ubicados por encima de el límite del bosque son realmente remotos** (Fig. 5), no sólo porque carecen de influencia

antrópica directa, sino también porque el transporte atmosférico a larga distancia de contaminantes y nutrientes como el nitrógeno es considerablemente menor y, por lo tanto, son (todavía) buenos sitios de referencia y excelentes centinelas de procesos afectados por el cambio global.



**Fig. 5.** El Lago Hidden localizado a 5160 m s.n.m. en el valle Thola en Nepal. Al fondo la montaña Ama Dablam (6814 m s.n.m.). Foto: R. Sommaruga

Al mismo tiempo, estos lagos ofrecen la posibilidad de estudiar las diferentes estrategias fotoprotectoras sin el efecto de los peces, que están naturalmente ausentes en este tipo de lagos, pero que han sido introducidos repetidamente en otras regiones montañosas como los Alpes, Pirineos y las Montañas Rocosas de Estados Unidos. Teniendo en cuenta que los lagos del Himalaya son similares en transparencia a otros lagos alpinos, pero ubicados

a mayor altitud y más cerca de los trópicos, yo esperaba encontrar concentraciones más altas de compuestos fotoprotectores en los organismos planctónicos que, por ejemplo, en los Alpes. De hecho, esta hipótesis estaba respaldada por la alta irradiancia incidente de UV-B encontrada a 5000 m s.n.m. (por ejemplo, 3.9 veces más alta a 305 nm que en los Alpes a 2413 m s.n.m. y ángulos de incidencia zenitales solares similares), y las aguas igualmente transparentes de la mayoría de estos lagos (Sommaruga 2010). Sin embargo, como mencioné anteriormente, esto sólo fue cierto para los carotenoides, pero no para los MAAs. Al comparar los valores de MAAs reportados en la literatura científica para el fitoplancton de agua dulce (sólo aquellos medidos con el mismo o similar protocolo de extracción), los de los lagos del Himalaya estaban en el rango más bajo. De hecho, estos valores sólo eran comparables a los encontrados en lagos de montaña turbios o bajo la cubierta invernal de lagos alpinos, e igual de bajos que los encontrados en lagos antárticos. La presencia de concentraciones muy bajas y diversidad de MAAs en el fitoplancton también es típica de otros lagos de gran altitud, como el lago Titicaca (Bolivia-Perú) o el lago poco profundo Waiau (Hawai).

Curiosamente, la concentración más alta de MAAs encontrada en los lagos de*l* Himalaya en la especie de copépodo *Arctodiaptomus jurisowitchi* era aproximadamente 15 veces más baja que el valor máximo reportado para *Cyclops abyssorum tatricus* de los Alpes, aunque el refugio de profundidad en ese lago (#14) era aproximadamente 4 veces menor que en el Lago Gossenkölle (es decir los individuos estaban más expuestos).

La muy baja concentración de MAAs también medida en el fitoplancton (la fuente de estos compuestos para el zooplancton) de los lagos del Himalaya sugirió que su síntesis y posterior bioacumulación por parte de los copépodos era limitada. Aunque se ha encontrado que la temperatura del agua está

correlacionada positivamente con la concentración de MAAs en el fitoplancton alpino, las bajas temperaturas del agua de los lagos del Himalaya no explicaban los resultados sobre las MAAs. Por ejemplo, la concentración de MAAs en el fitoplancton superficial del Lago Gossenkölle en el momento del período de mezcla en octubre (temperaturas del agua similares) era 50 veces más alta que el valor máximo encontrado en los lagos del Himalaya.

En lagos como los del alto Himalaya, está claro que el zooplancton podría presentar altas concentraciones de carotenoides en los copépodos porque no hay peces planctívoros, ni predadores invertebrados. Sin embargo, **la ausencia de predadores no explica por qué las concentraciones de MAAs en los copépodos eran tan bajas**. Una explicación sería que la síntesis de MAAs por parte del fitoplancton en lagos del Himalaya está **limitada por la falta de nitrógeno inorgánico o, eventualmente, por este elemento y el fósforo**, lo que resultaría en niveles muy bajos de este tipo de compuesto fotoprotector en el zooplancton a pesar de la bioacumulación. Esto parece plausible, en primer lugar, porque la limitación de nitrógeno reduce severamente la síntesis de MAAs en los productores primarios marinos (Litchman et al. 2002, Korbee et al. 2004, 2010) y, en segundo lugar, la concentración de nitrógeno inorgánico en los lagos del Himalaya es, en promedio, un orden de magnitud menor que, por ejemplo, en los lagos de los Alpes Centrales (Rogora et al. 2008), donde la concentración de MAAs en el fitoplancton y los copépodos se encuentra entre las más altas conocidas para lagos alpinos. **La limitación de nitrógeno también podría ser la razón de la alta concentración de astaxantina en los copépodos**. Varios estudios han demostrado que la limitación de nitrógeno induce la carotenogénesis en microalgas de agua dulce y marinas, particularmente de ß-caroteno y otros carotenoides secundarios, incluida la astaxantina (Turpin et al. 1991, Orosa et

al. 2000, Heraud et al. 2007). La mayoría de estos estudios se refieren a las clorofitas porque sus rápidas tasas de crecimiento las hacen atractivas como fuente industrial de carotenoides secundarios, pero no hay razón para pensar que otros grupos de algas no respondan de la misma manera. Mi análisis reciente (Sommaruga 2025) indica que las tasas de aporte atmosférico de nitrógeno, que se ven afectadas, entre otros factores, por la proximidad a fuentes de contaminación, podrían ser decisivas para determinar el tipo de estrategia fotoprotectora dominante (carotenoides frente a MAAs) que los organismos planctónicos de lagos remotos pueden emplear para minimizar eficientemente el daño causado por la radiación ultravioleta (Fig. 6).

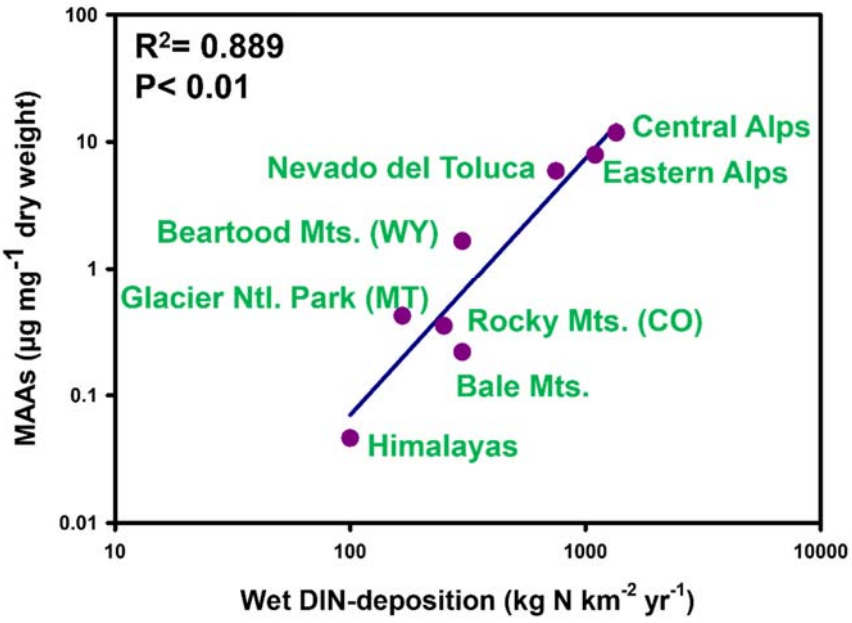



**Fig. 6.** Relación entre el contenido promedio de MAAs en distintas especies de zooplancton de varias regiones alpinas y las tasas de aporte atmosférico de nitrógeno inorgánico. Extraído de Sommaruga (2025)

Ciertamente, existe una correspondencia sorprendente entre las tasas de aporte atmosférico de nitrógeno inorgánico y la concentración de MAAs acumulada en el zooplancton de diferentes áreas, incluidas muchas regiones

alpinas de todo el mundo (Sommaruga 2025). El aumento de la deposición de nitrógeno inorgánico registrado hasta fechas recientes en grandes áreas de Europa y América del Norte ha causado la eutrofización de lagos remotos.

## Uso eficiente de la radiación solar: un ejemplo de "motor híbrido" en el mundo microbiano

En el capítulo anterior hablé de cómo los organismos se protegen del daño de la radiación solar, pero para muchos organismos el aprovechamiento eficiente de la energía solar para la fotosíntesis es fundamental. En principio, los organismos que utilizan la radiación solar fotosintéticamente activa (PAR por su sigla en inglés), podemos **distinguir dos grupos fundamentalmente distintos: los clorofotótrofos y los retinalofotótrofos** (Fig. 7). Los clorofotótrofos capturan la luz utilizando moléculas de clorofila (Chl) o bacterioclorofila (BChl) integradas en complejos fotosintéticos. El **fitoplancton fotoautótrofo,** incluyendo las cianobacterias, cosecha la luz utilizando la clorofila; produce oxígeno y fija carbono inorgánico utilizando la enzima RubisCO. Pero además hay un gran número de especies **procariotas fotoheterótrofos** que pueden suplir sus necesidades metabólicas utilizando la energía solar, pero aún requieren carbono orgánico para su actividad metabólica y *su* crecimiento. Entre estos, conocemos **dos grupos principales** de bacterias fotoheterótrofas acuáticas: las **bacterias fotótrofas aeróbicas anoxigénicas** (AAP por su sigla en inglés) y **las bacterias que contienen rodopsina,** con retinal como cromóforo. Ambos grupos se encuentran comúnmente en las zonas iluminadas de los océanos y lagos.

**Los organismos fotótrofos anoxigénicos con BChl** están presentes en varios grupos del dominio Bacteria. Algunos de estos organismos, como las bacterias púrpuras o verdes del azufre, capturan la energía de la luz y realizan una fotosíntesis anoxigénica completa. Sin embargo, **las especies aeróbicas fotoheterotróficas** capturan la energía de la luz sólo como complemento a su metabolismo predominantemente heterotrófico. Las bacterias AAP cosechan la luz utilizando la BChl como pigmento, pero, a diferencia de las bacterias fotosintéticas púrpuras no sulfuradas de ambientes anóxicos, **son aeróbicas obligadas**, pero **no producen oxígeno**.

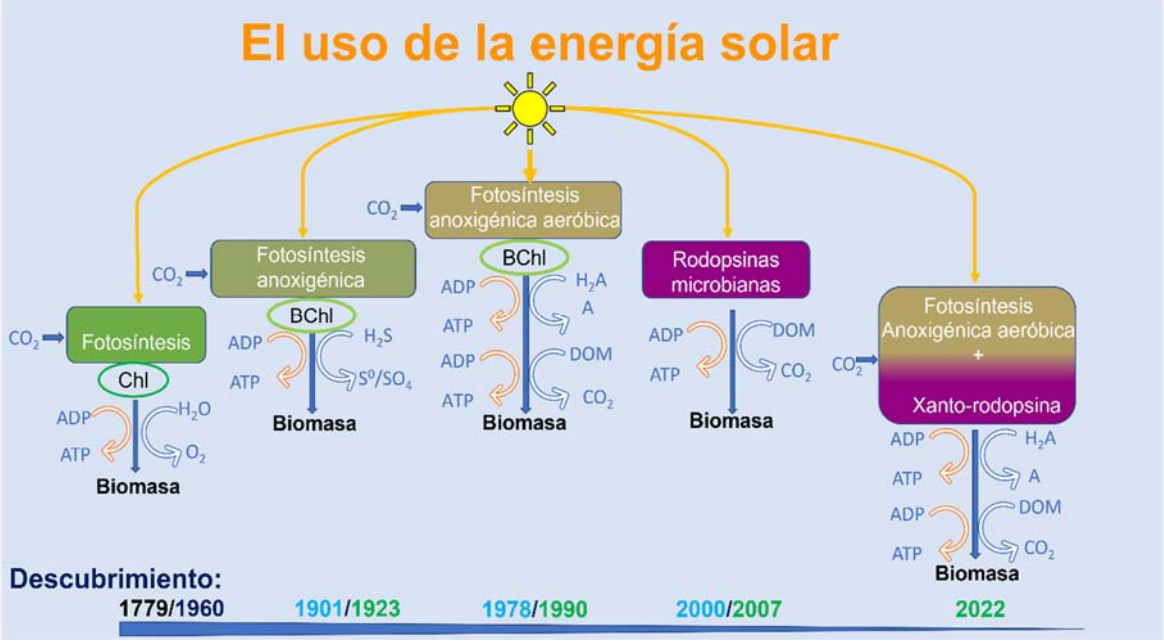



**Fig. 7.** Evolución de diversos mecanismos para la captación de energía solar en organismos foto(heteró)trofos. La línea de tiempo en la parte inferior destaca descubrimientos clave de estos procesos y subraya la comprensión progresiva de la utilización de la energía solar en diversos ecosistemas, desde la fotosíntesis oxigénica hasta la fototrofía dual. Los años en azul oscuro indican la descripción original del mecanismo, en turquesa denotan el primer descubrimiento en ecosistemas marinos, y en verde representan el primer descubrimiento en ecosistemas de agua dulce. ADP: adenosina difosfato, ATP: adenosina trifosfato, Bchl: bacterioclorofila, Chl: clorofila, DOM: materia orgánica disuelta, $H_2A$: aceptor distinto del agua, X-rhodopsin: xantorodopsina. Extraído de Sommaruga (2025).

**Las rodopsinas** son una familia diversa de moléculas que desempeñan múltiples funciones (Spudich et al. 2000). Mientras que las

bacteriorodopsinas, las proteorodopsinas y las **xantorodopsinas** (XR) funcionan como bombas de protones en la membrana de Proteobacterias, las rodopsinas sensoriales sirven como fotorreceptores en vertebrados, incluidos los humanos y también en el fitoplancton (rodopsinas de canal). Las **rodopsinas no sensoriales** captan la radiación solar y translocan protones a través de la membrana, que posteriormente utilizan para la síntesis de energía en forma de ATP. La XR es una bomba de protones similar a la proteorodopsina que contiene, además del retinal, otros cromóforos, que sirve como antena de captación de luz (Kopejtka et al. 2020, 2022). Tal vez lo más interesante, después de haber reconocido en las últimas décadas de investigación la existencia de un sinnúmero de mecanismos para utilizar la energía solar en organismos acuáticos (Pushkarev et al. 2018), sea pensar también que en la evolución, algún organismo ha*y*a sido capaz de poseer y combinar más de un mecanismo. Por ejemplo, la coexistencia potencial de dos mecanismos fototróficos diferentes como la Bchla y la rodopsina en una bacteria se ha podido observar en 2010 (Kang et al. 2010) y 2020 (Kopejtka et al. 2020, Zeng et al. 2020) a través de la secuenciación del genoma. **Pero ¿son estos mecanismos activos y, en caso afirmativo, cómo funcionan?**

En el año 2015 tuve la suerte de poder aislar una **bacteria fotoheterotrófica, *Sphingomonas glacialis* AAP5**, de un lago de alta montaña (Kopejtka et al. 2020, 2021) que es dominante dentro de la comunidad de bacterias **fotótrofas aeróbicas anoxigénicas** (Čuperová et al. 2013). *S. glacialis* AAP5 contenía en su genoma un cl*ú*ster de genes fotosintéticos para la bacterioclorofila y un operón para XR, pero no conten*í*a RuBisCO. **Para nuestra sorpresa**, a temperatura ambiente, la cepa produjo una pequeña cantidad de BChl a, pero no se detectó la expresión de XR en condiciones de laboratorio.

**Por lo tanto, se decidió probar si *S. glacialis* AAP5 expresaba su aparato fototrófico en condiciones típicas** para estos hábitats, es decir, a bajas temperaturas y baja concentración de nutrientes. (Kopejtka et al. 2022). Los análisis de la composición de pigmentos revelaron que se producía BChl-a en cultivos bajo un régimen de luz y oscuridad *con* independen*cia* de la temperatura de crecimiento. Por otro lado, los **cultivos bajo luz continua no producían BChl-a**. Sin embargo, **en el caso de la XR se encontró un patrón diferente,** ya que ésta se detectó sólo en cultivos a 7 °C*,* independientemente del régimen de luz. Los cultivos bajo un régimen de luz y oscuridad a 7 °C contenían tanto XR como BChl-a, **lo que documentó por primera vez la presencia de ambos sistemas.**

Luego se pasó a evaluar la **influencia de la temperatura en la expresión** de ambos sistemas para demostrar bajo qué condiciones eran activos. Se observó un óptimo de temperatura mucho más amplio, de 7 °C a 22 °C, en el caso del gen pufM responsable de la síntesis de BChl, que claramente se reguló al alza durante las fases de crecimiento. En contraste, a 25 °C, la transcripción de pufM fue claramente inhibida.

Con este estudio **se demostró que la bacteria *S. glacialis* AAP5 es capaz de lo que se denominó fototrofía dual.** Es decir, ésta posee todos los genes necesarios para la conversión de energía lumínica basada en BChl y XR y, bajo condiciones fisiológicas apropiadas, utiliza ambos*,* incluso simultáneamente para generar ATP. De esta manera, **se reduce la necesidad de generar energía a través de la respiración aeróbica y se ahorra carbono orgánico disponible para el crecimiento**, que es muy escaso en los lagos de alta montaña (Sommaruga et al. 1999, Laurion et al. 2000).

Tal vez la pregunta más interesante es*:* **¿por qué esta bacteria posee dos sistemas fototróficos diferentes que básicamente cumplen la misma**

**función?** Una posible explicación es que **los sistemas basados en la BChl son complejos de pigmentos y proteínas grandes** que requieren de una maquinaria compleja para su síntesis, ensamblaje y regulación. Por otro lado, debido al gran número de pigmentos, pueden funcionar de manera efectiva incluso en condiciones de baja intensidad de luz. **En contraste, la XR tiene solo dos cromóforos**: retinal y una antena de nostoxantina y si bien ésta es mucho más fácil de ensamblar, los cálculos de balance de energía metabólica sugieren que las rodopsinas son eficientes solo a una irradiación más alta.

Las condiciones **físicas en los lagos alpinos cambian periódicamente** desde temperaturas moderadas y altas intensidades de luz en verano hasta temperaturas frías y cobertura de hielo y nieve en invierno, lo que altera el espectro de luz y reduce en gran medida su penetración. **La posibilidad de utilizar dos sistemas fototróficos con propiedades fotoquímicas diferentes y regulación contrastante puede representar una estrategia de adaptación que permite un crecimiento continuado en este hábitat desafiante y en constante cambio**.

La regulación diferencial de la fototrofía basada en BChl y XR puede ayudar especialmente a ajustar la proporción de ambos sistemas a la intensidad de luz, la duración del día y la temperatura. Así, la hipótesis es que, durante los cortos días de invierno, la luz que llega a la columna de agua es favorable para la síntesis de los fotosistemas que contienen BChl-a. A finales de la primavera y principios del verano, la cobertura de nieve y hielo comienza a fundirse, pero el agua sigue estando fría, especialmente en la superficie, donde está en contacto con el hielo. Por lo tanto, es probable que los fotosistemas basados en BChl-a no puedan aprovechar todo el potencial de aumento de la intensidad de luz a estas bajas temperaturas, por lo que la expresión de XR se vuelve más ventajosa. Durante los largos días de verano,

ambos sistemas funcionarían igual de bien. **Sin embargo, debido a su biosíntesis más simple, es probable que XR sea el sistema más rentable en términos de costos metabólicos**. En otoño, la temperatura del agua, todavía relativamente alta, junto con los días más cortos y la menor intensidad de la luz incidente, podría favorecer nuevamente la síntesis de BChl-a. Esta hipótesis es consistente con la observación de que el máximo de abundancia de bacterias que contienen BChl en el Lago Gossenkölle, se encuentra a mediados de septiembre (Čuperová et al. 2013).

**Por último, ¿existen organismos fototróficos duales también en otros ecosistemas?** Pues un estudio de más de 215 000 genomas bacterianos que llevamos a cabo identificó genes de los dos sistemas en 55 genomas. **Casi la mitad de ellos eran de origen alpino o glaciar**, pero también se encontraron en otros ecosistemas. De hecho, los genes de la fototrofía basada en BChl-a se heredan principalmente verticalmente (transmisión a su descendencia) y las transferencias genéticas horizontales distantes son raras. En contraste, los genes de la rodopsina se han encontrado en Bacteria, Archaea, Eukaryota e incluso en virus y son relativamente fáciles de transferir horizontalmente.

Por lo tanto, **una bacteria que contiene BChl-a puede eventualmente recibir genes de rodopsina horizontalmente**. **Este proceso puede haber ocurrido repetidamente durante la evolución**. Sin embargo, el que estas especies retengan y expresen el gen de la rodopsina obtenido dependerá de si los nuevos genes proporcionan una ventaja competitiva en un entorno particular. Por lo tanto, la **fototrofía dual** también puede ser beneficiosa en otros entornos con condiciones fisicoquímicas altamente dinámicas, con extremos que favorecen un sistema sobre otro.

## Los virus: entidades biológicas más abundantes de la biosfera con sorpresas

Como último ejemplo de posible adaptación en lagos de alta montaña trataré sobre los virus, ya que tras la pandemia de COVID-19 me parece oportuno hablar de nuevos virus para la ciencia con una función distinta tal vez a la que generalmente se los asocia, es decir como factor de mortalidad.

Como es bien conocido, **los virus** son agentes infecciosos de potencialmente todo tipo de organismo y también las **entidades biológicas más abundantes en la biosfera** (Mushegian 2020). Son **componentes ubicuos de la dinámica de la trama trófica en todos los ecosistemas**, incluidos aquellos más extremos (Laybourn-Parry et al. 2001). Actualmente se considera que los virus representan el **mayor reservorio de diversidad y recursos genéticos no caracterizados** en la Tierra (Koonin et al. 2022).

**Los virus tienen varios ciclos de vida que quisiera recordar.** Todos comienzan con la unión pasiva a receptores específicos presentes en la superficie de una célula huésped, seguida de la inyección del genoma viral en ésta (Correa et al. 2021). En el **ciclo lítico**, el genoma viral induce la síntesis de componentes virales, incluida la replicación del material genético viral. Se producen varios virus descendientes y luego se liberan al medio ambiente debido a la ruptura de la célula huésped. Debido a que los virus líticos matan a sus huéspedes, son fundamentales en el ciclo de nutrientes y materia orgánica al liberar su contenido intracelular; en la estructuración de las comunidades microbianas y su diversidad, así como, en menor medida, por ser una fuente potencial de alimento para algunas especies (Suttle 2007, Brown et al. 2020).

En el **ciclo lisogénico**, el genoma viral se integra en el genoma de la célula huésped y se reproduce como un **profago** hasta que un estrés ambiental para la célula huésped desencadena un cambio a un ciclo lítico. La lisogenia proporciona un **medio de persistencia** para los virus cuando la abundancia de células huésped es muy baja o su crecimiento está limitado. Los profagos pueden afectar las propiedades metabólicas de las células huésped, ya que pueden adquirir inmunidad a superinfecciones, así como nuevas características fenotípicas tales como resistencia a los antibióticos, cambios antigénicos y factores de virulencia, lo que resulta en una expansión del nicho para los huéspedes virales.

Una variante menos conocida del ciclo lisogénico es el llamado **estado de portador o ciclo pseudolisogénico**, donde el genoma viral no se integra en el genoma del huésped, sino que permanece en un "estado inactivo" dentro de la célula huésped. No hay replicación del genoma viral, que se segrega de manera desigual en las células progenitoras, muy probablemente durante algunas generaciones. Los **virus pseudolisogénicos probablemente ocurren en condiciones de nutrientes muy pobres** donde las células huésped experimentan limitación y no pueden proporcionar la energía necesaria para la expresión génica viral.

En el **ciclo crónico**, los virus producidos son liberados de forma episódica o continua de la célula huésped mediante brotes o extrusión, **sin eventos letales inmediatos**. Este ciclo **es menos conocido**, pero es común en virus de metazoos como los virus del herpes y la hepatitis. La infección viral crónica es un proceso de **equilibrio dinámico** y **metaestable** que termina con la lisis de la célula huésped después de la liberación en serie de virus recubiertos de membrana lipídica o eventualmente procede sin la lisis i*n*mediata del huésped (liberación por extrusión). En nuestro trabajo pionero

de 2001 (Hofer & Sommaruga 2001), encontramos en el Lago Gossenkölle, partículas tipo virus filamentosos (FVLP por su sigla en inglés) de 450 a 730 nm de longitud que alcanzaban en algunas ocasiones a dominar la abundancia total de virus. Estas FVLP se encontraron ocasionalmente dentro de procariontes filamentosos (>10 µm) y "nubes" de nuevos FVLP se encontraron rodeando a células huésped, lo que sugiere que la existencia de un **ciclo crónico pudiera ser un ciclo característico de lagos de alta montaña**, ya que la eventualidad de encontrar la célula huésped (probabilidad de contacto) se ve limitada por la baja abundancia y escaso aporte externo y un ciclo lítico eficiente podría acabar con la propagación del virus. Posteriormente, este tipo de partícula tipo virus filamentoso fue encontrado en lagos de alta montaña en los Pirineos españoles (Pina et al. 1998).

Nuestro objetivo fue caracterizar con herramientas moleculares los virus tipo filamentosos de los lagos alpinos, pero analizando las secuencias genómicas obtenidas **descubrimos un nuevo grupo de virus que denominamos virus del tipo Polinton** (Polinton like-viruses en inglés). Los Polinton también conocidos como Mavericks eran reconocidos como los **elementos genéticos transponibles** (transposones) más grandes conocidos en genomas eucariotas (Haapa-Paananen et al. 2014). Nuestro **descubrimiento de 25 virus del tipo Polinton** (641 genomas nuevos) en secuencias de datos y metagenomas ambientales muestreados en el agua del Lago Gossenkölle en 2021 reveló un grupo amplio y poco definido de virus relacionados, varios de los cuales se encontraban **integrados en genomas de algas o asociados a virus nucleocitoplasmáticos de ADN de gran tamaño (llamados virus gigantes)**. Tal vez lo más importante de nuestro estudio fue que **mostró por primera vez que son un grupo importante de virus eucarióticos distribuidos globalmente** en sistemas acuáticos que pueden

estar relacionados con diversos hospedadores (Bellas & Sommaruga 2021). La mayoría de los nuevos genomas de virus que detectamos en este estudio se basaron en un análisis exhaustivo de un s*o*lo viroma de un lago de alta montaña, utilizando genes que codifican la proteína de la cápside viral para interrogar los metagenomas globales.

Sin embargo, **no sabíamos qué organismos suelen ser infectados por estos virus del tipo Polinton como los Gossevirus,** uno de los grupos principales descubiertos en el Lago Gossenkölle. Por eso se realizó un estudio a gran escala para analizar todas las secuencias originales de organismos microbianos eucarióticos (Bellas et al. 2023). Como resultado de ese análisis masivo, encontramos incorporado en el genoma de los microbios, **más de 30 000 virus desconocidos**. En algunos casos, **hasta el 10% del ADN de un microbio resultó estar compuesto por virus**.

Tal vez **lo más destacado fue el hecho de que muchos de estos virus no parecen dañar a sus huéspedes y, por el contrario, algunos pueden incluso protegerlos** (Bellas et al. 2023). En efecto, muchos parecen similares a los **virófagos***,* ya que estos virus infectan y destruyen a otros virus líticos que infectan la célula huésped en muchos grupos de microeucariotas y si bien son relativamente abundantes en lagos de alta montaña como el Gossenkölle, su distribución es muy amplia.

**Cabe recordar que todas las formas de vida desde bacterias hasta humanos están continuamente infectadas por virus**. Algunos están presentes constantemente, pero solo ocasionalmente desencadenan síntomas, como el virus del herpes en los humanos. Otros se ocultan aún más profundamente, convirtiéndose en parte del ADN de su huésped. La mayoría de los virus endógenos conocidos en eucariotas pertenecen a los retrovirus, un grupo de virus de ARN que requieren la integración en el genoma de un

organismo vertebrado para completar su ciclo de vida. Ocasionalmente, ingresan en las células germinales del huésped y con el tiempo, numerosas entidades pueden quedar fijadas en el genoma. De esta manera, hasta un 8% del genoma humano se ha adquirido a partir de integraciones retrovirales. Nuestro estudio encontró que el ADN de muchos de los organismos eucariotas unicelulares abundantes en los ecosistemas está conformado por un alto número de secuencias de virus.

En especial, es el caso de los **protistas** que se encuentran en todas partes e incluyen algas abundantes en lagos y océanos, protozoos en el suelo y parásitos humanos. El hecho de que muchos de los **elementos virales endógenos** de protistas encontrados parezcan estar intactos y que la mayoría codifica integrasas, sugiere que han colonizado activamente organismos huéspedes en el árbol de los eucariotas (Bellas et al. 2023). También encontramos evidencia **de expresión génica en los transcriptomas de los huéspedes** y que los genomas de virófagos y virus tipo Polinton estrechamente relacionados, son abundantes en metagenomas virales, lo que indica que **muchos elementos virales endógenos probablemente son virus funcionales**.

En conclusión, este estudio demostró que gran parte de los **genomas de protistas tienen origen viral y que estas integraciones virales son comparables en escala a las integraciones de profagos en genomas bacterianos**. Los elementos virales endógenos de protistas están relacionados de manera distante con los virófagos, un grupo de virus que como se ha indicado, parasitan a "virus gigantes" que infectan y matan a sus huéspedes eucariotas. Muchos *e*lementos *v*irales *e*ndógenos parecen ser virus funcionales, lo que sugiere que diversas variedades de estos elementos pueden formar parte de un **sistema antiviral del hospedador**.

## Reflexiones finales

Aunque ninguno de los mecanismos discutidos anteriormente es exclusivo de lagos alpinos, su presencia generalizada en otros ecosistemas acuáticos destaca su importancia evolutiva y ecológica. Sin embargo, los resultados aquí presentados se basan en investigaciones realizadas específicamente en lagos alpinos y sirven a modo de ejemplo de las múltiples adaptaciones que conocemos. A pesar de los desafíos logísticos que implican, los lagos alpinos son modelos naturales valiosos para estudiar cómo los organismos se adaptan a condiciones ambientales casi extremas y cómo responden a distintos factores de cambio global. Los resultados muestran la complejidad de estas adaptaciones, sus factores determinantes y su relevancia ecológica para otros ecosistemas acuáticos. Ante los impactos cada vez más acelerados del cambio climático y otros estresores globales, profundizar en la comprensión de los mecanismos adaptativos de la biota lacustre será clave para proteger la integridad ecológica de estos entornos vulnerables.

## Referencias


Adrian, R., O'Reilly, C. M., Zagarese, H., Baines, S. B., Hessen, D.O., Keller, W., Livingstone, D. M., Sommaruga, R., Straile, D., Van Donk, E., Weyhenmeyer, G.A., & Winder, M. (2009) **Lakes as sentinels of climate change.** *Limnology and Oceanography* 54: 2283-2297.

Aguilar, P., Acosta, E., Dorador, C. & Sommaruga, R. (2016) **Large differences in bacterial community composition among three nearby extreme waterbodies of the high Andean plateau.** *Frontiers in Microbiology* 7: 976.

Battarbee, R.W., Kernan, M. & Rose, N. (2009**) Threatened and stressed mountain lakes of Europe: Assessment and progress**. *Aquatic Ecosystems Health* 12: 118–128.

Bellas, C.M. and Sommaruga, R. (2021) **Polinton-like viruses are abundant in aquatic ecosystems**. *Microbiome* 9: 13

Bellas, C., Hackl, T., Plakolb, M.-S., Koslová, A., Fischer, M.G., & Sommaruga, R. (2023) **Large-scale invasion of unicellular eukaryotic genomes by integrating DNA viruses**. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 120: e2300465120.

Blumthaler, M., W. Ambach, & Rehwald, W. (1992) **Solar UV-A and UV-B radiation fluxes at two alpine stations at different altitudes**. *Theoretical & Applied Climatolology* 46: 39–44.

Brown, J.M., Labonté, J.M., Brown, J., Record, N.R., Poulton, N.J., Sieracki, M.E., Logares, R. & Stepanauskas, R. (2020) **Single Cell Genomics Reveals Viruses Consumed by Marine Protists.** *Frontiers in Microbiology* 11:524828.

Caferri, R., Guardini, Z., Bassi, R., & Dall'Osto, L. (2022) **Assessing photoprotective functions of carotenoids in photosynthetic systems of plants and green algae**. *Methods in Enzymology* 674: 53-84.

Catalan, J., Camarero, L., Felip, M., Pla, S., Ventura, M., Buchaca, T., Bartumeus, F.,de Mendoza, G., Miró, A., & Casamayor, E. O. (2006) **High mountain lakes: Extreme habitats and witnesses of environmental changes.** *Limnetica* 25: 551–584.

Catalan, J., Pla-Rabés, S., Wolfe, A. P., Smol, J. P., Rühland, K. M., Anderson, N. J., Kopáček, J., Stuchlík, E., Schmidt, R., Koinig, K. A., Camarero, L., Flower, R. J., Heiri, O., Kamenik, C., Korhola, A., Leavitt, P. R., Psenner, R., & Renberg, I. (2013). **Global change revealed by palaeolimnological records from remote lakes: A review.** *Journal of Paleolimnology* 49: 513–535.

Correa, A.M.S., Howard-Varona, C., Coy, S.R., Buchan, A., Sullivan, M.B. & Weitz, J.S. (2021) **Revisiting the rules of life for viruses of microorganisms**. *Nature Reviews Microbiology* **19**, 501–513.

Čuperová, Z., Holzer, E., Salka, I. Sommaruga, R. & Koblížek, M. (2013) **Temporal changes and altitudinal distribution of aerobic anoxygenic phototrophs in mountain lakes.** *Applied and Environmental Microbiology* 79: 6439-6446.

Dunlap, W. C., Chalker, B. E. & Oliver, J. K. (1986) **Bathy-metric adaptations of reef building corals at Davies Reef, Australia. III. UV-B absorbing compounds.** *Journal of Experimental Marine Biolology and Ecology*104: 239–248.

Garcia-Pichel, F. & Castenholz, R.W. (1991) **Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment**. *Journal of Phycology* 27: 395–409.

Haapa-Paananen, S., Wahlberg, N. & Savilahti, H. (2014) Phylogenetic analysis of Maverick/Polinton giant transposons across organisms. Molecular Phylogenetics and Evolution 78: 271–274.

Hairston, N. (1976) **Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis***. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 73: 971-974.

Hansson, L.-A., Hylander, S., & Sommaruga, R. (2007) **Escape from UV threats in zooplankton: a cocktail of behavior and protective pigmentation**. *Ecology* 88: 1932-1939.

Helbling, E. W., Carrillo, P., Medina-Sánchez, J. M., Durán, C., Herrera, G., Villar-Argaiz, M. & Villafañe, V. E. (2013) **Interactive effects of vertical mixing, nutrients and ultraviolet radiation: in situ photosynthetic responses of phytoplankton from high mountain lakes in Southern Europe**. *Biogeosciences* 10: 1037–1050.

Heraud, P., Beardall, J., McNaughton, D. & Wood, B. R. (2007) **In vivo prediction of the nutrient status of individual microalgal cells using Raman microspectroscopy**. *FEMS Microbiology Letters* 275: 24–30.

Hofer, J. & Sommaruga, R. (2001) **Seasonal dynamics of viruses in an alpine lake: importance of filamentous forms.** *Aquatic Microbial Ecology* 26: 1-11.

Jacobsen, D. & Dangles, O. (2017) **Ecology of High Altitude Waters**. Oxford University Press, 285 p.

Kang, I., Oh, H.M., Lim, S.I., Ferriera, S., Giovannoni, S.J. & Cho, J.C. (2010) **Genome sequence of Fulvimarina pelagi HTCC2506T, a Mn(II)-oxidizing alphaproteobacterium possessing an aerobic anoxygenic photosynthetic gene cluster and Xanthorhodopsin**. *Journal of Bacteriology* 192: 4798-4799.

Kopejtka, K., Tomasch, J., Zeng, Y., Selyanin, V., Dachev, M., Piwosz, K., Tichy, M., Bunk, B., Brinkmann, H., Gardian, Z., Geffers, R., Sommaruga, R. & Koblizek, M. (2020) **Simultaneous presence of bacteriochlorophyll and xanthorhodopsin genes in a freshwater bacterium.** *mSystems* 5:e01044-20.

Kopejtka, K., Tomasch, J., Kaftan, D., Gardiner, A.T., Bína, D., Gardian, Z., Bellas, C.M., Dröge, A., Geffers, R., Sommaruga, R. & Koblízek, M. (2022) **A bacterium from a mountain lake harvests light using both proton-pumping xanthorhodopsins and bacteriochlorophyll-based photosystems.** *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 119 (50): e2211018119.

Koonin, E.V., Krupovic, M., & Dolja, V.V. (2022) **The Global Virome: How Much Diversity and How Many Independent Origins?** *Environmental Microbiology* 25: 40–44.

Korbee-Peinado, N., Abdala Díaz, R.T. & Figueroa, F.L. (2004) **Ammonium and UV radiation stimulate the accumulation of mycosporine-like amino acids in *Porphyra columbina* (Rhodophyta) from Patagonia, Argentina**. *Journal of Phycology* 40: 248–259.

Korbee, N., Mata, M.T. & Figueroa, F. L. (2010) **Photoprotection mechanisms against ultraviolet radiation in *Heterocapsa* sp. (Dinophyceae) are influenced by nitrogen availability: Mycosporine-like amino acids vs. xanthophyll cycle**. *Limnology & Oceanography* 55: 899–890.

Körner, C. (2007) **Alpine ecosystems**. *In: Encyclopedia of Life Sciences*; https://doi.org/10.1002/9780470015902.a0003492.pub2.

Körner, C., Jetz, W., Paulsen, J., Payne, D., Rudmann-maurer, K. & Spehn, E-M. (2017) **A global inventory of mountains for bio-geographical applications**. *Alpine Botany* 127: 1–15.

Laurion, I., M. Ventura, J. Catalan, R. Psenner, & R. Sommaruga (2000) **Attenuation of ultraviolet radiation in mountain lakes: Factors controlling the among- and within-lake variability.** *Limnology & Oceanography* 45: 1274-1288.

Laybourn-Parry, J., Hofer, J. S. and Sommaruga, R. (2001) **Viruses in the plankton of freshwater and saline Antarctic lakes.** *Freshwater Biology* 46: 1279-1287.

Litchman, E., Neale, P. J. & Banaszak, A. T. (2002) **Increased sensitivity to ultraviolet radiation in nitrogen-limited dinoflagellates: photoprotection and repair**. *Limnology & Oceanography* 47: 86–94.

Lopez, L.S., Hewitt, B.A. & Sharma S. (2019) **Reaching a breaking point: how is climate change influencing the timing of ice breakup in lakes across the northern hemisphere?** *Limnology & Oceanography* 64: 2621-2631.

Mladenov, N., Sommaruga, R., Morales-Baquero, R., Laurion, I., Camarero, L., Diéguez, M., Camacho, A., Delgado, A., Torres, O., Chen, Z., Felip, M. & Reche I. (2011) **Dust inputs and bacteria influence dissolved organic matter in clear alpine lakes.** *Nature Communications* 2: 405.

Moeller, R. E., S. Gilroy, C. E. Williamson, G. Dee, & Sommaruga, R. (2005) **Dietary acquisition of photoprotective compounds (mycosporine-like amino acids,**

**carotenoids) and acclimation to ultraviolet radiation in a freshwater copepod.** *Limnology & Oceanography* 50: 427-439.

Morris, D. P., Zagarese, H., Williamson, C. E., Balseiro, E. G., Hargreaves, B. R., Modenutti, B., Moeller, R., & Queimalinos, C. (1995) **The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon**. *Limnology & Oceanography*, 40: 1381–1391.

Moser, K.A., Baron, J. S., Brahney, J., Oleksy, I., Saros, J.E., Hundey, E.J., Sadro, S.A., Kopáček, J., Sommaruga, R., Kainz, M.J., Strecker, A.L., Chandra, S., Walters, D.M., Preston, D.L., Michelutti, N., Lepori, F., Spaulding, S.A., Christianson, K., Melack, J.M., & Smol, J.P. (2019) **Mountain Lakes: Eyes on Global Environmental Change.** *Global and Planetary Change* 178: 77-95.

Mushegian, A.R. (2020) **Are there $10^{31}$ virus particles on earth, or more, or fewer?** *Journal of Bacteriology* 202: e00052–20.

Neale, P. J., Bossard, P., Huot, Y. & Sommaruga, R. (2001) **Incident and *in situ* irradiance in Lakes Cadagno and Lucerne: A comparison of methods and models.** *Aquatic Sciences* 63: 250-264.

Neale, P. J., Helbling, E. W., & Zagarese, H. E. (2003) **Modulation of UVR exposure and effects by vertical mixing and advection, in: UV effects in aquatic organisms and ecosystems**. Comprehensive Series in Photochesmitry and Photobiology, 1, edited by: Helbling, E. W. and Zagarese, H. E., The Royal Society of Chemistry, Cambridge, UK, 108–134.

Oester, R., Greenway, R., Moosmann, M., Sommaruga, R., Tartarotti, B., Brodersen, J. & Matthews, B. (2022) **The influence of predator community composition on photoprotective traits of copepods.** *Ecology and Evolution* 12*:* e8862.

Orosa, M., Torres, E., Fidalgo, P. & Abalde, J. (2000) **Production and analysis of secondary carotenoids in green algae**. *Journal of Applied Phycology* 12: 553–556.

Pina, S., Creus, A., González, N., Gironés, R., Felip, M. & Sommaruga, R. (1998) **Abundance, morphology and distribution of planktonic virus-like particles in two high-mountain lakes**. *Journal of Plankton Research* 20: 2413-2421.

Pushkarev, A., Inoue, K., Larom, S. *et al.* (2018) **A distinct abundant group of microbial rhodopsins discovered using functional metagenomics**. *Nature* 558: 595–599.

Reche, I., Mladenov, N., Pulido-Villena, E. & Morales-Baquero, R. (2022) **Atmospheric Inputs and Biogeochemical Consequences in High-Mountain Lakes.** In: *Zamora, R., Oliva, M. (eds) The Landscape of the Sierra Nevada.* Springer, Cham. Pp. 239-306.

Rogora, M., Massaferro, J., Marchetto, A., Tartari, G. & Mosello, R. (2008) **The water chemistry of some shallow lakes in Northern Patagonia and their**

**nitrogen status in comparison with remote lakes in different regions of the globe**. *Journal of Limnology* 67: 75–86.

Rogora, M., Frate L., Carranza ML, Freppaz M., Stanisci A., Bertani, I., Bottarin R., Brambilla A., Canullo R., Carbognani M., Cerrato C., Chelli, S., Cremonese E., Cutini, M., Di Musciano M., Erschbamer, B., Godone, D., Iocchi M., Isabellon, M., Magnani A., Mazzola L., Morra di Cella U., Pauli H., Petey M., Petriccione B., Porro F., Psenner R., Rossetti G., Scotti A., Sommaruga R., et al. (2018) **Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines.** *Science of the Total Environment* 624: 1429-1442.

Rose, K. C., Williamson, C. E., Saros, J. E., Sommaruga, R. & Fischer, J. M. (2009) **Differences in UV transparency and thermal structure between alpine and subalpine lakes: Implications for organisms**. *Photochemical and Photobiological Sciences* 8: 1244–1256.

Rose, K.C., Hamilton, D.P., Williamson, C.E., McBride, C.G., Fischer, J.M., Olson, M.H., Saros, J.E., Allan, M.G., & Cabrol, N. (2014) **Light attenuation characteristics of glacially-fed lakes.** *Journal of Geophysical Ressearch* 119: 1446–1457.

Schmeller, D.S., Urbach, D., Bates, K., Catalan, J., Cogălniceanu, D., Fisher, M.C., Friesen, J., Füreder, L., Gaube, V., Haver, M., Jacobsen, D., Le Roux, G., Lin, Y.-P., Loyau, A., Machate, O., Mayer, A., Palomo, I., Plutzar, C., Sentenac, H., Sommaruga, R., Tiberti, R., & Ripple, W.J. (2022) **Scientists' warning of threats to mountains**. *Science of the Total Environment* 853: 158611.

Schneider, T., A. Herzig, K. A. Koinig, & Sommaruga, R. (2012) **Copepods in turbid shallow soda lakes accumulate unexpected high levels of carotenoids**. *PLoS ONE* 7: e43063.

Smith, K.C. & Macagno, E.R. (1990 ) **UV photoreceptors in the compound eye of Daphnia magna (Crustacea, Branchiopoda). A fourth spectral class in single ommatidia**. *Journal ol of Comparative Physiology A* 166: 597-606.

Sommaruga, R. (2001) **The role of UV radiation in the ecology of alpine lakes**. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* 62: 35-42.

Sommaruga, R. (2010) **Preferential accumulation of carotenoids rather than of mycosporine-like amino acids in copepods from high altitude Himalayan lakes.** In: Eggermont, H., M. Kernan & K. Martens (eds.). Global Change Impacts on Mountain Lakes. *Hydrobiologia* 648: 143–156.

Sommaruga, R. (2015) **When glaciers and ice sheets melt: consequences for planktonic organisms**. *Journal of Plankton Research* 37: 509-518.

Sommaruga, R. (2025) **Survival strategies of planktonic organisms in alpine lakes and beyond**. *Inland Waters* 15:1249724.

Sommaruga, R. & Garcia-Pichel, F. (1999) **UV-absorbing mycosporine-like compounds in planktonic and benthic organisms from a high-mountain lake**. *Archiv für Hydrobiologie* 144: 255-269.

Sommaruga, R. & Psenner, R. (1997) **Ultraviolet radiation in a high mountain lake of the Austrian Alps: air and underwater measurements**. *Photochemistry and Photobiology* 65: 957-963.

Sommaruga, R. & Augustin, G. (2006) **Seasonality in UV transparency of an alpine lake is associated to changes in phytoplankton biomass.** *Aquatic Sciences* 68: 129-141.

Sommaruga, R., Psenner, R., Schaferer, E., Koinig, K. & Sommaruga-Wögrath, S. (1999) **Dissolved organic carbon concentration and phytoplankton biomass in high-mountain lakes of the Austrian Alps: potential effect of climatic warming on UV underwater attenuation.** *Arctic Antarctic and Alpine Research* 31: 247-254.

Sommaruga-Wögrath, S., Koinig, K, Schmidt, R., R. Tessadri, Sommaruga, R., & Psenner, R. (1997) **Temperature effects on the acidity of remote alpine lakes**. *Nature* 387: 64-67.

Spudich, J. L., Yang, C. S., Jung, K. H. & Spudich, E. N. (2000) **Retinylidene proteins: structures and functions from archaea to humans**. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 16: 365–392.

Suttle, C. A. (2007) **Marine viruses — major players in the global ecosystem**. *Nature Reviews Microbiology* 5: 801–812.

Tartarotti B. & Sommaruga, R. (2006) **Seasonal dynamics of photoprotective mycosporine-like amino acids in phytoplankton and zooplankton from a high mountain lake.** *Limnology & Oceanography* 51: 1530-1541.

Tartarotti, B., Laurion, I. & Sommaruga, R. (2001) **Large variability in the concentration of mycosporine-like amino acids among zooplankton from lakes located across an altitude gradient.** *Limnology & Oceanography* 46: 1546-1552.

Tartarotti, B., Trattner, F., Remias, D., Saul, N., Steinberg, C.E.W., & Sommaruga, R. (2017) **Distribution and UV protection strategies of zooplankton in clear and glacier-fed alpine lakes.** *Scientific Reports* 7: 4487.

Turpin, D. H. (1991) **Effects of inorganic N availability on algal photosynthesis and carbon metabolism**. *Journal of Phycology* 27: 14–20.

Ulbing, C.K.S., Muuse, J.M., & Miner, B.E. (2019) **Melanism protects alpine zooplankton from DNA damage caused by ultraviolet radiation**. *Proceedings of the Royal Society B* 286: 20192075.

UNEP (2022) **Environmental Effects of Stratospheric Ozone Depletion, UV Radiation, and Interactions with Climate Change**. United Nations Environmental Program.

Williamson C. E., Fischer, J. M., Bollens, S. M., Overholt, E. P. & Breckenridge, J.K. (2011) **Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm.** *Limnology & Oceanography*56: 1603-1623.

WMO (2022) **Scientific Assessment of Ozone Depletion: 2022**, GAW Report No. 278, 509 pp.; World Meteorological Organization: Geneva.

Woolway, R.I., Kraemer, B.M., Lenters, J.D. Merchant, C.J., O'Reilly, C.M. & Sharma, S. (2020) **Global lake responses to climate change**. *Nature Reviews Earth & Environment* 1: 388–403.

Zeng, Y. et al. (2020) **Potential rhodopsin-and bacteriochlorophyll-based dual phototrophy in a high Arctic glacier**. *mBio* 11: e02641–20.




# Contestación al discurso de ingreso en la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales de Granada del Ilmo. Sr. D. Ruben Sommaruga

**Ilmo. Sr. D. Luis Cruz Pizarro**

Excelentísimo Sr. Presidente de la Academia de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales de Granada,

Excelentísimos e Ilustrísimos señores Académicos,

Señoras y Señores:

Sean mis primeras palabras de agradecimiento a la Academia por la distinción que me otorga al haberme designado para efectuar la *laudatio* del Prof. Ruben Sommaruga y pronunciar el discurso de contestación al que él nos acaba de ofrecer.

Es para mí un honor y una inmensa satisfacción poder celebrar el Acto público de su Recepción solemne en esta

Academia; un acto que hace un par de años hubo de ser aplazado *sine die* debido a penosas circunstancias, hoy casi superadas.

Espero estar a la altura de tan digno encargo, aunque debo reconocer, parafraseando al profesor Margalef y salvando la distancia astronómica que me separa científicamente de él, que "*mi mente anda un tanto fuera de sus anteriores supuestas capacidades*".

El profesor Sommaruga, es Catedrático (*Full Professor*) de Limnología en el *Departamento de Ecología* de la Universidad de Innsbruck, en la que lidera el Grupo de Investigación sobre *Ecología de Lagos y Glaciares.*

Es un científico de reconocido prestigio internacional en el ámbito de la ecología acuática. Como ha desgranado en el discurso que acabamos de escuchar, sus trabajos han supuesto avances extraordinarios en campos como la *fotoenergética microbiana*, la *biogeoquímica* o *los efectos de factores globales de tensión sobre los ecosistemas acuáticos*, entre otros.

Ha explorado nuevas fronteras de la limnología y abierto líneas muy activas y productivas de investigación en el estudio de los mecanismos emergentes de utilización de la energía solar microbiana; en el papel de los virus en los ecosistemas de agua dulce o en el análisis de las consecuencias ecológicas que, en lagos alimentados por glaciares, se derivan del acelerado proceso de fusión de éstos, lo que, entre otras cosas, le ha permitido hacer un seguimiento detallado de las primeras etapas en la ontogenia de tales ecosistemas.

Ha desarrollado la mayor parte de su carrera científica en Austria, un país de acreditada tradición en el estudio de ecosistemas de alta montaña, cuna de brillantes limnólogos. Científicos como Ingo Findenegg, Franz Ruttner, Heinz Löffler o Roland Pechlaner, por citar sólo algunos de ellos, han sido pioneros y son parte de la historia de la limnología alpina.

Nuestro nuevo académico es heredero de aquella tradición. Sus trabajos se han centrado principalmente en los lagos de los Alpes tiroleses, en buena medida debido a una cuestión geográfica, pero, sobre todo, por las facilidades que algunos de ellos ofrecen para la investigación, como es el caso de la *Roland Pechlaner Station*, situada a orillas del lago *Gossenkölle***,** que, desde hace cinco décadas, es base para la investigación internacional sobre limnología alpina en la Universidad de Innsbruck.

No obstante, su investigación se ha desarrollado, también, en lagos de otros sistemas montañosos europeos (entre ellos, Sierra Nevada, los Pirineos y los Montes Apeninos) y de diferentes distritos lacustres situados más allá del que él mismo denomina "*tradicional cinturón científico templado del norte*", como es el caso del Altiplano Andino (Chile), el Himalaya o las montañas Bale en Etiopía, o en regiones del círculo polar ártico (caso de Groenlandia).

Creo poder afirmar que la fascinación intelectual de la Limnología, que, según George Evelyn Hutchinson, padre de la limnología moderna en Norteamérica, se deriva del "*estudio*

*comparado de un gran número de sistemas acuáticos, cada uno de los cuales tiene un cierto parecido con los demás y también muchas diferencias"* se llega a acentuar en el estudio de los lagos alpinos pues, como sostiene el Prof. Sommaruga, estos ecosistemas, por su localización en regiones lacustres tan distantes geográficamente, sobre gradientes altitudinales y latitudinales, ofrecen particularidades dentro del conjunto de los sistemas acuáticos continentales que permiten considerarlos como "*unidades de estudio*" y utilizarlos como "*herramientas experimentales*" en el análisis y evaluación de cuestiones globales como las consecuencias derivadas del cambio climático o del incremento en la deposición de aerosoles transfronterizos (partículas, nutrientes, contaminantes y microrganismos) en sus ciclos biogeoquímicos.

Conocí a nuestro nuevo Académico hace algo más de treinta años en Innsbruck, en una reunión de trabajo de un proyecto financiado por la Unión Europea en el que participábamos investigadores de las Universidades de Granada e Innsbruck, junto a colegas de otros quince Centros y Universidades europeas.

Hacía poco tiempo que había defendido su tesis de doctorado y se encontraba preparando el regreso a su país de origen, a Uruguay.

Como inciso quiero puntualizar que el Prof. Sommaruga nació en Montevideo y que fue a finales de los años noventa cuando adquirió la nacionalidad austríaca, después de haber

obtenido la habilitación (*venia docendi*) y ganar una plaza de Profesor Titular en la Universidad de Innsbruck.

Desde hace unos años tiene doble nacionalidad.

Con cierta sorna, en alguna entrevista, se ha definido como un *"uruguayo camuflado en su nuevo país"*. Tengo para mí que ese camuflaje no es sino la expresión de una identidad transfronteriza: un corazón rioplatense que late con la precisión y el rigor de la ciencia tirolesa.

Volviendo a nuestro encuentro, recuerdo que ambos teníamos interés en conocernos personalmente, pues él había leído algunos de mis trabajos sobre el plancton de los lagos de Sierra Nevada y, por mi parte, conocía la inmejorable opinión que unos años antes nos había trasladado el Prof. Roland Psenner a los profesores de un curso de verano sobre lagos de alta montaña, dirigido por el profesor Margalef en la Universidad Internacional Menéndez Pelayo, acerca de un joven uruguayo al que la *Agencia Austríaca para la Educación y la Internacionalización* le acababa de conceder una beca para realizar el doctorado bajo su dirección.

Desde entonces hemos mantenido una excelente relación que en el ámbito docente se ha concretado en actividades como su participación como Profesor del *Máster en Análisis de Ecosistemas Acuáticos* que tuve ocasión de organizar (junto al profesor J. Rodríguez Martínez, catedrático de ecología de la Universidad de Málaga), hace ahora veinticinco años, en la Universidad Internacional de Andalucía, o, por ejemplo, en las visitas

periódicas de trabajo que ha venido realizando con estudiantes del *Máster en Ecología y Biodiversidad* de la Universidad de Innsbruck a Sierra Nevada y a otros ecosistemas singulares andaluces, como la laguna de Fuente de Piedra.

En el ámbito investigador cabe mencionar, entre otros, su participación como Ponente Invitado en Conferencias Internacionales celebradas en Granada, en cuya organización participaron muy activamente profesores del Departamento de Ecología de esta Universidad, como el *Aquatic Sciences Meeting* de la *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography* (*ASLO, 2015*) o el *Primer Congreso Internacional de las Montañas*, celebrado en el año 2008.

Es especialmente destacable su colaboración con el equipo de los profesores Isabel Reche Cañabate y Rafael Morales Baquero en el desarrollo de proyectos que han evaluado la interacción de factores ligados a la deposición de aerosoles atmosféricos, el flujo de radiación ultravioleta incidente y los procesos bacterianos en la cantidad y calidad óptica de la materia orgánica disuelta de lagos, o sobre la importancia de aerosoles saharianos en la composición de la comunidad bacteriana en lagos de los Alpes.

**A la mar me voy, mis hechos dirán quién soy. Breve apunte biográfico**

Este castizo y antiguo refrán, aunque aplicado aquí con cierta licencia, resulta oportuno al afirmar algo tan evidente como que es posible conocer a una persona a través de sus vivencias.

He pretendido, entonces, esbozar una semblanza científica de nuestro nuevo académico a partir de unos apuntes, desde luego parciales, que he seleccionado de su trayectoria profesional; una trayectoria que, como él mismo señala, *"ilustra la compleja interacción entre oportunidades y limitaciones que es común en la de la mayoría de los científicos que cruzan fronteras geográficas"*.

Para llevar a cabo este ejercicio me he basado en información extraída de su *Curriculum vitae*; en vivencias que hemos compartido a lo largo de estos años y en parte de las reflexiones que el nuevo académico incluye en un magnífico ensayo de carácter epistemológico que publicó a finales del año pasado en la revista del *International Council for the Exploration of the Sea (ICES)* en el que analiza los desafíos y oportunidades que enfrentan los investigadores que se encuentran al comienzo de su carrera.

En dicho ensayo, desde una perspectiva personal y sobre la base de cuatro décadas de experiencia profesional, reflexiona acerca de las implicaciones intelectuales, personales, institucionales y sociales que se derivan de la *movilidad transfronteriza y la colaboración internacional*; de las *actividades de supervisión* y *tutorización* y, sobre todo, de la *ética en la investigación*, esto es, del insobornable amor a la verdad como alimento

intelectual de un científico, tres aspectos que encontramos permeando toda su trayectoria científica.

No creo que hubiera podido elegir un texto más apropiado para iniciar esta semblanza que el que él mismo nos ofrece en el preámbulo del citado artículo:

Son sus palabras: *"Crecí en las costas uruguayas del estuario del Río de la Plata, cautivado por los tonos y la transparencia siempre cambiantes de sus aguas".*

Y añade más adelante*: "Mi curiosidad por los ecosistemas acuáticos se acentuó durante los veranos de mi infancia en la costa atlántica, al observar contrastes sorprendentes en la diversidad de conchas [de molusco] y en general de formas de vida entre el agua marina y las aguas salobres del estuario. [Echando la vista atrás] puedo asegurar que fueron estas primeras observaciones las que despertaron mi interés por estudiar y comprender los ecosistemas acuáticos".*

Es un hecho que el mar le cautivó e inspiró su elección profesional, de modo que no fue ninguna sorpresa el que, tras finalizar los estudios de bachillerato en el Liceo de los Hnos. Maristas de Montevideo, decidiera matricularse en el Programa de Oceanografía Biológica, en la Universidad de la República.

No fue, sin embargo, en el campo de la biología marina donde inició su carrera investigadora. Reconoce que dos acontecimientos vividos durante sus años de estudiante resultaron fundamentales a la hora de orientar su interés hacia el estudio de

los ecosistemas acuáticos continentales y, en particular, hacia el mundo de los microbios. Se trata de un par de estancias (años 1984 y 1985) en el Departamento de Ecología de la Universidad de Chile, financiadas por el *Programa de Becas de UNESCO y el Programa de Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA)* durante las cuales pudo conocer a investigadores de la talla de Colin Reynolds, Tony Andrew y Trevor Platt, profesores visitantes en Chile en esos momentos, con los que ha mantenido una relación profesional a lo largo de su carrera, y tuvo la oportunidad de asistir a un curso teórico-práctico, dirigido por el profesor Farooq Azam**,** sobre técnicas para la estima de la abundancia y de la producción bacteriana.

Azam y colaboradores acababan de publicar un artículo seminal que describe el complejo papel desempeñado por las bacterias en los ciclos de carbono y nutrientes de ecosistemas acuáticos marinos.

Al final del cuarto curso de la licenciatura decidió que el metabolismo de los sedimentos lacustres y la ecología de las bacterias implicadas en el ciclo del nitrógeno serían objeto de su Tesis de Licenciatura, una tesis que presentó en el año 1987, realizada bajo la dirección del Prof. Hermann Mühlhauser, de la Universidad de Chile, y del Lic. Wilson Pintos, primer director de la Sección de Limnología, creada tres años antes, en la Universidad de la República, en Montevideo.

Entre los años 1986 y 1993 trabajó contratado en dicha Sección de Limnología, primero como Ayudante y más tarde como Profesor Asistente, y publicó sus primeros artículos sobre bacterias heterotróficas de los sedimentos de sistemas acuáticos hipereutróficos y de lagunas costeras.

Quiero resaltar que, si bien desde finales de los años noventa ocupa una plaza de profesor permanente en la Universidad de Innsbruck, ha seguido manteniendo relaciones científicas con colegas de su universidad "matriz" y de otros países hispanoamericanos (especialmente chilenos, argentinos y mexicanos). De hecho, algunos de los trabajos en los que ha colaborado con investigadores uruguayos son, por ejemplo, referencia en el estudio de lagunas costeras subtropicales de la costa atlántica.

**"Hice una especie de elección: quería tener por lo menos la oportunidad de pintar en un lienzo más grande"**

Esta es la bella metáfora que recoge en su libro *"En el poder y en la enfermedad"* David Owen, ex Rector de la Universidad de Liverpool; ex miembro independiente de la Cámara de los Lores de Gran Bretaña y cofundador del Partido Social Demócrata, para exponer la razón por la que aceptó en su juventud el reto de abandonar temporalmente la práctica de la medicina e iniciar lo que con el tiempo sería una brillante carrera política.

En mi opinión, esta imagen describe muy ajustadamente la firme voluntad del entonces joven licenciado Sommaruga de superar el marco del futuro tan incierto que vaticinaba la realidad de una carencia casi absoluta de personal formado en limnología en su país y la penuria de equipamiento científico y de medios para la docencia, en su universidad.

Consciente de que, en sus palabras, "*realizar un doctorado en Uruguay a fines de la década de los años ochenta no era una opción*", decide solicitar diversas becas para salir al extranjero y, de entre el par de posibilidades que se le brindan, fue la Universidad de Innsbruck la elegida frente a la Universidad Texas A&M-Corpus Christi (en Ward Island, Texas) en la que podría haber continuado trabajando en la ecología de lagunas costeras.

En esa elección tuvo un peso importante, entre otras consideraciones, el hecho de que ya conociera al que muy probablemente sería el supervisor de su tesis en Austria y la posibilidad que se le ofrecía de poder realizar una parte del trabajo proyectado en Uruguay, dentro de un programa "*sandwich*", lo que aliviaría la difícil situación familiar derivada de su traslado a otro país.

Nuestro académico añade una razón adicional, que resultó determinante en el proceso de elección, cuando comenta:

"*A menudo se dice que nuestra identidad está moldeada no sólo por el código genético, sino también por nuestro código postal. Ya sea por una ley cósmica de consecuencias inevitables (el karma) o por pura*

*coincidencia, [el hecho cierto es que] la notificación de la concesión de la beca de Austria llegó primero…"*

Y es que (y esto es una opinión personal) es muy posible que, en la línea de pensamiento de Ortega y Gasset, *la vida* resulte ser "*acción, circunstancia y decisión*".

Tras la obtención, en 1993, de un doctorado en Ciencias Naturales realizado bajo la dirección del profesor Roland Psenner, su mentor y, a la postre, colega y fraternal amigo, regresa a su universidad de origen en Uruguay para ocupar un puesto de investigador.

Sin embargo, la pronta constatación de que no era posible desarrollar en su país la línea de investigación que había previsto, en gran medida debido a la falta de financiación, le lleva a renunciar a la plaza de Profesor Asociado que había ganado por concurso-oposición a comienzos del año 1994 y a iniciar un periodo de intensa movilidad internacional que incluyó estancias postdoctorales en centros europeos y americanos de prestigio internacional en los campos de la Oceanografía y de la Limnología como es el caso, entre otros, de la *Scripps Institution of Oceanography* de la Universidad de California San Diego; el *Instituto de Ciencias Ecológicas* de la Universidad de Chile; el *Istituto di Ricerca sule Acque* en Verbania Pallanza (Italia); la *Estación Científica de Alta Montaña* de la Universidad de Barcelona en Vielha o el *Institute of Hydrobiology*, de la *Cech Academy of Sciences*, en Ceske Budejovice.

Más tarde, después de obtener financiación del *Fondo Austríaco para la Ciencia* para llevar a cabo su primer proyecto como investigador principal en aquel país, pudo conseguir, como he comentado al comienzo de mi intervención, un puesto permanente de profesor en la Universidad de Innsbruck, en la que ha realizado la mayor parte de su carrera docente e investigadora.

**"La ciencia es una sorpresa y una delicia". Apuntes y comentarios sobre su discurso**

El Prof. Sommaruga nos ha ofrecido un excelente discurso, una lección magistral de contenido profundo y riguroso, expuesto de forma impecable, a lo largo de la cual se pone de manifiesto su capacidad para comunicar procesos intrínsecamente complejos, a los que él y el equipo de investigación que dirige han quedado ligados científicamente.

Como hemos tenido ocasión de comprobar, la belleza y el carácter excepcional de los resultados que comenta nuestro nuevo académico justifican el epígrafe, tomado de Carl Sagan, que he escogido para titular este apartado: *"la Ciencia es una sorpresa y una delicia"* y nos muestran, como proclama este mismo autor en su obra *"El mundo y sus demonios. La ciencia como una luz en la oscuridad*", que, especialmente cuando descendemos al detalle, "*La*

*Naturaleza siempre es más sutil, más compleja, más elegante de lo que somos capaces de imaginar*".

En su exposición, el Prof. Sommaruga se detiene básicamente en tres aspectos clave que trata bajo los enunciados de:

La victoria de lo invisible

En este punto desgrana algunos de los avances recientes en el estudio de las estrategias de supervivencia que los organismos del plancton utilizan en los lagos alpinos frente a un clima extremo de radiación ultravioleta, una radiación que, como afirma el profesor Margalef, *"si bien pudo tener importancia en la prehistoria de la vida, en una atmósfera reductora, induciendo la formación de moléculas variadas, una vez que los primeros tanteos evolutivos dieron con las bases de una organización, los efectos de esta radiación de alta energía han sido principalmente negativos por desbaratar continuamente tal organización"*

Analiza en detalle lo que en repetidas ocasiones ha denominado como "*controles multifactoriales de la fotoprotección*" que operan en el plancton para regular rasgos fenotípicos como la síntesis y acumulación de compuestos fotoprotectores, tanto metabolitos secundarios incoloros como es el caso de los aminoácidos tipo micosporina (MAAs), como de diferentes pigmentos.

Pone el énfasis en el hecho de que hoy en día, sobre la base de resultados obtenidos en trabajos recientes - la mayoría de los cuales, como ya se ha comentado, han sido liderados por su grupo de investigación - tales mecanismos de protección se reconocen como el resultado de interacciones complejas entre las cuales, la exposición a la radiación, la disponibilidad de nutrientes (especialmente de nitrógeno) o la presión de depredación (particularmente de depredadores visuales sobre los organismos del plancton de mayor talla) juegan un papel determinante.

## Un ejemplo de "motor híbrido" en el mundo microbiano

El descubrimiento de la *fototrofia dual* en ciertas bacterias que combinan la fotosíntesis aeróbica anoxigénica con el bombeo de protones basado en Rodopsina, que nos ha presentado el Prof. Sommaruga como un ejemplo de "*motor híbrido*" es, como él mismo declara en alguno de sus últimos artículos publicados, "*un avance significativo en la comprensión de la fotoenergética microbiana; un mecanismo que mejora la adquisición de energía y la producción de biomasa en condiciones de intensidad lumínica fluctuante y limitadas concentraciones de carbono orgánico disuelto*".

Este mecanismo descubierto en procariotas y existente también en el fitoplancton, se interpreta como una ventaja competitiva para aquellos organismos que lo han desarrollado en entornos de condiciones físico-químicas altamente dinámicas y, tal

y como lo ha descrito nuestro nuevo académico, creo que es un ejemplo excelente del resultado de una *investigación desafiante* pues, para la comprensión de un proceso (en este caso, de un mecanismo), plantea las preguntas pertinentes en el nivel de resolución apropiado (por ejemplo, en este caso, en el de especies individuales); busca las respuestas en niveles inferiores de complejidad (en el caso que comentamos, en el nivel molecular) y trata de encontrar su sentido biológico/ecológico en niveles superiores de organización (por ejemplo, explicando modificaciones en la biogeoquímica del sistema o facilitando el mantenimiento de la estructura y la dinámica del sistema sometido a tensión).

Los virus: entidades biológicas más abundantes de la biosfera, con sorpresas

En este punto nos muestra un singular ejemplo de evolución en lagos de alta montaña, el de los virus protectores que, en sus palabras, "*añade otra dimensión a la complejidad del ecosistema, configurando la dinámica poblacional de los organismos microeucariotas y sus interacciones con virus gigantes*".

Buena parte de los resultados que ha comentado provienen de trabajos pioneros llevados a cabo por su grupo en los últimos veinticinco años, de entre los cuales destaca por su carácter sorprendente, como ha dejado escrito en algunos de sus artículos, el que "*una de las funciones ecológicamente más importantes de muchos de los virus del tipo Polinton sea su papel en la prevención o*

*minimización de la mortalidad de huéspedes causada por virus gigantes en microeucariotas entre ellos el fitoplancton, lo que probablemente sea una de las formas más antiguas de coevolución tripartita"* .

En mi opinión, dicha coevolución parece sugerir la combinación de dos circuitos de interacción recurrentes negativos o estabilizadores de los que deriva un posible feedback positivo; un mecanismo que el Prof. Sommaruga en alguna ocasión ha expuesto de manera elocuente evocando un antiguo proverbio árabe; aquel que reza: "*el enemigo de mi enemigo, es mi amigo*".

Un par de reflexiones muy pertinentes sobre la importancia de los lagos alpinos como modelos valiosos para profundizar en el estudio de los mecanismos de adaptación de los organismos a condiciones ambientales extremas y acerca de la complejidad de tales adaptaciones; de sus factores determinantes y de su importancia ecológica y evolutiva para los ecosistemas acuáticos, ponen fin a su discurso.

**Relevancia de su producción científica**

Permítanme ahora presentar brevemente algunos datos sobre su producción científica, premios y distinciones recibidas.

La mayor parte de los resultados de sus investigaciones se ha difundido en forma de artículos en revistas tan prestigiosas como *Nature, Nature Climate Change, Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America (PNAS), Ecology,*

*Limnology & Oceanography*, *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, y otras.

En el momento de escribir este texto había publicado 170 artículos que, según la Web of Science (WoS), habían recibido más de 10.000 citas en casi 7000 trabajos.

Su índice h era de 56 (ISI WoS) y el ranking científico de la Universidad de Stanford y Elsevier lo sitúa dentro del 2% superior de científicos que publican en el ámbito de la *Biología Marina y la Hidrobiología*, en todo el mundo.

En los últimos veinticinco años ha participado en 28 proyectos de investigación (14 de ellos como IP o co-IP) financiados, entre otros, por distintos *Programas de la UE* (*Biodiversa*, *Cost Actions*, *Environmental Program etc)*, el *Fondo Austríaco para la Ciencia*, la *NASA (Carl Sagan Center)*, la *Fundación Internacional para la Ciencia*; el *Comité de Investigación Científica y Tecnológica de Alta Montaña de Italia (Ev-K2-CNR) y la Academia de Ciencia y Tecnología de Nepal.*

Ha dirigido/codirigido 18 tesis doctorales y 38 tesis de Máster. Ha impartido más de 160 conferencias en Congresos nacionales e internacionales; 90 de ellas por invitación.

**Premios, Distinciones y Honores**

Entre las múltiples distinciones, premios y honores recibidos a lo largo de su carrera, quiero destacar, por su relevancia:

*Premio Internacional al Reconocimiento de la Excelencia Profesional en Ecología Limnética* (*IRPE*). Este premio lo concede el *International Ecology Institute* a un científico menor de 45 años que ha publicado una investigación única, independiente y original que representa un avance científico importante, y/o que deba trabajar en condiciones particularmente difíciles.

*Premio científico del Principado de Liechtenstein*,

*Premio Baldi Memorial*, de la *International Society of Limnology (SIL)*. Con este premio, la SIL honra a uno de sus miembros por sus valiosas contribuciones a la limnología teórica y le concede el honor de impartir una de las Conferencias Plenarias, la *Baldi Memorial Lecture*, durante la Asamblea General del Congreso de la Sociedad.

*Miembro electo de la Asociación para las Ciencias de la Limnología y la Oceanografía* (*ASLO Fellow*).

*Miembro del Consejo Científico del Fondo Austríaco para la Ciencia*, durante doce años.

*Miembro electo de la Academia de Ciencias Europea*,

*Doctor Honoris Causa por la Universidad de la República*, Uruguay.

*Premio Científico por Logros Excepcionales de Investigación de la Universidad de Innsbruck*, concedido en 2026. Se trata del premio más importante que concede esta Universidad en el campo de la investigación.

Para finalizar, quiero resaltar algunas actividades relacionadas con la

**Gestión universitaria y** con los **Servicios a la comunidad científica** llevadas a cabo por nuestro nuevo académico.

Prof. Sommaruga ha sido/es, entre otros:

Representante nacional de Austria en la *International Society of Limnology (SIL)* entre los años 2006 y 2010 y *Presidente del Brian Moss Student Award Committee* de dicha Sociedad

Director del *Departamento de Ecología de la Universidad de Innsbruck* entre los años 2012 y 2020

Evaluador para el *European Research Council* (ERC) y para las Agencias Nacionales de Evaluación Científica de 13 países europeos y americanos.

Editor temático de *Aquatic Microbial Ecology*;

Editor asociado de *Photochemical and Photobiological Sciences* y de *FEMS Microbiology Ecology*.

**Finalizo**

Concluyo recordando un acontecimiento que tuvo lugar el 9 de diciembre de 1962.

Aquel día, Manuel Halcón, escritor y periodista sevillano, tomó posesión del cargo de Académico de la Real Academia Española con un discurso "*sobre el prestigio del campo andaluz*". José María Pemán, Académico de número encargado de recibirlo, finalizó su discurso de contestación con estas palabras: "*Por esta puerta que le abre esta su ahora Academia, se ha colado un olor saludable a tierra, flores, sementera y humedades*".

Queridos colegas académicos, queridos amigos, señoras y señores, hoy en esta Academia de Ciencias de Granada, se ha colado un olor vivificante a ecosistemas sutiles, complejos y elegantes en entornos majestuosos de condiciones extremas para la vida, en los que se interpreta y se reinterpreta el drama evolutivo: en esencia, el *olor de los lagos de alta montaña*.

Reitero mi satisfacción por haber tenido la oportunidad de recibir en esta casa, en nombre de la Academia, al científico vocacional, al investigador de curiosidad insaciable, al maestro, al amigo y sobre todo ello, a la buena persona que ha hecho de la inmensidad de la Naturaleza fuente de observación, de conocimiento y de respeto.

Querido Ruben, no me cabe duda de que tu presencia entre nosotros, siquiera sea virtual, contribuirá a que esta Academia, en su *objetivo de cultivo, fomento y difusión de las ciencias y sus aplicaciones, que considera la protección de la Naturaleza como parte de su*

*compromiso con la sociedad*, persista en el empeño de alcanzar la utopía soñada por Aldo Leopold de llegar a "*pensar como una montaña*".

Muchas gracias por su atención