

ECOFISIOLOGÍA DE LAS PLANTAS ANTÁRTICAS

Miren Alberdi¹, León A. Bravo² & Luis J. Corcuera²

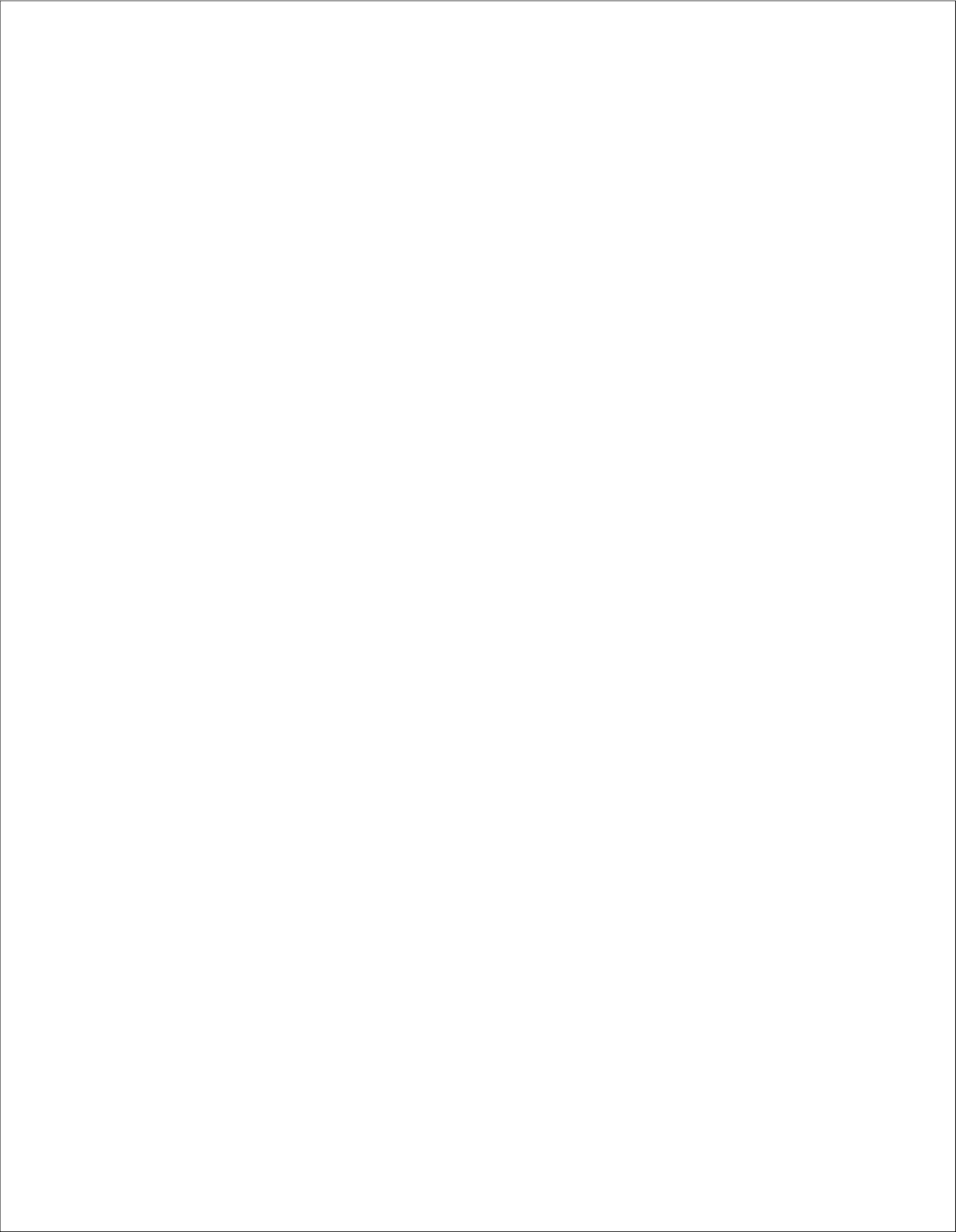
Resumen

La mayoría de las zonas libres de hielo y nieve durante el verano antártico se encuentran a lo largo de la Península Antártica e islas adyacentes y zonas costeras del continente. En esta área se encuentra la mayor parte de la vegetación. En la Antártida Marítima, la temperatura promedio del aire se sitúa sobre los 0°C, durante el verano. Los organismos fotosintéticos más comunes que crecen en la Antártida Marítima y en zonas costeras de la parte continental están constituidos principalmente por líquenes (alrededor de 380 especies) y briófitas (aproximadamente 130 especies). Sólo dos especies vasculares, *Deschampsia antarctica* Desv. (*Poaceae*) y *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. (*Cariophyllaceae*) han sido capaces de colonizar algunas de las áreas costeras. Esta escasa diversidad de especies, en comparación con el Ártico, puede deberse a una mayor frecuencia de temperaturas bajas y al aislamiento espacial de las fuentes continentales proveedoras de propágulos. La existencia de estas plantas en un hábitat tan desfavorable ha hecho de él un hábitat especial para estudiar adaptaciones a ambientes fríos y mecanismos de resistencia a las bajas temperaturas. Entre estas adaptaciones se encuentra una alta resistencia a la congelación, alta resistencia al estrés lumínico y alta capacidad fotosintética a temperaturas bajas. En este capítulo se presentan resultados sobre la ecofisiología de las plantas no vasculares y especialmente de las vasculares, incluyendo características del hábitat, propiedades fotosintéticas, resistencia al frío y adaptaciones bioquímicas y moleculares a las bajas temperaturas.

Palabras clave: vegetación antártica, radiación ultravioleta, fotoperiodo, bajas temperaturas.

¹Instituto de Botánica, Facultad de Ciencias, Universidad Austral de Chile, Casilla 567, Valdivia Chile.

²Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Casilla 160-C, Concepción, Chile.



1. Características generales del ambiente antártico

Las regiones polares corresponden a las más frías del mundo. En ellas se concentra, aproximadamente el 99% del hielo de nuestro planeta (13% en el Ártico, 86% en la Antártida). Por lo tanto, la mayor parte del continente Antártico está permanentemente cubierto de hielo y nieve, estando sólo 2% disponible para la colonización por plantas y animales. La mayor parte de la superficie libre de hielo y nieve se encuentra a lo largo de la Península Antártica, las islas asociadas a ella y en las regiones costeras, alrededor del resto del continente antártico (Fig. 1). En la proximidad de la costa (Antártida Marítima) las temperaturas son más benignas. Para esta región se han reportado temperaturas máximas del aire que fluctúan entre 0°C and 6°C y mínimas entre 0°C y -6°C en el verano (enero) (Edwards & Smith 1988, Zúñiga et al. 1996). En invierno las temperaturas oscilan entre -10°C and -20°C, como ha sido señalado por Jackson & Seppelt (1995), para la Estación Casey. Ascensos importantes de temperaturas se han reportado en los últimos 50 años, a lo largo de la parte oeste de la costa de la Península Antártica. La temperatura media anual del aire ascendió en aproximadamente 2,6°C, mientras que las medias de verano ascendieron en aproximadamente 1,5°C (Day et al. 1999, Xiong et al. 2000). Clara evidencia de este

recalentamiento regional lo constituye el dramático retiro de los glaciares a lo largo de la parte costera oeste de la Península durante este período (Simpson 2000). En verano, las neblinas son frecuentes en las islas antárticas, tal como ha sido reportado por Redón (1985) para Islas Shetland del Sur. En verano, las precipitaciones ocurren preferentemente en forma de nieve, aunque ocasionalmente, pueden presentarse lluvias. En estas islas, las precipitaciones pueden alcanzar alrededor de 400 mm al año, mientras que en la Bahía Margarita alcanzan alrededor de 100 mm anuales (Redón 1985). Por lo tanto, en algunas áreas de la Antártida, las condiciones pueden variar desde semiáridas a áridas.

Los suelos de la Antártida, especialmente los de las áreas costeras, se caracterizan por altos contenidos de partículas gruesas de material mineral y carbono orgánico, un bajo ratio de C/N, pH ácido y están frecuentemente enriquecidos en nutrientes debido a la existencia de neblinas oceánicas y al aporte de los desechos de las aves marinas (Beyer et al. 2000). Condiciones de "permafrost" (sustrato o piedras congeladas durante todo el año) y altos contenidos hídricos del suelo constituyen impedimentos importantes para el desarrollo de las plantas en las regiones antárticas. De acuerdo a los cambios térmicos que se presenten anualmente, la humedad del suelo suele pasar desde estados de satura-

ción en verano a otros de aridez fisiológica en invierno, determinada por las bajas temperaturas. Muy poco se conoce sobre los ciclos biogeoquímicos en la Antártida (Kappen 2000). El microclima, como disponibilidad hídrica, baja temperatura y velocidad del viento a nivel del sustrato, parece tener una alta influencia sobre el crecimiento vegetal (Beyer et al. 2000). Un factor importante en la protección de las plantas contra el viento, ventiscas de hielo, partículas de arena y bajas temperaturas en el clima antártico, lo constituye la cubierta de nieve. Otro factor microclimático de importancia para el crecimiento de las plantas en este hábitat, es el fotoperíodo e irradiancia. Debido a la latitud a la que se ubica el continente antártico, se pre-

sentan considerables diferencias en los niveles de radiación y fotoperíodo entre verano e invierno. En verano, el día es más corto en la parte más septentrional que en la parte más austral de la Península Antártica. A mediados de verano las plantas que crecen en el círculo antártico reciben 24 horas de luz, mientras que aquellas ubicadas más al norte están expuestas a 3-4 horas menos de luz en el día. Durante la estación de crecimiento (enero a febrero), la duración del fotoperíodo es de alrededor de 20 horas en el norte de la Península Antártica. En el verano, la radiación puede ser superior a $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, mientras que en invierno es de $50 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Schroeter et al. 1995). El efecto simultáneo de alta radiación y baja temperatura puede dañar

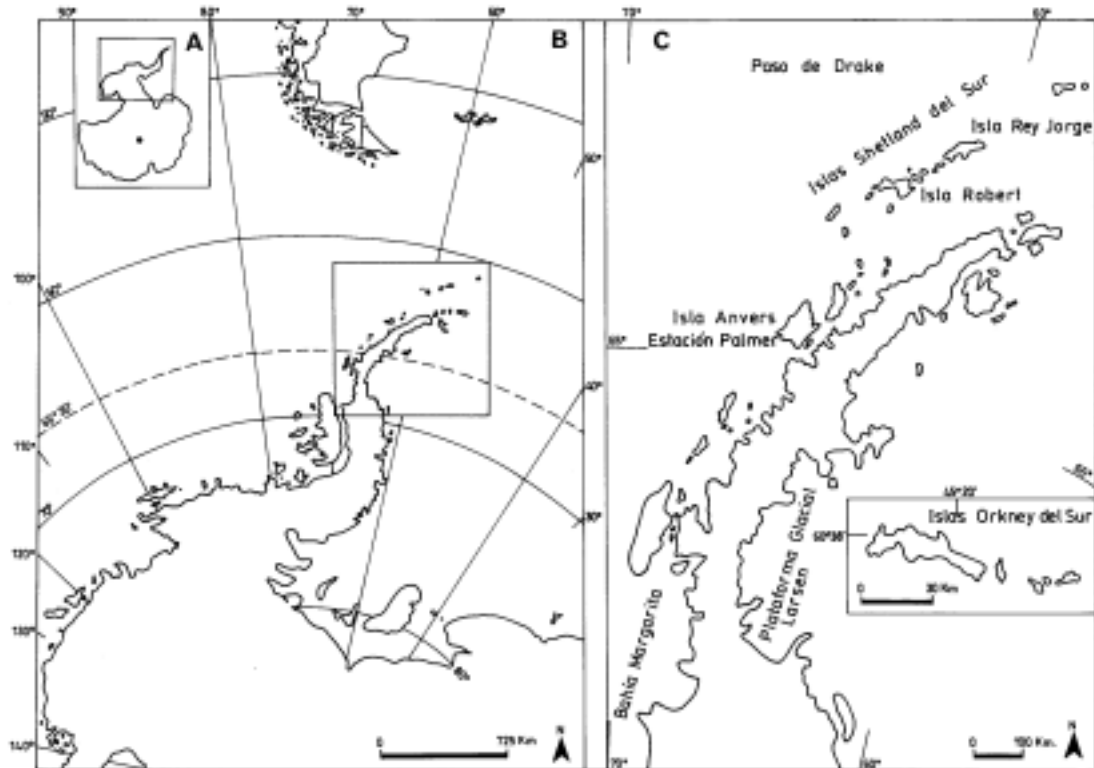


Figura 1. Distribución de plantas en la Antártida. Las plantas están ampliamente distribuidas a lo largo de las zonas libres de hielo de la Península Antártica e islas asociadas. (A) Continente Antártico. (B) Península Antártica (recuadro de A). (C) Islas Shetland del Sur y área botánica de la Península (recuadro de B). Las plantas vasculares se encuentran hasta más al Sur de la Bahía Margarita (Grobe et al. 1977). Una revisión de la localización precisa de estas plantas, se encuentra en Greene & Holtom (1971). La dominancia de los líquenes aumenta latitudinalmente hasta los 86°S , compitiendo con musgos y plantas vasculares en las zonas de clima más benigno de la Antártida Marítima (Kappen 2000).

el aparato de fotosintético, causando una reducción en la fotosíntesis denominada fotoinhibición (Demmig-Adams & Adams 1992).

El frío de la Antártida es más permanente y riguroso que el del Ártico (Kappen 2000). Estas condiciones desfavorables podrían explicar la pobreza de especies vegetales de la Antártida en comparación al Ártico (Kappen 1999). Las islas subantárticas poseen una mayor diversidad biológica, debido a las condiciones más benignas del clima. Es así que el Archipiélago Kerguelen (49°20'S, 70°20'E) posee 36 especies de plantas vasculares, a diferencia de la Península Antártica en que se encuentran sólo dos especies de plantas vasculares. Este archipiélago se ubica en la convergencia en que la corriente fría de la Antártida se mezcla con la corriente cálida del Océano Índico (Clark & Dingwall 1985). Por otro lado, el aislamiento espacial del continente antártico con respecto a los otros continentes del hemisferio Sur, sería también responsable de la pobreza de especies vegetales. Junto a esto, la característica circulación ciclónica del aire alrededor de la Antártida impide la llegada de diásporas de plantas. Es conocido que las islas o áreas aisladas son más pobres en especies que áreas similares de mayor masa de tierra (Mc Arthur & Wilson 1969). Además, eventos de glaciación en el ártico comenzaron aproximadamente hace 2-3 millones de años, mientras que la de la Antártida habría comenzado en el oligoceno temprano (Barker et al. 1998).

Por lo tanto, para sobrevivir en la Antártida las plantas deben ser capaces de hacer frente a los estreses fisiológicos severos a que ellas están expuestas, especialmente durante la estación de crecimiento (verano antártico), tales como temperaturas bajas, congelamiento y descongelamiento repetidos, desecación, disponibilidad de agua libre y alta irradiancia. Algunas especies de plantas son consideradas como tolerantes a la salinidad, lo que a menudo se asocia con ornitocoprofilia (Gremmen et al. 1994).

2. Flora antártica

La vegetación antártica está predominantemente constituida por criptógamas poiquilohídricas (musgos, hepáticas y líquenes) y dos plantas

vasculares, la gramínea *Deschampsia antarctica* (Poaceae) y el clavel antártico *Colobanthus quitensis* (Cariophyllaceae), con comportamiento homeohídrico (Kappen 1999). Estas dos últimas especies se encuentran en las Islas Orkney del Sur y la mayor parte de Antártida Marítima hasta aproximadamente los 68°S, pero no se extienden al interior de la Antártida Continental (Green & Holtom 1971). En contraste, los líquenes se extienden más al Sur de los 86°S (Schroeter et al. 2000). Ambas especies son consideradas como inmigrantes postglaciales, encontrándose a menudo asociadas (Holtom & Greene 1967) y en la actualidad, las poblaciones de ambas especies se encuentran en expansión en la Antártida Marítima (Cassaretto et al. 1994, Smith 1994, Day et al. 1999). Algas terrestres, creciendo en los bancos de nieve, o en el sustrato, también prosperan en estos sitios (Kappen 1999). Una completa base de datos sobre las plantas antárticas, relacionada con sistemas de información geográfica ha sido desarrollada por Peat (1998).

Bajo las condiciones climáticas presentes, los líquenes, musgos y plantas vasculares coexisten en los hábitats más favorables de la Antártida Marítima (Kappen 2000). En áreas con condiciones ambientales más extremas, los líquenes, después de los microorganismos y algas unicelulares, son pioneros de los hábitats terrestres. Mientras que el crecimiento de las plantas vasculares podría verse favorecido por el cambio climático global (recalentamiento), la susceptibilidad de los líquenes a estos cambios, a la polución ambiental y a las actividades de animales hace dudar sobre su futuro como componentes mayoritarios de la flora antártica (Kappen 2000).

Características ecofisiológicas de líquenes y musgos antárticos

Los líquenes, con alrededor de 380 especies, constituyen la forma más prominente de la vegetación Antártica (Redón 1985, Kappen 2000). Están ampliamente distribuidos en los sitios favorables de la Antártida Marítima y en los más desfavorables de la Antártida Continental (Dodge 1973). Los líquenes antárticos permanecen por largos períodos en un estado desecado, pues el agua libre es escasa en la mayoría de los sitios y se presenta en forma intermitente sólo por cor-

tos períodos. Son funcionalmente activos sólo en estado hidratado, pudiendo absorber agua del aire húmedo o de la nieve. La mayor parte de los estudios fisiológicos en las últimas tres décadas se refieren al intercambio de CO₂, especialmente a la actividad fotosintética y a su interacción con la hidratación del talo (Kappen & Breuer 1991, Hovenden et al. 1994, Schlenzog 2000) y bajas temperaturas (Kappen 1989, 2000, Schroeter et al. 2000). Los líquenes antárticos continentales constituidos por fotobiontes de algas verdes, absorben agua del aire húmedo, mateniendo su actividad fotosintética a temperaturas muy bajas (Kappen 1989, Lange et al. 1989), mientras que los constituidos por fotobiontes de cianobacterias son incapaces de hacerlo en esta forma (Lange et al. 1993, Kappen 2000). Especies de macrolíquenes continentales, tales como *Umbilicaria decussata*, *Pseudohebe minuscula* y *Usnea sphacelata*, son fotosintéticamente activos en verano, cuando son humedecidos por la caída de nieve o por deshielos como ha sido demostrado por parámetros de fluorescencia (Hovenden et al. 1994). La productividad primaria del talo liquénico es severamente dificultada en el invierno antártico por una baja densidad de flujo fotónico (alrededor 50 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y temperaturas bajo 0°C. Los meses de primavera y otoño son probablemente los períodos más importantes para la productividad primaria de los líquenes, ya que el flujo fotónico excede el punto de compensación durante el día y las condiciones de humedad ambiental favorecen un balance positivo de carbono (Hovenden et al. 1994). Monitoreando por largo tiempo la fluorescencia de la clorofila en *Usnea antarctica* creciendo en la Antártida Marítima, se ha demostrado que la eficiencia fotosintética en terreno, al mismo contenido hídrico y temperatura que los requeridos para la fotosíntesis neta máxima en el laboratorio, es muy baja (Green et al. 1999, Lange et al. 2001). Líquenes antárticos poseen una mayor capacidad fotosintética bajo condiciones congelantes (temperaturas menores a -20°C) que los musgos y fanerógamas (Lange & Kappen 1972, Kappen 1999), lo que ha sugerido que existe capacidad de sobreenfriamiento en el talo liquénico (Kappen 1993). El talo puede tolerar temperaturas tan bajas como las del ni-

trógeno líquido (-196°C) por períodos cortos, sin sufrir daños irreversibles (Kappen & Lange 1972). Presumiblemente, la alta tolerancia a la congelación de los líquenes, junto con su alta tolerancia a alta intensidad lumínica sería responsable del éxito de los líquenes en la Antártida (Kappen 2000).

Al igual que los líquenes, las briófitas pueden encontrarse en áreas similares en la Antártida, compartiendo hábitats con las fanerógamas *D. antarctica* y *C. quitensis*. Se han reportado aproximadamente 130 especies de briófitas (100 de musgos y 25-30 especies de hepáticas) para la Antártida (Ochyra et al. 1998). En el ambiente antártico los musgos pueden estar expuestos a temperaturas de congelamiento inferiores -7°C en plena luz (alrededor de 2000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, particularmente en los meses de verano cuando la nieve se ha derretido). Por ello, han desarrollado mecanismos que previenen daño fotooxidativo, los que están relacionados con la disipación de energía vía el ciclo de las xantófilas (Mellick & Seppelt 1994, Schlenzog 2000). En especímenes de *Grimmia antarctici* expuestos a congelamiento y descongelamiento en presencia o ausencia de altas densidades de flujo fotónico, Lovelock et al. (1995) reportaron fotoinhibición reversible, la que podría asociarse con mecanismos fotoprotectores, tales como la formación del carotenoide zeaxantina.

Las briófitas exhiben algunas adaptaciones morfológicas al ambiente antártico, tales como cuerpos fuertemente empaquetados para minimizar la pérdida de agua. En especies de musgos provenientes de hábitats húmedos, se han encontrado contenidos más bajos de carbohidratos y mayores de proteína, N y P que en especies de hábitats más secos, posiblemente como consecuencia de la mayor productividad y flujo continuo de nutrientes en el hábitat más húmedo (Davey 1999). En general, no se han encontrado cambios estacionales ni en los contenidos en carbohidratos, ni de proteínas ni fósforo, a excepción de la especie *Calliergon sarmentosum*, en que los contenidos en carbohidratos son más altos en verano (Davey 1999).

3. Respuesta ecofisiológica de las plantas vasculares antárticas

Características anatómicas

Ya que *D. antarctica* ha estado presente en la Antártida, por lo menos, desde hace 5 milenios (Smith 1994), se ha postulado que su anatomía foliar podría mostrar adaptaciones constitutivas a este ambiente. Sin embargo, este postulado no se cumple. Romero et al. (1999) estudiaron las características anatómicas de esta especie, creciendo en Isla Robert (Robert Island) y en clones cultivados en el laboratorio por 2 años a $13 \pm 1,5^\circ\text{C}$ y a $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de densidad de flujo fotónico. Las muestras antárticas mostraron características más xerofíticas (menor área foliar y células epidérmicas, mayor grosor foliar, mayor densidad estomática y número de células por área y cutícula más gruesa) que las hojas cultivadas a 13°C (Tabla 1). La epidermis adaxial de las

hojas creciendo en la Antártida tiene papilas turgentes, que están ausentes en las hojas creciendo a 13°C . Ello fue interpretado como un mecanismo almacenador de carbohidratos que participaría en la depresión del punto de congelación (Romero et al. 1999). La sección transversal de los haces vasculares de las muestras antárticas (Figs. 2A) se rodean de dos estratos: 1.- un estrato constituido por células parenquimatosas con pequeños cloroplastos, visibles sólo al microscopio electrónico (Romero, información personal). Y 2.- un estrato interior con paredes gruesas y lignificadas (mestoma) (Romero et al. 1999, Mantovani & Viera 2000). El estrato externo se presentó muy difuso y colapsado en las hojas de plantas creciendo a 13°C (Fig. 2B). La presencia de dos estratos alrededor del haz conductor ha sido asociada en otras *Poaceae* con una adaptación a la alta radiación, destinada a optimizar la fotosíntesis y la eficiencia en el uso

Tabla 1. Parámetros morfométricos medidos al microscopio óptico, en secciones transversales de hojas de *D. antarctica* creciendo en terreno (Isla Robert, Antártida Marítima) y en cámara climática a $13 \pm 1,5^\circ\text{C}$ y a $180 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Adicionalmente se entregan otros parámetros. Desviación estándar (\pm).— (Ausente).
Datos provenientes de Romero et al. (1999).

Descriptores	Antártida	Cámara climática $13 \pm 1.5^\circ\text{C}$
<i>Epidermis adaxial</i>		
Grosor (μm)	$20,0 \pm 0,4$	$18,3 \pm 1,0$
Densidad celular (n° células/ mm^2)	1488,40	636,30
Densidad estomática (n° estomas/ mm^2)	170,10	—
<i>Epidermis abaxial</i>		
Grosor (μm)	$21,1 \pm 0,3$	$17,9 \pm 1,0$
Densidad celular (n° células/ mm^2)	1273,80	371,60
Densidad estomática (n° estomas/ mm^2)	382,50	92,90
<i>Mesófilo</i>		
Grosor parénquima en empalizada (μm)	$28,4 \pm 1,4$	$48,4 \pm 1,4$
Grosor del parénquima esponjoso (μm)	$180,6 \pm 2,6$	$60,5 \pm 3,0$
<i>Vasos</i>		
Area del lumen (μm^2)	$80,0 \pm 4,2$	$157,0 \pm 6,1$
<i>Otras características</i>		
Grosor de la hoja (μm)	$250,3 \pm 3,5$	$164,2 \pm 2,0$
Peso seco de la hoja (% PF)	25,6	19,4
Area foliar total (mm^2)	$30,1 \pm 4,8$	$184,1 \pm 16,4$

del agua (Pyykkö 1966). En efecto, *D. antarctica* posee una alta eficiencia en el uso del agua, la que fluctúa entre 62 a 123 moles de H_2O por mol de CO_2 ; en la mayoría de las plantas C_3 estos valores fluctúan entre 300 a 500 mol H_2O por mol de CO_2 (Montiel et al. 1999). Se ha sugerido que el mestoma funciona como endodermis, limitando el movimiento apoplástico del agua hacia el mesófilo (Evert et al. 1985). Una disminución del aporte hídrico al mesófilo podría resultar ventajoso para *D. antarctica*, ya que el control de la economía hídrica podría tener lugar en los haces vasculares, además de los estomas, que tienen capacidad para controlar la pérdida de agua (Mantovani & Viera 2000). La resistencia a la

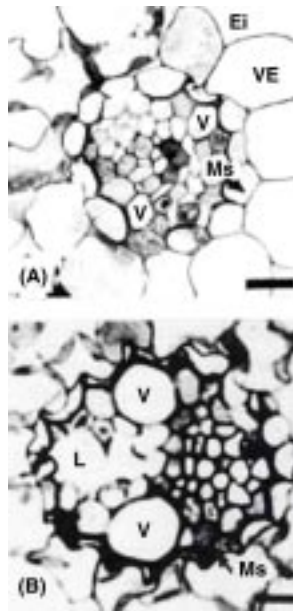


Figura 2. Corte transversal en MO por hoja de *D. antarctica*, mostrando el haz vascular central de acuerdo a Romero et al. (1999). (A): Muestra foliar de la Antártida con el haz vascular central rodeado por dos vainas (estratos): una externa de células parenquimatosas sin cloroplastos (VE) y una interna o mestoma (Ms) con la pared celular interna engrosada, vasos (V) del metaxilema de lumen pequeño; (Ei) espacio intercelular. (B): Muestra foliar creciendo en el laboratorio a 13°C mostrando el haz vascular central sin vaina externa y un mestoma (Ms) con algunas células colapsadas, dos elementos traqueales muy diferenciados (V) y una gran laguna (L). Barra=15 μm . Nótese el incremento de tamaño del lumen de la laguna y vasos con el incremento de temperatura.

transpiración es un mecanismo importante para evitar la pérdida de calor en ambientes fríos (Alberdi et al. 2002). Basándose en los resultados expuestos, especialmente en la ausencia del estrato externo del haz vascular en las muestras que crecían a 13°C, Romero et al. (1999) concluyeron que las características anatómicas de *D. antarctica* no correspondían a una adaptación constitutiva producida por selección natural al desfavorable ambiente antártico, sino más bien correspondían a una respuesta plástica a estas condiciones.

También *C. quitensis* posee características xeromórficas en sus hojas, tales como un alto grosor foliar y desarrollo del área del mesófilo (Mantovani & Viera 2000). La presencia de xeromorfía en las plantas vasculares antárticas ha sido explicada en base a disturbios en el balance hídrico, inducidos por bajas temperaturas, baja pluviosidad y disponibilidad de agua (Smith 1993). Como se sabe, en suelos fríos aumenta la viscosidad del agua del suelo y de la raíz, produciéndose alteraciones en la incorporación del agua, por lo que las características xeromórficas pueden aumentar. Aunque bajos contenidos de N y P edáficos pueden también inducir xeromorfía, en el ambiente antártico costero, la carencia de estos elementos puede ser minimizada por el aporte de fecas de pájaros. Estudios ecofisiológicos futuros en este sentido deberían considerar no sólo los cambios en temperaturas del aire, sino también del suelo y la composición en nutrientes a nivel radicular. La capacidad de incorporar nitrógeno orgánico por comunidades de plantas de ambientes subantárticos es conocida (Schmidt & Stewart 1999), aunque no se ha clarificado la procedencia de este elemento. Por ejemplo, no se han descrito organismos fijadores de N en la rizósfera de plantas vasculares. Tampoco se ha encontrado formación de micorrizas arbusculares, en ejemplares de *D. antarctica* y *C. quitensis* presentes en la Estación Palmer, aunque *D. antarctica* forma este tipo de simbiosis en invernadero (DeMars & Boerner 1995).

Fotosíntesis

Pocos estudios sobre la ecofisiología de *D. antarctica* y *C. quitensis* se han realizado antes de 1970. Holtom & Greene (1967) demostraron que

la alternancia de temperaturas era más favorable para el crecimiento de ambas especies, que temperaturas continuas por sobre los 20°C, las que podían ser fatales. Gannutz (1970) reportó que la fotosíntesis de la gramínea cesaba bajo 0°C, mientras que la respiración podía mantenerse por debajo de los -10°C. Las temperaturas requeridas para la fotosíntesis neta máxima de *D. antarctica* y *C. quitensis*, medidas en terreno, a nivel de la canopia, fluctúan entre 10 y 14°C, respectivamente (Xiong et al. 1999), mientras que mediciones en hojas, bajo condiciones controladas, desplazan este máximo a 13°C para la gramínea y a 19°C para *C. quitensis* (Edwards & Smith 1988). Ambas especies pueden mantener una tasa de fotosíntesis neta positiva (32% en *D. antarctica* y 28% en *C. quitensis*) a 0°C (Xiong et al. 1999). Mediciones del intercambio de CO₂ de estas especies, realizadas en la cercanía de la Estación Palmer en la Península Antártica, demuestran que en días calurosos usualmente asoleados (temperatura del aire > 20°C a nivel de la canopia), se presentan tasas de fotosíntesis neta insignificantes al medio día, en ambas especies. En cambio, en días fríos (temperatura del aire < 10°C a nivel de la canopia) las tasas fotosintéticas de mediodía son mayores (2,6 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *D. antarctica* y 1,8 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en *C. quitensis*) (Xiong et al. 1999). Los cambios en las tasas de fotosíntesis, de ambas especies se corresponden con una mejor eficiencia cuántica ($\approx 0,7$) del fotosistema II o PSII (ϕ_{PSII}) en los días fríos que en los más cálidos ($\approx 0,6$). Mediciones de laboratorio de la respuesta fotosintética a la luz y temperatura de estas especies, demuestran que la alta temperatura y no la irradiancia son responsables de la depresión fotosintética en los días con sol. Esta depresión de la fotosíntesis neta a temperaturas altas fue atribuida en ambas especies a un incremento respiratorio ($\approx 200\%$) y posiblemente a una perturbación del aparato fotosintético. Adicionalmente, la eficiencia de carboxilación era menor a temperaturas más altas (> 20°C), sugiriendo una actividad reducida de la ribulosa-1,5 bifosfato carboxilasa-oxygenasa (Rubisco) (Xiong et al. 1999).

Mediciones ocasionales de la fluorescencia de la clorofila *a* realizadas en terreno en días asoleados y fríos, en *D. antarctica* (Casanova 1995) y en *D. antarctica* y *C. quitensis* (Xiong et al. 1999) han demostrado que la eficiencia fotoquímica poten-

cial diaria, expresada por el cociente Fv/Fm (fluorescencia variable/ fluorescencia máxima), se mantiene dentro de los rangos normales ($\approx 0,7$ a 0,8). Esto sugeriría, que las especies no se fotoinhiben en estas condiciones. Información adicional de experimentos de laboratorio con plantas de *D. antarctica* aclimatadas y no aclimatadas al frío sometidas al efecto simultáneo de baja temperatura (4°C) y diferentes intensidad lumínicas (200, 600 y 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) por tiempo variable, corroboran la mantención de los parámetros de fluorescencia indicadores de la eficiencia fotoquímica, dentro de los límites normales hasta la mayor intensidad lumínica utilizada en ambos grupos de plantas (Zúñiga 2002). Sin embargo, el tratamiento de aclimatación al frío mantuvo los cocientes Fv/Fm menos inalterados a la mayor intensidad lumínica (1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) que en las plantas no aclimatadas. En atención a que Casanova (1997) encontró mayores contenidos de clorofilas y carotenoides en plantas de la gramínea en terreno que en el laboratorio se había pensado que era probable que participaran mecanismos fotoprotectores ante el efecto simultáneo de baja temperatura y alta radiación vinculados con el ciclo de las xantófilas para la mantención de una eficiente eficiencia fotosintética. Sin embargo, los contenidos en zeaxantina no aumentaron en presencia de alta intensidad lumínica y baja temperatura (Zúñiga R., Hess S. & Alberdi M., resultados no publicados). Esto hace suponer que existiría otra vía de disipación, la que podría estar vinculada con la presencia de antioxidantes.

Las tasas respiratorias (en la oscuridad) de *D. antarctica* y *C. quitensis*, prácticamente no difieren ($\approx 0,5 \text{ mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$) cuando la temperatura es inferior a 10°C, pero ascienden por sobre los 4 $\text{mg CO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a 20°C (Edwards & Smith 1988). Mayores antecedentes sobre la respuesta de fotosíntesis neta y la respiración a diferentes temperaturas las entrega Xiong et al. (2000) y son mencionadas más adelante. Presumiblemente, un aumento de las temperaturas a lo largo de la Península, debería incrementar la fotosíntesis neta de *D. antarctica* y *C. quitensis*, ya que el promedio de temperatura a nivel de la canopia de estas especies, medida en varios sitios, es de alrededor de 4,3°, es decir inferior a sus máximos térmicos fotosintéticos (Xiong et al. 1999).

Recalentamiento regional global e incremento de la radiación ultravioleta (UV-B)

Asociado con el recalentamiento global que ha experimentado la Península Antártica, en los últimos 50 años, Smith (1994) y Day et al. (1999) encontraron aumento en el tamaño y número de poblaciones de la gramínea *D. antarctica* y de *C. quitensis* a lo largo de ella, lo que sugiere un mejoramiento de la capacidad reproductiva de estas especies, como consecuencia de la mayor expansión de la estación cálida de crecimiento. Day et al. (1999) también reportaron que mientras el crecimiento vegetativo de *C. quitensis* era más favorable en condiciones más cálidas, en *D. antarctica* decrecía. Esto implica que un recalentamiento regional continuo podría beneficiar a la primera especie, pero no a la gramínea. Esta evidencia es discrepante con otros reportes en que se ha encontrado un mejoramiento del crecimiento vegetativo, relacionado con un aumento de temperatura en ambas especies (Holtom & Greene 1967, Xiong et al. 2000). Ambos grupos de investigación realizaron experimentos de crecimiento vegetativo, separadamente con *D. antarctica* y de *C. quitensis* utilizando cámaras con diferentes regímenes de temperatura. Holtom & Greene (1967) utilizaron temperaturas constantes de 5°C y de 20°C y de 20/5°C día/noche, encontrando en ambas especies mayor crecimiento vegetativo a la temperatura más alta. Ellos también sospecharon que con un aumento regional de las temperaturas del aire de alrededor de 3°C en los próximos 30 años en la Península Antártica (ver Smith 1994, Alberdi et al. 2002) el crecimiento vegetativo de ambas especies debería mejorar. Tal como lo señalaran Day et al. (1999) la discrepancia existente entre las condiciones de las cámaras de crecimiento y del terreno hace difícil extrapolar los resultados de ambientes controlados a la situación en terreno. La explicación más probable para estas discrepancias es que los tratamientos de calentamiento en terreno de Day et al. (1999) pueden haber superado temporalmente, en los días de sol, las temperaturas de 20°C óptimas para el crecimiento que se encontraron en el estudio en cámara climática.

Xiong et al. (2000) intentaron explicar cómo las plantas vasculares podrían responder al intenso

recalentamiento en la Península Antártica. Realizaron experimentos de laboratorio en los que estudiaron la aclimatación de la fotosíntesis y de la respiración oscura a temperaturas contrastantes (7°C día/7°C noche, 12°C día/7°C noche y 20°C día/7°C noche y fotoperiodo 18h/6h) en asociación al crecimiento en *D. antarctica* y *C. quitensis*. Plantas de ambas especies creciendo a una temperatura diaria de 20°C presentaron mayores tasas de crecimiento relativo, produciendo 2,2-3 veces más biomasa, área foliar y número de hojas por planta, que plantas creciendo a temperaturas diarias de 12° o 7°C. La fotosíntesis neta (por planta) a la altura de la canopia fue mayor en las plantas creciendo a 20°C relacionándose directamente con la tasa de crecimiento relativo y biomasa total. Sin embargo, cuando la fotosíntesis neta se expresó en base al área foliar, se encontraron mayores tasas fotosintéticas a 12°C en las plantas de ambas especies que crecían a 12°C, mientras que en las que crecían a 20°C, las tasas fotosintéticas fueron de sólo 58% en *C. quitensis* y 64% en *D. antarctica*, con respecto a la tasa medida a 12°C. *C. quitensis* presentó una pequeña capacidad de aclimatación de su fotosíntesis neta (en base a área foliar), ya que la temperatura óptima para este proceso se desplazó desde 8,4 a 10,3 y 11,5, cuando las temperaturas diarias de crecimiento aumentaron desde 7° a 12° y 20°C, respectivamente. En cambio, en *D. antarctica* no se detectó tal aclimatación puesto que la temperatura requerida para la fotosíntesis neta máxima fue de 10°C en los tres regímenes de temperatura de crecimiento utilizados. La escasa capacidad de aclimatación de la fotosíntesis neta de estas especies podría estar asociada con el clima marítimo relativamente estable de Península Antártica. A partir de estos resultados, Xiong et al. (2000) sugirieron que en ausencia de competencia interespecifica, un continuo aumento del recalentamiento en la Península Antártica podría conducir a un mejoramiento del crecimiento vegetativo. Ellos encontraron que en plantas de *C. quitensis* creciendo a 7°C, la tasa respiratoria, medida a esta misma temperatura era muy similar ($6 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a la tasa obtenida en plantas crecidas a 12° y medida a 12°C ($6,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y a la obtenida en plantas crecidas a 20°C y medidas a 20°C ($5,8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Similar

comportamiento demostró *D. antarctica*, en que las tasa de respiración entre las plantas provenientes de diferentes regímenes de temperaturas y medidas a la temperatura respectiva, fue de alrededor de $7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En ambos grupos de plantas, la respiración medida por planta, a la altura de la canopia, fue más elevada a los 20°C que a 7 o 12°C . Xiong et al. (1999) sugieren que el recalentamiento debería aumentar la fotosíntesis neta, pues la temperatura a las cuales estas especies crecen en su habitat (promedio de alrededor de 4.3°C) se ubica por debajo de la temperatura para obtener fotosíntesis neta máxima. Lo anterior refuerza la proposición de Smith (1994), en relación a la utilización de estas dos plantas vasculares como indicadores biológicos del recalentamiento global en la Antártida.

Mientras el recalentamiento, pareciera ser beneficioso para el crecimiento de estas dos especies en la Península Antártica, no se ha aclarado aún el efecto que produciría un aumento de los niveles de radiación ultravioleta (UV-B) en este hábitat. Generalmente, un aumento de los niveles de UV-B puede reducir el crecimiento y alterar la morfología de las plantas (Barnes et al. 1990), reducir su fotosíntesis (Teramura & Sullivan 1994) e inducir daños del DNA (Pang & Hays 1991). En las cercanías de la Estación Palmer (Isla Anvers), Day et al. (1999) y Ruhland & Day (2000) encontraron que los niveles ambientales de UV-B reducen el crecimiento vegetativo de *C. quitensis* y *D. antarctica*. Estas reducciones no parecen estar asociadas con reducciones en la fotosíntesis misma (expresada en base a área foliar), sino con un mayor grosor foliar y mayor concentración de pigmentos que absorben UV-B (Montiel et al. 1999, Xiong & Day 2001). Incrementos en los niveles de flavonoides se han reportado en *D. antarctica* a mediados del verano Antártico, con respecto al inicio o término de esta estación (Webby & Markham 1994).

Largo del día y crecimiento

La extensión de las horas luz del día (largo del día) es una característica muy variable en la Antártida Marítima. Ésta puede fluctuar entre alrededor de 21 horas a principios de verano a alrededor de 3 horas en invierno, lo que evidentemente debe reflejarse en cambios fisiológicos y metabólicos importantes, en las plantas antárticas. Bravo et al. (2001) estudiaron en el laboratorio, el efecto del largo del día sobre la respuesta fisiológica y metabólica de la aclimatación al frío y el crecimiento en *D. antarctica* utilizando 3 diferentes tratamientos de iluminación (día largo, DL = 21/3 h día/noche; día intermedio, DM = 16/8 h día/noche y día corto DC = 8/16 h día/noche). Los efectos más importantes del frío se obtuvieron en los tratamientos de DM y DL. Esto es comprensible debido a que en la Antártida Marítima las plantas están frecuentemente cubiertas de nieve durante la mayor parte del otoño, invierno y primavera. A mayor largo del día, mayores tasas de crecimiento (Tabla 2), y mayores contenidos de sacarosa (hasta 7 veces) y prolina (hasta 77 veces) se obtuvieron tanto en plantas aclimatadas como no aclimatadas. En cambio, la acu-

Tabla 2. Tasa de crecimiento relativo (TCR) y radio vástago/raíz en *D. antarctica* y *C. quitensis* después de 21 días de aclimatación al frío a diferentes fotoperíodos; DC= día corto (8/16h luz/oscuridad); DM= día intermedio (16/8h luz/oscuridad); DL= día largo (21/3h luz/oscuridad). A= aclimatada al frío (4°C) y NA= no aclimatada (13°C). Valores son promedio de 4 réplicas \pm SD. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas por columnas ($P \leq 0,05$). Para comparar las especies se utilizó ANOVA de una vía y el test de Tukey. El radio vástago/raíz al principio del experimento fue de $5,5 \pm 0,51$ para *D. antarctica* y $4,8 \pm 0,40$ para *C. quitensis*.

Especie y Fotoperíodo	Tratamiento		Vástago/Raíz
	TCR	($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$)	
<i>D. antarctica</i>			
DC	NA	$4,8 \pm 0.2a$	$3,4 \pm 0.2a$
	A	$2,7 \pm 0.1b$	$9 \pm 2b$
DM	NA	$10 \pm 1c$	$5.5 \pm 0.5cd$
	A	$13 \pm 3c$	$9 \pm 2b$
DL	NA	$32 \pm 3d$	$7 \pm 1b$
	A	$18 \pm 1e$	$7 \pm 1b$
<i>C. quitensis</i>			
DM	NA	$14 \pm 3c$	$3,9 \pm 0.4ad$
	A	$15 \pm 3c$	$4 \pm 1ad$

mulación de fructanos totales fue mayor en plantas aclimatadas bajo condiciones de iluminación intermedia (DM) ($339 \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$), condiciones que esperablemente deben ocurrir en el terreno al final del verano. En plantas de esta gramínea creciendo en terreno, durante el verano, los contenidos en fructanos totales fueron más bajos ($112 \text{ mg g}^{-1} \text{ PS}$) (Zúñiga et al. 1996) y ligeramente menores que los encontrados por Chatterton et al. (1989) en gramíneas de regiones frías. En los experimentos de laboratorio de Bravo et al. (2001), se encontró también que de la fracción de fructanos totales, el 80% o más correspondían a oligofructanos, ubicándose sus grados de polimerización entre 3 y 10. En atención a los mayores contenidos de sacarosa, pero no glucosa y fructosa encontrados en el tratamiento de DL con respecto a los de DM y DC, se ha sugerido, que bajo condiciones de DL habría ocurrido despolimerización de fructanos a fructosa a través de una mayor actividad de una fructano-hexohidrolasa, tal como ocurre en otras plantas (Morvan et al. 1997) y la fructosa desprendida podría haber sido convertida en sacarosa por acción de la fructosa-quinasa, sacarosa-fosfatotransferasa (SPS) y sacarosa fosfatasa (Zúñiga et al. 1998). Esto es consistente con el aumento de la SPS encontrada en esta especie durante el período de iluminación. Alternativamente, tal como ocurre en algunos pastos de zonas templadas, los fructanos no son significativamente sintetizados bajo condiciones de DL, de modo que estas plantas acumulan sacarosa. Almidones fueron acumulados en escasas proporciones durante la aclimatación de *D. antarctica* y *C. quitensis* a diferentes fotoperíodos (Bravo et al. 2001).

Con respecto a la asociación entre el crecimiento y la acumulación de fructanos, se acepta en general, que los fructanos se acumulan bajo condiciones que favorecen la fotosíntesis, pero no el crecimiento, como se ha demostrado en *Poa pratensis* creciendo bajo condiciones de día corto, con respecto a día largo, que en el fotoperíodo más largo, la tasa de crecimiento era mayor y la acumulación de fructanos menor (Solghaug 1991). De acuerdo a estos investigadores, el incremento en el crecimiento de esta especie bajo condiciones de día largo, comparado con el tratamiento de día más corto, se debería a una mayor distribución de asimilados en las

hojas, en el día largo y acumulación de fructanos de reserva en el día corto. Análisis de crecimiento en *D. antarctica* muestran también mayores tasas de crecimiento en el tratamiento de DL ($32 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) que en el de DC ($4,8 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) o de DM ($10 \text{ mg g}^{-1} \text{ d}^{-1}$) (Tabla 2) (Bravo et al. 2001). Ya que las densidades de flujo fotónico en estos tres tratamientos eran las mismas, los autores atribuyeron los mayores contenidos de carbohidratos totales acumulados durante la aclimatación en los tratamientos de DM y DL, a un mayor tiempo de fotosíntesis, y con ello a mayor disponibilidad de asimilados, para ser utilizados en el crecimiento que en el tratamiento de DC. Este comportamiento ha sido también observado en pastos de ambientes marítimos a partir desde los 52°N , que están expuestos a días fríos y largos, sin que exista incremento del flujo fotónico (Hay 1990). Este autor sugiere que esta respuesta no es una adaptación específica a días fríos y largos del verano en estas latitudes, sino que la depresión del crecimiento ante condiciones de día corto, que en otoño facilita el endurecimiento a baja temperatura de estos pastos, sería de mayor importancia.

Pastos y cereales de latitudes menores estarían capacitados para crecer bien durante el verano, a mayores latitudes. Sin embargo, ellas podrían perecer en invierno, ya que no reconocen correctamente el estímulo fotoperiódico en otoño. Por lo tanto, muchas plantas parecen tener un fotoperíodo crítico para la estimulación del crecimiento. Probablemente, un fotoperíodo de 21 horas de luz está sobre el fotoperíodo crítico, para estimular el crecimiento en *D. antarctica* (Bravo et al. 2001, Alberdi et al. 2002). La acumulación de sacarosa y fructanos en la gramínea antártica aclimatada al frío y sacarosa en *C. quitensis* refleja un eficiente metabolismo del carbono bajo esas condiciones (Bravo et al. 2001, Alberdi et al. 2002), lo que se corresponde con el balance positivo de carbono a temperaturas de 0°C (Edwards & Smith 1988, Xiong et al. 1999). Los factores requeridos para la formación de la inflorescencia y desarrollo de estas plantas antárticas son desconocidos. La mayoría de las plantas del Ártico y las alpinas requieren de fotoperíodos diferentes para la inducción floral y desarrollo, como se ha demostrado para *Phleum alpinum* de Las Georgias del Sur (South Georgian

(54°S) y Noruega (61°N). Esta planta requiere obligadamente de baja temperatura y un fotoperíodo corto para la inducción de su inflorescencia, mientras que el desarrollo de ella es favorecido por días largos (Heide & Solgshaug 2001).

Resistencia a las bajas temperaturas

Las dos plantas vasculares que habitan en la Antártida deben ser capaces de soportar temperaturas del aire bajas. Se ha sugerido que ellas deben haber desarrollado adaptaciones metabólicas que les permitan sobrevivir en este ambiente, especialmente en la estación de crecimiento (verano antártico) en que las plantas usualmente son muy sensibles al frío. Debe tenerse presente que en esta estación la temperatura promedio del aire se ubica por sobre los 2°C, fluctuando en la estación entre 6° y -4°C (Zúñiga et al. 1994). Bajo estas condiciones *D. antarctica* presenta una alta tolerancia a la congelación ($\approx 27^\circ\text{C}$) (Casanova 1997, Triviño 1998). Para poder desarrollar las funciones fisiológicas a temperatura baja, las membranas biológicas deben mantener un grado de fluidez adecuado. La fluidez está determinada por la composición y el grado de insaturación de los lípidos de membrana, los que pueden contribuir a la crioprotección de las membranas biológicas (Alberdi & Corcuera 1991). Estudios sobre este tema realizados en hojas y raíces de *D. antarctica*, creciendo en la Antártida Marítima han demostrado que los contenidos en lípidos polares y el grado de insaturación de la mayoría de los ácidos grasos de las diferentes fracciones no eran altos, si se comparaban con el de otras gramíneas (Zúñiga et al. 1994). La fracción de fosfatidilglicerol, que es la más rica en ácidos grasos saturados (16:0 + 18:0 + 16:1) de todas las otras fracciones, ha sido relacionada con sensibilidad al enfriamiento en otras plantas (Roughan 1985). De acuerdo a estos autores, plantas con proporciones altas (50 a 60%) de estos ácidos grasos saturados serían sensibles al frío. En *D. antarctica* la fracción de fosfatidilglicerol contiene aproximadamente 57% ácidos grasos saturados, lo que sugeriría que la planta es sensible al frío (Zúñiga et al. 1994). Sin embargo, como el contenido de la fracción de fosfatidilglicerol es muy baja con respecto a las

otras fracciones, y las fracciones de fosfatidilinositol y de monogalactosildiglicérido contienen altas proporciones de ácidos grasos insaturados, estos autores asumieron que serían estas fracciones las responsables de conferir una alta protección a esta especie antártica.

Los contenidos en carbohidratos estructurales de *D. antarctica* son bastante altos cuando se comparan con los de algunas gramíneas cultivadas (Zúñiga et al. 1996). Hojas de esta especie, creciendo en la Isla Robert contienen más carbohidratos totales (708 mg g⁻¹ peso seco) que tallos (393 mg g⁻¹ peso seco) y raíces (168 mg g⁻¹ peso seco). De los carbohidratos totales foliares, aproximadamente el 50% correspondieron a sacarosa y el 16% a fructanos (Zúñiga et al. 1996). Estos mismos investigadores encontraron que los contenidos en carbohidratos y fructanos ascendían de enero a febrero, en asociación con un descenso de las temperaturas del aire, lo que hace suponer que ellos estarían involucrados con un incremento de la resistencia al frío de *D. antarctica*. Estas sustancias podrían aumentar la sobrevivencia de esta especie por tratarse de sustancias de reserva rápidamente accesibles durante períodos de crecimiento con un balance negativo de carbono.

El mecanismo de resistencia a las bajas temperaturas de estas especies ha sido recientemente estudiado en base al análisis térmico diferencial. Ambas plantas poseen estrategias diferentes para resistir las bajas temperaturas (Bravo et al. 2001). En atención a que la temperatura de nucleación de la gramínea era de -5,3°C en estado no aclimatado y de -10,4°C en estado aclimatado y a que las temperaturas letales (TL₅₀) eran de -26,6°C se concluyó que *D. antarctica* era preferentemente tolerante a la congelación. En contraposición, *C. quitensis* es una especie principalmente evasora de la congelación, que es capaz de sobreenfriar, ya que su TL₅₀ era más alta (-5,8°C) que su temperatura de nucleación (-9,4°C). También se ha reportado que *D. antarctica* posee una alta capacidad de aclimatación, que va desde aproximadamente -12°C a -27°C (Casanova 1997, Triviño 1998), mientras *C. quitensis* no se aclimata significativamente (TL₅₀ = -4,8 a -5,8°C) (Bravo et al. 2001, Alberdi et al. 2002), en condiciones de laboratorio. Sin embargo, esta

planta sobreenfriar por debajo de los $-9,4^{\circ}\text{C}$ cuando crece a 4°C bajo condiciones de laboratorio, lo que debería ser suficiente para resistir las temperaturas de la Antártida antes del comienzo de la caída persistente de nieve. La resistencia a la congelación de esta especie en la Antártida no ha sido determinada. Sería esperable que la aclimatación a temperaturas más bajas y las condiciones más desfavorables de terreno podrían reducir su TL_{50} o incrementar su capacidad de sobreenfriamiento.

La tolerancia a la congelación implica la puesta en marcha de varios mecanismos crioprotectores que pueden operar en conjunto (Levitt 1980, Thomashow 1998). Ya que proteínas solubles o unidas a membrana, pueden incrementarse durante la aclimatación al frío, se ha pensado que la acumulación de algunas proteínas podría constituir uno de esos mecanismos (Alberdi & Corcuera 1991, Tomashow 1998). La mayor parte de los estudios sobre crioprotección de la Antártida se han realizado en invertebrados y han utilizado como sustancias crioprotectoras a alcoholes polihídricos y azúcares (Jackson & Seppelt 1995). El primer estudio sobre el papel de las proteínas como sustancias crioprotectoras en plantas antárticas (*D. antarctica*) fue abordado por Triviño (1998). Extractos proteicos de hojas de esta especie creciendo en terreno (Isla Robert) fueron capaces de crioproteger eficientemente *in vitro* a tilacoides de *Hordeum vulgare*. Adicionalmente, se encontró un sistema transportador de fructosa similar al humano (GLUTs) en cloroplastos de hojas aclimatadas al frío de *D. antarctica* (Triviño 1998, Weber 2001). Doucet et al. (2001) han reportado que todas las especies de plantas y líquenes antárticos poseen capacidad de inhibir la recrystalización del hielo cuando son expuestas a bajas temperaturas.

Se ha encontrado que existe expresión diferencial de genes de *D. antarctica* cuando esta especie es cultivada a baja temperatura (Mujica 1999, Gidekel et al., resultados no publicados). Geles 2-D de proteínas de hojas marcadas *in vivo* mostraron diferencias cualitativas y cuantitativas entre plantas aclimatadas y no aclimatadas, sugiriendo que hay expresión diferencial de genes. Similarmente, transcritos relacionados fueron estudiados por el método de despliegue diferen-

cial. De 38 cDNAs inicialmente identificados, tres clones de cDNA se caracterizaron con respecto a su identidad, patrón de expresión, su respuesta a varios factores de estrés y los tejidos en que se expresan. Análisis por Northern blot de *DaGrx*, *DaRub1* y *DaPyk1*, que codifican para una glutaredoxina, una proteína relacionada con la ubiquitina y una proteína similar a la piruvato kinasa, respectivamente, mostraron una regulación clara durante el proceso de aclimatación al frío y en algunos casos su respuesta pareció ser tejido específica. Los tres transcritos respondieron al estrés hídrico y sus niveles fueron regulados positivamente por PEG. La expresión de *DaRUB1* y *DaPyk1* fue regulada positivamente en la hoja y corona y negativamente en las raíces de plantas aclimatadas al frío.

Perspectiva hacia el futuro

Muchos rasgos ecofisiológicos de la resistencia al frío en plantas antárticas han sido estudiados, aparte de los mecanismos de resistencia al frío y acumulación de metabolitos, se sabe muy poco acerca de los genes que controlan esta resistencia y su regulación. Las moléculas y genes responsables de la alta resistencia de *D. antarctica* no se han identificado. La capacidad de sobreenfriamiento de las angiospermas antárticas aún debe ser caracterizada a nivel molecular. La capacidad de algunos líquenes antárticos de fotosintetizar a temperatura muy baja ofrece la posibilidad de una mayor y mejor caracterización del funcionamiento de los sistemas de membrana bajo condiciones extremas. La pequeña cantidad de material disponible, su baja tasa de crecimiento en terreno y las dificultades para acceder a la Antártica son grandes barreras para este tipo de estudios. Sin embargo, las angiospermas antárticas se aclimatan rápidamente a condiciones de laboratorio, dando la oportunidad para diversos tipos de estudio en mayor profundidad.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo de FONDECYT 1000610, Fundación Andes, GIA-UDEC 201.111.025-1.4 y UACH S-200026.

Bibliografía

- ALBERDI M & LJ CORCUERA (1991) Cold acclimation in plants. *Phytochemistry* 30: 3177-3184.
- ALBERDI M, BRAVO LA, GUTIÉRREZ A, GIDEKEL M & LJ CORCUERA (2002) Ecophysiology of Antarctic vascular plants. *Physiologia Plantarum* 115:479-486.
- BARNES PW, FLINT SD & MM CALDWELL (1990) Morphological responses of crop and weeds species of different growth forms to ultraviolet-B radiation. *Am J Bot* 77: 1354-1360.
- BARKER PF, BARRET JP, CAMERLENGHI A, COOPER AK, DAVEY FJ, DOMACK EW, ESCURIA C, KRISTOFFERSEN Y & PE O'BRIEN (1998) Ice sheet history from Antarctic continental margin sediments: the ANTOSTRAT approach. *Terra Antarctica* 3: 103-119.
- BEYER L, BÖLTER M & RD SEPPELT (2000). Nutrient and thermal regime, microbial biomass and vegetation of Antarctic soils in the Windmill Islands Region of east Antarctica (Wilkes Land). *Arct. Antarct Alp Res* 32: 30-39.
- BRAVO LA, ULLOA N, ZÚÑIGA GE, CASANOVA A, CORCUERA LJ & M ALBERDI (2001) Cold resistance in Antarctic Angiosperms. *Physiologia Plantarum* 111:55-65
- CASANOVA MA (1997) Eficiencia fotoquímica del PSII en *Deschampsia antarctica* (Desv.): Una gramínea tolerante a la congelación. MSc Thesis. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile. 123 p.
- CASARETTO JA, CORCUERA LJ, SEREY I & GE ZUÑIGA (1994) Size structure of tussocks of a population of *Deschampsia antarctica* Desv. in Robert Island, Maritime Antarctica. *Ser Cient INACH* 44: 61-66.
- CHATTERTON NJ, HARRISON PA, BENNET JH & KH ASAY (1989) Carbohydrate partitioning in 185 accessions of Gramineae grown under warm and cool temperatures. *J Plant Physiol* 134: 169-179.
- CLARK MR & PR DINGWALL (1985) Conservation in the Southern ocean: a review of the protected areas of Insularctica. International Union for Conservation of nature and natural resources, Gland, Switzerland, 193 pp.
- DAVEY MC (1999) The elemental and biochemical composition of bryophytes from the Maritime Antarctic. *Antarct Sci* 11: 157-159.
- DAY TA, RUHLAND CT, GROBE CW & F XIONG (1999). Growth and reproduction of antarctic vascular plants in response to warming and UV radiation reductions in the field. *Oecologia* 119: 24-35.
- DEMARS BJ & REJ BOERNER (1995) Mycorrhizal status of *Deschampsia antarctica* in the Palmer Station area, Antarctica. *Mycologia* 87: 451-453.
- DEMMIG-ADAMS B & WW III ADAMS (1992) Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43: 599-626.
- DODGE CB (1973) Lichen flora of the Antarctic Continent and adjacent islands. Phoenix Publishing, Cnaan, New Hampshire, 1-398.
- DOUCET CJ, BYASS L, ELIAS L, WORRAL D, SMALLWOOD M & DJ BOWLES (2000) Distribution and characterization of recrystallization inhibitor activity in plant and Lichen species from the UK and Maritime Antarctic. *Cryobiology* 40: 218-227.
- EDWARDS JA & JR LEWIS-SMITH (1988) Photosynthesis and respiration of *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica* from the Maritime Antarctic. *Br Antarct Surv Bull* 81: 43-63.
- EVERT RF, BOTHA CEJ & RJ MIERZWA (1985) Free space marker studies on the leaf of *Zea mays* L. *Protoplasma* 126: 62-73.
- GANNUTZ TP (1970) Photosynthesis and respiration of plants in the Antarctic Peninsula area. *Antarct J USA* 5: 49-51.
- GREENE DM & A HOLTOM (1971) Studies in *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. and *Deschampsia antarctica* Desv. III Distribution, habitats and performance in the Antarctic botanical zone. *Br Antarct Surv Bull* 26: 1-29.
- GREEN TGA, SCHROETER B & LG SANCHO (1999) Plant life in Antarctica. En: Pugnairé FI & F Valladares (eds) Handbook of functional plant ecology: 495-543. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel.
- GREMMEN NJM, HUISKES AHL & JW FRANCKE (1994) Epilithic macrolichen vegetation of the Argentine Islands, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science* 6: 463-471.
- GROBE CW, RUHLAND CT & TA DAY (1997) A new population of *Colobanthus quitensis* near Arthur Harbor, Antarctica: correlating recruitment with warmer summer temperatures. *Arct Alp Res* 29:217-221.
- HAY RKM (1990) Tansley Review N° 26 The influence of photoperiod on the dry-matter production of grasses and cereals. *New Phytol* 116: 233-254.
- HEIDE OM & KA SOLGHAUG (2001) Growth and reproduction capacities of two bipolar *Pleum alpinum* populations from Norway and South Georgia. *Arct Antarct Alp Res* 33:173-180.
- HOLTOM A & SW GREENE (1967) Growth and reproduction of Antarctic flowering plants. *Phil Transac Royal Soc (London), Series B.* 252: 323-337.
- HOVENDEN MJ, JACKSON AE & RD SEPPELT (1994) Field photosynthetic activity of lichens in the windmill Islands oasis, Wilkes Land, continental Antarctica. *Physiol Plant* 90: 567-576.

- JACKSON AE & RD SEPPELT (1995) The accumulation of proline in *Prasiola crispa* during winter in Antarctica. *Physiol Plant* 94: 25-30.
- KAPPEN L (1989) Field measurements of carbon dioxide exchange of the Antarctic lichen *Usnea sphacelata* in the frozen state. *Antarctic Sci* 1: 31-34.
- KAPPEN L (1993) Plant activity under snow and ice, with particular reference to lichens. *Arctic* 46: 297-302.
- KAPPEN L (1999) Pflanzen und Mikroorganismen in den Polarregionen. 30 Jahre deutsche Beiträge zur Polarforschung. *Naturw Rdsch* 52: 174-183.
- KAPPEN L (2000) Some aspects of the great success of lichens in the Antarctica. *Antarct Sci* 12: 314-324.
- KAPPEN L & O LANGE (1970) The cold resistance of phycobionts from macrolichens of various habitats. *Lichenol* 4: 289-293.
- KAPPEN L & O LANGE (1972) Die Kälteresistenz einiger Makrolichenen. *Flora* 161: 1-29.
- KAPPEN L & MBREUER (1991) Ecological and physiological investigations in continental Antarctic cryptogams. II. Moisture relations and photosynthesis of lichens near Casey station Wilkes land. *Antarct Sci* 3: 273-278.
- LANGE O & L KAPPEN (1972) Photosynthesis of lichens from Antarctica. *Antarct Res Ser* 20: 83-95.
- LANGE OL, BILGER W, RIMKE S & U SCHREIBER (1989) Chlorophyll fluorescence of lichens containing green and blue-green algae during hydration by water vapor uptake and by addition of liquid water. *Bot Acta* 102: 306-313.
- LANGE O, BÜDEL B, MEYER A & E KILIAN (1993) Further evidence that activation of net photosynthesis by dry cyanobacterial lichens requires liquid water. *Lichenol* 25: 175-189.
- LANGE O, GREEN TGA & U HEBER (2001) Hydration-dependent photosynthetic production of lichens: what do laboratory studies tell us about field performance? *J Exp Bot* 52:20033-2042.
- LEVITT J (1980) Responses of Plants to Environmental Stresses, Vol I, Chilling, Freezing and High Temperature Stresses, 2nd Ed., Academic Press Inc, New York, pp 67-344.
- LOVELOCK CE, JACKSON AE, MELIK, DR & RD SEPPELT (1995) Reversible photoinhibition in Antarctic moss during freezing and thawing. *Plant Physiol* 109: 955-961.
- MANTOVANI A & RC VIEIRA (2000) Leaf micromorphology of Antarctic pearlwort *Colobanthus quitensis* (Kunth) Bartl. *Polar Biol.* 28: 531-538.
- MELICK DR & RD SEPPELT (1994). Seasonal investigations of soluble carbohydrates and pigment levels in Antarctic bryophytes and lichens. *Bryol* 97: 13-19.
- MC ARTHUR RH & EO WILSON (1969) The theory of island biogeography, 2nd ed. Princeton, NJ: Princeton University Press, 203 pp.
- MONTIEL P, SMITH A & D KEILER (1999) Photosynthetic responses of selected Antarctic plants to solar radiation in the southern maritime Antarctic. *Polar Research* 18: 229-235.
- MORVAN A, CHALLE G, PRUD' HOMME M, LE SAOS J & J BOUCAUD (1997) Rise of fructan exohydrolase activity in stubble of *Lolium perenne* after defoliation is decreased by uniconazole, an inhibitor of the biosynthesis of gibberellins. *New Phytol* 136: 81-88.
- MUJICA L (1999) Síntesis diferencial de proteínas y mRNAs durante la aclimatación al frío en *Deschampsia antarctica* Desv. Tesis Lic. Bioquímica, Universidad Austral de Chile. 95 p.
- OCHYRA R, BEDNAREK-OCHYRA H & RIL SMITH (1998) 170 years of research of the Antarctic moss flora. Polish Polar Studies 25th International Polar Symposium. Warszawa: Inst Geophys Pol Acad Sci 159-177.
- PANG Q & JB HAYS (1991) UV-B inducible and temperature-sensitive photoreactivation of cyclobutane dimers in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiol.* 95: 536-543.
- PEAT HJ (1998) The Antarctic Plant Database: a specimen and literatur based information system. *Taxon* 47: 85-93.
- PYYKKÖ M (1966) The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici* 3: 453- 622.
- REDÓN J (1985) Líquenes antárticos. Ed. Instituto Antártico Chileno (INACH). 144 p.
- ROUGHAN, PG (1985) Phosphatidylglycerol and chilling sensitivity in plants. *Plant Physiol.* 77:740-746.
- RUHLAND CT & DAY TA (2000) Effects of ultraviolet-B radiation on leaf elongation, production and phenylpropanoid concentrations of *Deschampsia antarctica* and *Colobanthus quitensis* in Antarctica. *Physiol Plant* 109:244-251.
- ROMERO M, CASANOVA A., ITURRA G, REYES A., MONTENEGRO G & ALBERDI M (1999) Leaf anatomy of *Deschampsia antarctica* (Poaceae) from the Marime Antarctic and its plastic response to changes in growth conditions. *Rev Chil Hist Nat* 72: 411-425.
- SCHLENSOG M (2000) Zur Photosynthese antarktischer Kryptogamen unter besonderer Berücksichtigung von Photoinhibition. Doctoral Thesis, Christian-Albrechts Universität Kiel, Germany.
- SMITH RIL (1993) Dry coastal ecosystems of Antarctica. En: Maarel E van der (ed) *Ecosystems of the world,*

- 2ª Polar regions and Europa: 51-71. Elsevier, Amsterdam.
- SMITH RIL (1994) Vascular plants as bioindicators of regional warming in the Antarctic. *Oecologia* 99: 322-328.
- SCHMIDT S & GR STEWART (1999) Glycine metabolism by plant roots and its occurrence in Australian plant communities. *Aust. J. Plant Physiol.* 26, 253-264.
- SOLHAUG KA & E AARES (1994) Remobilization of fructans in *Phippisia algida* during rapid inflorescence development. *Physiol Plant* 91: 219-225.
- SCHROETER B, OLECH M, KAPPEN L & W HEITLAND (1995) Ecophysiological investigations of *Usnea antarctica* in the Maritime Antarctic. I Annual microclimatic conditions and potential primary production. *Antarct Sci* 7:251-260.
- SCHROETER B, KAPPEN L, SCHULZ F & LG SANCHO (2000) Seasonal variation in the carbon balance of lichens in the Maritime Antarctic: Long-term measurements of photosynthetic activity in *Usnea aurantiaco- tra*. En: Davison W, Howard-Williams C & P Broady (eds) *Antarctic Ecosystems: Models for Wider Ecological Understanding*: 258-262. New Zealand Natural Sciences Symposium S (2000) In Focus: Melting away. *Sci Amer* 281: 14-15.
- TERAMURA AH & J H SULLIVAN (1994) Effects of UV-B radiation on photosynthesis and growth terrestrial plants. *Phot Res* 39: 463-473.
- TRIVIÑO C (1998) Papel de las proteínas en la crioprotección de *Deschampsia antarctica* Desv. e identificación de un transportador de fructosa. Tesis Lic. en Bioquímica, Universidad Austral de Chile. 107 p.
- TOMASHOW MF (1998) Role of cold-responsive genes in plant freezing tolerance. *Plant Physiol* 118: 1-7.
- WEBBY R & KR MARKMAN (1994) Isoswertiajaponin 2"-O-b-arabinopranoside and others flavone-C-glycosides from the Antarctica grass *Deschampsia antarctica*. *Phytochem* 36: 1323-1326.
- WEBER H (2001) Determinación de la existencia de un homólogo del transportador de fructosa GLUT 5 en cloroplastos de *Deschampsia antarctica* Desv. y cambios en su expresión bajo la aclimatación al frío. Tesis, Universidad Austral de Chile. 76 p.
- XIONG FS, RUHLAND TC & TA DAY (1999) Photosynthetic temperature response of the Antarctic vascular plants *Colobanthus quitensis* and *Deschampsia antarctica*. *Physiol Plant* 106: 276-286.
- XIONG FS, MUELLER EC & TA DAY (2000) Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of Antarctic vascular plants to contrasting temperatures regimes. *Am J Bot* 87: 700-710.
- XIONG FS & TA DAY (2001) Effect of solar ultraviolet-B radiation during spring time ozone depletion on photosynthesis and biomass production of antarctic vascular plants. *Plant Physiol* 125: 738-751.
- ZÚÑIGA GE, ALBERDI M, FERNÁNDEZ J, MONTIEL P & LJ CORCUERA (1994) Lipid content in leaves of *Deschampsia antarctica* Desv. from the maritime antarctic. *Phytochem* 37: 669-672.
- ZÚÑIGA GE, ALBERDI M & LJ CORCUERA (1996) Non structural carbohydrates in *Deschampsia antarctica* Desv. from South Shetland Islands, Maritime Antarctic. *Environ Exp Bot* 36: 396-399.
- ZÚÑIGA A, BRAVO LA, ALBERDI M & LJ CORCUERA (1998) Efecto del fotoperíodo sobre la actividad de la sacarosa-P-sintasa en *Deschampsia antarctica* Desv. *Not Biol* 6:75-76.
- ZÚÑIGA R, HESS S, ULLOA N, GUTIÉRREZ A, BRAVO LA, GIDEKEL M, CORCUERA LJ & M ALBERDI (2002) Efecto del frío e intensidad lumínica sobre el ciclo de las xantófilas en *Deschampsia antarctica* Desv. *Biological Research* 35: 90.